


## Asma Tomurcuklarında Dormansi Sürecinde Genetik Regülasyon ve Hormonal Etkileşim

Dilek Değirmenci KARATAŞ<sup>1</sup> 

<sup>1</sup>Dicle Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bahçe Bitkileri Bölümü, Diyarbakır, Türkiye

\*Sorumlu Yazar/Corresponding Author: Dilek Değirmenci KARATAŞ, e-mail: [dilek.degirmenci@dicle.edu.tr](mailto:dilek.degirmenci@dicle.edu.tr)

**Özet:** Çok yıllık bitkilerde tomurcuk dormansisi; dışsal (ışık, sıcaklık) ve içsel (hormonlar, enzimler, karbonhidratlar vb.) faktörler nedeniyle hücre bölünmesi, tomurcuk büyümesinin durması veya yavaşlaması, metabolik aktivitelerinin azalması ile bitkinin olumsuz koşullar altında uzun süre hayatta kalmasını sağlayan fizyolojik bir aşamadır. Dormansi, uygun çiçeklenme ve meyve tutumu için bir ön koşuldur. ABA bir stres hormonu olup dormansi mekanizmasını kontrol eden belirleyici hormon görevini alır. Tomurcuk dormansisi, başlıca genetik, fizyolojik ve ekolojik faktörler tarafından etkilenen soğuk uyum sürecidir. Tomurcuk dormansisinin fizyolojisi karmaşık olmasına rağmen, son zamanlarda metabolik, fizyolojik, genetik, omik ve biyoinformatik yöntemleri kullanılarak bu alanda birçok ilerleme sağlanmıştır. Bu çalışmada, asmalarda dormansi sürecinde hormonal değişimler ve gen düzeyinde regülasyonu konusunda son yıllarda yapılan çalışmalar derlenmiştir.

**Anahtar Kelimeler:** *Vitis Vinifera*, kış gözü, dormansi, gen ekspresyonu

## Genetic Regulation and Hormonal Interaction in the Dormancy Process in Vine Buds

**Abstract:** Bud dormancy in perennial plants, physiological phase that enables long-term survival under adverse conditions and is accompanied by a decrease in growth, cell division, and metabolic activities. Dormancy is necessary for flowering and fruit set process. ABA is a stress hormone and it regulates dormancy process. Bud dormancy is a cold adaptation process influenced by general genetic, physiological and ecological factors. Although the physiology of bud dormancy is complex, many advances have been made in this field recently with metabolic, apparent, genetic, omics and bioinformatics methods. In this study, researches conducted in recent years on hormonal changes and gene-level regulation during the dormancy process in grapevines were evaluated.

**Key words:** *Vitis Vinifera*, Grape bud, dormancy, gene expression

## GİRİŞ

### Asmalarda dormansi

Asma, farklı değerlendirme şekilleri ile dünyada ve ülkemizde en önemli türlerin başında gelmektedir. Biyotik ve abiyotik stres koşulları, asma bitkisini olumsuz yönde etkilemekte ve önemli ekonomik kayıplara neden olmaktadır. Asmada büyüme ve meyve gelişimi, hasat öncesi ve sonrası karşılaşılabilecek olumsuz koşullar sonucu, meyve verim ve kalitesi etkilenebilmektedir. Tomurcuk dormansisi, diğer çok yıllık bitkilerle birlikte asmanın uyku moduna girdiği ve baharda tomurcuk patlamasına kadar uzanan büyüme aktivitesinin olmadığı aşama olarak tanımlanır. Dormansi süreci, ılıman ve çok yıllık bitkilerin kış aylarında olumsuz çevresel koşullarda hayatta kalmalarını sağlayan adaptasyon yeteneğinin sağlandığı önemli bir süreçtir.

“Dormansi” terimi, görünür büyümenin geçici olarak askıya alınmasıyla ilişkilidir. İç faktörler tarafından tetiklenen gerçek dormansi (“dinlenme” veya “endodormansi”) ve dış faktörler tarafından kontrol edilen iklimsel dormansi (“ekodormansi”) durumunu içerir (Lang ve ark., 1987). Dinlenme sırasında, bitkiler büyümeyi durdurarak ve metabolik aktivitelerini azaltır (Arora ve ark., 2003). Asmalar ve diğer çok yıllık bitkiler bitki dokusunda gözle görülür gelişmenin geçici olarak durdurulduğu dormansi sürecine girerler (Keller, 2015).

Asma tomurcuklarında dormansinin uyarılması ve tomurcuğun soğuk uyum sürecindeki adaptasyon mekanizması, fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler olarak birçok araştırmacı tarafından son yıllarda çalışılmıştır (Fennell, 2004, Halaly ve ark., 2008, Halaly ve ark., 2011, Khalil-Ur-Rehman ve ark. 2017, Smita ve ark. 2021). Yapılan araştırmalar sonucunda asma tomurcuğunda dormansinin, dışsal faktörlerden sıcaklık, fotoperiyod ve su durumu (Fennell, 2004) gibi etkenlerin sonucu olarak ortaya çıkan içsel etmenlerden; hormon, şeker (Zheng ve ark., 2015) ve enzimlerle ilişkili olduğu vurgulanmıştır (Or ve ark., 2002). Dormansiyi uyaran sinyallerin kaynağına göre, dormansi üç sınıfa ayrılabilir: paradormansi (PD), endodormansi (ED) ve ekodormansi (EKD) (Lang 1987; Or 2009; Shim ve ark., 2014).

Paradormansi, aklimasyon, dinlenme sürecinin ilk aşaması, asmanın ürününü olgunlaştırmasından ve sürgün büyümesinin durmasından sonra başlayan alışma sürecidir. Endodormansi, düşük sıcaklıklar ile meristem veya yakın dokulardaki biyokimyasal ve fizyolojik olaylar tarafından tomurcuk gelişiminin engellendiği daha soğuk aylarda ortaya çıkar (Fennell, 2004).

Bazen derin dormansi olarak da adlandırılan endodormansi, büyümenin içsel olarak baskılandığı bir durumdur. Bu süreçte, uyku hali indükleyicisi olan bitki hormonu absisik asitte bir artışın yanı sıra soğuğa dayanıklılık sağlayan kriyoprotektanları içerir. Endodormant tomurcuklar, soğutma gereksinimi karşılanana kadar büyümeye devam etmez. Endodormansi sürecinde olan asmalar, optimum sıcaklık ve ışık koşullarına maruz bırakılsa bile büyüme aktivitesi gerçekleşmez. Endodormansinin derinliği genetik olarak belirlenir ve farklı üzüm çeşitleri belirli bir maksimum soğuğa dayanıklılığa ulaşır. Endodormansiyi kontrol eden kesin biyokimyasal mekanizmalar hala bilinmemekle birlikte, türler ve çeşitler arasında farklılık gösterdiği çeşitli literatürde belirtilmiştir (Bruckner et al., 2010).

Endodormanside kısa günler ve/veya düşük sıcaklıklar, tomurcukların donma noktasının çok altındaki sıcaklıklara toleranslı hale gelmesini sağlayan tomurcuk uyarı mekanizmasını tetikler. İkinci aşamada maksimum soğuğa dayanıklılık süreci olarak gerçekleşir. Sonbahar havası kademeli soğutma koşullarını içeriyorsa ve asmalar mükemmel sağlıktaysa, maksimum soğuğa dayanıklılık durumuna ulaşacaktır. Bu maksimum soğuk uyum sağlama sürecinde, asma çeşide bağlı olarak -20 ° C'ye kadar düşük sıcaklıklara dayanabilir. Asmanın organları da bu düşük sıcaklıklardan farklı düzeyde etkilenir.

Dinlenmenin bu aşamaları farklı unsurlar tarafından hafifletilir: endodormansinin serbest bırakılması soğuk birikimi gerektirirken ekodormansi, tomurcuk kırılmasına doğru ısı birikimi ile ilerler. Ekodormansi, tomurcukların büyüme yeteneğini sürdürdüğü ancak olumsuz hava koşulları tarafından engellendiği son uyku aşamasına işaret eder. Aklimasyonun üçüncü aşamasında, asmalar daha sıcak koşullara yeniden uyum sağladıkça soğuğa dayanıklılık yeteneğini kaybetmeye başlarlar.

Asmalar, “soğuğa uyum (cold acclimation)” adı verilen bir süreç olan, azalan düşük sıcaklıkların bir sonucu olarak sonbaharda soğuğa dayanıklılık kazanır. İlkbaharda artan sıcaklıklar, soğuk uyum sürecinden çıkışla deaklimasyon sürecini başlatır. Aklimasyonun bozulması, soğuk aklimasyonundan daha hızlı gerçekleşebilir (Zabadal, 2007).

Yaprağını döken diğer meyve türleri ile karşılaştırıldığında, dormansi dönemini tamamlamak için asmalar,  $< 10^{\circ}\text{C}$  sıcaklıklarda 100 ila 400 saat arasında değişen nispeten kısa bir soğumaya maruz kalmayı gerektirir (Pouget, 1963). Ayrıca, Nigond (1970), dormansiden çıkış için uygun sıcaklık aralığının, zaman içinde değişken etkilerle birlikte çok geniş olabileceğini öne sürmüştür. *Vitis vinifera* L. için  $10^{\circ}\text{C}$ 'lik bir taban sıcaklığı yaygın olarak kabul edilir ve bunun altında vejetatif büyüme engellenir.  $-20^{\circ}\text{C}$ 'nin altındaki donma sıcaklıkları, çoğunlukla Akdeniz tipi bir iklime adapte olan *V. vinifera*'ya zarar verir (Dami, 2017).

Ilıman iklim kuşağında, kış aylarında soğuklama ihtiyacının yeterince karşılanmadığı yerlerde üzüm üreticileri bazen dormansi sürecinin sağlıklı işleyişi için siyanamidleri (kalsiyum veya hidrojen) kullanmaktadırlar. (Zheng ve ark. 2015). Ancak bu ürünlerin bitkilere uygulanması tehlikeli ve bitkilere zarar verebilir. Hidrojen siyanamidin (HC), etkili uyku hali salınımına yol açan biyokimyasal solunum stresini indüklemeye yeteneği ile birlikte hem asmalara hem de çevreye olan toksisitesi de bulunmaktadır (Vergara ve ark. 2012). Son yıllarda alternatif olarak daha çevre dostu ve sağlıklı olması nedeniyle etanol uygulamaları yapılmaktadır (Chervin and Fennell 2019).

### **Düşük sıcaklıklara uyum adaptasyonu ve genetik regülasyon**

Tarihsel olarak dormansinin modellenmesi karbonhidrat birikimi (CH) ile ilişkilendirilmiştir (Weinberger, 1950). Utah modeli (Richardson ve ark.1974), Kuzey Karolina modeli (Shaltout and Unrath, 1983), sonbahar ve kış dönemi boyunca gerçekleşen düşük sıcaklıklarda tomurcuklarda gerçekleşen soğuk uyum mekanizmasını ortaya koymak için geliştirilmiştir. Bu çalışmalar, Kuzey Amerika iklim koşulları için geliştirilmiştir. Bu nedenle, özellikle ılıman kışları olan bölgelerde tomurcuk patlamasını tahmin etmek için daha iyi uyarlanmış modelleri ayarlamak veya geliştirmek için asmalarda sıcaklığın dormansi üzerindeki etkisi daha iyi çalışılmalıdır.

Dormant asma dokusunun sonbahar ve kış aylarında dondurucu soğuklarda hayatta kalma yeteneği, soğuğa dayanıklılıklarının bir ölçüsüdür. Asmalar, düşük sıcaklıklarda iki mekanizma ile uyum sağlama yeteneğini geliştirir. Gövde ve bir yaşlı dal dokuları, canlı hücrelerin dışındaki buzu tolere eder, bu da hücrelerin içindeki sitoplazmanın kurumasına neden olur. Tomurcuklar, hücre içeriklerini donma sıcaklıklarının altında sıvı halde tutarak, aşırı soğutma “supercooling” adı verilen bir işlemle donma hasarını önler (Zabadal 2007). Bu süreçte hücrelerde kriyoprotektanlar (antifriz şekerler, proteinler ve amino asitler) birikir (Kevin and Brewster 2011). Asmaların soğuğa dayanıklılığı tipik olarak kış ortasında birincil tomurcuk popülasyonunun %50'sini öldüren en yüksek sıcaklıkla ölçülür ve “ölümcül sıcaklık 50” veya (Lethal Temperature LT 50) olarak adlandırılır (Zabadal, 2007).

İklimdeki değişikliklerin üzümlerde dinlenme süreci üzerine etkileri bulunmaktadır. Daha sıcak bir iklim kavramı, maksimum soğuk sıcaklığın ortalama olarak daha yüksek olacağını gösterir. Daha yüksek sıcaklıklar, endodormansideki soğuk hasarına karşı daha yüksek hassasiyete sahip üzüm

çeşitleri için iyiye işarettir. Bununla birlikte, iklim değişikliğinin bir dezavantajı daha vardır ve bu da değişikliklerin soğutma gereksinimi üzerindeki etkisidir. Kış dinlenme süresince yüksek seyreden sıcaklıklar sonucu tomurcuklarda içsel hormonal düzenlemede oluşan değişim ile birlikte kış sonu ve ilkbahar donlarından asma hasarı riskinin artmasına neden olacaktır. İklim değişikliği sonucu bölgede yetişen üzüm çeşitlerinde uyku döngüsünü etkilediği için yetiştiricileri yeni zorluklar bekleyebilir.

Soğuk uyumu (aklimasyon), birçok biyokimyasal ve fizyolojik değişiklikleri içeren ve düzenleyici, fonksiyonel genlerin ekspresyonunu etkileyen kompleks bir süreçtir (Wisniewski ve ark., 2015, Fennell, 2015). Düzenleyici genler arasında, transkripsiyon faktörlerini kodlayanlar, bitki stres tepkilerinde önemli bir rol oynar, stres sinyallerinin koordinatörü olarak görev yapar ve fonksiyonel genlerin ekspresyonunu düzenler (Wang ve ark., 2014). Asma tomurcuklarında dormansi salınımını düzenleyen moleküler mekanizmalar konusunda çalışmalar devam etmektedir (Shi ve ark., 2018, Smita ve ark., 2021).

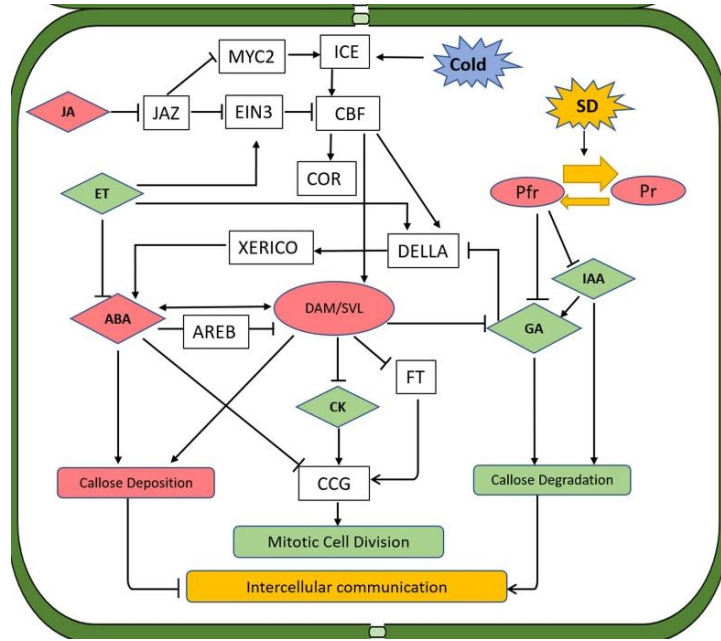
Son yıllarda yapılan güncel çalışmalarda, düşük sıcaklıkların neden olduğu birkaç transkripsiyon faktörü, aklimasyon (uyum) ve dayanıklılık sürecinde önemli bir rol oynayan gen ifadesinde önemli değişikliklere neden olduğu belirtilmiştir. Bu transkripsiyon faktörlerinden son yıllarda en çok çalışılanlar arasında, *Dehydration Responsive Element Binding Factor (DREB)* olarak da bilinen *C-Tekrar Bağlama Faktörü (CBF)* 1-4 bağlayıcı transkripsiyon faktörleri ailesidir. ABA ile birlikte *CBF* transkripsiyon faktörlerinin sinerjik bir etki gösterdiği ve özellikle asma tomurcuklarında soğuk uyum sürecinde anahtar rol aldığı vurgulanmıştır (Rubio ve ark., 2019).

*Vitis riparia* ve *Vitis vinifera* türleri arasında yapılan karşılaştırmalı analizlerde, soğuk bölgelere endemik uyum gösteren *Vitis riparia*'da *VvCBF* gen ekspresyonu, *Vitis vinifera*'ya göre daha fazla bulunmuştur. Bu ekspresyon seviyesinin yüksekliğinin soğuklara dayanım derecesi ile ilişkili olduğu düşünülmüştür (Karimi ve ark., 2015). Bununla birlikte bitkilerde soğuk uyum süresince bütün gen ekspresyonları donma toleransı ile ilişkili rol almadığı da belirtilmiştir (Wisniewsky ve ark., 2014).

Yapılan çalışmalar, meyve ağaçlarında *CBF* gen ailesinin düşük sıcaklıklardan sorumlu olarak bulunduğunu ve Arabidopsis'in de model olarak kanıtlandığını vurgulamıştır (Fennell, 2015). *CBF* geninin ekspresyonunun yüksek olması Arabidopsis de soğuk toleransın artmasına neden olmuştur. Model bitki Arabidopsis ile birlikte asmalarda da düşük sıcaklıkla birlikte *CBF* regülasyonu artmıştır (Kobayashi ve ark., 2012).

Díaz-Riquelme ve ark. (2012) majör transkripsiyonel değişikliklerin, para/endodormansi, endo/ekodormansi ve ekodormansi/tomurcuk kırılması geçişleri ile ilişkili olduğunu belirtmiştir. Bu kapsamda, bir *MADS -box* geni (*VvFLC2*) ve benzer ekspresyon modellerine sahip diğer transkriptler, uyku hali düzenlemesine katılabileceğini belirtmişlerdir. Díaz-Riquelme ve ark. (2012) diğer türlerde bildirildiği *HSF*, *NAC* ve *WRKY* gen ailesini strese uyum sağlayan tepkilerde yer aldığı bilinen transkripsiyon faktörü olarak belirtmişlerdir.

Patojenlere ve abiyotik streslere erken yanıtındaki temel rolleri nedeniyle, üzümde birkaç *WRKY* geni son yıllarda çalışılmıştır. *VvWRKY2*, asmadaki lignifikasyonu, biyotik ve abiyotik streslere yanıtı düzenleyebileceği literatürde belirtilmiştir. Araştırmalar sonucunda elde edilen bulgular ayrıca, soğuk, tuz ve kuraklık gibi abiyotik stresler sırasında bitkilerde gen ekspresyonunun modüle edilmesinde *WRKY* transkripsiyon faktörlerinin rol oynadığını desteklemiştir (Wang ve ark., 2014). *WRKY* transkripsiyon faktörü *VvWRKY37*, dormant tomurcuklarda yüksek regülasyon gösterdiği vurgulanmıştır (Wang ve ark., 2022).



**Şekil 1.** Çok yıllık odunsu bitkilerde dormansinin oluşum sürecinde hormonal etkileşim (Liu and Sherif S. M. 2019) .

ABA, absisik asit; *CBF* (C-repeat binding factor) geni; *CCG*, hücre döngü geni; CK, sitokinin; ET, etilen; *EIN3*, ETHYLENE INSENSITIVE 3; FT, çiçeklenme lokusu T; GA, giberellinler; JA, jasmonat; IAA, indol-3 asetik asit; SD, kısa gün; *NCED* (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase); DAM (dormancy-associated MADS).

Şekil 1’de kırmızı renk, dormansiyi indükleyen maddeler veya süreci gösterir ve yeşil renk, dormansi salınımını destekleyenleri gösterir. Kısa gün fotoperiyodu düşük sıcaklık ile birlikte, *DAM* genlerinin ekspresyonunu doğrudan destekleyen *CBF*’i indükler. *DAM* proteinleri, ABA’ya bağımlı ve ABA’dan bağımsız yollar aracılığıyla uyku halini düzenler. *DAM* proteinlerin birikmesi GA seviyesini azaltır, böylece *DELLA*’yı ve ardından *XERICO* proteinlerini aktive eder ve bu da ABA sentezini teşvik eder. *DAM* genleri ayrıca ABA sentezinde anahtar bir enzim olan *NCED*’i kodlayan geni yukarı regüle ederek ABA seviyelerini yukarı regüle edebilir.

ABA’dan bağımsız düzenleme yolunda, *DAM* proteinleri, FT’nin negatif düzenlenmesi yoluyla dormansiyi indükler, bu da *CCG* aracılı dormansi salınımını önler. ABA ayrıca *CCG*’yi baskılayabilir ve mitotik hücre bölünmesini engelleyebilir. ABA’nın ayrıca, kaloz sentaz ekspresyonunu artırarak, kaloz birikimine ve plazmodesmata blokajına yol açarak, uyku sırasında hücreler arası iletişimi baskıladığı tespit edildi. Dinlenme sırasındaki bu plazmodesmata değişikliği, tomurcukların tomurcuk kırılmasına geçişi olarak GA tarafından tersine çevrilir. GA’lar, şekerlerin ve diğer büyümeyi teşvik eden faktörlerin geçişine izin vererek, kalozu parçalayan glukozların ekspresyonunu indükler. Kısa gün koşulları altında, GA, biyosentezi fitokrom ve fitokrom etkileşimli faktörler yoluyla inhibe edilir. ET, SD tarafından indüklenir ve onu bir uyku hali indükleyicisi olarak aday gösteren GA biyosentezi ve sinyalleme üzerinde olumsuz bir etkiye sahiptir (Jianyong, L. Sherif S. M., 2019).

Bununla birlikte, ET aynı zamanda ABA sentezini ve sinyalleşmeyi de inhibe eder ve JAZ proteinleri aracılığıyla JA’nın düzenlenmesine de tabi olan *EIN3*’ün aktivasyonu yoluyla *CBF*’yi negatif olarak düzenler. JA, ubiquitination/26S proteazomu yoluyla bozunma için JAZ proteinlerini hedefleyerek tomurcuk dormansisini indükler, bu da *MYC2* ve *ICE1*’i baskıdan serbest bırakır. Hem *MYC2* hem de *ICE1*, *CBF* ifadesini aktive eder. Sitokinin, ABA’yı baskılayabilir ve *CCG*’lerin ifadesini indükleyerek uyku halinin serbest bırakılmasını teşvik edebilir. IAA, GA biyosentezini ve kaloz bozulmasını teşvik ederek uyku hali salınımını kolaylaştırır (Jianyong, L., Sherif S. M., 2019, Pan ve ark., 2021). Asmalarda de-aklimasyon sürecinde *PLD* (*Phospholipase D*) daha çok eksprese olduğu Kovaleski and Londo (20199 tarafından yapılan çalışmada vurgulanmıştır).



## Tomurcuklarda Dormansi Sürecinde Hormonal Etkileşim

### Absisik Asit (ABA) metabolizması ve dormansi

ABA'nın tomurcuk endodormansisinin düzenlenmesindeki rolü literatürde tartışılmış ve ABA seviyelerinin sonbaharda arttığı ve daha kısa gün uzunluğunun bir işareti olarak hareket ettiği öne sürülmüştür. Bu da varsayımsal olarak hücre proliferasyonunun ve sürgün büyümesinin inhibisyonu ve endodormansinin indüklenmesi ile sonuçlanmaktadır (Zheng ve ark., 2015).

ABA'nın bitkilerdeki birincil rolü, büyümeyi bastırmak ve organ yaşlanmasını ve absisyonunu teşvik etmektir (Finkelstein, 2013; Zheng ve ark. 2015). Bitki hormonu ABA, bitki büyüme ve gelişmesinde çok sayıda düzenleyici görevi bulunmakta ve aynı zamanda stres tepkilerinin önemli bir habercisidir (Finkelstein, 2013). Bunun ışığında ABA, dormansiyi düzenlemede özel bir öneme sahiptir, çünkü dormansi özünde meristematik büyümenin askıya alınmasıdır ve başarılı bir dormansi oluşumu, genel bitki büyümesinin durdurulmasını gerektirir (Cooke ve ark., 2012). ABA'nın tomurcuk dormansisini düzenlemedeki merkezi rolü, birçok fizyolojik, genetik ve moleküler çalışmada kapsamlı bir şekilde çalışılmıştır (Zheng ve ark., 2015, Liu and Sherif 2019, Pan ve ark., 2021).

Endojen ABA düzeylerinin dormansi oluşumunda arttığı ve dormansi salınımına (ED'den EKD'ye geçiş) doğru azaldığı yaygın olarak gözlenmiştir. Örneğin, asma (*Vitis vinifera*) tomurcuklarındaki ABA içeriği, dormansinin başlangıcında üç kata kadar artar ve daha sonra, dormansinin serbest bırakılmasına doğru kademeli olarak azalır (Zheng ve ark., 2015). Çok yıllık bitkilerde büyüme ve etkili stres tepkilerini sağlamak için ABA metabolizması koordine edilir. ABA biyosentez mekanizması kapsamlı bir şekilde birçok araştırmacı tarafından çalışılmıştır (Marin ve ark. 1996, Milborrow, 2001, Finkelstein, 2013, Liao ve ark., 2018). ABA üretiminin ilk adımı, zeaksantin epoksidaz (ZEP) tarafından zeaksantin'in antheraksantine epoksidasyonudur. Daha sonra, anteroksantin, 9-cis-epoksikarotenoid dioksijenaz (*NCED*) tarafından ksantoksin oluşturmak üzere parçalanmış neoksantin veya violaksantine dönüştürülür (Liotenberg ve ark., 1999, Taylor ve ark. 2000). ABA biyosentezinin uyku halini kontrol etmede rol oynadığını göstermiştir. ABA sentetik enzimi, şeftali (Wang ve ark., 2015), armut (*P. pyrifolia*) (Li ve ark., 2018) ve asma (Zheng ve ark., 2015) türlerinde, *NCED*'nin dormansi başlangıcında yüksek regülasyonu ve dormansi salınımı sırasında düşük regülasyonu olduğu belirtilmiştir. Asmadaki *NCED* genlerinin üç homologu arasında, dormansi sırasında sadece *NCED1* tespit edilmiştir (Zheng ve ark., 2015). Bu bulgular, *NCED* genlerinin muhtemelen nispeten bağımsız mekanizmalar tarafından düzenlendiği ve organa özgü bir şekilde ifade edildiği karmaşık bir düzenleyici ABA biyosentez ağının varlığını göstermektedir.

### Giberellinler (GA3)

Tomurcuklarda dinlenmeden önce ve sonra biyoaktif GA seviyelerinde önemli değişiklikler olduğu için dinlenme sürecini modüle eden önde gelen bir fitohormondur (Cooke ve ark., 2012). Genel olarak, GA seviyeleri dormansi indüksiyonunda aşağı regüle edilirken dormansi salınımı veya tomurcuk patlaması sırasında yukarı regüle edilmektedir. GA içeriğinin bu tür dinamikleri tatlı kiraz (*P. avium*), hibrit kavak, asma ve Japon kayısı (*P. mume*) gibi birçok odunsu türde rapor edilmiştir (Rinne ve ark., 2011, Zhuang ve ark., 2013, Zhuang ve ark., 2015, Zheng ve ark., 2018).

### Etilen

Asmalarda dormansinin mekanizması yönünde son yıllarda yoğun çalışmalar yapılmaktadır. Etilen (ET) ile ABA metabolizması arasında bir etkileşim olduğu bilinmektedir (Shi ve ark., 2018). Olgunlaşma hormonu olarak tanınmasına rağmen, ET, tohum çimlenmesi, çiçeklenme, absisyon, yaşlanma ve stres tepkileri dahil ve bunlarla sınırlı olmamak üzere bir dizi başka biyolojik süreç

üzerinde geniş kapsamlı etkilere sahiptir (Bleecker ve Kende, 2000). ET'nin uyku durumundaki işlevi, biyosentezi ve sinyal iletimi ile yakından ilişkilidir. ET biyosentezi, metioninin SAM sentetaz tarafından S-adenoil-metionine (SAM) dönüştürülmesiyle başlar (Iqbal ve ark., 2013). Sonraki hız sınırlayıcı ve kararlı adımda, SAM, ACC sentaz (ACS) tarafından 1-aminosiklopropan-1-karboksilik aside (ACC) dönüştürülür (Liu and Sherif 2019).

### Sitokininler

Sitokininler hücre bölünmesi, hücre farklılaşması, apikal baskınlık, yaprak yaşlanması ve stres toleransı dahil olmak üzere çeşitli bitki süreçlerinde önemli roller oynayan adenin türevli küçük bileşikler grubudur (Sakakibara, 2006, Zürcher and Müller, 2016). Sitokininlerin etkileri hücre ve doku tiplerine, gelişim evresine ve çevresel koşullara oldukça bağlıdır, bu nedenle sitokininler meristem aktivitesini ve morfogenezi modüle etmede özellikle önemlidir (Zhang ve ark., 2005).

### Oksin

Oksinin, bir apikal baskınlık fenomeninde, kök uzamasını teşvik ettiği ve yan tomurcukların büyümesini bastırdığı uzun yıllardır bilinmektedir. Son bulgular, oksinin ayrıca bitki yaşlanması, çiçeklenme ve stres tepkilerinde yer aldığını göstermektedir (Fendrych ve ark., 2016). Doğal olarak oluşan dört tip oksin arasında, IAA en bol bulunan ve iyi çalışılmış olanıdır (Simon ve Petrášek, 2011). IAA biyosentezi iki aşamalı bir dönüşümü içerir: ilk aşamada, IAA öncüsü triptofan, bir amino transferaz tarafından intole-3-pirunvaya (IPA) dönüştürülür; ikinci adımda, IPA, flavin monooksijenaz (YUC) tarafından IAA'ya oksitlenir ve bu reaksiyon, IAA sentez yolunda hız sınırlayıcı bir adımdır. Oksin biyosentezi esas olarak sürgün uçlarında ve genç yapraklarda meydana gelir. Oksin, aynı zamanda oksin homeostazının korunmasında da rol oynayan, PIN-FORMED proteinler (PIN) adı verilen özel membran taşıyıcılar aracılığıyla bazipetal olarak (uçtan tabana) taşınır (Muller and Leyser, 2011). Oksin sinyal iletim yolunda, Aux/IAA'lar, oksin yokluğunda AUXIN Response Faktörlerine (ARF'ler) bağlanan ve bunların aktivitesini engelleyen transkripsiyonel baskılayıcılardır. ARF, oksine yanıt veren genlerin promotör bölgesindeki Oksin Response Elements (ARE'ler) bağlanabilir ve hem aktivatör ARF'ler hem de baskılayıcı ARF'ler tanımlanmıştır (Leyser, 2018). Oksinin varlığında, Aux/IAA'lar, oksinle tetiklenen Ubiquitin bozulmasına maruz kalır.

### SONUÇ

Çok yıllık meyve türleri için, küresel ısınma bağlamında, yetersiz soğuk birikimi nedeniyle, çiçeklenme kalitesini ve homojenliğini doğrudan etkilemesi ve dolayısıyla meyve üretiminde ciddi bir azalmaya yol açması nedeniyle endodormansi süreci gelecekte kritik bir adım olabilir. Absisik asit, gibberellin, etilen, oksin ve sitokininler dahil olmak üzere fitohormonlar, dormansi sürecinde etkili olup, bu süreci regüle eden en önemli hormon ise ABA'dır. Çok yıllık bitkilerde dormansi süreci ve mevsimsel iklim değişikliklerine bağlı olarak moleküler mekanizmasının aydınlatılması yönündeki çalışmalar halen devam etmektedir.

### KAYNAKLAR

- Arora R, Rowland LJ and Tanino K (2003). Induction and release of bud dormancy in woody perennials: a science comes of age. *HortScience* 38, 911–921. doi: 10.21273/HORTSCI.38.5.911
- Bleecker AB and Kende H (2000). Ethylene: a gaseous signal molecule in plants. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 16, 1–18. doi: 10.1146/annurev.cellbio.16.1.1
- Bruckner CH, Wagner Júnior A, Pimentel LD, Silva JOC, Santos CEM and Morgado MADO (2019). Chilling requirement evaluation of peach hybrids obtained among cultivars with high and low chilling

- requirements. *Acta Horticulturae*, Hague, n. 872, p. 177-180, 2010. DOI: 10.17660/ActaHortic.2010.872.22
- Chervin C and Fennell A. (2019). Ethanol sprays to release grapevine bud dormancy: a potential alternative to cyanamides. *OENO One* 2019, 4, 6661-666
- Cooke JE, Eriksson, ME and Junttila O (2012). The dynamic nature of bud dormancy in trees: environmental control and molecular mechanisms. *Plant Cell Environ.* 35, 1707–1728. doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02552.
- Díaz-Riquelme J, Grimplet J, Martínez-Zapater JM and Carmona MJ (2012). Transcriptome variation along bud development in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *BMC Plant Biol*, 12:181. doi: 10.1186/1471-2229-12-181.
- Fendrych M, Leung J and Friml J. (2016). TIR1/AFB-Aux/IAA auxin perception mediates rapid cell wall acidification and growth of *Arabidopsis* hypocotyls. *Elife* 5, e19048. doi: 10.7554/eLife.19048
- Fennell A. (2004). Freezing tolerance and injury in grapevines. *J. Crop Improvement* 10, 201–235. doi: 10.1300/J411v10n01\_09
- Fennell AY, Schlauch KA, Gouthu S, Deluc LG, Khadka V, Sreekantan L, Grimplet J, Cramer GR and Mathiason KL (2015). Short day transcriptomic programming during induction of dormancy in grapevine. *Front. Plant Sci.* 6:834. doi: 10.3389/fpls.2015.00834
- Finkelstein, R. (2013). Abscisic acid synthesis and response. *Arabidopsis Book* 11, e0166. doi: 10.1199/tab.0166
- Halaly T, Pang X, Batikoff T, Crane O, Keren A, Venkateswari J, Ogrodovitch A, Sadka A, Lavee S and Or E. (2008). Similar mechanisms might be triggered by alternative external stimuli that induce dormancy release in grape buds. *Planta*, 228 (2008), pp. 79-88
- Halaly T, Zion B, Arbel A, Regev R, Barak M and Or E (2011). Short exposure to sublethal heat shock facilitates dormancy release in grapevines. *Am. J. Enol. Viticult.*, 62 (2011), pp. 106-112
- Iqbal N, Trivellini A, Masood A, Ferrante A and Khan NA (2013). Current understanding on ethylene signaling in plants: the influence of nutrient availability. *Plant Physiol. Biochem.* 73, 128–138. doi: 10.1016/j.plaphy.2013.09.011.
- Liu J and Sherif SM (2019). Hormonal Orchestration of Bud Dormancy Cycle in Deciduous Woody Perennials. *Frontiers in Plant Science*. Vol:10, p.1136.
- Keller M (2015). Phenology and growth cycle. In: *The science of grapevines: Anatomy and physiology*. 2nd edn. Academic Press, London. pp. 59–99.
- Khalil-Ur-Rehman M, Sun L, Li CX, Faheem M, Wang W and Tao JM (2017). Comparative RNA-seq based transcriptomic analysis of bud dormancy in grape. *BMC Plant Biol.* 2017;17(1):18. Published 2017 Jan 19. doi:10.1186/s12870-016-0960-8.
- Kobayashi M, Horiuchi H, Fujita K, Takuhara Y, and Suzuki S (2012). Characterization of grape C-repeat-binding factor 2 and B-box-type zinc finger protein in transgenic *Arabidopsis* plants under stress conditions. *Plant Mol. Biol. Rep.* 39:7933–7939.
- Kovaleski AP, and Londo J (2019). Tempo of gene regulation in wild and cultivated *Vitis* species shows coordination between cold deacclimation and budbreak. *Plant Science*, Vol.: 287, 110178.
- Lang GA (1987). Dormancy: a new universal terminology. *HortScience*, 22, 817–820.
- Leyser O (2018). Auxin Signaling. *Plant Physiol.* 176, 465–479. doi: 10.1104/pp.17.00765



- Liao X, Li M, Liu B, Yan M, Yu X, Zi H, ve ark. (2018). Interlinked regulatory loops of ABA catabolism and biosynthesis coordinate fruit growth and ripening in woodland strawberry. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 115, E11542–E11550. doi: 10.1073/pnas.1812575115
- Liotenberg S, North H. and Marion-Poll A. (1999). Molecular biology of abscisic acid biosynthesis in plants. *Plant Physiol. Biochem.* 37, 341–350. doi: 10.1016/S0981-9428(99)80040-0
- Marin E., Nussaume L., Quesada A M, Sotta B, Huguency P and Frey A (1996). Molecular identification of zeaxanthin epoxidase of *Nicotiana plumbaginifolia*, a gene involved in abscisic acid biosynthesis and corresponding to the ABA locus of *Arabidopsis thaliana*. *EMBO J.* 15, 2331–2342. doi: 10.1002/j.1460-2075.1996.tb00589.x
- Milborrow B V (2001). The pathway of biosynthesis of abscisic acid in vascular plants: a review of the present state of knowledge of ABA biosynthesis. *J. Exp. Bot.* 52, 1145–1164. doi: 10.1093/jexbot/52.359.1145
- Muller D, Leyser O (2011). Auxin, cytokinin and the control of shoot branching. *Ann. Bot.* 107, 1203–1212. doi: 10.1093/aob/mcr069
- Pan W, Liang J, Sui J, Li J, Liu C, Xin Y, Zhang Y, Wang S, Zhao Y, Zhang J. ve ark. (2021). ABA and Bud Dormancy in Perennials: Current Knowledge and Future Perspective. *Genes* 2021, 12, 1635. <https://doi.org/10.3390/genes12101635>
- Richardson E A, Seeley SD, Walker DR (1974). A model for estimating the completion of rest for ‘Redhaven’ and ‘Elberta’ peach trees. *HortScience*, 9(4):331-332, 1974.
- Rinne P L, Welling A, Vahala J, Ripel L, Ruonala R, Kangasjarvi J. ve ark. (2011). Chilling of dormant buds hyperinduces Flowering Locus T and recruits GA-inducible 1,3-beta-glucanases to reopen signal conduits and release dormancy in *Populus*. *Plant Cell* 23, 130–146. doi: 10.1105/tpc.110.081307.
- Rubio S, Noriega X and Perez FJ (2019). ABA promotes starch synthesis and storage metabolism in dormant grapevine buds. *J. Plant Physiol.* 234, 1–8. doi: 10.1016/j.jplph.2019.01.004
- Sakakibara H, (2006). Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 431–449. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105231
- Shaltout AD and Unrath CR. (1983). Rest completion prediction model for ‘Starkrimson Delicious’ apples. *Journal of the American Society for Horticultural Science* , 108(6):957-961.
- Shi Z, Halaly-Basha T, Zheng C ve ark. (2018). Transient induction of a subset of ethylene biosynthesis genes is potentially involved in regulation of grapevine bud dormancy release. *Plant Mol Biol* 98, 507–523 (2018). <https://doi.org/10.1007/s11103-018-0793-y>
- Simon S, Petrášek J (2011). Why plants need more than one type of auxin. *Plant Sci.* 180, 454–460. doi: 10.1016/j.plantsci.2010.12.007.
- Smita S, Robben M, Deuja A, ve ark. (2021). Integrative Analysis of Gene Expression and miRNAs Reveal Biological Pathways Associated with Bud Paradormancy and Endodormancy in Grapevine. *Plants (Basel)*. 2021;10(4):669. doi:10.3390/plants10040669
- Taylor IB, Burbidge A, Thompson AJ (2000). Control of abscisic acid synthesis. *J. Exp. Bot.* 51, 1563–1574. doi: 10.1093/jexbot/51.350.1563
- Vergara R, Parada F, Rubio S, Pérez FJ (2012). Hypoxia induces H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> production and activates antioxidant defence system in grapevine buds through mediation of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and ethylene. *Journal of Experimental Botany*, 63, 4123–4131.
- Wang M, Vannozzi A, Wang G. ve ark. (2014). Genome and transcriptome analysis of the grapevine (*Vitis vinifera* L.) WRKY gene family. *Hortic Res* 1, 14016. <https://doi.org/10.1038/hortres.2014.16>

- Wang D, Gao Z, Du P, Xiao W, Tan Q, Chen X, ve ark. (2015). Expression of ABA metabolism-related genes suggests similarities and differences between seed dormancy and bud dormancy of peach (*Prunus persica*). *Front Plant Sci.* 6, 1248. doi: 10.3389/fpls.2015.01248.
- Wang FP, Zhao P P, Zhang L, Zhai H, Abid M, Du YP (2022). The VvWRKY37 Regulates Bud Break in Grape Vine Through ABA-Mediated Signaling Pathways. *Frontiers in Plant Science*, Vol: 13. 1-13p.
- Weinberger JH (1950). Chilling requirements of peach varieties. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 56:122-128.
- Wisniewski M, Norelli J. and Artlip T. (2015). Overexpression of a peach CBF gene in apple: a model for understanding the integration of growth, dormancy, and cold hardiness in woody plants. *Front Plant Sci.* 6, 85. doi: 10.3389/fpls.2015.00085
- Zabadal T, (2007). Winter Injury to Grapevines and Methods of Protection,– Michigan State University, 44pp.: <http://migarden.msu.edu/uploads/files/e2930.pdf>.
- Zhang K, Diederich L and John PC (2005). The cytokinin requirement for cell division in cultured *Nicotiana plumbaginifolia* cells can be satisfied by yeast Cdc25 protein tyrosine phosphatase. Implications for mechanisms of cytokinin response and plant development. *Plant Physiol.* 137, 308–316. doi: 10.1104/pp.104.051938
- Zheng C, Kwame Acheampong A, Shi Z, Halaly T, Kamiya Y, Ophir R ve ark. (2018). Distinct gibberellin functions during and after grapevine bud dormancy release. *J. Exp. Bot.* 69, 1635–1648.
- Zheng C, Halaly T., Acheampong AK, Takebayashi Y, Jikumaru Y., Kamiya Y, ve ark. (2015). Abscisic acid (ABA) regulates grape bud dormancy, and dormancy release stimuli may act through modification of ABA metabolism. *J. Exp. Bot.* 66, 1527–1542.
- Zhuang W, Gao Z, Wang L, Zhong W, Ni Z and Zhang Z (2013). Comparative proteomic and transcriptomic approaches to address the active role of GA4 in Japanese apricot flower bud dormancy release. *J. Exp. Bot.* 64, 4953–4966.
- Zhuang W, Gao Z, Wen L, Huo X, Cai B and Zhang Z (2015). Metabolic changes upon flower bud break in Japanese apricot are enhanced by exogenous GA4. *Hortic. Res.* 2, 15046.
- Zürcher E and Müller B (2016). “Cytokinin synthesis, signaling, and function—advances and new insights,” in International review of cell and molecular biology. Elsevier, Cambridge, Massachusetts: Academic Press. 234: 1–38.