

## Asma Fitoaleksinleri

Nurhan KESKİN<sup>1</sup>

Birhan MARASALI KUNTER<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Ankara Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bahçe Bitkileri Bölümü, Ankara

**Özet:** Bitki savunma mekanizmalarının ürünleri olan fitoaleksinler, bitkilerin biyotik veya abiyotik bir stres faktörü ile karşılaştıklarında, sentezledikleri düşük molekül ağırlığındaki antimikrobiyal yapıda organik bileşiklerdir. Fitoaleksin sentezinin başlamasında en etkili yapılar enzimlerdir. Enzimleri harekete geçiren ise biyotik ya da abiyotik uyarıcılardır. Asmalarda stres koşulları altında stilben grubu fitoaleksinler sentezlenmektedir. Stilbenler, en fazla uyarılmış yapraklarda ve meyve kabuğunda üretilirler. Stilben bileşikleri içerisinde daha fazla üretilen ve dikkati çeken organik ürün resveratrol (3,5,4'-trihydroxystilbene)'dür. Son yıllarda sağlık üzerindeki olumlu etkilerinin anlaşılmasıyla resveratrol önemli bir ürün haline gelmiştir. Antioksidan, antitümör ve antimutagen özellikleri nedeniyle resveratrol, insan sağlığı için doğal kimyasal bir koruyucu olarak tanımlanmaktadır.

**Anahtar kelimeler:** fitoaleksin, stilben, stres, asma

## Grapevine Phytoalexins

**Abstract:** Phytoalexins are low weight antimicrobial compounds synthesized when plants are under biotic or abiotic stresses. Enzymes produced after induced by stress factors in are the main structures that start phytoalexin synthesis. Grapevine synthesizes stilbene phytoalexins under stress conditions. Stilbenes are mostly produced in induced leaves and berry skin. Resveratrol (3,5,4'-trihydroxystilbene) its most produced and prominent stilbene compound. After discovering very important effects on human health, resveratrol has been studied in great detail. It is described and as a natural chemopreventive due to its antioxidant, antitumour and antimutagenic properties.

**Key words:** phytoalexin, stilbene, stress, grapevine

### Giriş

Bitkilerin biyotik veya abiyotik bir stres faktörü ile karşılaştıklarında sentezledikleri düşük molekül ağırlığındaki antimikrobiyal organik bileşiklere fitoaleksinler adı verilmektedir. Fitoaleksinler, bitki savunma mekanizmalarının ürünleri olarak sentezlenen, sekonder (ikincil) metabolitlerdir. Çok düşük miktarlarda sentezlenmekte olan bu maddelerin; bitkilerin, stres koşulları altında korunma ve dayanım mekanizmalarını oluşturmalarında rol oynadıkları bilinmektedir (Jeandet ve ark. 1991, Adrian ve ark. 1996, Fregoni ve ark. 2000, Keller ve ark. 2000, Anonymous 2003). Son yıllarda ise, bu maddelerin insan sağlığı açısından etkileri önem kazanmıştır. Bu nedenle, fitoaleksin üretiminin mekanizması, hem bitkide (*in vivo*) hem de bitkinin hücre ve doku kültürlerinde (*in vitro*) farklı metabolik yollarla açığa çıkabilmeleri üzerinde çalışılmaktadır.

Fitoaleksin teriminin kullanımı 1940 yılında, Müller ve Börger tarafından önerilmiştir. 'Phytoalexin', Yunanca bir terim olup; phyton: bitki, alexein: koruyan madde anlamındadır. Yapılan çalışmalarda, 21 familyada 100'den fazla bitki türünde fitoaleksinlerin sentezlenebildiği belirlenmiştir (Keller ve ark. 2000). Üstün (1990), ilkel bitkilerde fitoaleksin bulunmadığını bildirmiştir.

Bitki hücrelerinde varlığı saptanan fitoaleksinler; poliasetilenler, thiopenler, seskiterpenler, diterpenler, kumarin ve izokumarinler, kalkanlar, izoflavonoidler, stilbenler ve alkaloidler gibi farklı kimyasal sınıflarda yer almaktadır (Sökmen ve Gürel 2001).

Fitoaleksinleri biriktirme yeteneği çok sayıda bitki türünde incelenmiş olup, küçük farklılıklar dışında sentezin yapısal olarak benzerlik gösterdiği anlaşılmıştır (Bavaresco ve Fregoni 2001). Fitoaleksinlerin biyosentezi

üç temel metabolizma yolunu içermektedir (Ersek ve Kiraly 1986). Bunlar,

- a) Asetat-mevalonat yolu (pathway),
- b) Asetat-melonat yolu,
- c) Şikimik asit yolu

Fitoaleksin sentezin başlamasında enzimler etkilidir. Bazen tek bir fitoaleksinin sentezlenebilmesi için 20'den fazla enzime gerek duyulabilmektedir. Enzimleri harekete geçiren ise biyotik ya da abiyotik uyarıcılardır (Sökmen ve Gürel 2001, Üstün 1990).

### Bitki Hastalıklarına Dayanıklılık Mekanizmaları

Fitoaleksinler sağlıklı bitkilerde bulunmazlar (Bavaresco ve Fregoni 2001). Hastalık etmenlerinin bitkiyi enfekte etmesinin hemen ardından enfekte olan yerde birikerek bitkinin patojene karşı mücadelesini başlatırlar. Bazı patojenler, konakçılarında fitoaleksin sentezini inhibe eden moleküller salgılayabilmektedir. Bazı patojenler ise bitkiye çok hızlı nüfuz ederek, konakçının patojeni durdurmak için yüksek miktarda fitoaleksin biriktirmesinden önce, tüm dokuları işgal edebilmektedir (Darvill ve Albersheim 1984). Konakçıya çok iyi uyum sağlayan patojenler de bulunmaktadır. Bu tip hastalık etmenleri hücre çeperleri boyunca, hücrelerarası boşluklarda yayılmakta, hücre ve dokulara zarar vermediği için konakçının korunma mekanizmalarını harekete geçirememektedir. Bu gibi durumlarda patojen, bitkinin büyük bir kısmında kolonize olup yayılana kadar fitoaleksin birikimi olmamaktadır (Uslu-Kıran 2004).

Hart (1981), hastalığa dayanıklılıkla fitoaleksin ilgisinin dayandığı kriterleri şöyle tanımlamıştır:

- Fitoaleksinler, bitkinin patojen tarafından zararlanmış kısımlarında bulunmalıdır,
- Patojenlerin *in vivo* büyümelerini engelleyecek şekilde yeteri kadar bulunmalıdır,
- Gözlenen hastalığa karşı dayanıklılık oluşturmak için uygun zamanda depolanmalıdır,
- Bitki derişimindeki deęişimler, patojene hassasiyetteki deęişimlere uymalıdır.

Fitoaleksinlerin, patojenler üzerinde toksik bir etkiden çok, yapısal bozulmalara neden olduđu ve böylece hücre zarlarında geçirgenlięin kontrol edilememesi sonucu patojen hücrelerine ait hücre sıvısının dıřarı sızmasına yol açtığı yönünde bulgular elde edilmiştir (Elliatioęlu ve ark. 1999).

#### Fitoaleksin ve Biyotik/Abiyotik Elisitörler

Fitoaleksinlerin üretimi bir etki-tepki mekanizmasının sonucu olduğundan, bu maddelerin üretimini teşvik eden farklı uygulamaların da olabileceęi düşünölmüştür. Bitkilerde fitoaleksin sentezini teşvik edici maddelere ilk olarak uyarıcı (inducer) ismi verilmiştir. Daha sonra Keen, bu maddeleri açığa çıkarıcı (elicitor) olarak tanımlamıştır (Üstün 1990, Uslu-Kıran 2004).

Fitoaleksin sentezine yol açan elisitörler; biyotik elisitörler (polisakkaritler, proteinler, glikoproteinler, bakteri, mantar ve hatta bitkisel kaynaklı hücre duvarı parçalanma ürünleri vb.) ve abiyotik elisitörler (Ultra viyole (UV), ağır metal iyonları vb.) olmak üzere iki gruba ayrılırlar. Biyotik elisitörler, oluşum ve birikim durumlarına göre 4 ana başlıkta toplanabilir (Sökmen ve Gürel 2001). Bunlar,

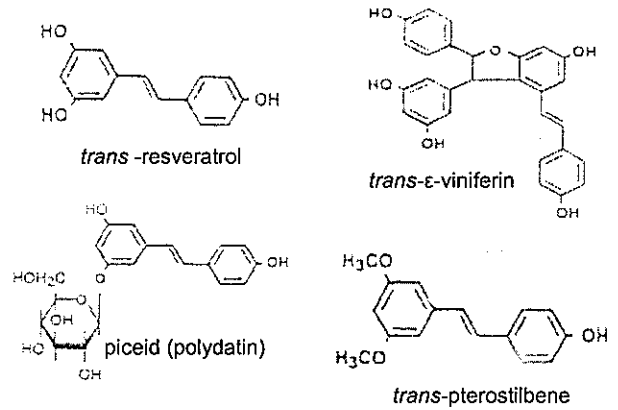
- Doğrudan mikroorganizmalar tarafından salınan ve bitki hücrelerince tanınanlar,
- Mikroorganizmaların bitki hücre duvarlarındaki işlevi sonucu oluşanlar,
- Mikroorganizma üzerinde bitki enzimlerinin işlev görmesi ile oluşanlar,
- Çeşitli uyarıcı etkenlere yanıt olarak bitki hücreleri tarafından oluşturulan ve ortama salınan (endojen) ve her zaman doğada mevcut olan bileşikler' dir.

#### Asmada Fitoaleksinlerin Tanımlanması

Fitoaleksinler birçok bitki türü tarafından üretilmekle birlikte, tüketilebilir türlerin sayısı daha sınırlıdır. Fitoaleksin üretiminin belirlendięi türlerden olan asmalar, insan beslenmesine farklı deęerlendirme şekilleri ile konu olması nedeniyle önem kazanmaktadır. Asmalarda fitoaleksinlerin üretilbildięi ilk olarak Langcake ve Pryce (1976) tarafından stilbenlerin belirlenmesiyle tanımlanmıştır. Araştırmacılar, stilbenleri *Botrytis cineraea* (gri küf) ile enfekte olmuş farklı üzüm çeşitlerinin (Cabernet Sauvignon, Gordo, Sultani, Clare, Müller-Thurgau, RieslingxSylvaner) yapraklarında belirlemişlerdir. *Botrytis* ile ileri derecede zararlanmış bölgelere komşu olan sağlıklı hücreler, 360 nm'lik düşük dalga boylu radyasyon altında parlak mavi renkli ışık (flüorışı) oluşturmuşlardır. Benzer şekilde bu parlak mavi ışık, 10 dakika 254 nm'lik kısa dalga boylu radyasyon uygulanan sağlıklı yapraklarda da ortaya çıkmıştır. Konakçının savunma mekanizmasıyla doğrudan ya da dolaylı ilişkili

olan ve enfeksiyona karşı tepki olarak bitkiler tarafından üretilen flüorışı özellięine sahip bu bileşikler, ilk buldukları zamandan beri araştırmacıları düşündürmüş ve onlar için potansiyel ilgi alanı oluşturmuştur (Bavaresco ve Fregoni 2001).

Asma stilbenlerine, *trans*- ve *cis*-resveratrol, resveratrolün glikoziti olan piceid (polydatin), viniferinler ( $\epsilon$ -viniferin,  $\alpha$ -viniferin,  $\beta$ -viniferin,  $\gamma$ -viniferin), pterostilben, astringin, piceatannol (astringinin) ve dięer resveratrol trimer ve tetramerleri gibi pek çok bileşik dahildir (Şekil 1).



Şekil 1. Asmada bulunan bazı stilben grubu fitoaleksinlerin kimyasal yapıları

Asmada stilben grubu bileşikler içerisinde en çok üretilen ve dikkat çeken organik ürün resveratrol (3,5,4'-trihidroksystilbene)'dür. Resveratrol, UV uygulanmamış sağlıklı yapraklarda belirlenemezken, UV uygulanmış yapraklarda 50-100  $\mu\text{g gfw}^{-1}$  arasında deęişen miktarlarda bulunmaktadır (Langcake ve Pryce 1976). Bu oran *Vitis vinifera*'dan farklı olarak *Vitaceae* familyasının dięer üyelerinde 396  $\mu\text{g gfw}^{-1}$ 'a kadar çıkabilmektedir (Bavaresco ve Fregoni 2001). Yaprak ekstraktları ışıktan korunduğunda, *trans*- izomer saf olarak elde edilir. Ancak, izolasyon boyunca ışıktan koruma söz konusu olmadığında, izomerizasyon uyarılır ve resveratrol *cis*-forma dönüşür. Resveratrol, *Plasmopora viticola* (mildiyö) ve *Uncinula necator* (külleme) ile enfekte edilmiş asma yapraklarında da belirlenmiştir. Ayrıca Müller-Thurgau'nun tacı meydana getiren odunlaşmış dalların dokularında gözlenmiş ve miktarı 700  $\mu\text{g gfw}^{-1}$ 'e kadar çıkmıştır. Dolayısıyla, bu stilbenik bileşik dallarda ve uyarılmış yapraklarda da bulunmaktadır.

Langcake ve Pryce (1977a, 1977b) tarafından yapılan sonraki çalışmalarda, asmada resveratrolün kimyasal yapısı ile benzer başka bileşiklerin de bulunduğu belirlenmiştir. Araştırmacılar bu bileşiklere genel bir ifadeyle "viniferinler" adını vermişlerdir. *Botrytis* ile bulaştırılmış veya UV uygulanmış yapraklarda bu bileşiklerin sentezlenebildięi, sağlıklı ya da UV uygulanmamış yapraklarda ise sentezlenemedięi belirlenmiştir. Bu durum karşısında aynı araştırmacılar, viniferinlerin aslında resveratrolün oligomerleri olduęunu belirterek bu bileşikleri;  $\epsilon$ -viniferin (resveratrolün dehidromeri),  $\alpha$ -viniferin (devirli trimeri),  $\beta$ -viniferin (devirli tetrameri) ve  $\gamma$ -viniferin (yüksek polimerize olmuş oligomeri) olarak adlandırmışlardır. *Botrytis* ile bulaşık yapraklarda ise  $\alpha$ -

viniferin daha yüksek bulunan antifungal bileşik olmuştur (50 µg gfw<sup>-1</sup>'den daha fazla ). Bunu 10 µg gfw<sup>-1</sup> ile ε-viniferin izlemiştir. UV uygulanmış yapraklarda; α-viniferin (20 µg gfw<sup>-1</sup> ) ve ε-viniferin (15 µg gfw<sup>-1</sup> )'e ek olarak β-viniferin (9 µg gfw<sup>-1</sup>) ile γ-viniferin (80 µg gfw<sup>-1</sup>) de gözlenmiştir. ε-viniferin aynı zamanda odunlaşmış dalların dokularında da belirlenmiştir (500 µg gfw<sup>-1</sup>).

Langcake ve ark. (1979) ise, Mildiyö ile bulaştırılmış ve UV uygulanmış Cabernet Sauvignon yapraklarında daha önce tanımlanmayan bir stilben olan trans-pterostilben (3,5-dimethoxy-4' hydroxystilbene) molekülünü ekstarakte etmiştir (22 µg gfw<sup>-1</sup>). *In vitro* testlerde bu bileşimin viniferinlerden daha fungitoksik olduğu dikkati çekmiştir. Resveratrol ve viniferinler gibi pterostilben de sağlıklı yapraklarda gözlenememiştir. Ayrıca pterostilben gri küf ile enfekte olmuş asma yapraklarında zararlanmış bölgelerde mavi ışık sergilemediği gibi kök bölgesinde ve odunlaşmış dokularda da belirlenememiştir.

### Biyotik Elisitörler

Gri küf (*Botrytis cinerea*), mildiyö (*Plasmopara viticola*), ölü kol (*Phomopsis viticola*), tane çürüklüğü (*Rhizopus stolonifer*) gibi fungal etmenlerin bulaştığı asmalarda stilbenler fitoaleksinler gibi davranırlar. Bu gibi koşullarda belirlenebilen stilbenler; *trans-resveratrol*, ε-viniferin, α-viniferin ve pterostilbendir. Bunlar yapraklarda ve meyve kabuğunda üretilirler (Çizelge 1).

Uyarılamamış yapraklar ve meyveler stilbenleri sentezleyemezler. Hastalıklara karşı dayanıklı genotipler, (Amerikan türleri ve türler arası hibritler) uyarılmadan sonra hızla ve yüksek miktarda yaprakta ve meyvede fitoaleksinin birikimi gösterirken, hassas genotiplerde fitoaleksinin sentezi yavaş ve düşük miktarlardadır (Bavaresco ve Fregoni 2001).

Jeandet ve Sbaghi (1992), Pinot noir, Chardonnay ve Cabernet Sauvignon çeşitlerinde *in vitro* bitkilerde resveratrol üretimini uyaran elisitörlerin seçimi ve resveratrol üretim kapasitesi üzerinde gerçekleştirdikleri çalışmalarında, yapraklarda resveratrol üretebilme kapasitesi düşük Pinot noir ve Chardonnay (67 µmg g<sup>-1</sup> ve 82 µmg g<sup>-1</sup>) çeşitlerini, *Botrytis cinerea*'ya hassas; bu çeşitlere göre yaklaşık iki kat daha fazla resveratrol üretebilme yeteneğine sahip Cabernet Sauvignon çeşidini (151 µmg g<sup>-1</sup>) orta düzeyde dayanıklı olarak tanımlamışlardır.

Sbaghi ve ark. (1995) ise, 13 *Vitis* tür ve çeşidinde, *in vitro* koşullarda elisitör aracılığı ile uyarılan resveratrol üretimi ile *Botrytis cinera* etmenine dayanım arasındaki ilişkileri inceledikleri çalışmalarında, resveratrol üretim kapasitesi ile *Botrytis*'e dayanım arasında doğrusal bir ilişki bulmuşlardır. Genotipler içerisinde yalnız *Vitis labrusca* türü ile Carignan çeşidi bu doğrusal ilişkiyle uyumlu bulunmamıştır. Araştırmacılar bu sonucu, gri küf etmenine dayanımda, resveratrol dışındaki diğer fitoaleksinlerin veya diğer etmenlerin de etkili olabileceği şeklinde yorumlamışlardır.

Çizelge 1. Biyotik elisitörler ile *Vitis* türlerinde üretimi uyarılan stilben bileşikleri (Bavaresco ve Fregoni 2001)

Organ	Elisitör	Stilben bileşiği	Derişim (µg gfw <sup>-1</sup> )
Yapraklar	<i>Botrytis cinerea</i>	<i>Trans-resveratrol</i>	4.79-9.40
		α-viniferin	26.70-72.40
		ε-viniferin	9.59-15.83
	<i>Plasmopara viticola</i>	<i>Trans-resveratrol</i>	10
		ε-viniferin	100
		<i>Trans-pterostilbene</i>	22
	<i>Bacillus</i> sp.	<i>Trans-resveratrol</i>	31.06-78.30
Tane kabuğu	<i>Botrytis cinerea</i>	<i>Trans-resveratrol</i>	4-7
Tane eti	<i>Botrytis cinerea</i>	<i>Trans-resveratrol</i>	<0.10
Çekirdekleri çıkartılmış tane	<i>Botrytis cinerea</i>	<i>Trans-resveratrol</i>	1.32-6.56
		ε-viniferin	2.26-10.30
		<i>trans-pterostilbene</i>	0.10-0.24
Bütün meyve	<i>Rhizopus stolonifer</i>	<i>trans-resveratrol</i>	18
		<i>trans-pterostilbene</i>	15

### Abiyotik Elisitörler

Fungus ve bakterilerin yanı sıra, asmada stilben fitoaleksinleri; UV, alüminyum klorit (AlCl<sub>3</sub>), ozon, yaralama, fasetil-Al (alüminyum etil fosfit) gibi abiyotik faktörlerle de açığa çıkabilmektedir (Çizelge 2).

UV uygulamasının, bitkilerdeki savunma genlerinin hızlı kopyalanmasına sebep olduğu bilinmektedir (Chappel ve Hahlbrok 1984). Ayrıca UV uygulaması ile bitki metabolizmasında önemli değişiklikler meydana gelmekte ve bu değişiklikler fitoaleksinlerin oluşumunda rol oynayan enzimlerin sentezini sağlayan bir dizi tepkimeleri başlatmaktadır (Cantos ve ark. 2000; Melzoch ve ark. 2001). Türler arası melezler ile *Vitis vinifera* çeşitlerinde resveratrol birikimini test etmek amacıyla genç ve yaşlı yapraklarda UV, mekanik zararlar ve CuSO<sub>4</sub> gibi değişik uyarıcıların etkisi incelendiğinde resveratrol derişimine ait en yüksek değer UV uygulamasından alındığı bildirilmiştir (Sardi ve ark. 2000).

Adrian ve ark. (1996), asmalarda resveratrol sentezini uyarmak ve patojenlere karşı dayanıklılığı artırmak amacıyla yaptıkları çalışmalarda; asma yapraklarında resveratrol sentezi için AlCl<sub>3</sub>'ünde etkili bir elisitör olduğu sonucuna ulaşmışlardır.

Sarig ve ark. (1997), hasat sonrası, sofralık üzümde önemli zararlara yol açan *Rhizopus stolonifer*'e karşı üzümlere inokulasyondan önce ve sonra ozon uygulamışlardır. Böylece hem stilben fitoaleksinlerinin uyarılması sağlanmış hem de üzümde yüzey sterilizasyonu sağlanmıştır. Araştırma sonucunda 22 µg gfw<sup>-1</sup> resveratrol ve 1.5 µg gfw<sup>-1</sup>'de pterostilben belirlenmiştir.

Bavaresco ve ark. (1997), sağlıklı taneleri yaralama ile stilben üretimini sağlayabilmişlerdir. Araştırmacılar, mekanik hasat sırasında tanelerin yaralanmasının abiyotik

elisitör olarak davranış göstermesinin olası olduğunu belirtmişlerdir.

Fosetil-AI, *Vitis* türlerinde *Plasmopara viticola* ve *Oomyces* funguslarına karşı doğrudan ve dolaylı sistemik fungusit aktivitesindedir. Bu madde ilk olarak mantarın metabolizmasını engellemekte ve konakçı - patojen etkileşiminin fizyolojisini değiştirmektedir. Böylece fitoaleksinlerin tepkisini başlatarak bitki dayanıklılığını sağlamaktadır (Bavaresco ve Fregoni 2001).

Çizelge 2. Abiyotik elisitörler ile *Vitis* türlerinde stilben bileşiklerinin uyarılması

Organ	Elisitör	Stilben bileşiği	Değişim ( $\mu\text{g gfw}^{-1}$ )
Yaprak	UV	<i>trans-resveratrol</i>	50-750
		$\alpha$ -viniferin	20
		$\epsilon$ -viniferin	15
		$\beta$ -viniferin	9
		$\gamma$ -viniferin	80
		<i>trans-pterostilbene</i>	9
	Fosetil-AI	<i>trans-resveratrol</i>	170-350
$\epsilon$ -viniferin		4.11-12.57	
Tane kabuğu	UV	<i>trans-resveratrol</i>	0.30-15.80 $\mu\text{g sq. cm}^{-1}$
		<i>trans-resveratrol</i>	50-100
Tane eti	UV	<i>trans-resveratrol</i>	1-3
		<i>trans-resveratrol</i>	22
Bütün meyve	Ozon	<i>trans-pterostilbene</i>	1.50

### Stilbenik Bileşiklerin Önemi

Asmalarda stilben grubu maddelerin fungal dayanım ile ilişkisinin yanı sıra; son yıllarda sağlık üzerindeki olumlu etkilerinin anlaşılmasıyla özellikle resveratrol önemli bir ürün haline gelmiştir. Antioksidan, antitümör ve antimutagen özellikleri nedeniyle resveratrol, insan sağlığı için doğal kimyasal bir koruyucu olarak tanımlanmaktadır (Sardi ve ark. 2000, Moriarty ve ark. 2001).

Resveratrol, düşük yoğunluklu lipoproteinlerin (LDL) ve trombositlerin kılcal damarlarda birikmesini engelleyerek, koroner kalp hastalıkları riskini azaltmaktadır (Frankel ve ark. 1993). Ayrıca hücrelerde değişim sonucunda tümör oluşumuna izin verebilecek hücre içi moleküller üzerine serbest radikallerin bağlanmasını önleyerek kanser oluşumunu engellemektedir. Tang ve ark. (1997), yaptıkları bir araştırmada, tümör oluşmuş farelere 18 hafta boyunca 2 kez 1, 5, 10 veya 25  $\mu\text{mol}$  resveratrol verildiğinde, tümör sayısının kontrole göre sırasıyla; % 50, % 63 ve % 88 oranında azaldığı belirlenmiştir. Diğer bir araştırmada ise kanserli farelerde resveratrolün lezyon gelişimini engellediği ve deride tümör oluşumunu azalttığı saptanmıştır (Carbo ve ark. 1999).

### Sonuç

Temel besin maddesi olarak kullanılmalarının yanı sıra, sentezlemiş oldukları ikincil ürünler sayesinde kimya, kozmetik ve zirai mücadele sektörlerinde ekonomik açıdan önemli ve yeri doldurulamaz bazı kimyasallar da bitkilerden elde edilmektedir. Önceleri çeşitli metabolik olaylar sonucunda ortaya çıkan artık maddeler veya yan ürünler olduğu düşünülen ikincil ürünlerin, aslında bitki türlerine göre farklılıklar gösteren özel maddeler olduğu anlaşılmıştır. Bugün ikincil bitki ürünleri; bitki hayatında

vazgeçilmez olan karbonhidrat, yağ ve aminoasit gibi birincil ürünlerin değişimi sonucu oluşan yeni ürünler olarak kabul edilmekte ve 1960'lı yıllardan bu güne üzerinde yoğun olarak çalışmalar devam etmektedir.

### Kaynaklar

- Adrian, M., Jeandet, P., Bessis, R. and Joubert, M.J. 1996. Induction of Phytoalexin (Resveratrol) Synthesis in Grapevine Leaves Treated with Aluminum Chloride (AlCl<sub>3</sub>). J. Agric. Food Chem. 44:1979-1981.
- Anonymous, 2003. <http://www.csu.edu.au> (Research Project at the National Wine&Grape Industry Centre web sayfası)
- Bavaresco L, and Fregoni, C. 2001. Physiological role and molecular aspects of grapevine stilbenic compounds. P: 153-182. In Molecular Biology and Biotechnology of the Grapevine. Ed. Roubelakis-Angelakis K A, Ed Kluwer Acad Publ. Netherlands.
- Bavaresco L, Petegolli, D., Cantu, E., Fregoni, C., Chiusa, G. and Trevisan, M. 1997. Elicitation and accumulation of stilbene phytoalexins in grapevine berries infected by *Botrytis cinerea*. Vitis 36 (2): 77-83.
- Cantos, E., Garcia-Viguera, C., Pascual-Teresa, S. and Tomas-Barberan, A. 2000. Effect of postharvest ultraviolet irradiation on resveratrol and other phenolics of cv. Napoleon table grapes. J. Agric. Food Chem., 48:4606-4612.
- Carbo, N., Costelli, P., Baccino, F. M., Lopez-Sarriano, F. I., and Argiles, J. M. 1999. Resveratrol, a natural product present in wine, decreases tumour growth in a rat tumour model. Biochem Biophys Res. Commun. 254: 739-743.
- Chappel, J. and Hahlbrok, K. 1984. Transcription of plant defence genes in response to UV light or fungal elicitor. Nature 311: 16-18.
- Darvill, A. G., and Albersheim, P. 1984. Phytoalexins and their elicitors. A defence against microbial infection in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 35: 243-275.
- Ellialtıođlu, Ş., Üstün, A. S., ve Mehmetođlu, Ü. 1999. Biberde (*Capsicum annum* L.) Kökboğazı Yanıklığı Hastalığına (*Phytophthora capsici* Leon.) Dayanıklılık ile *in vitro* Koşullarda Kallus Süspansiyon Kültürlerinde Kapsidol Oluşumu Arasındaki İlişkiler Üzerinde Bir Araştırma. Biyoteknoloji (Kükem) Dergisi 22(2):61-69.
- Ersek, T. and Kiraly, Z. 1986. Phytoalexins: warding-off compounds in plants. Physiol. Plant. 68: 343-346.
- Frankel, E.N., Kanner, J., German, J.B., Parks, E. and Kinsella, J.E. 1993. Inhibition of oxidation of human low-density lipoprotein by phenolic substances in red wine. Lancet 341:454-457.
- Fregoni, C., Bavaresco, L., Cantu, E., Petegolli, D., Vizzon, D., Chiusa, G. and Trevisan, M. 2000. Advances in understanding stilbene (resveratrol,  $\epsilon$ -viniferin) - grapevine relationships. V International Symposium on Grapevine Physiology, ISHS Acta Horticulturæ 526: 467-477.
- Hart, J. H. 1981. Role of phytostilbenes in resistance. Annu. Rev. Phytopathol. 19: 437-458.
- Jeandet, P., Bessis, R. and Gautheron, B. 1991. The production of resveratrol (3,5,4' trihydroxystilbene) by grape berries in different developmental stages. Am.J.Enol.Vitic. 42(1):41-46.
- Jeandet, P. and Sbaghi, M. 1992. The production of resveratrol (3,5,4' trihydroxystilbene) by grapevine *in vitro* cultures, and

- its application to screening for grey mould resistance. J. Wine Res. 3:47-57.
- Keller, M., Steel, C.C. and Creasy, G.L. 2000. Stilbene accumulation in grapevine tissues: developmental and environmental effects. XXV International Horticultural Congress, Part 4: Culture Techniques with Special Emphasis on Environmental Implications, ISHS Acta Horticulturæ 514:275-286.
- Langcake, P., Cornford, C.A. and Pryce, R.J. 1979. Identification of pterostilbene as a phytoalexin from *Vitis vinifera* leaves. Phytochemistry 18: 1025-1027.
- Langcake, P. and Pryce, R.J. 1976. The production of resveratrol by *Vitis vinifera* and other members of the *Vitaceae* as a response to infection or injury. Physiol. Plant Pathol. 9: 77-86.
- Langcake, P. and Pryce, R.J. 1977a. A new class of phytoalexins from grapevines. Experientia 33 (2): 151-152.
- Langcake, P. and Pryce, R.J. 1977b . The production of resveratrol and viniferins by grapevines in response to ultraviolet irradiation. Photochemistry 16: 1193-1196.
- Melzoch, K., Hanzlikova, I., Filip, V., Buckiova, D. and Smidrkal, J. 2001. Resveratrol in parts of vine and wine originating from bohemian and moravian vineyard regions. Agriculture Conspectus Scientificus 66(1):53-57.
- Moriarty, J.M., Harmon, R., Leslie, A.W., Bessis, R., Anne-Celine, B., Marielle, A. and Jeandet, P. 2001. Resveratrol content of two californian table grape cultivars. Vitis 40(1):43-44.
- Sárdi, É., Korbuly, J., Királyné Véghely, Zs. And Minsovcis, E.2000. Effect of different stresses on the resveratrol level in various parts of *vitis* genotypes. VII International Symposium on Grapevine Genetics and Breeding ISHS Acta Horticulturæ 528:597-603.
- Sarig, P., Zutkhi, Y., Monjauze, A., Lisker, N. and Ben-Arie, R. 1997. Phytoalexin elicitation in grape berries and their susceptibility to *Rhizopus stolonifer*. Physiol. Mol. Plant Pathol. 50:337-347.
- Sbaghi, M., Jeandet, P., Faiure, B., Bessis, R. and Fournioux, J.C. 1995. Developments of methods using phytoalexin (resveratrol) assesment as a selection criterion to screen grapevine *in vitro* cultures for resistance to grey mould (*Botrytis cinerea*). Euphytica 86(1):41-47.
- Sökmen, A. ve Gürel, E. 2001. Sekonder Metabolit Üretimi. s: 211-261 'Bitki Biyoteknolojisi (Doku Kültürü ve Uygulamaları) Ed. Babaoğlu, M., Gürel, E. ve Özcan S.', S.Ü Vakfı Yayınları.
- Tang, M., Cai, L., Udeani, C. O., Slowing, K. V., Thomas, C. F., Beecher, C. W. W., Fong, H. H. S., Farnsworth, N. R., Kinghorn, A. D., Mehta, R. C., Moon, R. C., and Pezzuto, J. M. 1997. Cancer chemopreventive activity of resveratrol, a natural product derived from grapes. Science 275: 218-220.
- Uslu-Kıran, S. 2004. Bazı Solanum türlerinde kallus süspansüyon kültürü kullanılarak *Verticillium dahliae*'ye dayanıklılık ile fitoaleksinin oluşumu arasındaki ilişkinin belirlenmesi. Ankara Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Doktora Tezi (Yayınlanmamış), 112 s., Ankara.
- Üstün, A. S. 1990. Biberde kök boğazı yanıklığı (*Phytophthora capsici* Leon.) hastalığına dayanıklılığın nedenlerinin fizyolojik ve biyokimyasal olarak incelenmesi. Ankara Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Doktora Tezi (Yayınlanmamış), 121 s., Ankara.