EGE ÜNİVERSİTESİ FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

(DOKTORA TEZİ)

CAPPARİS OVATA BİTKİSİNDE KURAKLIK STRESİ KOŞULLARINDA ANTİOKSİDANT SAVUNMA SİSTEMİNİN İNCELENMESİ

ÖZKUR, Özden

Tez Danışmanı: Prof. Dr. Filiz ÖZDEMİR

Biyoloji Anabilim Dalı
Bilim Dalı Kodu: 401.01.00
Sunuş Tarihi: 26.03.2010

Bornova-İZMİR
2010

Özden ÖZKUR tarafından **doktora** tezi olarak sunulan "***Capparis ovata* bitkisinde kuraklık stresi koşullarında antioksidant savunma sisteminin incelenmesi**" başlıklı bu çalışma E.Ü. Lisansüstü Eğitim ve Öğretim Yönetmeliği ile E.Ü. Fen Bilimleri Enstitüsü Eğitim ve Öğretim Yönergesi'nin ilgili hükümleri uyarınca tarafımızdan değerlendirilerek savunmaya değer bulunmuş ve 26.03.2010 tarihinde yapılan tez savunma sınavında aday oybirliği/oyçokluğu ile başarılı bulunmuştur.

Jüri Üyeleri: **İmza**

Jüri Başkanı **: Prof. Dr. Filiz ÖZDEMİR .....**

Raportör Üye **: Prof. Dr. İsmail TÜRKAN .....**

Üye **: Yrd. Doç. Dr. Okan ACAR .....**

Üye **: Yrd. Doç. Dr. Melike BOR .....**

Üye **: Yrd. Doç. Dr. Çağlar KARAKAYA .....**

ÖZET

Capparis ovata Desf. BİTKİSİNDE KURAKLIK STRESİ KOŞULLARINDA ANTİOKSİDANT SAVUNMA SİSTEMİNİN İNCELENMESİ

ÖZKUR, Özden

Doktora Tezi, Biyoloji Anabilim Dalı
Tez Yöneticisi: Prof. Dr. Filiz ÖZDEMİR
26.03.2010, 55 Sayfa

Bu tezde Türkiye'de doğal olarak yetişen *Capparis ovata* bitkisinin kuraklik stresi koşullarında antioksidant enzim aktivitesi incelenmiştir.

Abiyotik stresler içerisinde dünya genelinde ürün üretimini sınırlandıran temel faktör olan kuraklık stresi, dünya ve ülkemiz için ciddi bir sorun teşkil etmektedir.

Kontrollü koşulların sağlandığı iklimlendirme odalarında, perlit içerisinde büyütülen *Capparis ovata* bitkileri %20'lik PEG 6000 uygulaması ile kuraklık stresine maruz bırakılmıştır. Kontrol ve stres uygulama grubu bitki yapraklarında büyüme parametreleri, bağıl su içeriği (RWC), klorofil fluoresansı (fotosentetik verim), lipid peroksidasyonu ve antioksidant enzim aktivitileri için de superoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX), glutasyon reduktaz (GR), peroksidaz (POX) enzimleri incelenmiştir.

Bitkide kuraklık stresi uygulaması sonrasında büyüme parametreleri, RWC ve klorofil fluoresansında azalma gözlenirken, lipid peroksidasyonu ve antioksidant enzim aktivitelerinde ise artış gözlenmiştir. Bu sonuçlar, *Capparis ovata* bitkisinin kuraklık stresine toleranslı olması ve strese karşı geliştirdiği adaptasyon mekanizmaları olarak değerlendirilmiştir.

Anahtar Sözcükler: *Capparis ovata,* kuraklık stresi, antioksidant enzimler.

ABSTRACT

ANTIOXIDANT DEFENCE SYSTEM IN *Capparis ovata* Desf. PLANTS UNDER DROUGHT STRESS

ÖZKUR, Özden

PhD in Biology Department
Supervisor: Prof. Dr. Filiz ÖZDEMİR
03.26.2010, 55 pages

The subject of this thesis is the investigation of enzymatic antioxidant defense system of Capparis ovata plant which grows naturally in Turkey under drought stress. Among abiotic stresses, drought stress, which is the main limiting factor of plant productivity in the world, is an important problem both for our country and the world.

Capparis ovata plants were grown in pots filled with perlite under controlled conditions. These plants were exposed to drought stress with treatment of 20% PEG 6000. Growth parameters, relative water content (RWC), chlorophyll fluoresence, lipid peroxidation and activities of antioxidant enzymes such as superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbate peroxidase (APX), glutathione reductase (GR) and peroxidase (POX) were studied in the leaves of both control and drought stress applied plants.

After the drought stress application, a decrease in the growth parameters, RWC and chlorophyll fluoresence of the plants was observed. However, an increase in lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities of the same plants was detected. These results demonstrate that *Capparis ovata* is a drought resistant plant and evolved adaptation mechanims against drought stres.

Keywords: *Capparis ovata,* drought stress, antioxidant enzymes.

TEŞEKKÜR

Lisans ve lisansüstü eğitimimde bana çok büyük katkıları olan ve çalışmaların tüm aşamalarında desteğini benden esirgemeyen değerli hocam Prof. Dr. Filiz ÖZDEMİR'e, çalışmalarıma gösterdiği bütün katkılarından dolayı sayın hocam Prof. Dr. İsmail TÜRKAN'a, çalışmalarımda büyük yardımlarını gördüğüm Yrd. Doç. Dr. Melike BOR'a, hayatımın her aşamasında beni destekleyen aileme ve dostlarıma teşekkürü bir borç bilirim.

İÇİNDEKİLER

Sayfa

ÖZET……...V
ABSTRACT……..…..……...VII
TEŞEKKÜR.....IX
ŞEKİLLER DİZİNİ.....XV
ÇİZELGELER DİZİNİ.....XVII
SİMGELER VE KISALTMALAR DİZİNİ.....XVII
1. GİRİŞ.....1
2. MATERYAL METOD.....11
2.1. Bitki Materyali.....11
2.2. Büyüme Parametreleri.....11
2.3. Bağıl Su İçeriği (RWC).....12
2.4. Klorofil Fluoresansı (Fotosentetik Verim).....12
2.5. Lipid Peroksidasyonu.....12
2.6. Antioksidant Enzim Aktivite Analizleri.....13
2.6.1. Süperoksit Dismutaz (SOD, EC 1.15.1.1) Enzim Aktivitesinin Belirlenmesi.....13
2.6.2. Katalaz (CAT, EC 1.11.1.6) Enzim Aktivitesinin Belirlenmesi …….…….....……..…….13
2.6.3. Askorbat Peroksidaz (APX, EC 1.11.1.11) Enziminin Aktivite Tayini …….....….14
2.6.4. Glutasyon Reduktaz (GR, EC 1.6.4.2) Enziminin Aktivite Tayini.....…….…….14
2.6.5. Peroksidaz (POX, EC 1.11.1.7) Enziminin Aktivite Tayini.....14

2.7. Elektroforez Analizleri ……..……...……..14

2.7.1. Antioksidant enzimlerin aktivite jel elektroforezleri……14

2.7.1.1. Süperoksit dismutaz (SOD) enzimi……...15

2.7.1.2. Peroksidaz (POX) enzimi……..15

2.7.1.3. Katalaz (CAT) enzimi……..…....16

2.7.1.4. Askorbat peroksidaz (APX) enzimi……..……16

2.7.1.5. Glutasyon redüktaz (GR) enzimi……..….16

2.7.1.6. Süperoksit Dismutaz İzozimlerinin Elektroforetik Ayrımı……..……..16

2.7.1.7. Askorbat Peroksidaz İzozimlerinin Elektroforetik Ayrımı……....……..16

2.8. İstatiksel Analizler…….....……....16

3. SONUÇLAR.....18

3.1. Büyüme Parametreleri.....18

3.2. Bağıl Su İçeriği (RWC).....18

3.3. Klorofil Flurosansi (Fotosentetik Verim).....18

3.4. Lipid Peroksidasyonu.....18

3.5. Antioksidant Enzim Aktivite Analizleri.....19

3.5.1. Superoksit Dismutaz (SOD, EC 1.15.1.1) Enzim Aktiviteleri…….....19

3.5.2. Katalaz (CAT, EC 1.11.1.6) Enzim Aktiviteleri.....20

3.5.3. Askorbat Peroksidaz (APX, EC 1.11.1.11) Enziminin Aktiviteleri….....21

3.5.4. Glutasyon Reduktaz (GR, EC 1.6.4.2) Enziminin Aktiviteleri.....21

3.5.5. Peroksidaz (POX, EC 1.11.1.7) Enziminin Aktiviteleri.....22

3.6. Elektroforez Analizleri.....23

4. TARTIŞMA.....26

5. KAYNAKLAR DİZİNİ.....33

6.ÖZGEÇMİŞ.....55

ŞEKİLER DİZİNİ

Şekil **Sayfa**

2.1. Perlit ortamında yetiştirilen *Capparis ovata* bitkisi görünümleri……...11
3.1. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının lipid peroksidasyonuna (MDA içeriğine) etkisi……..……..……...19
3.2. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde SOD enzim aktivitesi üzerine etkisi……..…….20
3.3. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde CAT enzim aktivitesi üzerine etkisi..…….....20
3.4. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde APX enzim aktivitesi üzerine etkisi..…….....21
3.5. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde GR enzim aktivitesi üzerine etkisi..……..…….…...…….22
3.6. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde POX enzim aktivitesi üzerine etkisi..……...……..22
3.7. *Capparis ovata*'da PEG uyarımlı kuraklık stresinin APX izoenzim aktiviteleri üzerine etkileri……23
3.8. *Capparis ovata*'da PEG uyarımlı kuraklık stresinin POX izoenzim aktiviteleri üzerine etkileri……24
3.9. *Capparis ovata*'da PEG uyarımlı kuraklık stresinin CAT izoenzim aktiviteleri üzerine etkileri……24
3.10. *Capparis ovata*'da PEG uyarımlı kuraklık stresinin GR izoenzim aktiviteleri üzerine etkileri……25
3.11. *Capparis ovata*'da PEG uyarımlı kuraklık stresinin SOD izoenzim aktiviteleri üzerine etkileri…….26

ÇİZELGELER DİZİNİ

Çizelge **Sayfa**

3.1. *Capparis ovata* bitkisinde deneme periyodunda (0, 7. ve 14. günlerde) PEG uygulamasının bağıl su içeriği, fotosentetik verim (Fv/Fm) ve yaprak yaş ağırlık ve kuru ağırlık (g) büyüme parametreleri üzerine etkileri……...……..18
3.2. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının lipid peroksidasyonuna (MDA içeriğine) etkisi…….…..19
3.3. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde SOD enzim aktivitesi üzerine etkisi…….……..19
3.4. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde CAT enzim aktivitesi üzerine etkisi……..…….20
3.5. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde APX enzim aktivitesi üzerine etkisi. ……...……..21
3.6. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde GR enzim aktivitesi üzerine etkisi..…….....21
3.7. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde POX enzim aktivitesi üzerine etkisi..……...…….22

XVIII

SİMGELER VE KISALTMALAR

Simgeler	**Açıklama**
CO_2	karbondioksit
$NADP^+$	nikotinamid adenin dinukleotid fosfat
H_2O_2	hidrojen peroksit
O_2^-	süperoksit
½ O_2	singlet oksijen
OH	hidroksil

Kısaltmalar	**Açıklama**
PEG	polietilen glikol
ROT	reaktif oksijen türleri
SOD	süperoksit dismutaz
CAT	katalaz
APOX	askorbat peroksidaz
POX	peroksidaz
GR	glutasyon redüktaz
ABA	absisik asit
HSC	ısı şoku proteinleri
MDA	malondialdehit
MDHAR	monodehidroaskorbat redüktaz
DHAR	dehidroaskorbat redüktaz
SDS	sodyum dodesil sülfat
TEMED	tetramethylethylenediamine
APS	amonyum persülfat

Kısaltmalar	**Açıklama**
EDTA	etilendiamintetraasatik asit
ANOVA	varyans analizi
NBT	nitroblue tetrazolium

1. GİRİŞ

Kapari (*Capparis L.*) *Capparaceae* familyasi üyesi bir bitkidir ve Türkçe'de gebere, kapari, kebere, keditırnağı gibi farklı isimlerle de bilinmektedir (Özcan vd., 2004; Dursun vd., 2005). *Capparaceae* ailesinde en önemli cins kaparidir ve dünyanın tropikal ve subtropikal bölgelerinde yaygın olarak bulunmaktadır (Sessiz vd., 2007).

Cronquist (1968) sistemine göre Kapari bitkisinin sınıflandırılması şöyledir:

Classis: Magnoliopsida

Subclass: Dilleniidae

Ordo: Capparales

Fam: ***Capparaceae*** (Kebere otugiller)

Gen: ***Capparis*** L. (Kebere)

Kapari bitkileri küçük çalılıklardır ve boyları 1m'ye kadar uzayabilmektedir. Çok yıllık bu bitki, derin köklere sahiptir, genellikle dikenli ve tüylü yapıdadır (Francis, 2004; Dursun vd., 2005). Kaparinin yarı odunsu yapıdaki gövdesi çok sayıda dallı olup, bazı türlerinde stipüller diken formunu almıştır (Arslan ve Söyler, 1999; Coske vd., 2005). Kaparinin koyu renkli yaprakları yuvarlak veya oval şekilli, kenarları düz ve yüzeyi tüylü olabilmektedir (Akgül, 1996; Kara vd., 1996; Coske vd., 2005). Kaparinin büyük, gösterişli, beyaz veya pembe renkli olabilen çiçekleri senelik sürgünlerde meydana gelmektedir. Çiceklerde dört adet çanak yaprak, dört adet taç yaprak ile çok sayıda erkek organ ve bir adet dişi organ bulunmaktadır. Erkek organın flamentleri altta beyaz, uca doğru açık pembe veya koyu viyola renkli olabilmektedir. Yumurtalık üst durumlu ve tek gözlüdür (Arslan ve Söyler, 1999; Coske vd., 2005).

Kapari bitkisi eski çağlardan beri dünyada çeşitli amaçlarla kültive edilmektedir. Kapari bitkisinin farklı kısımları ilaç, gıda ve kozmetikte kullanılmaktadır (Ozcan, 1998; Baytop, 1999; Dursun vd., 2005). Kaparinin kökleri, meyveleri, çicek filizleri ve yaprakları tıbbi amaçlı olarak kullanılmaktadır (Sessiz vd., 2007). Bitkinin çiçek tomurcukları antioksidant bir ürün özelliğini taşımakta ve içerdiği bazı kimyasal maddeler vücutta bulunan kanserli hücreleri baskı altına almaktadır. Aynı zamanda vücudun maruz kaldığı kanserojen maddelerin zararlı etkilerini de engellemektedir. Uluslararası Kanser

Araştırma Enstitüsü'nde yapılan incelemeler kapari ekstraktlarının antitümör aktivite yeteneğine sahip olduğunu göstermiştir (Anonim, 1997; Coske vd., 2005). Kaparinin olgunlaşmamış çicek tomurcukları salamura yada konserve yapımında kullanılır ve bu nedenle ticari öneme de sahiptir. Yarı olgun meyveler ve küçük yapraklı genç gövdeler de aynı zamanda baharat ve sos olarak kullanılmak üzere salamura yapılmaktadır (Alkire, 2003; Dursun vd., 2005). Bununla birlikte kapari çicek tomurcukları mevsimsel yiyecek olarak da tüketilmektedir.

Kapari bitki ve meyveleri önemli bir protein kaynağı olarak kabul edilmektedir. Yenilebilir 100g kapari meyvesinin kuru maddesi 24,01g protein, 9mg demir, 65mg fosfor ve 67mg kalsiyum içerdiği için insan diyetinde önemli bir yer tutmaktadır (Toncer, 1999; Sessiz vd., 2007). Bitki tohumları protein, yağ ve lif bakımından zengindir. Kaparinin tohum yağı yüksek miktarda oleik ve linoleik asit içermektedir. Bu nedenle tohumlar besin olarak çesitli formlarda kullanılabilmektedir (Akgül ve Özcan, 1999; Dursun vd., 2005). Kapari bitkileri aynı zamanda bahçe düzenlenmesi, erozyon kontrolü ve hayvan beslenmesinde de kullanılmaktadır (Özcan, 1998; Baytop 1999; Dursun vd., 2005).

Kapari tohumdan ve vejetatif çelikleme ile yetiştirilmektedir (Alkire, 2003; Dursun vd., 2005). Kaparinin belli türleri ve varyeteleri özellikle Akdeniz bölgesinde kültive edilmektedir ve son 50 yıl içerisinde İtalya ve İspanya'da önemli ekonomik bir bitki konumuna gelmiştir (Özcan ve Akgül, 1998; Dursun vd., 2005).

Dünya üzerinde 350 türü bulunan Kapari, Türkiye florasında iki tür ile temsil edilmektedir. Bu türler *Capparis spinosa* ve *Capparis ovata*'dır (Özdemir, 1993; Davis, 1999). Bu türlerin dikey dağılımı da oldukça ilginçtir. *Capparis spinosa* bitkisi genellikle deniz seviyesinde bulunur ve buradan en fazla 200-300m rakıma kadar çıkabilmektedir. *Capparis ovata* bitkisi ise, 250-300m'den başlayarak Türkiye'nin kuzey doğusunda 1500-1600m'ye kadar yayılış göstermektedir (Özdemir, 1993). *Capparis spinosa*, 2.5m'ye kadar ulaşan yükselici çalı görünüşünde bitkilerdir. Bitki tüysüzdür, yalnızca yeni sürgünlerin uç kısımlarında tüylülük göze çarpmaktadir. Çiçekler tek tek bulunur, gösterişli ve güzel görünüşlüdür (Özdemir, 1993). *Capparis ovata* bitkileri, *C. spinosa*'ya göre daha yatık bitkilerdir ve genellikle yerde yuvarlak kümeler şeklinde bulunmaktadır. Bazen 20-30cm yukarıya doğru büyüyen filizleri vardır. Bitki

tüylüdür, özellikle yeni sürgünler daha tüylü yapıdadır. Gösterişli ve güzel görünüşlü çiçekleri tek tek bulunmaktadır (Özdemir, 1993).

Kapari bitkisi Türkiye'de yaygın bir biçimde yabani olarak yetişmektedir. Kaparinin özellikle çiçek tomurcuklarına uluslararası yüksek talep olduğu için, son yıllarda Türkiye'de ticari bir ürün olarak yetiştirilmeye başlanmıştır (Dursun vd., 2005). Toplanan toplam kapari yaklaşık 4000 ton'dur ve tamamı ihraç edilmektedir (Sessiz vd., 2007). Ülkemizde kapari ihracatı 1990 yılından bu yana yapılmaktadır. Ülkemize kazandırdığı dış ticaret gelirinin 2003 yılı itibari ile 24,5 milyon dolar olduğu düşünüldüğünde bu bitkinin önemi daha da belirginleşmektedir (Anonim, 2004; Sat vd., 2006).

Kapari bitkilerine ait farklı kısımlarının fiziksel, tıbbi, aromatik ve kimyasal özelliklerini belirlemek amacıyla yapılan calışmalar halen devam etmektedir (Rodrigo et al., 1992; Inocencio et al., 2001; Cala vd., 2002; Ozcan vd., 2004 ; Dursun vd., 2005). *Capparis ovata* bitkisinin genç gövde, çicek filizleri, meyve ve tohum gibi tüm kısımları yüksek miktarda Ca, K, Mg, Na, P ve Zn içermektedir.

Çesitli *Capparis* tür ve varyetelerinin değişik organlarında protein, mineral, yağ, vitamin, alkaloid, flavonoid, glikosinolat, polifenol gibi farklı gruplardan birçok kimyasal bileşik bulunmaktadır. Bunlardan özellikle flavonoidler ve glikosinolatlar bitkinin tıbbi ve aromatik etkilerini sağlayan ana bileşenleri oluşturmaktadırlar (Akgül, 1996; Sat vd., 2006). Glikosinolatlar amino asit (alanin, lösin, izolösin, valin, tirozin, fenilalanin ve triptofan) türevli ikincil metabolitlerdir. Aglikan zincirindeki faklılıklara göre; alifatik, indol ve aromatik glikosinolatlar olarak 3 grupta sınıflandırılırlar (Rask et al., 2000). Bu glikosinolatlara örnek olarak glikobrassin, glikokaparin, sinalbin, sinigrin ve progoitrin verilebilir. Glikosinolatlar kükürt içeren glikositlerin bir grubunu oluşturmaktadırlar ve aynı zamanda azot ve kükürt kaynağı olarak da fonksiyon göstermektedirler. Glikosinolatlar *Capparales* ordosuna ait türlerde yaygın olarak bulunmaktadırlar (Fahey et al., 2001; Kiddle et al., 2001; Bor vd., 2009). Bitkide meydana gelen glikosinolat miktarları türe, doku tipine, fizyolojik yaşa, mevsime, yetiştiği iklime ve bitki sağlığına bağlı olarak değişiklik göstermektedir (ROTa and Rodrigues, 2001; Rangkadilok vd., 2002; Özkur vd., 2007). Glikosinolat konsantrasyonu üreme dokularında vejetatif dokulara göre daha yüksek miktarlarda bulunmaktadır (Bennett vd., 2004; Özkur vd., 2007). Glikosinolat

hidroliz ürünleri bitki savunma sisteminde, özellikle de çeşitli böcek ve mikroorganizmalara karşı bitki savunmasında önemli rol oynamaktadır (Husebye et al., 2002; Bor vd., 2009). Zarar görmemiş bitki dokularındaki glikosinolatlar toksik değildir, ancak bitki her hangi bir saldırıya maruz kaldığında miROTinaz enzimi ile etkileşime girerek parçalanırlar. MiROTinaz enzimi (tiyoglikosid glikohidrolaz EC 3.2.1.147) tarafından hidrolizlenen glikosinolatlar, aglikan ve D-glikoz ürünlerine parçalanmaktadırlar (Van Eylen et al., 2006; Bor vd., 2009).

Glikosinolat-miROTinaz sistemi olarak tanımlanan bu mekanizmada, normal koşullarda miROTinaz enzimi ve bu enzimin substratı olan glikosinolat bitki hücrelerinde farklı kısımlarda bulunur, stres koşulları oluştuğunda ise enzim ve substrat bir araya gelerek hidroliz ürünlerini meydana getirmektedirler (Van Eylen et al., 2006; Bor vd., 2009). Glikosinolatların hidrolizi sonrasında oluşan izotiyosiyonat, nitril, tiyosiyonat ve epitiyonitril gibi ürünler; bitkilerde büyümenin düzenlenmesinde, azot ve kükürt metabolizmasında, fitopatojenlere ve böceklere karşı savunma mekanizmalarında rol oynamaktadır (Bones and ROTsiter, 1996). Bu metabolik yol bitkilerde, mantarlarda, herbivor böceklerde bulunmakta ve bir çok biyolojik aktiviteyi etkilemektedir. Glikosinolatların; fungisidal, bakteriyosidal, nematosidal gibi biyosidal aktivitelerinin yanı sıra allopatik ve kanser önleyici özellikleri de çok uzun süredir bilinmektedir.

Kaparide tüm bitkide özellikle de çiçek tomurcuklarında bulunan glikokaparin, doku parçalandığında glikohidrolazların etkisiyle D-glikoz ve özgün aromayı veren metil izotiyosiyanata ayrılmaktadır. Kapari, keskin iştah açıcı bir tada ve acılı, kendine özgü bir aromaya sahiptir. Kaparinin güçlü tadı hardal yağı olan ve glikokapparin moleküllerinden salınan metil izotiyosiyanattan gelmektedir. Bu nedenle tadı hardal ve karabibere benzer olarak tanımlanmaktadır. Ayrıca kaparinin aroma profilini oluşturan bileşikler arasında elementer kükürt, izobütil izotiyosiyanat ve sildo-oktasiklosülfür bugüne dek gıdalarda hemen hiç rastlanmamış bileşikler olarak bilinmektedir (Brevard vd., 1992; Sat vd., 2006). *C. spinosa* ve *C. ovata* 'nın başlıca yağ asitleri incelendiğinde önemli miktarda linoleik, oleik, ve palmitik asit bulunmuştur (Özcan, 1998; Sat vd., 2006). Son zamanlarda glikosinolat parçalanma ürünlerinin potansiyel antikanserojenik etkileri çok ilgi çekmektedir. Kemirgenlerde ve hücre kültür sistemlerinde yapılan çeşitli çalışmalar, glikosinolat ve izotiyosiyonatların karsinojenleri önleyerek baskılayıcı ajan gibi rol oynadıklarını göstermektedir. Bu

şekilde hücresel proliferasyon engellenerek, apoptozis uyarılmaktadır (Mithen, 2001).

Genel olarak bitkiler kuraklık, tuzluluk, yüksek ve düşük sıcaklık, yoğun ışık ve aşırı karbondioksit (CO_2) yada ozon gibi çevresel streslere maruz kaldıklarında canlılıklarını korumak ve büyümeyi sürdürmek için fizyolojik, metabolik ve savunma sistemlerini aktive etmektedirler. Abiyotik strese duyarlılık ve tolerans oldukça kompleks bir sistemdir. Abiyotik stres dünya genelinde ürün kaybının başlıca nedenini oluşturmaktadır, temel ürünlerin ortalama veriminin %50'den fazlasının kaybına neden olmaktadır (Boyer, 1982; Bray et al., 2000; Valliyodan and Nguyen, 2006). Direnç mekanizması ile ilişkili olan bitki özellikleri birden fazla genin kontrolü altındadır ve bu nedenle deneysel anlamda kontrol edilmeleri oldukça zordur. Transkriptomik, proteomik ve gen ekspresyon çalışmaları, genellikle iki temel grup altında sınıflandırılan, çeşitli streslerle ilişkili transkriptlerin ve proteinlerin kontrolünü ve aktivasyonunu tanımlamaktadırlar. Bunlardan birinci grup hücre sinyal mekanizması ve transkripsiyonel kontrolü kapsar, diğer grup ise membran korunumundaki ozmoprotektanlar, antioksidantlar ve reaktif oksijen türlerinin (ROT) süpürücüleri gibi fonksiyon göstermektedir (Valliyodan and Nguyen, 2006).

Abiyotik stresler içerisinde kuraklık, dünya genelinde tarımsal üretimi sınırlandıran temel faktördür. Genellikle kuraklık olarak bilinen su eksikliği, bitkinin normal olarak büyüyebilmesi ve yaşam döngüsü tamamlayabilmesi için gerekli olan nemin bulunmaması durumu olarak tanımlanmaktadır. Yeterli nemin olmamasından kaynaklanan kuraklık stresi yağışların düzensiz olduğu ve sulamanın zayıf olduğu bölgelerde yaygındır (Sircelj ve ark., 2007). Diğer önemli enerji kaynaklarının bir çoğu gibi su kaynakları da, hızla artan nüfus ve artan tüketim talebi sebebiyle kıt kaynak haline gelmiştir. Ayrıca değişen iklimsel faktörler ve buna bağlı gelişen koşullar da bu durumu etkilemektedir.

Bitkilerin çeşitli gelişim basamaklarında kısıtlı su ortamlarına maruz kalmaları, farklı fizyolojik ve gelişim evrelerini aktive etmektedir. Kuraklık stresinin algılanması, iletilmesi ve toleransının temel biyokimyasal ve moleküler mekanizmalarının anlaşılması biyolojide hala temel bir sorun durumundadır. Genel olarak abiyotik streslere tolerans oldukça kompleks bir sistemdir. Çünkü stres faktörleri ile bitki büyüme ve gelişimini etkileyen çeşitli moleküler, biyokimyasal ve fizyolojik olayın arasında oldukça karmaşık etkiler mevcuttur

(Razmjoo *et al*., 2008; Jaleel et al., 2009). Kuraklık toleransı da kompleks bir özelliktir ve toleranslı türlerin transgenik üretimi için ilginç bir inceleme alanı oluşturmaktadır (Valliyodan and Nguyen, 2006). Kuraklık stresine tolerans hemen hemen tüm bitkilerde görülür fakat türden türe farklılık göstermektedir (Jaleel et al., 2007).

Geliştirilmiş kuraklık toleransı için bitki hücrelerini doğrudan koruyan gen yada transkripsiyon faktörleri ile sinyal faktörlerinin anlaşılması üzerine çeşitli araştırmalar yapılmaktadır (Valliyodan and Nguyen, 2006). Bitkilerin kuraklık stresine yanıtları strese maruz kalma süresine ve stres şiddetine göre değişebileceği gibi bitki türüne ve bitkinin gelişim basamağına göre de çeşitlilik göstermektedir (Chaves *et al*., 2002; Jaleel *et al*., 2008b; Jaleel et al., 2009). Kuraklık stresi bitki büyümesinin başlangıç aşamasında hem uzamayı hem de genişlemeyi engelleyerek önemli bir sınırlayıcı faktör olarak rol oynamaktadır (Anjum *et al.,* 2003a; Bhatt & Srinivasa Rao, 2005; Kusaka *et al*., 2005; Shao *et al*., 2008; Jaleel et al., 2009). Kuraklık doğal ve zirai alanlarda ozmotik etki oluşturarak, büyüme inhibisyonundan, hücrenin ozmotik potansiyelini arttırıcı bazı toksik olmayan bileşiklerin sentezine kadar birçok cevabı uyarabilmekte ve bu şekilde bazı antioksidant enzimlerin aktivitelerinin sürekliliğini sağlamaktadır (Türkan vd., 2005).

Su kullanım uygunluğu, bitki büyümesi, fotosentez ve bitki üretkenliği sınırlayan en önemli faktördür (Boyer, 1982; Ingram and Bartels, 1996; Heerden et al., 2007). Kuraklık stresi dünyanın bir çok bölgesinde bitki verimliliğini kısıtlamaktadır (Chebab et al., 2009). Son zamanlarda yapılan çalışmalar bir çok bitkinin büyüme oranının doğrudan topraktaki suyun kullanılabilirlik oranına bağlı olduğunu göstermektedir (Kamel and Loser, 1995; Chebab et al., 2009). Su kıtlığı bitkide fotosentezden, protein sentezine ve eriyik birikimine kadar çeşitlilik gösteren birçok biyokimyasal ve fizyolojik süreci etkilemektedir (Hu and Schmidhalter, 1998; Chebab et al., 2009).

Kuraklık stresinin neden olduğu stoma kapanması, CO_2 fiksasyonunu sınırlandırır ve Kalvin döngüsü tarafından üretilen $NADP^+$'yi azaltır (Satoh et al., 1998; Türkan vd., 2005). Bu elverişsiz koşullar elektronların moleküler oksijene aktarımını hızlandırarak H_2O_2 (hidrojen peroksit), O_2^- (süperoksit), $^1/_2O_2$ (tek değerlikli oksijen) ve OH (hidroksil) radikalleri gibi reaktif oksijen türlerinin (ROT) aktivasyon oranını arttırmaktadır. Bu sitotoksik ROT lipidlerin,

proteinlerin ve nükleik asitlerin oksidatif hasara uğramalarına neden olmaktadır. Düşük miktardaki ROT normal metabolizma ile yok edilebilmektedir (Fridovich, 1986; Rabinowitch, 1983; Türkan vd., 2005). Bitki dokularındaki oksidatif hasar enzimatik ve enzimatik olmayan mekanizmalar tarafından baskılanmaktadır. β-karoten, α-tokoferol, askorbat, glutatyon ile süperoksit dismutaz (SOD), peroksidaz (POX), askorbat peroksidaz (APX), katalaz (CAT) ve glutatyon reduktaz (GR) enzimleri bu mekanizma içerisinde yer almaktadır (Halliwell, 1987; Asada, 1992; Türkan vd., 2005).

Antioksidan enzimler içerisinde süperoksit dismutaz (SOD) başlıca O_2^- süpürücüsüdür. SOD enzimi aktif bölgesindeki metal kofaktörlere göre farklı şekillerde tanımlanmaktadır (Fe-SOD, Mn-SOD ve Cu/Zn-SOD). Mantarlarda ve hayvanlarda yalnızca Cu/Zn-SOD ve Mn-SOD bulunurken, bazı bitki türlerinde ve bakterilerde üç izoenzim tipi de bulunmaktadır (Bowler et al., 1992). Bitkilerde SOD izoenzimleri farklı hücre bölmelerde yer alır. Fe-SOD plastitlerde, Mn-SOD mitokondri ve peroksizomlarda, Cu/Zn-SOD kloroplast, sitoplazma ve hücrelerarası boşlukta bulunur (Bowler et al., 1992). SOD'un enzimatik reaksiyonu sonucu H_2O_2 ve O_2 oluşur (Bowler et al., 1992; Seçkin ve ark., 2010). Oluşan H_2O_2'in hücreye zarar vermemesi için hemen ortamdan uzaklaştırılması gereklidir. Çünkü H_2O_2 belirli metal iyonları ve şelatların varlığında yüksek derecede reaktif OH radikalini oluşturur. Bu nedenle H_2O_2 katalaz (CAT) enzimi yada askorbat-glutatyon döngüsünde askorbatı elektron vericisi olarak kullanan askorbat peroksidaz (APX) enzimi tarafından hızlıca H_2O'a indirgenir (Mathur et al., 2009). Bu reaksiyon sonucu okside olan askorbat (monodehidro askorbat), monodehidro askorbat redüktaz (MDAR) enzimi ile yeniden askorbata çevrilir. Monodehidro askorbat bir radikal olduğu için hızlı bir şekilde askorbat ve dehidroaskorbata indirgenmesi gereklidir. Dehidroaskorbat (DHA) ve indirgenmiş glutasyon (GSH) dehidroaskorbat redüktaz (DHAR) enzimi ile okside glutasyon (GSSG) ve askorbata çevrilir. GSSG, elektron donorü olarak NADPH'yi kullanarak glutatyon reduktaz (GR) enzimi aracılığı ile indirgenmiş glutasyona dönüşür (Apel and Hirt, 2004). Yapılan çalışmalar antioksidan enzim aktivitesi ile abiyotik streslere karşı geliştirilen bitki toleransı arasındaki ilişkiyi işaret etmektedir.

Kuraklık stresi süresince bitkilerin fotosentetik kapasiteyi devam ettirme yetenekleri ve suyun geri alınımı sonrası fotosentezin hızla geri kazanılması

bitkilerin kurak ortamlara adaptasyonunda önemli bir role sahiptir. Ek olarak, kuraklık stresi genellikle fotosentezi doğrudan yada dolaylı etkileyerek bitki büyümesini önemli derecede azaltmaktadır. Bu nedenle, kuraklık stresi boyunca fotoasimilatlarin üretimi ve tüketiminin kısıtlanması, hem yaprakta hem de tüm bitkide şeker dağılımını değiştirmektedir (Chaves, 1991; Chebab et al., 2009). Bitkilerin karbohidrat içeriğindeki değişimler kuraklık stresinin süresine ve sıklığına bağlı olarak çeşitlilik gösterse de çözünebilir şekerlerin birikimi ile nişastadaki azalma kuraklık stresi süresince sıkca gözlenen değişimler arasında yer almaktadır (DaMatta et al., 1997; Pelleschi et al., 1997; Vu et al., 1998; Basu et al., 1999; Chebab et al., 2009). Karbon dağılımındaki böyle bir değişimin ozmotik düzenlemeye katkıda bulunabileceği de düşünülmektedir (Lawlor and Cornic, 2002; Chebab et al., 2009).

Kuraklık stresine cevapta farklı bitki türlerinde, çeşitli fiziksel ve biyokimyasal değişimlerin olduğu tespit edilmiştir. Protein sentezindeki değişim ve azalma, önemli bir metabolik süreç olarak kuraklık tolenrasını etkilemektedir (Chandler and Pobertson, 1994; Ouvroral et al., 1996; Jiang and Huang, 2002). Kuraklık stresi süresince proteinlerde nitel ve nicel seviyelerde değişimler olduğu bilinmektedir (Riccardi et al., 1998; Jiang and Huang, 2002). Kuraklık uyarımlı proteinlerin birikimi ve su kıtlığına fizyolojik adaptasyon arasındaki ilişkiyi aydınlatmaya yönelik çalışmalar halen devam etmektedir (Bray, 1993; Han and Kermode, 1996; Riccardi et al., 1998; Jiang and Huang, 2002). Turgor kaybı, membran akışkanlığı ve membran kompozisyonundaki değişimler, eriyik madde konsantrasyonundaki değişimler ve protein-protein ve protein-lipid etkileşiminin dahil olduğu hücresel seviyedeki fizyolojik ve biyokimyasal değişimler, kuraklık stresi ile ilişkili süreçlerdir (Chaves et al., 2003; Valliyodan and Nguyen, 2006).

Bitki dokuları dehidrasyondan kaçınarak, dehidrasyonu tolere ederek, yada her ikisini de kullanarak kuraklık stresi süresince turgoru koruyabilmektedir (Kramer, 1995; Valliyodan and Nguyen, 2006). Stres direncinin bu mekanizmaları kök kalınlığı, köklerin toprak tabakalarına sıkıca nüfuz etme yeteneği ve kök derinliği ile hacmi gibi gelişimsel ve morfolojik özellikler tarafından kontrol edilmektedir (Pathan, 2004; Valliyodan and Nguyen, 2006). Örneğin kök kalınlığı gibi temel fenotipik özellikler, stres koşullarının yokluğunda da korunmaktadır. Bunun yanı sıra, ozmotik düzenleme ve dehidrasyon tolerası gibi adaptasyon

özellikleri su kıtlığına cevapta artmaktadır (Serraj, 2002; Valliyodan and Nguyen, 2006).

Fotosentetik aktivitenin azalması, organik asit ve ozmolitlerin birikmesi, karbohidrat metabolizmasındaki değişim kuraklık stresine fizyolojik ve biyokimyasal cevapta karakteristik özellikler olarak bilinmektedir. Fotosentetik enzimlerin aktivitelerinin azalması ve stoma kapanması gibi birbiriyle ilişkili olaylardan dolayı fotosentetik aktivite azalmaktadır. Ozmolitlerin yada uygun eriyiklerin, ozmoprotektanların sentezi bitkilerin su kıtlığına karşı adaptasyonları için geliştirdikleri mekanizmalardan biridir. Ozmotik denge ajanı olarak rol oynayan bu moleküller, kuraklık stresine cevapta bitki hücrelerinde birikmekte ve stres ortaya çıktıktan sonra parçalanmaktadır (Tabaeizadeh, 1998; Valliyodan and Nguyen, 2006). Bu moleküller ozmoprotektanlar, amino asitler, polihidrik alkoller, kuaterner amonyum ve tersiyer sülfat bileşiklerini içermektedirler (Rontein, 2002; Valliyodan and Nguyen, 2006). Daha önceki çalışmalar kurak koşullar altında polihidroksil bileşiklerinin hidroksil grupları ile membran fosfolipidlerinin polar başları arasında hidrojen bağı oluşturabildiğini ve bu hidrofobik etkileşimler membran bütünlüğü için önem taşımakta olduğunu göstermektedir (Chaves et al., 2003; Crowe et al., 1998; Hincha et al., 2002; Villadsen et al., 2005; Valliyodan and Nguyen, 2006). Kuraklık stresi toleransında görevli transkripsiyon faktörlerinin fonksiyonu dikotiledon ve monokotiledonlar arasında korunmuştur. Kuraklık tolerası ile ilişkili çeşitli genler belirlenmiş olmasına rağmen, sadece çok az stres dirençli transgenik bitki tarla denemelerinde değerlendirilebilmektedir (Valliyodan and Nguyen, 2006).

Dünya genelinde artış gösteren ve yaşamı kısıtlayıcı özelliklere sahip olan kuraklık stresinin, biyokimyasal ve moleküler düzeyde anlaşılması, kuraklık stresine karşı geliştirilen koruma mekanizmalarının aydınlatılmasının literatür açısından önemli katkılar sağlayacağı düşünülmektedir. Bitkilerin stres altında geliştirdikleri yanıt ve adaptasyon mekanizmalarının kullanılarak biyoteknolojik süreçlerle ürün geliştirmek bitkilerin kuraklığa toleransının arttırılmasında ve bu şekilde ekonomik yararlar elde edilmesinde önem taşımaktadır. Bitkilerin geliştirmiş oldukları bu uyum mekanizmaları kullanılarak ıslah edilecek kültür bitkileri artan nüfusun gereksinimlerine de yanıt verecek, ekonomik kayıpların önemli miktarda engellenmesine fayda sağlayacaktır. Çalışmamızda bu konular göz önüne alınarak kapari bitkisinin kuraklık stresi koşulları altında çeşitli

büyüme ve fizyolojik parametrelerinin incelenmesinin yanı sıra, tolerans mekanizmasında antioksidant enzimlerden SOD, APX, POX, GR ve CAT'ın rolünün anlaşılması amaçlanmıştır. Doğal koşullarda kurak ortama iyi uyum sağlamış bir bitki olması nedeniyle *Capparis ovata* kuraklık toleransı ile ilgili yanıtların çalışılmasında iyi bir model olarak düşünülmektedir. Bu bağlamda çalışmamızdan elde edilen sonuçların fizyoloji alanındaki temel bilgilerimize önemli katkı sağlayacağını öngörmekteyiz.

2. MATERYAL VE METOD

2.1. Bitki Materyali

Bu çalışmada bitki materyali olarak *Capparaceae* familyasına ait *Capparis ovata* bitkisi kullanıldı. Ege Tarımsal Araştırma Enstitüsü, Menemen, İzmir'den alınan bitki gövde çelikleri 20x30cm ölçülerindeki saksılara, iri taneli perlite ekildi. Bitkiler kontrollü şartların sağlandığı iklimlendirme odalarında yetiştirildi; 16 saat aydınlık / 8 saat karanlık (350 µmol $m^{-2}s^{-1}$ ısık şiddetinde), 22/27^{0}C sıcaklık, % 60-70 nem koşullarının sağlandığı fotoperiyot kullanıldı. Çimlenme sonrası fideler 1/2 oranında seyreltilmiş Hoagland solüsyonu ile sulandı. 35 günlük bitki fidelerine kuraklık stresi için Polietilen glikol (PEG) 6000 uygulamasına başlanıldı. %20'lik PEG, Hoagland solüsyonuna ilave edilerek -0.81 MPa ozmotik potansiyele eşdeğer uygulama yapıldı. Kontrol ve uygulama grubu fideleri sırasıyla, 2 günlük periyotlarla, Hoagland solüsyonu ve %20'lik PEG içeren Hoagland solüsyonu ile sulandı.

Şekil 2.1. Perlit ortamında yetiştirilen *Capparis ovata* bitkisi görünümleri.

2.2. Büyüme Parametreleri

0., 7. ve 14. günlerde, rastgele seçilen 20 adet bitkinin büyüme parametreleri ölçüldü. Yaprakların yaş ağırlıkları (g) tartıldıktan sonra, kuru ağırlık (g) ölçümleri için 72 saat 70^{0}C'de etüvde kurutuldu ve daha sonra kuru ağırlıkları tartıldı.

2.3. Bağıl Su İçeriği (RWC)

Stres uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerinde kontrol ve PEG uygulama grubundaki bitkilerden, yaklaşık olarak eş boyutlarda 10 adet yaprak örneği alınarak yaş ağırlıkları ölçüldü. Daha sonra yapraklar 5 saat boyunca 15 ml de-iyonize su bulunan petrilerde bekletilerek turgorlu hale geçmeleri sağlandı. Bu süre sonunda turgorlu yapraklar 72 saat süreyle 70^{o}C'de etüvde kurutularak, kuru ağırlıkları tartıldı. Her gruba ait yaprak örneklerinin bağıl su içerigi aşağıdaki formüle göre % olarak hesaplandı.

Bağıl su içeriği (%) = [(Yaş ağırlık – Kuru ağırlık) / (Turgorlu ağırlık – Kuru ağırlık)] x100

2.4. Klorofil Fluoresansı (Fotosentetik Verim)

Stres uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerinde kontrol ve PEG uygulama grubundaki bitkilerden, rastgele seçilen 6 adet yaprak örneği alınarak fotosentetik verim Hansatech marka Plant Efficiency Analyser cihazı ile ölçüldü. Ölçüm yapılan her bitkinin Fo (değisken olmayan bazal klorofil fluoresansı), Fv (değişken fluoresans), Fm (maksimum fluoresans induksiyonu) ve Fv/Fm oranları belirlendi.

2.5. Lipid Peroksidasyonu

Lipid peroksidasyonu, thiobarbütrik asit (TBAR) reaksiyonu sonucu oluşan malondialdehit (MDA) miktarının belirlenmesi yöntemine göre yapıldı (Madhavara et al. 2000). Her gruptan 1'er g yaş yaprak örneği, trikloroasetik asit (TCA) ile homojenize edildi. Santrifüj sonrası süpernatanta TCA ve TBAR içeren reaksiyon karışımı ilave edildi. Örnekler, 1 saat süre ile 95 $^{\circ}$C'de su banyosunda bekletildi ve bu süre sonunda tekrar santrifüj edildi. 532 ve 600 nm'de absorbans değerleri alındı ve MDA konsantrasyonu ekstinksiyon katsayısından yararlanılarak hesaplandı (ϵ = 155 mM^{-1} cm^{-1})ve nmol g yaş ağırlık^{-1} olarak ifade edildi.

2.6. Total Protein ve Antioksidant Enzim Aktivite Analizleri için Örneklerin Hazırlanması

Denemenin 0, 7 ve 14. günlerinde kontrol ve PEG uygulama gruplarından alınan taze yaprak örnekleri enzim analizlerinde kullanılmak üzere hasat sonrası hemen sıvı azotta donduruldu ve -20^{0}C'de saklandı. 1 g yaprak örnekleri 1mM EDTA ve %2 (w/v) PVPP (polivinil polipirolidin) içeren, 3 mL 0.005 M Na fosfat tamponunda (pH 7.8) homojenize edildi. Homojenat 13000 g'de +4C'de 40 dakika süreyle santifirujlendi. Süpernatant kısım enzim aktivitesi ve protein içeriğinin belirlenmesinde kullanıldı. Tüm analizler +4C'de gerçekleştirildi. Enzim ekstratlarının toplam çözünür protein içeriği BSA (Bovine Serum Albumine) standartı (0,02-0,2 mg mL^{-1}) kullanılarak Bradford'a (1976) göre belirlendi. Tüm spektrofotometrik analizler Shimadzu (UV-1600) spektrofotometre cihazi ile gerçeklestirildi.

2.6.1. Süperoksit Dismutaz Enziminin Aktivitesinin Belirlenmesi

Süperoksit dismutaz (SOD) enziminin aktivitesi, Beauchamp ve Fridovic (1971) tarafından belirtilen yönteme göre yapıldı. Yöntem, 560 nm'de nitroblue tetrazoliumun (NBT) fotokimyasal indirgenmesinin örnekte bulunan SOD enzimi tarafından inhibe edilmesine dayanır. Reaksiyon karışımı, 50 mM Na-fosfat tamponu (Ph 7.8), 33 μM NBT, 10 mM L-Methionine, 0,66 mM EDTA ve 0.0033 mM Riboflavin içerir. Süpernatant uygun miktarda seyreltildi ve reaksiyon karışımı (3ml) ilave edildi. Reaksiyonun gerçekleşmesi için bu karışım, 10 dakika 300 $\mu mol^{-1}m^{-1}s^{-1}$ ışık şiddeti altında, oda sıcaklığında bekletildi. Bu süre sonunda örneklerin absorbans değerleri alındı. Enzim aktivitesi, NBT'nin % 50 inhibisyonu için gerekli SOD miktarı olarak 1 enzim ünitesi olarak hesaplandı. Spesifik enzim aktivitesi, enzim ünitesi mg $protein^{-1}$ olarak belirtildi.

2.6.2. Peroksidaz Enziminin Aktivitesinin Belirlenmesi

Peroksidaz (POX) enziminin aktivitesi, Herzog ve Fahimi'ye (1973) göre yapıldı. Seyreltilen örneklere, % 50 w/v jelatin ve 0.15 M Na-fosfat-sitrat tamponu içeren, DAB (diaminobezidin-tetrahidroklorid dihidrat) çözeltisi ve % 0.6 H_2O_2 eklendi. 465 nm'de absorbans değişimi 3 dk gözlendi. 1 enzim ünitesi dakikada tüketilen $\mu mol^{-1}ml^{-1}$ H_2O_2 miktarı olarak hesaplandı. Spesifik enzim aktivitesi, enzim ünitesi mg $protein^{-1}$ olarak belirtildi.

2.6.3. Katalaz Enziminin Aktivitesinin Belirlenmesi

Katalaz (CAT) enziminin aktivite analizi, Bergmeyer (1970)'e göre yapıldı. 240 nm'de H_2O_2'in tüketilmesi 3 dk süre ile izlendi. Reaksiyon karışımı 0.05 M Na-fosfat tamponu (pH 7.0), % 3 H_2O_2 ve 1 mM EDTA içerir. Dakikada tüketilen μmol H_2O_2 miktarı 1 enzim ünitesi olarak saptandı. Spesifik enzim aktivitesi, enzim ünitesi mg protein^{-1} olarak belirtildi.

2.6.4. Askorbat Peroksidaz Enziminin Aktivitesinin Belirlenmesi

Askorbat peroksidaz (APOX) enziminin aktivitesi, Nakano ve Asada (1981) yöntemine göre yapıldı. Yöntem, örnekteki enzim tarafından askorbat okside edildikçe, 290nm'deki absorbans düşüşünün belirlenmesine dayanmaktadır. Reaksiyon karışımı, 50 mM Na-fosfat tamponu (pH 7.0), 0.5 mM askorbat, 0.1 mM EDTA Na_2 ve 1.2 mM H_2O_2 içerir. Seyreltilen örneklere reaksiyon karışımı ilave edilerek, reaksiyon 3 dakika süresince izlendi. Okside olan askorbat miktarı ekstinksiyon katsayısından (ϵ = 2.8 mM^{-1} cm^{-1}) hesaplandı. 1 enzim ünitesi, dakikada okside olan askorbat (μmol ml^{-1}) miktarıdır. Spesifik enzim aktivitesi, enzim ünitesi mg protein^{-1} olarak belirtildi.

2.6.5. Glutasyon Redüktaz Enziminin Aktivitesinin Belirlenmesi

Glutasyon redüktaz (GR) enziminin aktivitesi, Foyer ve Halliwell (1976) metoduna göre gerçekleştirildi. Reaksiyon sırasında NADPH varlığında, 3 dk süre ile tüketilen okside glutasyonun miktarındaki azalma, absorbans (340 nm) düşüşü izlenerek tespit edildi. İndirgenen glutasyon (GSSG) düzeyi ekstinksiyon katsayısından (ϵ = 6.2 mM^{-1} cm^{-1}) hesaplandı. 1 enzim ünitesi dakikada okside olan glutasyon (μmol ml^{-1}) miktarıdır. Spesifik enzim aktivitesi, enzim ünitesi mg protein^{-1} olarak belirtildi.

2.7. Elektroforez Analizleri

2.7.1. Antioksidant enzimlerin aktivite jel elektroforezleri

Elektroforez analizleri için, PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerinde alınan ve sıvı azotta dondurularak, analiz gününe kadar -20°C'de saklanan *Capparis ovata* bitkilerine ait yapraklar kullanıldı. Bu yapraklardan 1'er g tartıldı

ve örnekler 1mM EDTA ve %2 (w/v) PVPP içeren, 3ml pH 7.8'lik 0.05 M Na-Fosfat tamponu ile 4°C'de homojenize edildi. Elde edilen homojenat 4°C'de 13000 g'de 40 dakika süre ile santrifüj yapıldı. Süpernatant alındı ve üzerine 1:1 (v/v) oranında 0.125 M Tris-Cl, %20 v/v gliserol eklendi. Antioksidant enzimlerin aktivite jelleri Laemmli (1970)'e göre yapıldı. Jeller Laemmli (1970)'e göre belirtilen reçetelere göre hazırlandı sadece jellere (ayırma, yükleme jelleri) ve yürütme tamponuna SDS eklenmedi. Bunun yanı sıra, jel yüzdeleri, literatürde önerildiğine göre her enzim için farklı kullanıldı; SOD ve POX enzimleri için %10'luk, APX ve GR için %12.5'lik, CAT için %7'lik. Yürütme işlemi, Hoefer SE 600-15-1.5 dikey elektroforez aparatı ve Pharmacia EPS-1001 güç kaynağı kullanılarak gerçekleştirildi. Yürütme koşulları, tüm enzimler için +4ºC'de soğutma sağlanarak, 3 saat süre ile 30mA'lik sabit akım olarak düzenlendi. Elektroforez sonrasında, her bir enzim için literatür tarafından önerilen boyama yöntemleri kullanılarak, enzimler belirlendi. Jellerin fotoğrafları çekilerek incelenmeleri tamamlandı.

2.7.1.1. Süperoksit dismutaz (SOD) enzimi

SOD izoenzimlerinin elektroforetik ayrımı için örnekler (50 μg protein) Laemmli (1970)'ye göre denatüre olmayan (SDS içermeyen) poliakrilamid jel elektroforezi (PAGE)'ne tabi tutuldu. Elektroforetik ayrım 4^0C'de SDS içermeyen %12'lik poliakrilamid minijelde yürütüldü. SOD izoenzimlerinin belirlenmesi Beauchamp and Fridovich (1971)'e göre nitroblue tetrazolium boyamasıyla yapıldı ve özel inhibitörler kullanılarak SOD'un 3 tipi MnSOD, FeSOD ve Cu/ZnSOD tespit edildi. SOD izoenzimleri 2 mM KCN yada 5 mM H_2O_2 içeren 50 mM'lık potasyum fosfat tamponunda (pH 7.8), 25 ^{0}C'de, 30 dakika inkübe edilerek farklılaştırıldı.

2.7.1.2. Peroksidaz (POX) enzimi

POX enzimi Seevers (1971)'e göre incelendi. 0.2 M sodyum asetat tamponu (pH 5) %0.03 benzidin, %3 H_2O_2 içeren boya çözeltisinde bekletilen jeller, kahverengi-kızıl bantlar belirdikten sonra fiksatif çözeltiye (% 7 asetik asit) alındı ve fotoğrafları çekildi.

2.7.1.3. Katalaz (CAT) enzimi

CAT enzimi için Wayne et al.(1986)'da tanımlanan demir-siyanit boyama yöntemi kullanıldı. Elektroforez sonrasında jeller 3 kez ddH_2O ile yıkandıktan sonra 10 dakika %0.003'lük H_2O_2 çözeltisinde bekletildi. Bu işlem sonrasında, ddH_2O ile yıkanan jeller, % 2 potasyum demir-siyanit ve %2 demir-klorid içeren boya çözeltisine alındı. Bantlar gözlendikten sonra ddH_2O ile yıkanan jellerin fotoğrafları çekildi.

2.7.1.4. Askorbat peroksidaz (APX) enzimi

APX izoenzimleri Mittler and Zilinkas (1993)'a göre denatüre olmayan PAGE'de 4^0C'de %10'luk gliserol içeren %7.5'luk poliakrilamid minijellerde tespit edildi. Örnekler (50 µg protein) yüklenmeden önce jeller 4^0C'de 30 dakika süreyle 2mM askorbat içeren tampona tabi tutuldu. Elektroforez jelleri 20 dakika süreyle 2mM askorbat içeren 50mM'lık potasyum fosfat solüsyonu (pH 7.0)'nda inkübe edildikten sonra 20 dakika süreyle 2mM H_2O_2 ve 4mM askorbat içeren 50mM potasyum fosfat solüsyonuna aktarıldı. Jeller 1 dakika süreyle yıkandıktan sonra 10-20 süreyle 2,5 mM NBT ve 28 mM TEMED içeren 50mM potasyum fosfat tamponunda (pH 7.8) ışık altında bekletildi.

Jeller %7'lik asetik asit solüsyonuna tabi tutuldu ve Vilber-Loumart Gel Imager System and software programme (Vilber-Loumart Biotechnologies, France) analiz edildi.

2.7.1.5. Glutasyon redüktaz (GR) enzimi

GR enziminin belirlenmesinde, Foyer et al. (1991)'de kullanılan yöntem kullanıldı. Elektroforez sonrasında jeller, 10 dakika süre ile 4 mM GSSG, 1.5 mM NADPH ve 2 mM 5',5'-dithiobis (2-nitrobenzoik) asit içeren 0.25 M Tris-HCl tamponunda (pH 8.4) bekletildi. Bantlar gözlendikten sonra fotoğrafları çekildi.

2.8. İstatiksel Analizler

Yapılan tüm analizlerin istatiksel açıdan anlamlı olabilmesi ve güvenirliği için birbirinden bağımsız 2 deneme serisi kuruldu. Bu serilere ait örnekler ile yapılan enzimatik ve miktar belirlenmesine dayanan tüm ölçümler 3'er tekrarlı yapıldı (n=6). Elde edilen veriler Tek Yönlü Varyans Analizi (One-way ANOVA)

ile analiz edildi ve ortalamalar arasındaki farklılıklar Lowest Standard Deviations (LSD) test ile karşılaştırıldı. Klorofil flüoresansı gibi tekrarlamalı ölçümlerde ise veriler İki Yönlü Varyans Analizi (Two-way ANOVA) ile analiz edildi. $P<0,05$ olan değerler istatiksel bakımdan anlamlı kabul edildi. Istatiksel analizler SPSS programı (standart versiyon 10.0) ile gerçekleştirildi. Bütün şekillerdeki hata çubukları ortalama ± hata (S.H.)'yı göstermekte olup ve çizelgelerde değerler ortalama ± S.H. şeklinde verildi.

3. SONUÇLAR

3.1. Büyüme Parametreleri

Capparis ovata bitkisine %20'lik PEG (polietilenglikol) 6000 uygulaması sonucu oluşturulan kuraklık stresi 0., 7. ve 14. günlerde alınan örneklerde genel olarak yaprak yaş ve kuru ağırlığında azalmaya neden oldu. Bu durum kuraklık stresinin büyümeyi inhibe ettiğini göstermektedir.

Capparis ovata bitkisinde 7. ve 14. günlerde alınan yaprak örneklerinde yaş ağırlığın sırasıyla %21 ve %23 oranında azaldığı, kuru ağırlığın ise yine sırasıyla %28 ve %34 oranında azaldığı gözlendi (Çizelge 3.1).

Çizelge 3. 1. *Capparis ovata* bitkisinde deneme periyodunda (0, 7. ve 14. günlerde) PEG uygulamasının bağıl su içeriği, fotosentetik verim (Fv/Fm) ve yaprak yaş ağırlık ve kuru ağırlık (g) büyüme parametreleri üzerine etkileri. SD temelli ± anlamı yaş ve kuru ağırlık için (n=12) ve RWC ve fotosentetik verim için (n=6). Standart sapma $p<0,05$.

	RWC %	Fv/Fm	Yaş ağırlık (g)	Kuru Ağırlık (g)
Kontrol 0	83,13 ± 2,78	0,86 ± 0,011	0,0872 ± 0,015	0,0182 ± 0,003
Kontrol 7	83,71 ± 2,22	0,86 ± 0,011	0,1140 ± 0,005	0,0202 ± 0,004
PEG 7	75,96 ± 2,44	0,84 ± 0,006	0,0898 ± 0,009	0,0145 ± 0,010
Kontrol 14	84,02 ± 1,14	0,85 ± 0,008	0,1487 ± 0,012	0,0220 ± 0,002
PEG 14	76,29 ± 2,30	0,83 ± 0,042	0,1148 ± 0,004	0,0146 ± 0,003

3.2. Bağıl Su İçeriği (RWC)

Kuraklık stresinin etkisini belirlemek için incelenen bağıl su içeriği (RWC), 14 günlük PEG 6000 uygulaması süresince *Capparis ovata* bitkisinin yapraklarında azalma gösterdi. RWC oranındaki bu azalma uygulamanın 7. ve 14. günlerinde yaklaşık %8 olarak kaydedildi (Çizelge 3.1).

3.3. Klorofil Fluoresansı (Fotosentetik Verim)

PEG 6000 uygulamasının 7. ve 14. günlerinde *Capparis ovata* bitkisi yapraklarında fotosentetik verimi gösteren Fv/Fm değerleri sırasıyla %2.90 ve %2.59 oranında azalma gösterdi (Çizelge 3.1).

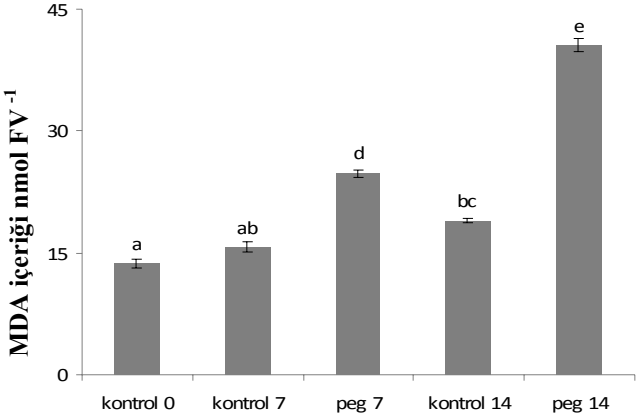
3.4. Lipid Peroksidasyonu

Capparis ovata bitkisi kontrol grubu bitkilerinde 14. günde lipid peroksidasyonu miktarında artış gözlendi, bu artışın büyümeye bağlı olduğu

düşünülmektedir. PEG 6000 uygulama gruplarında ise 7. ve 14. günlerde lipid peroksidasyonu seviyelerinde sırasıyla 1.5 ve 2 kat artış gözlendi (Çizelge 3.2, Şekil 3.1).

Çizelge 3.2. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının lipid peroksidasyonuna (MDA içeriğine) etkisi.

Gruplar	0.gün	7.gün	14.gün
Kontrol	13,68 ± 0.5	15,74 ± 0,7	18,97 ± 0,3
PEG		24,77 ± 0,5	40,52 ± 0,8



Şekil 3.1. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının lipid peroksidasyonuna (MDA içeriğine) etkisi. Sütunlar üzerindeki aynı harfler aynı tür içinde istatiksel bakımdan farklı olmayan değerleri göstermektedir ($p<0,05$). Sütunlardaki hata çubukları ortalama standart ± hatayı (S.E.) göstermektedir.

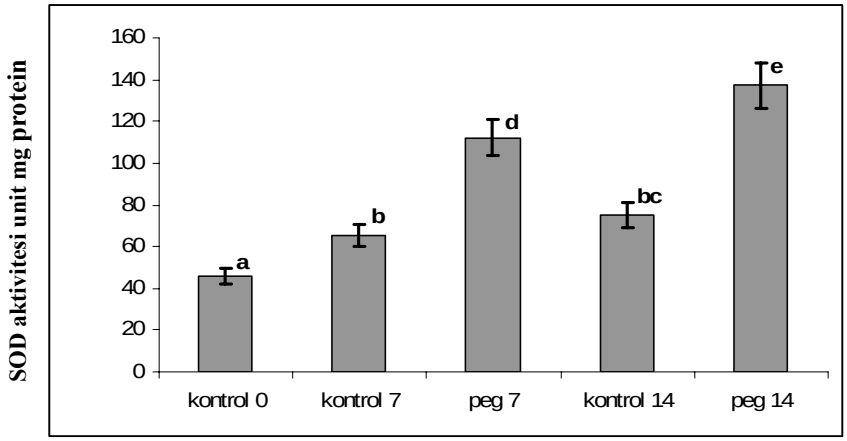
3.5. Antioksidant Enzim Aktivite Analizleri

3.5.1. Süperoksit Dismutaz (SOD, EC 1.15.1.1) Enzim Aktivitesinin Belirlenmesi

PEG 6000 uygulaması sonucu toplam SOD aktivitesinde artış gözlendi. Kuraklık uygulamasının 7. ve 14. günlerinde *Capparis ovata* bitkisi yapraklarında SOD aktivitesi kontrol grubu ile kıyaslandığında sırasıyla 1.7 ve 1.8 kat artış gösterdi (Çizelge 3.3, Şekil 3.2).

Çizelge 3.3. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde SOD enzim aktivitesi üzerine etkisi.

Gruplar	0.gün	7.gün	14.gün
Kontrol	45,9 ± 1,87	65,18 ± 1,73	74,97 ± 5,01
PEG		112,27 ± 6,98	137,15 ± 6,40



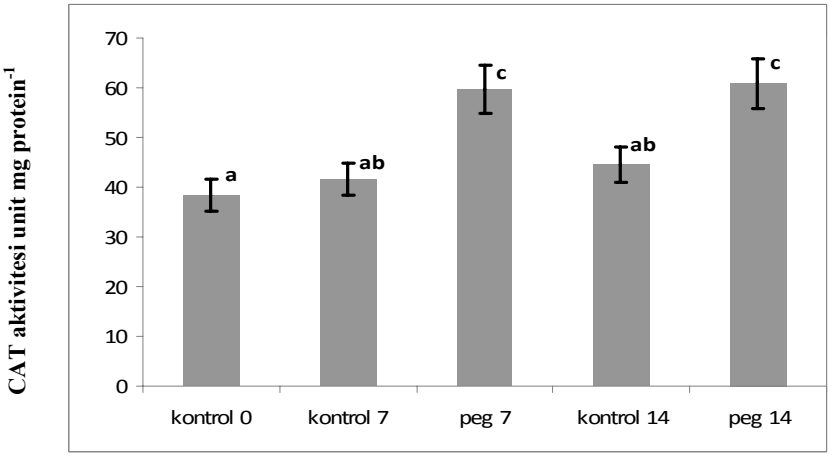
Şekil 3.2. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde SOD enzim aktivitesi üzerine etkisi. Sütunlar üzerindeki aynı harfler aynı tür içinde istatiksel bakımdan farklı olmayan değerleri göstermektedir ($p<0,05$). Sütunlardaki hata çubukları ortalama standart ± hatayı (S.E.) göstermektedir.

3.5.2. Katalaz (CAT, EC 1.11.1.6) Enzim Aktivitesinin Belirlenmesi

PEG 6000 uygulaması *Capparis ovata* bitkisi yapraklarında toplam CAT aktivitesini arttırdığı gözlendi. Kuraklık stresi uygulama gruplarında 7. ve 14. günlerde CAT aktivitesi 1.5 kat artış gösterdi (Çizelge 3.4, Şekil 3.3).

Çizelge 3.4. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde CAT enzim aktivitesi üzerine etkisi.

Gruplar	0.gün	7.gün	14.gün
Kontrol	38,39 ± 1.50	41,58 ± 1,65	44,38 ± 1,45
PEG		59,61 ± 2,50	60,81 ± 3,80



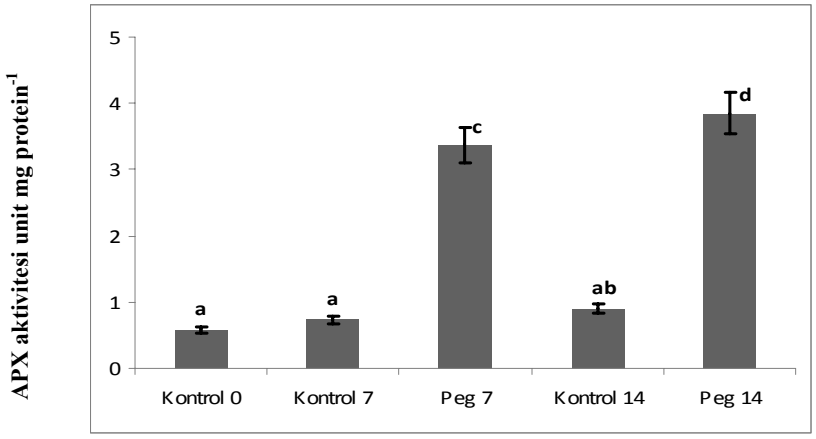
Şekil 3.3. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde CAT enzim aktivitesi üzerine etkisi. Sütunlar üzerindeki aynı harfler aynı tür içinde istatiksel bakımdan farklı olmayan değerleri göstermektedir ($p<0,05$). Sütunlardaki hata çubukları ortalama standart ± hatayı (S.E.) göstermektedir.

3.5.3. Askorbat Peroksidaz (APX, EC 1.11.1.11) Enziminin Aktivite Tayini

APX aktivitesi kontrol gruplarında değişiklik göstermedi. PEG 6000 uygulama gruplarında ise 7. ve 14. günlerde kontrol grupları ile kıyaslandığında APX aktivitesi sırasıyla 5 kat ve 4 kat artış gösterdi (Çizelge 3.5, Şekil 3.4).

Çizelge 3.5. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde APX enzim aktivitesi üzerine etkisi.

Gruplar	0.gün	7.gün	14.gün
Kontrol	0,58 ± 0.05	0,73 ± 0,05	0,90 ± 0,02
PEG		3,37 ± 0,05	3,85 ± 0,18



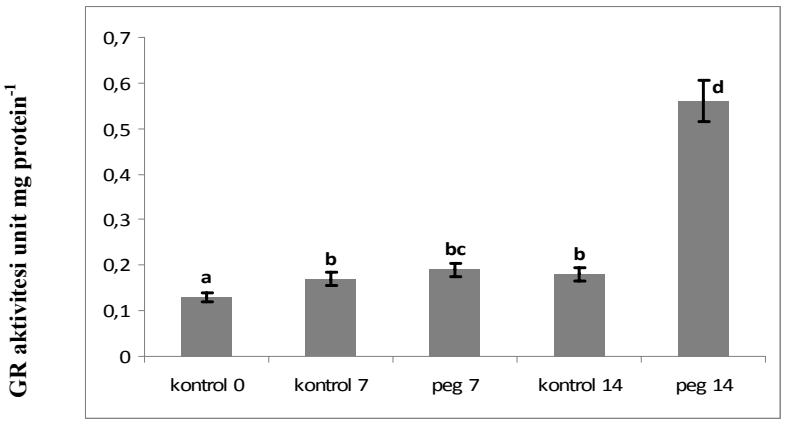
Şekil 3.4. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde APX enzim aktivitesi üzerine etkisi. Sütunlar üzerindeki aynı harfler aynı tür içinde istatiksel bakımdan farklı olmayan değerleri göstermektedir ($p<0,05$). Sütunlardaki hata çubukları ortalama standart ± hatayı (S.E.) göstermektedir.

3.5.4. Glutasyon Reduktaz (GR, EC 1.6.4.2) Enziminin Aktivite Tayini

PEG 6000 uygulama gruplarında 14. günde glutasyon reduktaz aktivitesi 3 kat artış gösterdi (Çizelge 3.6, Şekil 3.5).

Çizelge 3.6. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde GR enzim aktivitesi üzerine etkisi.

Gruplar	0.gün	7.gün	14.gün
Kontrol	0,13 ± 0.03	0,17 ± 0,01	0,18 ± 0,02
PEG		0,19 ± 0,025	0,56 ± 0,032



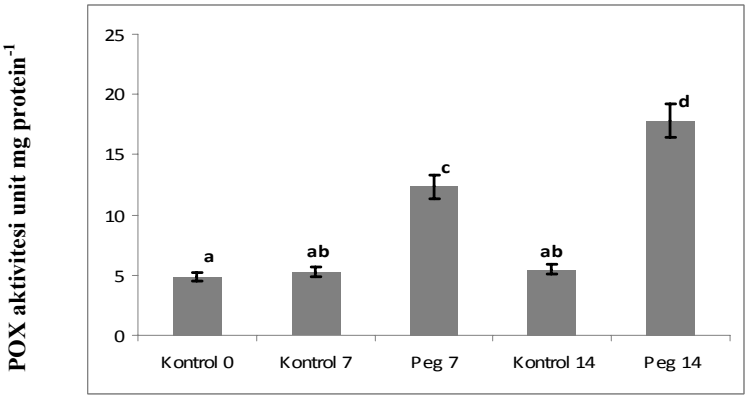
Şekil 3.5. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde GR enzim aktivitesi üzerine etkisi. Sütunlar üzerindeki aynı harfler aynı tür içinde istatiksel bakımdan farklı olmayan değerleri göstermektedir ($p<0,05$). Sütunlardaki hata çubukları ortalama standart ± hatayı (S.E.) göstermektedir.

3.5.5. Peroksidaz (POX, EC 1.11.1.7) Enziminin Aktivite Tayini

PEG 6000 uygulama grubunda 7. ve 14. günlerde kontrol grupları ile kıyaslandığında POX aktivitesinin sırasıyla 2 kat ve 3 kat arttığı gözlendi (Çizelge 3.7, Şekil 3.6).

Çizelge 3.7. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde POX enzim aktivitesi üzerine etkisi.

Gruplar	0.gün	7.gün	14.gün
Kontrol	4,87 ± 0,67	5,24 ± 0,50	5,48 ± 0,60
PEG		12,37 ± 0,94	17,82 ± 1,01

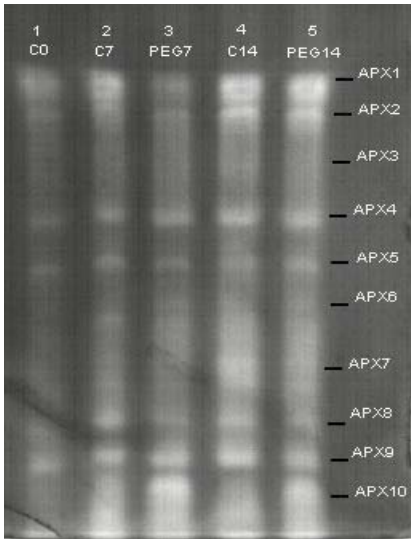


Şekil 3.6. *Capparis ovata* yapraklarındaki PEG uygulamasının 0., 7. ve 14. günlerde POX enzim aktivitesi üzerine etkisi. Sütunlar üzerindeki aynı harfler aynı tür içinde istatiksel bakımdan farklı olmayan değerleri göstermektedir ($p<0,05$). Sütunlardaki hata çubukları ortalama standart ± hatayı (S.E.) göstermektedir.

3.6. Elektroforez Analizleri

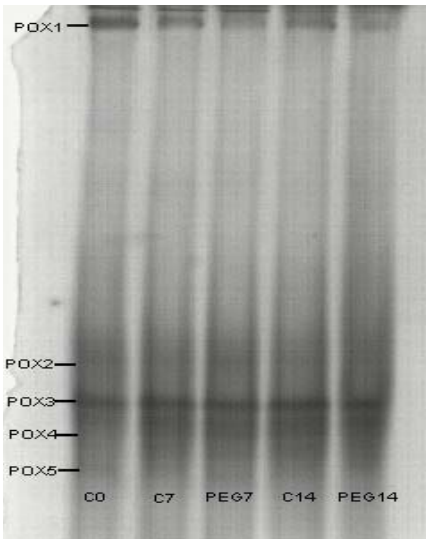
C. ovata bitkisi tarafından kuraklık stresine karşı oluşturulan yanıtlarda antioksidant enzimlerin izoenzimlerinin katkısı ve enzim aktivitesindeki farklılıkların daha iyi belirlenmesi amacıyla örnekler elektroforetik olarak incelendi. Genel olarak enzimlerin spektROTkopik aktivite sonuçları ile elektroforez profilleri birbirlerine paralel sonuçlar verdi.

APX izoenzimlerinin jel profilleri incelendiğinde, kontrol ve stres gruplarında toplam 10 farklı APX izoenzimi bulundu (Şekil 3.7). Bu izoenzimler içerisinde APX3 sadece 7. gün PEG uygulama grubunda ve 14. gününde uygulama ve kontrol grubunda görüldü. Ancak ilgili bant 14. gün uygulama grubunda daha yoğun olarak belirlendi. Diğer izoformlar APX6, APX7, APX9 ve APX10 kuraklık stresinin 7. ve 14. günlerinde daha belirgin gözlendi (Şekil 3.7).



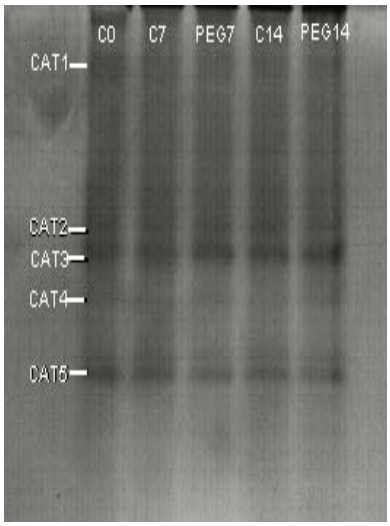
Şekil 3.7. *Capparis ovata*'da PEG uyarımlı kuraklık stresinin APX izoenzim aktiviteleri üzerine etkileri. 1, 2, 3, 4 ve 5 numaralı bantlar sırasıyla 0.gün control, 7.gün control, 7.gün PEG, 14.gün control ve 14.gün PEG gruplarını göstermektedir.

POX enzimine ait jellerde 5 farklı POX izoformu (POX1, POX2, POX3, POX4 ve POX5) tespit edildi. Bu izoformlardan POX1'in ifadesi 7. ve 14. günlerde PEG uygulanan gruplarda azaldı. Bununla birlikte POX3 ve POX4 izoenzimlerinin ifadeleri, kontrol grupları ile kıyaslandığında PEG uygulanan gruplarda arttı. Tüm sonuçlar ele alındığında POX`un stres altındaki yapraklarda aktivitesinde gözlenen artışın POX3 ve POX4 izoformlarını belirimlerinin artışından kaynaklanabileceği düşünüldü (Şekil 3.8).



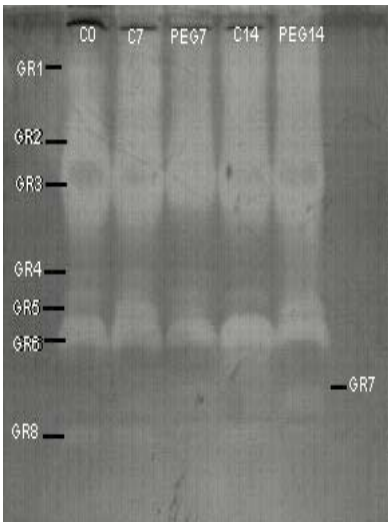
Şekil 3.8. *Capparis ovata*'da PEG uyarımlı kuraklık stresinin POX izoenzim aktiviteleri üzerine etkileri. 1, 2, 3, 4 ve 5 numaralı bantlar sırasıyla 0.gün control, 7.gün control, 7.gün PEG, 14.gün control ve 14.gün PEG gruplarını göstermektedir.

CAT enzimine ait jellerde kontrol ve PEG örneklerinde 5 farklı izoform (CAT1, CAT2, CAT3, CAT4 ve CAT5) gözlendi. CAT3 ve CAT5'in toplam aktiviteyi önemli ölçüde etkilediği görüldü. Ancak densiyometre analizlerine göre izoenzimlerden hiç birisi PEG uygulamasından etkilenmedi. Kontrol ve uygulama gruplarında gözlenen CAT3 ve CAT5 bant yoğunluklarında belirgin bir farklılık gözlenmedi (Şekil 3.9).



Şekil 3.9. *Capparis ovata*'da PEG uyarımlı kuraklık stresinin CAT izoenzim aktiviteleri üzerine etkileri. 1, 2, 3, 4 ve 5 numaralı bantlar sırasıyla 0.gün kontrol, 7.gün kontrol, 7.gün PEG, 14.gün kontrol ve 14.gün PEG gruplarını göstermektedir.

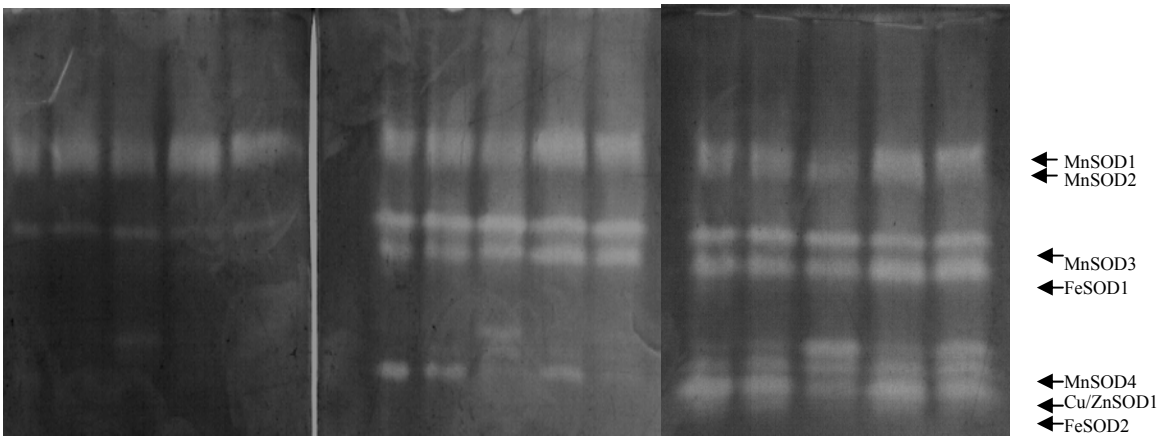
GR enzimine ait jeller incelendiğinde 8 farklı GR izoformu (GR1, GR2, GR3, GR4, GR5, GR6, GR7 ve GR8) gözlendi. Bu izoenzimlerden G7 sadece PEG uygulanan gruplarda gözlendi ve 14. gününde daha yoğun bir bant elde edildi. GR1, GR3 ve GR6 izoformları 7. ve 14. günlerin tüm gruplarında yoğun bant profilleri gösterdi. GR4 ve GR8 izoenzimlerine ait bantlar PEG uygulamasının 14. gününde daha yoğun olarak izlendi (Şekil 3.10).



Şekil 3.10. *Capparis ovata*'da PEG uyarımlı kuraklık stresinin GR izoenzim aktiviteleri üzerine etkileri. 1, 2, 3, 4 ve 5 numaralı bantlar sırasıyla 0.gün kontrol, 7.gün kontrol, 7.gün PEG, 14.gün kontrol ve 14.gün PEG gruplarını göstermektedir.

SOD enzimine ait jellerde gözlenen izoenzimlerin 4'ü Mn SOD (KCN yada H_2O_2 tarafından inhibe olmamıştır), 2'si FeSOD (KCN tarafından inhibe olmamıştır, fakat H_2O_2 tarafından inhibe olmuştur) ve 1 tanesi de Cu/ZnSOD (KCN ve H_2O_2 tarafından inhibe olmuştur) olarak bulundu. Bu izoenzimler jeldeki hareket mesafesi sıralarına göre isimlendirildi ve SOD aktivitesini gösteren bantlardan biri (MnSOD4) PEG uygulamasına bağlı olarak gözlendi (Şekil 3.11). SOD aktivitesini gösteren diğer tüm bantlar kontrol ve PEG uygulanmış örneklerde aynıdır. Densiyometrik analizler, kontrol grubunda gözlenen toplam SOD aktivitesinin, %65'inin MnSOD, %25'inin FeSOD ve %10'unun Cu/ZnSOD izoenzimleri tarafından oluşturulduğunu gösterdi. PEG uygulanan gruplarda ise,

toplam SOD aktivitesinin %70'inin MnSOD; %15'inin FeSOD ve %15'inin Cu/ZnSOD izoenzimleri tarafından oluşturulduğu gözlendi (Şekil 3.11). İzozim profilleri incelendiğinde, MnSOD4 *C. ovata* yapraklarında sadece kuraklık stresi koşullarında eksprese oldu.



Şekil 3.11. *Capparis ovata*'da PEG uyarımlı kuraklık stresinin SOD izoenzim aktiviteleri üzerine etkileri.

4. TARTIŞMA

Kuraklık sağanak yağışın fazla olmadığı dönemi ifade etmek amaçlı kullanılan meteorolojik bir terimdir ve bitkilerde genellikle topraktaki kullanılabilir suyun azaldığı ve atmosferik koşullar nedeniyle transpirasyon yada evoporasyon ile suyun kaybedildiği koşullarda ortaya çıkmaktadır. Kuraklık stresi hemen hemen tüm bitkilerde görülmektedir fakat meydana getirdiği etki türden türe hatta tür içinde bile çesitlilik göstermektedir (Jaleel et al., 2009). Kuraklık stresi dünya ve ülkemiz için ciddi bir sorun teşkil etmektedir. Bitkinin kuraklık stresine maruz kalması bitkilerde toksik bir etki oluşturmakta, böylece hem bitki gelişimini aksatmakta hem de ürün kaybına yol açmaktadır (Cattivelli et al., 2007). Bitkilerde kuraklık stresine dirençte meydana gelen değişimlerin fizyolojik ve morfo-anatomik yapılarının iyi anlaşılması ile bu özellikler stres koşulları altında yüksek verimlilikteki yeni varyetelerin seçilmesi yada ıslahında kullanılabilecektir (Nam *et al*., 2001; Martinez *et al*., 2007; Jaleel et al., 2009).

Dünya çapında önemli ekonomik kayıplara neden olan kuraklık stresinin detaylı mekanizmasının aydınlatılması kuraklık ve açlığa neden olabilecek

streslere dayanıklı varyetelerin geliştirilmesine olanak sağlayacaktır. Bu araştırmada kuraklık stresinin moleküler ve biyokimyasal yönleri incelenerek, literatüre katkı sağlanması amaçlanmıştır. Bu amaçla çalışmamızda kurak koşullara uyum gösterebilen ve ülkemizde de doğal yayılış gösteren *Capparis ovata* bitkisi materyal olarak seçilmiştir. Bu bitkinin kuraklık stresi koşullarında antioksidant savunma sisteminin ne şekilde çalıştığını anlamak daha sonraki çalışmalarda yol gösterici olabilecektir.

Kuraklık stresinin yarattığı ozmotik etki sonucunda, hücrenin ozmotik potansiyelini arttırmak için bazı toksik olmayan bileşiklerin sentezlenmesi ve büyüme inhibisyonu gibi birçok farklı cevap uyarılmaktadır. Böylece antioksidan enzimlerin aktiviteleri devam ettirilmektedir (Türkan ve ark., 2005). Yaptığımız çalışmada kuraklık stresinin *Capparis ovata* yapraklarının yaş ve kuru ağırlıklarında azalmaya neden olması, bitki büyümesini olumsuz yönde etkilendiğini göstermektedir. Kuraklık toleranslı bir Akdeniz bitkisi olan *Arbutus unedo* (Munne-Bosch and Penuelas, 2004) ve *Atriplex halimus* L. (Hassine et al., 2008) ile yapılan kuraklık stresi çalışmalarında da bulgularımıza benzer olarak büyüme inhibisyonu olduğu tespit edilmiştir. Bununla birlikte uzamış kuraklık stresi periyodunda *C. ovata* bitkisi yapraklarında bitkinin içsel su durumunun korunduğu da gözlemlenmiştir. Bu sonuçlara uygun olarak Ana Lucia ve arkadaşları (2002) kuraklık stresinin kuraklık toleranslı *Coffea canephora* bitkisinin yaprak su potansiyelini azalttığını göstermişlerdir. Yine Akdeniz çevresindeki kurak koşullara dayanabilen *A. unedo*'nun kuraklık stresi altında RWC seviyelerinde azalma tespit edilmiştir (Munne-Bosch and Penuelas, 2004). *Capparis ovata* bitkisi yapraklarında kuraklık stresi uygulamasının 7. ve 14. günlerinde bağıl su içeriğinde sadece %8'lik bir düşüş olduğu tespit edildi. Buna göre her iki çalışma da kuraklığa toleranslı bitkilerin kuraklık stresi boyunca bağıl su içeriklerini kısmen veya tamamen koruduklarını göstermektedir.

Fv/Fm değeri, net fotosentez verimini gösteren fotosistem II'nin maksimum ürün miktarını ifade etmektedir (Percival and Sheriffs, 2002; Kulkarni et al., 2010). *C. ovata* bitkisi ile yapılan çalışmamızda kuraklık stresi uygulaması sonucunda Fv/Fm değerlerinde çok az bir düşüş tespit edildi. Bitkinin su kullanımında iyi olması nedeniyle yaprak RWC seviyelerinin önemli ölçüde korunduğu düşünülmektedir. *Ziziphus mauritiana* bitkisinin 6 kultivari ile yapılan bir çalışmada Fv/Fm oranları kuraklığa toleranslı 3 kultivarda (Seb, Gola ve Q-

29), kuraklığa duyarlı diğer 3 kultivara (Umran, B-5/4, ve Keitly) oranla daha az bir düşüş göstermiştir (Kulkarni et al., 2010). Yine başka bir kuraklık stresi çalışmasında kuraklığa toleranslı *Salix gordejevii* bitkisinde, kuraklığa duyarlı *S. babylonica*'a göre Fv/Fm oranlarında daha az bir düşüş gözlenmiştir (Yang et al., 2005; Kulkarni et al., 2010). Ziziphus ile yapılan çalışmaya göre kuraklığa toleranslı kultivarların kuraklığa duyarlı kultivarlara kıyasla yaprak su potansiyelini daha iyi korudukları ve bu durumun kuraklık stresi tolerans yeteneği için önemli bir gösterge olduğu ileri sürülmektedir (Kulkarni et al., 2010).

Ayrıca yüksek yaprak RWC seviyesinin sürdürülmesinin bitkiye daha iyi bir şekilde Fv/Fm oranının korunmasına yardım edeceği de aynı çalışmada bildirilmiş ve RWC ve Fv/Fm arasındaki önemli pozitif ilişki işaret edilmiştir (Kulkarni et al., 2010). Kuraklığa toleranslı kultivarların yüksek orandaki yaprak RWC seviyelerinin muhtemelen bu kultivarların su kullanımında daha iyi olmalarından kaynaklandığı ileri sürülmektedir (Kulkarni et al., 2010). Kuraklığa toleranslı olan kultivarların kuraklık stresi koşulları altında aşırı su kaybından kaçınmak amacıyla transpirasyon oranını kontrol altında tuttukları düşünülmektedir (Kulkarni et al., 2010).

Serbest radikallerin neden olduğu membran lipidlerinin peroksidasyonu stres zararının hücresel seviyedeki ölçüsü ve göstergesidir (Jain et al., 2001; Türkan et al., 2005). Membran lipid peroksidasyonu, membran akışkanlığını arttırarak elektrolit kaybına neden olmaktadır (Thompson et al., 1987). Lipid peroksidasyonu çesitli çevresel streslerin meydana getirdiği hasarlara eşlik etmektedir (Hernandez et al., 2003; Jaleel et al., 2008). Doku lipidlerinin oksidatif hasarı toplam TBARS içeriği ile hesaplanmaktadır (Jaleel et al., 2008). Çalışmamızda kuraklık stresi uygulanmış bitkilerde önemli miktardaki TBARS artışı tespit edildi. Bu artış daha önce yapılan çalışmalar (Schwanz and Polle, 2001; Ana Lucia et al., 2002; Sofo et al., 2004) ile de tutarlılık göstermektedir ve *Capparis ovata* bitkilerindeki oksidatif hasarı işaret etmektedir. *Catharanthus ROTeus* bitkisi ile yapılan bir çalışmada da kuraklık stresi uygulaması sonrasında TBARS içeriğinin artış eğiliminde olduğu gösterilmiştir (Jaleel et al., 2008). Ayçiceği (*Helianthus annuus*) ile yapılan bir çalışmada ise toprağın kuraklık periyoduna maruz kalmasının ardından yaprak malondialdehit (MDA) konsantrasyonunun önemli derecede arttığı tespit edilmiştir. MDA lipid peroksidasyonunun bir ürünü olması nedeniyle (Hodges et al., 1999; Sofo et al.,

2004; Correia et al., 2006), bu sonuçlar kuraklık stresinin ayçiceği bitkilerinde tüm yaprak seviyelerinde orta dereceli bir oksidatif stres oluşturduğunu göstermektedir (Correia et al., 2006). Bu veriler kuraklık stresinin membran lipid peroksidasyonunu uyardığı hipotezini desteklemektedir.

Kuraklık daima bitkilerde reaktif oksijen türlerinin (ROT) oluşumuna neden olmaktadır. ROT oluşumu ökaryot hücrelerin biyotik ve abiyotik streslere karşı oluşturduğu en erken biyokimyasal cevaptır (Qiu et al., 2008). ROT oluşumu bir takım zincir reaksiyonunu tetikleyerek hızlı hücre zararına neden olmaktadır (Manivannon ve ark., 2007). ROT oldukça reaktiftir ve koruma mekanizmalarının olmadığı durumlarda lipidler, proteinler ve nükleik asitler üzerinde oksidatif hasar oluşturarak normal metabolizmada ciddi zararlar oluşturur (Smirnoff, 1993; Menconi et al., 1995; Qiu et al., 2008). Bitkiler stres koşulları altında yaşamlarını devam ettirmek amacıyla antioksidant molekülleri (askorbik asit, glutatyon, α-tokoferol, karotenoid, flavanoid vd.) ve oksijen radikali süpürücü enzimleri oluşturmaktadırlar. Antioksidan mekanizma, bitkilerde stres toleransını artırmayı sağlayacak bir strateji sağlamaktadır (Manivannon ve ark., 2007). Oksijen radikali süpürücü enzimler içersinde SOD O_2'i H_2O_2'e dönüştürür (Bowler et al., 1992; Bian and Jiang, 2009). Diger enzimatik sistemler POX, CAT, APX, GR, MDHAR, ve DHAR farklı hücresel kısımlarda H_2O_2'i H_2O'ya dönüştürürler (Asada, 1999; Mittler, 2002; Bian and Jiang, 2009).

Çalışmamızda kuraklık stresi koşullarında artan SOD aktivitesi tespit edilmiştir. *Capparis ovata* bitkisinde artan SOD aktivitesi bitkinin reaktif oksijen türlerinin yarattığı zararlı etkilere karşı geliştirdiği savunma mekanizmasını ifade etmektedir. Bu sonuçlara paralel olarak Türkan ve arkadaşları (2005) kuraklığa toleranslı *Phaseolus acutifolius* bitkisi ile yaptıkları çalışmada kuraklık stresi koşullarında bitkide artan SOD enzim aktivitesini tespit etmişlerdir. Schwanz ve Polle (2001) de bizim sonuçlarımıza benzer olarak kuraklık toleranslı *Quercus robur* ile yaptıkları bir kuraklık stresi çalışmasında SOD seviyelerinde önemli artış tespit etmişlerdir. Akdeniz bitkilerinden *Myrtus communis* ve *Phillyrea angustifolia* ile yapılan çalışmalarda da artan SOD aktivitesi tespit edilmiştir (Caravaca et al., 2005). Ayrıca çalışmamızda MnSOD, FeSOD ve Cu/ZnSOD izoenzimlerinin yüksek SOD aktivitesine katkıda bulunduğu tespit edildi. Aktif koşullarda yürütülen jellerde, MnSOD izoenzimlerinin seviyelerinde artış gözlendi. Ayrıca MnSOD4 izoenziminin strese bağlı olarak sentezlendiği

saptandı. MnSOD izoenzimleri mitokondri ve peroksizomlarda bulunur. Bu izoenzimlerin artan seviyeleri bu organellerdeki oksidatif stres ile sıkı ilişkilidir (Gomez et al, 1999). MnSOD izoenzimlerinin uyarılması ve toplam SOD aktivitesindeki artış *Capparis ovata* bitkisini oksidatif stresin zararlarından korunmak amaçlı olarak gelişmiştir. Bizim sonuçlarımıza benzer olarak Schwanz ve Pole (2001) de kuraklığa toleranslı *Quercus robur*.'da kuraklık stresinde SOD seviyelerinde önemli artış tespit etmişlerdir.

Askorbat sadece insan beslenmesinde değil aynı zamanda bitki gelişimi için de gerekli olan önemli bir vitamindir (Nishikawa et al., 2003). Askorbatın bitki ve hayvanların her ikisinde de hücre metabolizmasinin birçok önemli basamağında antioksidan ve farklı dioksigenazlara kofaktör olarak önemli roller oynadığı bilinmektedir (Noctor and Foyer, 1998; Arrigoni and De Tullio, 2000; Nishikawa et al., 2003). Askorbat peroksidaz (APX) askorbatı oksitleyerek hidrojen peroksidi (H_2O_2) suya (H_2O) indirgeyen iyi tanımlanmış bir enzimdir. APX, normal metabolizma sırasında yada çevresel stresler nedeniyle oluşan zarara karşı hücreleri korumada görev almaktadır (Nishikawa et al., 2003). Liu ve arkadaşları (2009) salatalık ile yapılan bir çalışmada PEG uygulaması nedeniyle oluşan kuraklık stresi sonucunda artan APX aktivitesini tespit etmişlerdir. *Capparis ovata* bitkisinde de PEG 6000 uygulaması sonucu artış gösteren APX aktivitesi bitkinin oksidatif hasara karşı geliştirdiği koruma mekanizmasını ifade etmektedir. APX'in indirgediği askorbat monodehidroaskorbat reduktaz (MDHAR), dehidroaskorbat reduktaz (DHAR) ve glutatyon reduktaz (GR) tarafından katalizlenen bir seri reaksiyonlar ile tekrar okside olur. Bu reaksiyonlar serisi Halliwell Asada döngüsü olarak bilinir ve bitkilerde en önemli antioksidan sistemlerden birisidir (Kawitha ve ark., 2008). Araştırmamızda kuraklık stresi *Capparis ovata* bitkisinde APX izoenzim profilini değiştirdi. Kontrol ve uygulama gruplarının her ikisinde de toplam 10 farklı APX izoenzimi gözlendi. APX izoenzimlerinin sayısı ve profilleri bitki türlerine bağlıdır. Farklı izoenzimlerin uyarılması ve ekspresyonu çeşitli kaynaklarda gösterildiği gibi stres toleransı ile sıkı ilişkilidir (Nakano ve Asada, 1981; Mittler ve Zilinkas, 1993). Kuraklık koşulları altında yapraklardaki yüksek APX aktivitesi stres sebebiyle arttırılmış SOD aktivitesi tarafından üretilen H_2O_2'i uzaklaştırır. Yüksek APX aktivitesi stres koşulları altında aynı zamanda tütün BY-2 hücre kültürleri (Bueno ve ark, 1998) ve fasülyede de (Türkan ve ark, 2005) bildirilmiştir. Sonuçlarmıza

paralel olarak APX'un beliriminin artması zeytinde (Sofo ve ark., 2007) ve mısırda (Pastori ve Trippi, 1992) da bildirilmiştir.

Glutatyon redüktaz (GR) bitki hücrelerindeki H_2O_2'in süpürülmesinden sorumlu olan, Halliwell Asada döngüsünün önemli enzimlerinden birisidir (Noctor et al., 2002). NADP+/NADPH oranının korunması, NADP+'nin fotosentetik elektron taşınım zincirinden elektron almasını sağlayarak, okside askorbatın yeniden oluşumunu kolaylaştırmaktadır (Noctor et al., 2002; Yang et al., 2008). Yaptığımız çalışmada *Capparis ovata* bitkisinin kuraklık stresi uygulaması sonucunda GR aktivisinde artış gözlendi. Bu veriler doğrultusunda askorbat-glutatyon döngüsünün kuraklık stresi koşullarında *Capparis ovata* bitkisi yapraklarında reaktif oksijen türlerinin zararlı etkilerini önemli derecede azalttığını söylemek mümkündür. Kuraklığın *Picea asperata* fidelerinde de GR artışını uyardığı gösterilmiştir. Yine bizim bulgularımıza paralel olarak kuraklık stresi koşullarında kuraklığa toleranslı mısır türünde GR aktivitesi önemli derecede artmıştır (Pastori and Trippi, 1992). Kiraz bitkisi ile yapılan bir çalışmada Sofo ve arkadaşları kuraklık stresi uygulamasının askorbat glutasyon döngüsü enzimlerinden glutasyon reduktaz (GR)'in aktivitesinde artışa neden olduğunu göstermişlerdir (Sofo ve ark., 2005).

Nair ve arkadaşlarının (2008) yaptığı bir çalışmada börülcenin kuraklığa duyarlı ve toleranslı türlerinde kuraklık stresi uygulaması sonrası her iki bitki grubunda peroksidaz ve katalaz enzim aktivitesinde artış tespit edilmiştir. Toleranslı börülce türünde POX ve CAT aktivitesinin duyarlı türe kıyasla daha yüksek olduğu bulunmuştur. Bu durum ise kuraklık stresine toleranslılık ve duyarlılık ile bitki antioksidan mekanizması arasındaki ilişki olarak yorumlanmıştır. Toleranslı bitki türü biyokimyasal adaptasyon sayesinde stres ile başa çıkabilmektedir.

Yin ve arkadaşlarının yaptığı bir çalışmada (2010) ise kasımpatigillerden kuraklığa toleranslı (*Dendranthema zawadskii*) ve duyarlı (*D. nankingense*) iki farklı bitki türünde kuraklık stresinin etkileri incelenmiştir. Bu çalışmaya göre kuraklık stresinin etkileri her iki bitki türünde de gözlenmiştir, ancak duyarlı olan türde bu etkiler daha erken açığa çıkmıştır. Kuraklığa toleranslı türde ise (*Dendranthema zawadskii*) SOD, APX ve CAT enzim aktivitelerinin bitki yapraklarında daha yüksek olduğu tespit edilmiştir. Bu durum toleranslı bitki türünde ROT oluşumu ve detoksifikasyonu arasında iyi bir dengenin olması

durumu ile açıklanmaktadır. Bu durum sayesinde bitki kuraklık stresi ile başa çıkabilmektedir. İyi bir H_2O_2 süpürücüsü olan APX ve CAT enzimlerinin aktivitesi, stres uygulamasının ardından kısa sürede hızlı bir şekilde artmaktadır. Stres süresince enzimlerin bu yüksek aktivite seviyelerinin korunması bitkinin kuraklığa karşı toleransını geliştirmektedir. *Capparis ovata* bitkisi yapraklarındaki CAT enzim aktivitesindeki artış bu bitkinin kuraklık stresine karşı geliştirdiği uyum mekanizmasi ile açıklanabilir.

Sonuç olarak, *C. ovata* bitkisinin antioksidan sistemi kuraklık koşulları altında artan ROT oluşumunu önemli ölçüde engellemektedir. Bu sonuçlar, Akdeniz bitkilerinin kuraklık stresi uyarımlı antioksidan sisteminin incelendiği birçok çalışma ile uygunluk göstermektedir. Artan kuraklık toleransı ile oksidatif hasarın azaltılması arasında bir ilişki vardır (Pastori and Trippi, 1992; Smirnoff, 1993; Polle, 1997; Schwanz and Polle, 2001). Dünya ve ülkemiz için önemli bir tehtit olan kuraklık stresinin, Türkiye'de doğal olarak yayılış gösteren ve ekonomik değeri yüksek olan *Capparis ovata* bitkisinde incelenmesinin literature önemli bir katkıda bulunacağı düşünülmektedir.

5. KAYNAKLAR DİZİNİ

Akgül, A., 1996, Yeniden keşfedilen lezzet: Kapari (*Capparis spp*.). *Gıda*; 21 (2): 119–128.

Akgül, A., Özcan, M., 1999, Some compositional characteristics of capers (*Capparis spp.*) seed and oil. *Grasas y Aceites*, 50(1): 49–52.

Alkire, B., 2003, Capers, http://www.hort.purdue.edu/newcrop/cropfactsheets/caper.html. (Erisim tarihi: 22 Subat 2010).

Allagulova, Ch. R., Gimalov, F. R., Shakirova, F. M., Vakhitov, V. A., 2003, The plant dehydrins: structure and putative functions. *Biochemistry,* 68: 945-951.

Ana Lucia, S., Lima, F., DaMatta, M., Hugo, A.P.,Marcos, R.T., Marcelo, E., 2002, Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. *Environ. Exp. Bot.* 47 (3), 239–247.

Anonim, 1997, Erozyona karşı köklü çözüm Kapari (Gebere). Orman Bakanlığı, AGM Yayınları, No:2, 47 s., Ankara.

Anonim, 2004, Dıs Ticaret Müstesarlıgı, Ihracat Genel Müdürlügü, Ankara.

Anderson, J. V., Li, Q., Haskell, D. W., Guy, C. L., 1994, Structural organization of spinach endoplasmic reticulum-70-kilodalton heat shock cognate gene and expression of 70-kilodalton heat-shock genes during cold acclimation. *Plant Physiol.,* 104: 1359–1370.

Apel K., Hirt H., 2004, Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55: 373-99.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Arora, R., Pitchay, D. S., Bearce, B.C., 1998, Water-stress-induced heat tolerance in geranium leaf tissues: A possible linkage through stress proteins? *Physiol. Plant*. 103: 24–34.

Arrigoni, O., De Tullio, M.C., 2000, The role of ascorbic acid in cell metabolism: between gene-directed functions and unpredictable chemical reactions. *J. Plant Physiol*. 157, 481-488.

Arslan, N., Söyler, D., 1999, Değişik ön muamele görmüş kebere (*Capparis spinosa* L.) tohumlarının çimlenmesi üzerine araştırmalar. *Ekin*; 3(7): 78–82.

Asada, K., 1992, Ascorbate peroxidase—a hydrogen scavenging enzyme in plants, Physiol. Plant 85: 235–241.

Asada, K., 1999, The water–water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol*. 50, 601–639.

Aspinall, D., Paleg, L.G., 1981, Proline accumulation: physiological aspects, in: L. Paleg, D. Aspinall (Eds.), The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants, *Academic Press, Sidney*, pp. 215–228.

Basu, P. S., Sharma, A., Garg, I. D., Sukumaran, N. P., 1999, Tuber sink modifies photosynthetic response in potato tuber under water stress. *Env. Exp. Bot.,* 42: 25–39.

Baytop, T., 1999, Therapy with Medicinal Plants (Past and Present). *Istanbul Universty Publications, Istanbul, Turkey*.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Beauchamp, C., Fridovich, I., 1971, Superoxide Dismutase: Improved assays and applicable to acrylamide gels. *Anal. Biochem.,* 44: 276-287.

Bennett, R.N., Mellon, F.A., Kroon, P.A., 2004, Screening crucifer seeds as sources of specific intact glukosinolats using ion-pair high-performance liquid chromatography negative ion electrospray mass spectrometry, *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52 428-438.

Bergmeyer, N., 1970, Methoden der enzymatischen Analyse. *In: Vol 1 Akademie Verlag, Berlin*, pp. 636-647.

Bian, S., Jiang, Y., 2009, Reactive oxygen species, antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves and roots of Kentucky bluegrass in response to drought stress and recovery. *Scientia Horticulturae* 120; 264–270.

Bohnert, H.J., Jensen, R.G., 1996, Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends Biotechnol* 14:89–97.

Bones, A.M., Rositter J.T., 1996, The mirosinaz-glukosinolat system.-an innate defense system in plants, *Physiol Plantarum* 97 (1): 194-208.

Bowler, C., Montagu, M.V., Inze, D., 1992, Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol*. 43, 83–116.

Boyer, J. S., 1982, Plant productivity and environment. *Science*, 218: 443–448.

Bueno, P., Piqueras, A., Kurepa, J., Savoure, A., Verburggen, N., Van Montagu, M., Inze, D., 1998, Expression of antioxidant enzymes in reponse to ABA and high osmoticum in tobacco BY-2 cell cultures. *Plant Sci*. 138, 27-34.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Bradford, M. M., 1976, A rapid and sensitive method for the quatitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem*., 72: 248- 254.

Bradford, K. J., Chandler, P. M., 1992, Expression of dehydrin-like proteins in embryos and seedlings of *Zizania palustris* and *Oryza sativa* during dehydration. *Plant Physiol.* 99: 488–494.

Bray, E. A., 1993, Molecular responses to water deficit. *Plant Physiol.,* 103: 1035–1040.

Bray, E. A., Bailey-Serres, J., Weretilnyk, E., 2000, Responses to abiotic stresses. In Biochemistry and Molecular Biology of Plants. Edited by GruissemW, Buchannan B, Jones R., *American Society of Plant Physiologists*, 2000: 1158-1249.

Brevard, H., Brambilla M., Chaintreau A., Marion J. P., 1992, Occurence of elemental sulphur in Capers (*Capparis spinosa L.*) & first investigation of the flavour profile, Flavour Fragr. Journal, 7: 313-321.

Cala, I., Kuruuzum-Uza, A., Lorenzettob, P. A., 2002, (6S)-hydroxy-3-oxo-ionol glucosides from *Capparis spinosa* fruits. *Phytochemistry*, 59(4): 451–457.

Caravaca, F., Alguacil, M.M., Hernandez, J.A., Roldan, A., 2005, Involvement of antioxidant enzyme and nitrate reductase activities during water stress and recovery of mycorrhizal *Myrtus communis* and *Phillyrea angustifolia* plants. *Plant Sci.* 169, 191–197.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F. W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A. M., Francia, E., Mare, C., Tondelli, A., Stanca, M., 2007, Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*.

Cellier, F., Conejero, G., Breitler, J. C., Casse, F., 1998, Molecular and physiological responses to water deficit in drought-tolerant and drought-sensitive lines of sunflowers. Accumulation of dehydrin transcripts correlates with tolerance. *Plant Physiol.* 116: 319–328.

Chandler, P. M., Robertson, M., 1994, Gene expression regulated by abscisic acid and its relation to stress tolerance. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 45: 113-141.

Chaves, M. M., 1991, Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.* 42: 1–16.

Chaves, M. M., Oliveira, M. M., 2004, Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *J Exp Bot.,* 55: 2365-2384.

Chehab, H., Mechri, B., Mariem, F.B., Hammami, M., Ben Elhadj, S., Braham, M., 2009, Effect of different irrigation regimes on carbohydrate partitioning in leaves and wood of two table olive cultivars (Olea europaea L. cv. Meski and Picholine). *Agricultural Water Management,* vol. 96, issue 2: 293-298.

Close, T. J., 1996, Dehydrins: Emergence of biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiol. Plant.,* 97: 795–803.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Close, T. J., Fenton, R. D., Yang, A., Asghar, R., DeMason, D. A., Crone, D. E., Meyer, N. C., Moonan, F., 1993, Dehydrin: Plant responses to cellular dehydrin during environmental stress. *American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD*., p. 104–114.

Conde, C., Silva, P., Agasse, A., Lemoine, R., Delrot, S., Tavares, R., Geros, H., 2007, Utilization and transport of mannitol in Olea europea and implications for salt stress tolerance. *Plant Cell Physiol*, 48:42–53.

Correia, M.J., Os´orio, M.L., Os´orio, J., Barrote, I., Martins, M., David, M.M., 2006, Influence of transient shade periods on the effects of drought on photosynthesis, carbohydrate accumulation and lipid peroxidation in sunflower leaves. *Environmental and Experimental Botany*. 58: 75–84.

Cosge, B., Gurbuz, B., Soyler, D., Sekercioglu, N., 2005, Kebere (*Capparis* spp.) yetiştiriciliği ve önemi. *Bitkisel Araştırma Dergisi, 2: 29–35*.

Crowe, J. H., Carpenter, J. F., Crowe, L. M., 1998, The role of vitrification in anhydrobiosis. *Annu Rev Physiol,* 60: 73-103.

DaMatta, F. M., Maestri, M., Barros, R. S., 1997, Photosynthetic performance of two coffee species under drought. *Photosynthetica*, 34: 257–264.

Davis, P. H., 1965, Flora of Turkey and the East Aegean Islands. *Edinburgh University Press, Edinburgh*, Volume 1.

Dursun, E., Dursun, I., 2005, Some Physical Properties of Caper Seed PH— Postharvest Technology, *Biosystems Engineering*, 92(2):237–245.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Espelund, M., Bedout, J. A., Outlaw, Jr. W. H., Jakobsen, K. S., 1995, Environmental and hormonal regulation of barley late-embryo- genesis-abundant (Lea) mRNA is via different signal transduction pathways. *Plant Cell Environ.* 18: 943–949.

Fahey, J.W., Zalemann, A.T., Talalay, P., 2001, The chemical diversity and distribution of glukosinolats and isothiocyanates among plants, *Phytochemistry,* 56 5-51.

Farooq, M., Basra, S.M.A., Wahid, A., Cheema, Z.A., Cheema, M.A., Khaliq, A., 2008, Physiological role of exogenously applied glycinebetaine in improving drought tolerance of fine grain aromatic rice (*Oryza sativa* L.). *J. Agron. Crop Sci*., 194: 325–333.

Foyer, C. H., Halliwell, B., 1976, Presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: a proposed role in ascorbic acid metabolism. *Planta*, 133: 21-25.

Francis, J. K., 2004, *Capparaceae* (http://www.fs.fed.us/global/ iitf/pdf). (Erisim tarihi: 22 Subat 2010).

Fridovich, I., 1986, Biological effects of superoxide radical, Arach. Biochem. Biophys. 247: 1–11.

Gaxiola, R. A., Li, J., Undurraga, S., Dang, L. M., Allens, G. J., Alper, S. L., Fink, G. R., 2001, Drought- and salt-tolerant plants result from over expression of the AVP1 H1-pump. PNAS, vol. 98 no. 20.

Giorini, S., Galili, G., 1991, Characterization of HSP-70 cognate proteins from wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 82: 615–620.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Gómez, J.M., Hernández, J.A., Jiménez, A., Del Río L.A., Sevilla, F., 1999. Differential response of antioxidative enzymes of chloroplasts and mitochondria to long-term NaCl stress of pea plants. *Free Radic. Res.* 31, 11-18.

Guil, J. L., Martirey, J. J. G., Irosa, M. E. T., 1998, Mineral nutrient composition of edible wild plants. *Journal of Food Composition and Analysis*, 11: 322–328.

Halliwell, B., 1987, Oxidative damage, lipid peroxidation, and antioxidant protection in chloroplasts, Chem. Phys. Lipids 44: 327–340.

Han, B., Kermode, A. R., 1996, Dehydrin-like proteins in castor bean seeds and seedlings are differentially produced in responses to ABA and water-deficit-related stresses. *J. Exp. Bot.* 47: 933–939.

Hassine, A.B., Ghanem, M.E., Bouzi, S., Lutts, S., 2008, An inland and a coastal population of Mediterranean xero-halophyte species *Atriplex halimus* L. differ in their ability to accumulate proline and glycinebetaine in response to salinity and water stress. *J. Exp. Bot.* 59, 1315–1326.

Heerden, P. D. R. van, Swanepoel, J. W., Kruger, G. H. J., 2007, Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C3-mode CO2 assimilation. *Environmental and Experimental Botany,* 61: 124–136.

Hernandez, J.A., Aguilar, A.B., Portillo, B., Lopez-Gomez, E., Beneyto, J.M., Legaz, **M.F.G.,** 2003, The effect of calcium on the antioxidant enzymes from salt-treated loquat and anger plants, *Funct. Plant Biol.* 30: 1127–1137.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Herzog, V., Fahimi, H., 1973, Determination of the activity of peroxidase. *Anal. Biochem.,* 55: 554-562.

Hincha, D. K., Zuther, E., Hellwege, E. M., Heyer, A. G., 2002, Specific effects of fructo- and gluco-oligosaccharides in the preservation of liposomes during drying. *Glycobiology,* 12: 103-110.

Hodges, D., DeLong, J.M., Forney, C.F., Prange, R.K., 1999, Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta,* 207, 604–611.

Hu, Y., Schmidhalter, U., 1998, Spatial distributions of inorganic ions and carbohydrates contributing to osmotic adjustment in the elongating wheat leaf under saline conditions. *Aust. J. Plant Physiol.* 25: 591–597.

Husebye, H., Chadchawan, S., Winge, P., Thangstad, O. P., Bones, A. M., 2002, Guard cell and phloem idioblastic expression of thioglucoside glucohydrolase 1 (Myrosinase) in Arabidopsis. Plant Physiol 128:1180–1188.

Ingram, J., Bartels, D., 1996, The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47: 377–403.

Inocencio, C., Rivera, D., Alcaraz, F., Tomas-Barberan, F., 2000, Flavonoid content of commercial capers (*Capparis spinosa, C. sicula and C. orientalis*) produced in Mediterranean countries. *European Food Research and Technology*, 212: 70–74.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Jain, M., Mathur, G., Koul, S., Sarin, **N.B.,** 2001, Ameliorative effects of proline on salt stress induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (Arachis hypogea L.), *Plant Cell Rep.* 20: 463–468.

Jaleel, C. A., Manivannan, P., Sankar, B., Kishorekumar, A., Gopi, R., Somasundaram, R., Panneerselvam, R., 2007, *Pseudomonas fluorescens* enhances biomass yield and ajmalicine production in *Catharanthus roseus* under water deficit stres. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 60; 7–11.

Jaleel, C. A., Sankar, B., Murali, P.V., Gomathinayagam, M., Lakshmanan, G.M.A., Panneerselvam, R., 2008, Water deficit stress effects on reactive oxygen metabolism in *Catharanthus roseus*; impacts on ajmalicine accumulation. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 62: 105–111.

Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Somasundaram, R., Panneerselvam, R., 2009, Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int. J. Agric. Biol.*, 11: 100–105.

Jiang, Y., Huang, B., 2002, Protein Alterations in Tall Fescue in Response to Drought Stress and Abscisic Acid. *Crop Sci*., 42: 202–207.

Kamel, A., Loser, D. M., 1995, Contribution of carbohydrates and other solutes to osmotic adjustment in wheat leaves under water stress. *J. Plant Physiol.* 145: 363–366.

Kara, Z., Ecevit, F., Karakaplan, S., 1996, Toprak Koruma Elemanı ve Yeni Bir Tarımsal Ürün Olarak Kapari (*Capparis* spp.). Mersin Üniversitesi. *Tarım-Çevre İlişkileri Sempozyumu, Doğal Kaynakların Sürdürülebilir Kullanımı.* 13–15 Mayıs 1996, Mersin, 919–929.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Kavitha, K., Venkataraman, G., Parida, A., 2008, An oxidative and salinity stress induced peroxisomal ascorbate peroxidase from Avicennia marina: *Molecular and functional characterization Plant Physiology and Biochemistry,* 46; 794-804.

Kiddle, G., Bennett, R.N., Botting, N.P., Davidson, N.E., Robertson, A.B., Wallsgrove, R.M., 2001, High-Performance Liquid Chromoatographic separation of natural and synthetic desulphoglucosinolates and their chemical validation by UV, NMR and chemical ionisation-MS methods, *Phytochemical Analysis,* 12: 226-242.

Koag, M. C., Fenton, R. D., Wilkens, S., Close, T. J., 2003, The binding of maize DHN1 to lipid vesicles. Gain of structure and lipid specificity. *Plant Physiol,* 131: 309-316.

Kramer, P. J., Boyer, J.S., 1995, Water Relations of Plants. *Academic press*.

Kulkarni, M., Schneider, B., Raveh, E., Tel-Zur, N., 2010, Leaf anatomical characteristics and physiological responses to short-term drought in Ziziphus mauritiana (Lamk.) Scientia Horticulturae, *Article in press*.

Labhilili, M., Joudrier, P., Gautier, M. F., 1995, Characterization of cDNAs encoding *Triticum durum* dehydrins and their expression patterns in cultivars that differ in drought tolerance. *Plant Sci.*, 112: 219–230.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Lawlor, D. H., Cornic, G., 2002, Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.,* 25: 275–294.

Liu, Z. J., Zhang, X. L., Bai, J. G., Suo, B. X., Xu, P. L., Wang, L., 2009, Exogenous paraquat changes antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation in drought-stressed cucumber leaves. *Scientia Horticulturae,* 121: 138–143.

Loescher, W. H., Tyson, R. H., Everard, J. D., Redgwell, R. J., Bieleski, R. L., 1992, Mannitol synthesis in higher plants: evidence for the role and characterization of a NADPH-dependent mannose-6-phosphate reductase. *Plant Physiol.,* 98: 1396-1402.

Madhava, Rao K. V., Sresty, T. V. S., 2000, Antioxidative parameters in the seedlings of pigeonpea (*Cajanus cajan L.* Millspaugh) in response to Zn and Ni stresses. *Plant Sci.,* 157: 113-128.

Manivannan, P., Jaleel, C. A., Sankar, B., Kishorekumar, A., Somasundaram, R., Heerden, P.D.R., Swanepoel, J.W., Kruger, G.H.J., 2007, Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C_3-mode CO_2 assimilation. *Environmental and Experimental Botany* 61: 124–136.

Mao, Z., Paiva, R., Kriz, A. L., 1995, Dehydrin gene expression in normal and viviparous embryos of *Zea mays* during seed development and germination. *Plant Physiol. Biochem.* 33: 649–653.

Martinez, J.P., Silva, H., Ledent, J.F., Pinto, M., 2007. Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *European J. Agron*., 26: 30–38.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Mathur, P.B., Devi, M.J., Vadez, V., Sharma, K.K., 2009, Differential antioxidative responses in transgenic peanut bear no relationship to their superior transpiration efficiency under drought stress. *Journal of PlantPhysiology* 166: 1207—1217.

Menconi, M., Sgherri, C.L.M., Pinzino, C., Navari-Izzo, **F.,** 1995, Activated oxygen production and detoxication in wheat plantssubjected to a water deficit programme, *J. Exp. Bot.* 46 (290): 1123–1130.

Mithen, R., 2001, Glukosinolats – biochemistry, genetics and biological activity, *Plant Growth Regulation*, 34 91-103.

Mittler, R., 2002, Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 7, 405–410.

Mittler, R., Zilinkas B., 1993, Detection of ascorbate peroxidase activity in native gels by inhibition of the ascorbate dependent reduction of nitroblue tetrazolium. *Anal. Biochem.* 212, 540-546.

Munne-Bosch, S., Penuelas, J., 2004, Drought induced oxidative stress in strawberry tree (*Arbutus unedo* L.) growing in Mediterranean field conditions. *Plant Sci.* 166, 1105–1110.

Murillo-Amadaor, B., Lopez-Aguilar, R., Kaya, C., Larrinaga-Mayoral, J., Flores-Hernandez, **A.,** 2002, Comparative effects of NaCl and polyethylene glycol on germination, emergence and seedling growth of cowpea, J. Agron. Crop Sci. 188: 235–247.

Nair, A.S., Abraham, T.K., Jaya, **D.S.,** 2008, Studies on the changes in lipid peroxidation and antioxidants in drought stress induced cowpea (Vigna unguiculata L.) varieties. *Journal of Environmental Biology*, 29(5): 689-691.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Nakano, Y., Asada, K., 1981, Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol*., 22: 867-880.

Nam, N.H., Y.S. Chauhan and C. Johansen, 2001, Effect of timing of drought stress on growth and grain yield of extra-short-duration pigeonpea lines. *J. Agric. Sci.*, 136:179–189

Nishikawa, F., Kato, M., Wang, R., Hyodo, H., Ikoma, Y., Sugiura, M., Yano, M., 2003, Two ascorbate peroxidases from broccoli: identification, expression and characterization of their recombinant proteins. *Postharvest Biology and Technology* 27; 147-156.

Noctor, G., Foyer, C.H., 1998, Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol*. 49, 249-279.

Noctor, G., Gomez, L., Vanacker, H., Foyer, C.H., 2002, Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling. *J. Exp. Bot.* 53, 1283–1304.

Noiraud, N., Maurousset, L., Lemoine, R., 2001, Identification of a mannitol transporter, AgMaT1, in celery phloem. *Plant Cell,* 13:695–705.

Ouvrard, O., Cellier, F., Ferrare, K., Tousch, D., Lamaze, T., Dupuis, J. M., Casse-Delbart, F., 1996, Identification and expression of water stress- and abscisic acid-regulated genes in a drought-tolerant sunflower genotype. *Plant Mol. Biol*., 31: 819–829.

Özcan, M., 1998, Ham ve salamura kapari (*Capparis spp.*) meyvelerinin fiziksel, kimyasal ozellikleri ve yag asitleri bilesimi. [The physical and chemical properties and fatty acid compositions of raw and brined Caperberries (*Capparis spp.*)]. Tr. *Journal of Agriculture and Forestry*, 23(3): 771–776.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Özcan, M., Akgul, A., 1998, Influence of species, harvest date size on composition of capers (*Capparis spp*.) flower buds. *Die Nahrung*, 42: 102–105.

Özcan, M., Hacıseferogulları, H., Demir, F., 2004, Some physicomechanic and chemical properties of capers (Capparis ovata Desf. Var. canescens (Coss.) Heywood) flower buds. *Journal of Food Engineering*, 65(1): 151–155.

Özcan, M. M., Akbulut, M., 2007, Estimation of minerals, nitrate and nitrite contents of medicinal and aromatic plants used as spices, condiments and herbal tea. *Food Chemistry* 106: 852–858.

Özdemir, F., 1993, Batı Anadolu'da Yayılış Gösteren *Capparis L.* Türlerinin Ekolojisi Üzerinde Araştırmalar, *Ege Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Bornova-İzmir.*

Özkur, Ö., Bor, M., Özdemir, F., 2007, Bitkilerde mirosinaz glikosinolat sistemi. Anadolu Universitesi Bilim ve Teknoloji Dergisi, Cilt:8 - Sayi:2: 313-323.

Pastori, G., Trippi, V., 1992. Oxidative stress induced high rate of glutathione reductase synthesis in a drought resistant maize strain. *Plant Cell Physiol*. 33, 957-961.

Pathan, M. S., Subudhi, P. K., Courtois, B., Nguyen, H. T., 2004, Molecular dissection of abiotic stress tolerance in sorghum and rice. *In Physiology and Biotechnology Integration for Plant Breeding.* Edited by Nguyen HT, Blum A. Marcel Dekker, Inc. 2004: 525-569.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Pattanagul, W., Madore, M. A., 1999, Water deficit effects on raffinose family oligosachharide metabolism in Coleus. *Plant Physiol.,* 121: 987-993.

Pelleschi, S., Rocher, J. P., Prioul, J. L., 1997, Effect of water restriction on carbohydrate metabolism and photosynthesis in mature maize leaves. *Plant Cell Env.,* 20: 493–503.

Percival, G.C., Sheriffs, C.N., 2002, Identification of drought-tolerant woody perennials using chlorophyll fluorescence. *J. Arboricult*. 28, 215–223.

Pilon-Smits, E. A. H., Ebskamp, M. J. M., Paul, M. J., Jeuken, M. J. W., Weisbeek, P. J., Smeekens, S. C. M., 1995, Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress. *Plant Physiol.,* 107: 125-130.

Pugnaire, F. I., Esteban, E., 1999, Nutritonal adaptations of caper shrub (*Capparis ovata Desf*) to environmental stress. *Journal of Plant Nutrition*, 14(2): 151–161.

Rabinowitch, H.D., Fridovic, I., 1983, Superoxide radical, superoxide dismutase and oxygen toxicity in plants, Photochem. Photobiol. 188: 206–213.

Ramanjulu, S., Bartels, D., 2002, Drought- and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell Environ.,* 25: 141-151.

Rangkadilok, K. A., Nicolas, M. E., Bennett, R. N., Premier, R. R., Eagling, D. R., and Taylor, P. W. J., 2002, Development changes of sinigrin and glucoraphanin in three Brassica species (Brassica nigra, Brassica juncea and Brassica oleraca var italica). J. Sci. Horti., 96: 11-26.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Rask, L., Andrėasson, E., Ekbom, B., Eriksson, S., Pontoppidan, B., Meijer, J., 2000, Mirosinaz: gene family evolution and herbivore defense in Brassicaceae, *Plant Molecular Biology,* 42: 93-113.

Riccardi, F., Gazeau, P., Vienne, D. V., Zivy, M., 1998, Protein changes in responses to progressive water deficit in maize. *Plant Physiol.,* 117: 1253–1263.

Rodrigo, M., Lazaro, M., Alvarruiz, A., Giner, V., 1992, Composition of capers (*Capparis spinosa*): Influence of cultivar, size, and harvest date. *Journal of Food Science*, 57: 1152–1154.

Rosa, E. A. S., Rodrigues, A. S., 2001, Total and individual glucosinolate content in 11 brocoli cultivars grown in early and late seasons. HortScience, 36: 56-59.

Ruiz-Sinoga, J. D., Martínez-Murillo, J.F., 2009, Eco-geomorphological system response variability to the 2004–06 drought along aclimatic gradient of the Littoral Betic Range (southern Spain). *Geomorphology,* 103: 351–362.

Satoh, K., Murata, N., 1998, Stress Responses of Photosynthetic Organisms: Molecular Mechanisms and Molecular Regulations, Elsevier, The Netherlands.

Schwanz, P., Polle, A., 2001, Differential stress responses of antioxidative system to drought in *Quercus robur* and *Pinus pinaster* grown under high CO2 concentrations. *J. Exp. Bot.* 52 (354), 133–143.

Seçkin, B., Sekmen, A. H., Türkan, I., 2008, An enhancing effects of exogenous mannitol on the antioxidant enzyme activities in roots of wheat under salt stress, *J Plant Growth Regul.*, 28: 12-20.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Seçkin, B., Türkan, I., Sekmen, A. H., Ozfidan, C., 2010, The Role of Antioxidant Defense Systems at Differential Salt Tolerance of *Hordeum marinum* Huds. (sea barleygrass) and *Hordeum vulgare* L. (cultivated barley). *Environmental and Experimental Botany.* Accepted Manuscript.

Serraj, R., Sinclair, T. R., 2002, Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ.,* 25: 333-341.

Sessiz, A., Esgici, R. ve Kızıl, S., 2007, Moisture-dependent physical properties of caper (*Capparis ssp*.) fruit, *Journal of Food Engineering*, 79:1426–1431.

Shen, B., Jensen, R.G., Bohnert, H.J., 1997, Mannitol protects against oxidation by hydroxyl radicals. *Plant Physiol,* 115:527–532.

Sheveleva, E., Chmara, W., Bohnert, H. J., Jensen, R. G., 1997, Increased salt and drought tolerance by D-ononitol production in transgenic Nicotiana tabacum. *Plant Physiol.,* 115: 1211-1219.

Sickler, C.M., Edwards G.E., Kiirats, O., Gao, Z., Loescher, W., 2007, Response of mannitol-producing Arabidopsis thaliana to abiotic stress. *Funct Plant Biol,* 34:382–391.

Sircelj, H., Tausz, M., Grill, D., Batic, F., 2007, Detecting different levels of drought stress in apple trees (Malus domestica Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. *Scientia Horticulturae* 113; 362–369.

Smirnoff, N., 1993, The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation, *New Phytol.* 125: 27–58.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Sofo, A., Dichio, B., Xiloyannis, C., Masia, A., 2004, Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree. *Plant Sci*. 166, 293–302.

Sofo, A., Tuzio, C., Dichio, B., Xiloyannis, C., 2005, Influence of water deficit and rewatering on the components of the ascorbate–glutathione cycle in four interspecific Prunus hybrids. *Plant Science* 169; 403–412.

Stephens, J. M., 1994, Capers (http://edis.ifas.ufl.edu/).

Stoop, J.M.H., Williamson, J.D., Pharr, D.M., 1996, Mannitol metabolism in plants: a method for coping with stress. *Trends Plant Sci,* 1:139–144.

Sat, I. G., Çil, Y. M., 2006, Yeni bir Tarımsal Ürün: Kapari (*Capparis* spp.), Türkiye 9. Gıda Kongresi; 24-26 Mayıs 2006, Bolu.

Qiu, Z. B., Liu, X., Tian, X. J., Yue, M., 2008, Effects of CO2 laser pretreatment on drought stress resistance in wheat. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 90: 17–25.

Tabaeizadeh, Z., 1998, Drought-induced responses in plant cells. *Int Rev Cytol* 182: 193-247.

Taji, T., Ohsumi, C., Iuchi, S., Seki, M., Kasuga, M., Kobayashi, M., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., 2002, Important role of droughtand cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in Arabidopsis thaliana. *Plant J*., 29: 417-426.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Tholakalabavi, A., Zwiazek, J.J., Thorpe, T.A., 1994, Effect of mannitol and glucose-induced osmotic stress on growth, water relations and solute composition of cell suspension culture of poplar (Poplus deltoides var. occidentalis) in relation to anthocyanin accumulation. *In Vitro Cell Dev Biol Plant* 30:164–170.

Thompson, J.E., Legge, R.L., Barber, R.L., 1987, The role of free radicals in senescence and wounding. *New Phytol.* 105, 317–334.

Toncer, O., 1999, The investigations on possibilities of propagation of caper (*Capparis ovata Desf. var. palaestina Zoh.*) in Southeast Anatolia Region. *Ph.D. Thesis, Department of Field Crops, Institute of Natural and Applied Sciences University of Cukurova, Adana*.

Trip, P., Krotkov, G., Nelson, C.D., 1964, Metabolism of mannitol in higher plants. *Am J Bot*, 51:828–835.

Türkan, I., Bor, M., Özdemir, F., Koca, H., 2005, Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant P. acutifolius Gray and drought-sensitive P. vulgaris L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress, *Plant Science,* 168: 223–231.

Van Eylen, D., Indrawati, Hendrickx, M., Van Loey, A., 2006, Temperature and pressure stability of mustard seed (Sinapis alba L.) myrosinase. Food Chem 97(2):263–271.

Valliyodan, B., Nguyen, H. T., 2006, Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 9: 1–7.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Vereyken, I. J., Chupin, V., Islamov, A., Kuklin, A., Hincha, D.K., Kruijff, B., 2003, The effect of fructan on the phospholipid organization in the dry state. *Biophys J*., 85: 3058-3065.

Vierling, E., 1991, The roles of heat-shock-proteins in plants. *Plant Mol. Biol.,* 42: 579–620.

Villadsen, D., Rung, J. H., Nielsen, T. H., 2005, Osmotic stress changes carbohydrate partitioning and fructose-2,6-bisphosphate metabolism in barley leaves. *Funct Plant Biol*., 32: 1033-1043.

Volaire, F., Thomas, H., Bertagne, N., Bourgeois, E., Gautier, M. F., Lelievre, F., 1998, Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: Water status, solute accumulation, abscisic acid concentration and accumulation of dehydrin transcripts in bases of immature leaves. *New Phytol.,* 140: 451–460.

Vu, J. C. V., Baker, J. T., Pennanen, A. H., Allen, J. H., Bowes, G., Boote, K. J., 1998, Elevated CO2 and water deficit effects on photosynthesis, ribulose bisphosphate carboxylaseoxygenase, and carbohydrate metabolism in rice. *Physiol. Plant.*, 103: 327–339.

Wisniewski, M., Close, T. J., Artlip, T., Arora, R., 1996, Seasonal patterns of dehydrins and 70-kDa heat-shock proteins in bark tissue of eight species of woody plants. *Physiol. Plant,* 96: 496–505.

Wood, A. J., Goldsbrough, P. B., 1997, Characterization and expression of dehydrins in water-stressed *Sorghum bicolor*. *Physiol. Plant*, 99: 144–152.

KAYNAKLAR DİZİNİ (devam)

Yancey, P. H., 1994, Compatible and counteracting solutes. *In Cellular and Molecular Physiology of Cell Volume Regulation.* Edited by Strange K. CRC Press, p: 81-109.

Yang, J., Zhao, H., Zhang, T., 2005. A comparative study on heat and drought tolerance between Salix gordejevii and Salix babylonica. *Acta Phytoecol. Sin*. 29, 42–47.

Yang, Y., Han, C., Liu, Q., Lin, B., Wang, J., 2008, Effect of drought and low light on growth and enzymatic antioxidant system of *Picea asperata* seedlings. *Acta Physiol. Plant*. 30, 433–440.

Yin, D., Chen, S., Chen, F., Guan, Z., 2010, Weimin Fang Morpho-anatomical and physiological responses of two Dendranthema species to waterlogging. *Environmental and Experimental Botany* 68;122–130.

6. ÖZGEÇMİŞ

1981 yılında Balıkkesir'in Bandırma ilçesinde doğan Özden ÖZKUR, lise öğrenimini 1999 yılında Bursa Kız Lisesinde tamamladı. 2003 yılında Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümünden mezun oldu. 2005 yılında Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü Genel Biyoloji A.B.D.'da yüksek lisansını tamamladı ve aynı yıl ayni bölümde doktoraya başladı.