

GEÇİCİ KAPAK

*Kapak tasarımı
devam ediyor.*

BİDGE Yayınları

**TOPLU BAŞVURU EDİTÖR YOK SEÇİLEREK OLUŞMUŞ
OTOMATİK KİTAP**

Editör: EDİTÖR ADI YOK

ISBN: ISBN EKLENECEK

1. Baskı

Sayfa Düzeni: Gözde YÜCEL

Yayınlama Tarihi: 2025-12-25

BİDGE Yayınları

Bu eserin bütün hakları saklıdır. Kaynak gösterilerek tanıtım için yapılacak kısa alıntılar dışında yayıncının ve editörün yazılı izni olmaksızın hiçbir yolla çoğaltılamaz.

Sertifika No: 71374

Yayın hakları © BİDGE Yayınları

www.bidgeyayinlari.com.tr - bidgeyayinlari@gmail.com

Krc Bilişim Ticaret ve Organizasyon Ltd. Şti.

Güzeltepe Mahallesi Abidin Daver Sokak Sefer Apartmanı No: 7/9 Çankaya /
Ankara



İÇİNDEKİLER

Bakteriyel Hastalık Etmenlerine Konukçuluk Eden Yabancı Otlar	1
<i>ÖZLEM BAHAR, MELİH YILAR</i>	
Bitki Bakteriyel Hastalıklarına Karşı Dayanıklılık Mekanizmaları ve Islahda Kullanımı	21
<i>ÖZLEM BAHAR</i>	
Tobamovirüslerin Solanaceae Konukçularına Adaptasyonu ve Birlikte Evrim Dinamikleri	47
<i>AYŞE ÇANDAR</i>	

BÖLÜM 0

BAKTERİYEL HASTALIK ETMENLERİNE KONUKÇULUK EDEN YABANCI OTLAR

ÖZLEM BAHAR¹
MELİH YILAR²

Giriş

Yabancı otlar tarımsal üretim alanlarında kültür bitkileri gibi ekilmeyip kendi kendine gelişen ve tarımsal üretime ekonomik boyutta zarar veren bitkilerdir. İstenmediği yerde yetişen bitkiler olarak da tanımlanabilen yabancı otlar bulundukları alanlardaki kültür bitkileri ile su, besin ve ışık gibi kaynaklar için rekabete girmektedirler (Davis & Webster, 2005; Özpınar, Yaz & Çay, 2025). Kültür bitkisinin ihtiyaç duyduğu besini ve suyu kendi lehine kullanarak kültür bitkisinin gelişimini aksatmaktadırlar. Gelen güneş ışığını kullanarak kültür bitkisini kendi gölgeleri altında bırakmakta ve gelişimi engellemektedirler. Ayrıca tarımsal üretim alanlarında ve çevrelerinde bulunan yabancı otlar hastalık ve zararlılara konukçuluk ederek, bazı patojenlerin yaşam döngülerinde yer

¹ Arş. Gör., Kırşehir Ahi Evran Üniversitesi, Bitki Koruma Bölümü, Orcid: 0009-0002-2246-8790

² Doç. Dr., Kırşehir Ahi Evran Üniversitesi, Bitki Koruma Bölümü, Orcid: 0000-0001-5963-4743

olarak, patojenlerin bir bitkiden diğetine taşınmasında vektör görevi gören böceklere yataklık ederek de dolaylı yoldan zarar oluşturabilmektedir (Byron, 2019).

Yabancı otlardan kaynaklanan bu doğrudan ve dolaylı zararların kontrol altına alınabilmesi amacıyla uygulanan mücadele yöntemleri ise üretim maliyetlerini önemli ölçüde yükseltmektedir. Kimyasal mücadelede kullanılan herbisitlerin temini, uygulanması ve çevresel etkilerinin yönetimi önemli bir mali yük oluştururken; mekanik ve fiziksel mücadele yöntemleri yoğun iş gücü gerektirmekte ve zaman kaybına yol açmaktadır. Ayrıca bu uygulamaların sık tekrarlanması, enerji tüketimini artırmakta ve üretim sürecinin sürdürülebilirliğini olumsuz yönde etkilemektedir (Oerke, 2006).

Tüm bu unsurlar bir arada değerlendirildiğinde, yabancı otların neden olduğu ekonomik kayıpların yalnızca verim düşüşü ile sınırlı olmadığı; aynı zamanda mücadeleye yönelik girdi maliyetlerinin artmasıyla birlikte tarımsal üretimin kârlılığını ciddi biçimde azalttığı görülmektedir. Bu nedenle yabancı otların etkili ve bilinçli bir şekilde yönetilmesi, yalnızca bitkisel üretimin verimliliği açısından değil, aynı zamanda üretim maliyetlerinin kontrol altına alınması ve sürdürülebilir tarım uygulamalarının hayata geçirilmesi açısından da büyük önem taşımaktadır (Dille & ark., 2016).

Önemli bitki patojenleri olan bakteriler, funguslar ve virüsler kültür bitkilerinde büyüme ve gelişme aşamaları boyunca bazı aksaklıklar meydana getirmektedir. Üretim alanlarında ve dışında bulunan bu hastalıklara yardım ve yataklık etmesi söz konusu olan yabancı otların da kontrol altına alınması ekonomik kayıpların önlenmesine yardımcı olacaktır. Farklı hastalık etmenleri ve bu etmenlere konukçuluk eden yabancı otlar farklı mücadele stratejileri ile kontrol altına alınmaktadır. En başta gelen yönetim stratejisi hastalık oluşturabilecek her türlü etmenin üretim alanından uzaklaştırılması olarak değerlendirilmektedir. Sadece üretim

alanında bulunan yabancı otların deęil üretim alanlarına yakın yerlerde ve üretim alanlarının çevrelerindeki yabancı otların da imhası gerçekleştirilmelidir. Bu durumda üretim sırasında oluşabilecek ekonomik kayıplar minimuma indirilmektedir (Byron, 2019).

Tarımsal üretimin ana parçası olan kültür bitkileri ele alındığında üzerlerinde meydana gelen hastalıklara yabancı otların ara veya ana konukçuluk ettięi, patojenlere besin, barınma ve çoęalma imkânı sağladığı kayıtlara geçmiştir (Kumar, Bhowmick & Ray, 2021). Özellikle hayatının tamamını yabancı ot üzerinde geçiren patojenler için yabancı otlar oldukça hayatidir. Eğer bir patojen yaşam döngüsünün tüm dönemlerini yabancı otlar üzerinde geçiriyor ise söz konusu olan yabancı ot patojen için “ana konukçu” olarak adlandırılmaktadır. Fakat eęer bir patojen hayatının yalnızca belirli bir dönemini yabancı ot üzerinde geçiriyorsa o yabancı ot patojen için “ara konukçu” anlamına gelmektedir (Torun & Temel, 2021).

Bakteriyel Hastalık Etmenleri ile Yabancı Otlar Arasındaki İlişki

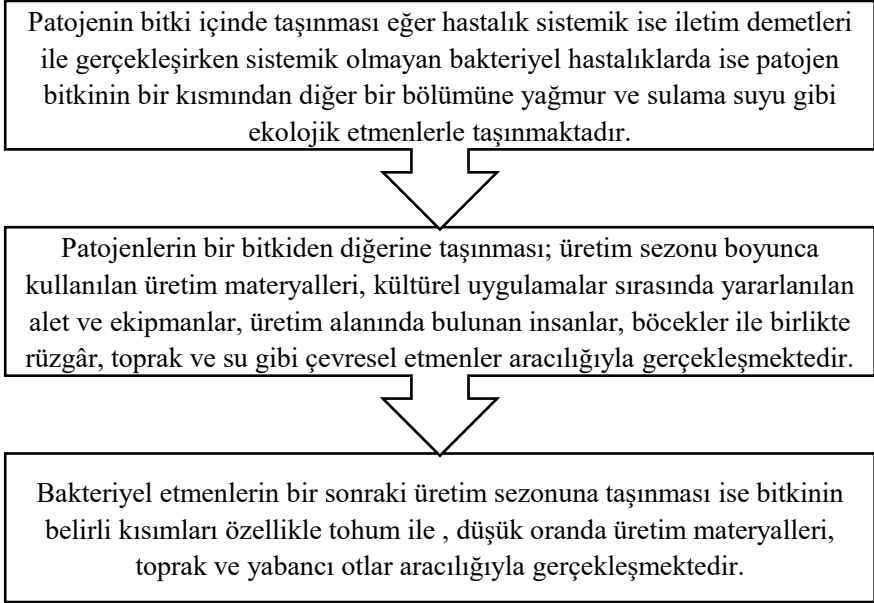
Kültür bitkilerinde önemli ekonomik kayıplara yol açan bakteriyel hastalık etmenleri; *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Ralstonia*, *Clavibacter* ile *Erwinia/Pectobacterium* gibi çok sayıda cinsi kapsayan geniş bir taksonomik çeşitlilięe sahiptir. Bu bakteriler, farklı bitki türlerinde deęişen şiddet ve özelliklerde hastalıklar oluşturarak verim ve kalite kayıplarına neden olmaktadır. Fitopatogenik bakteriler, konukçu bitkilere çoęunlukla kitinleşmemiş genç bitki dokularından, stoma, lentisel, hidatot ve nektar gibi doğal açıklıklardan giriş yapabilmektedir. Bunun yanı sıra, rüzgâr ve dolu gibi meteorolojik etmenlerin oluşturduğu yaralar, tarımsal uygulamalar sırasında yapılan budama ve çapalama işlemleri ile meydana gelen mekanik yaralanmalar ve bazı böcek türleri

tarafından oluşturulan zararlar da bakteriyel etmenler için önemli enfeksiyon kapıları oluşturmaktadır.

Bakteriyel patojenlerin enfeksiyon oluşturabilmesi ve yayılabilmesi büyük ölçüde çevresel koşullara bağlıdır. Özellikle yüksek oranda bağıl nem ve yağışlı hava koşulları, bakterilerin çoğalması ve bitki dokularında aktif hale gelmesi için elverişli bir ortam sağlamaktadır. Yeterli nemin bulunmadığı koşullarda bakteriyel etmenlerin bitki yüzeyinde hayatta kalma ve enfeksiyon oluşturma yetenekleri önemli ölçüde sınırlanmaktadır. Bu nedenle bakteriyel hastalıklar, genellikle yağışlı dönemlerde ve sulama uygulamalarının yoğun olduğu üretim alanlarında daha yaygın olarak görülmektedir.

Bakteriyel etmenler konukçusunun farklı gelişim dönemlerinde farklı belirtiler meydana getirirler. En tanınır belirtileri ise solgunluk, bakteriyel akıntı, çürüklük, ur, beneklenme, kloroz ve nekroz olarak bilinmektedir (Byron, 2019). Bakteriyel etmenlerin taşınmasında ise yol üçe ayrılmaktadır (Şekil 1).

Şekil 1 Bakteriyel etmenlerin 3 farklı yolla taşınmaları



Kaynak: Saygılı & ark., 2018

Günümüze kadar yapılan birçok çalışmada önemli ekonomik kayıplara neden olan bitki bakteriyel hastalık etmenlerine yabancı otların konukçuluk ettiği kaydedilmiştir.

***Xanthomonas* türleri:**

Xanthomonas campestris pv. *campestris* (Lahana siyah damar çürüklüğü) bakteriyel hastalık etmeninin yabancı turp (*Raphanus raphanistrum*) bitkisinden izole edilmesi ile söz konusu yabancı otun *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* etmenine konukçuluk ettiği belirlenmiştir (Kumar, Bhowmick & Ray, 2021). Batı Afrika’da yapılan bir çalışma sonucunda *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*’nın neden olduğu bakteriyel çeltik yaprak çizgi hastalığı ve *X. oryzae* pv. *oryzae*’nin neden olduğu çeltikte yanıklık hastalığı için çeltik üretim alanlarında ve yakınlarında bulunan sazgiller (Cyperaceae) ve buğdaygiller (Poaceae) familyası üyeleri

inokulum kaynağı olarak kaydedilmiştir (Bradbury, 1986). Muz üretimi için büyük ekonomik kayıp meydana getiren muz bakteriyel solgunluk etmeni (*Xanthomonas campestris* pv. *musacearum*) için de benzer bir durum söz konusudur. Yapılan çalışmalarda muz üretimi yapılan alanlarda ve çevrelerinde patojenin hayatta kalması ve yayılması için alternatif konukçu rolü gören Cannaceae familyası altında yer alan *Canna* spp.'nin varlığı tespit edilmiştir (Ocimati, Were & Groot, 2018).

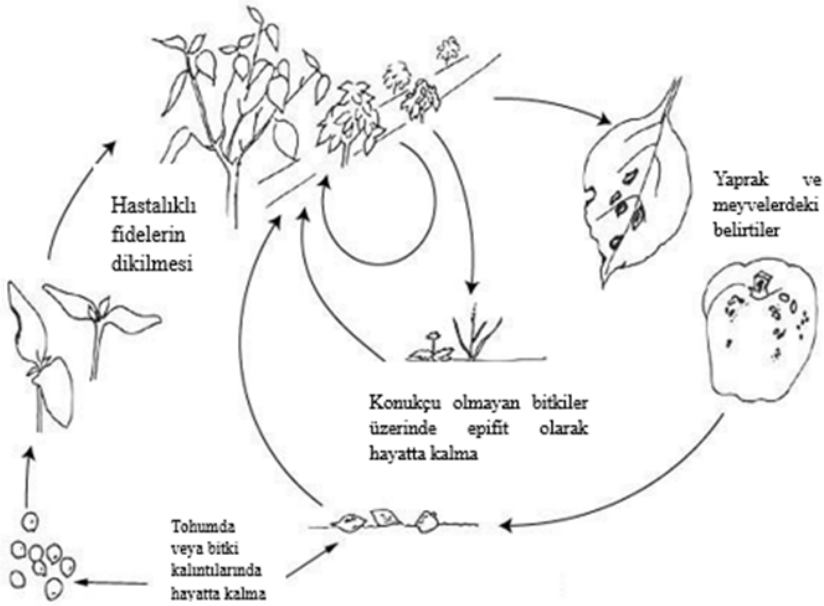
***Pseudomonas* türleri:**

Başta *Pseudomonas syringae* olmak üzere tarımsal üretimde yıkımlara sebep olan oldukça önemli türlere sahip *Pseudomonas* cinsi türleri birçok kültür bitkisinde bakteriyel lekeler ve kanser hastalıklarına sebep olmaktadır. Yapılan saha çalışmalarında, *P. syringae*'nin domates, elma, kiraz gibi kültür bitkileri dışında çeşitli yabancı ot ve çim türlerinde de bulunduğu görülmüştür (Baca & Moore, 1987). Geniş bir konukçu dizinine sahip olan *Pseudomonas solanacearum*, tropikal bölgelerde önemli bir vasküler solgunluk etmeni olarak bilinmekte olup özellikle hassas yapıda olan ve sıklıkla gözle görülür semptomlar sergileyen Solanaceae ve Asteraceae familyalarına mensup birçok yabancı ot türünde saptanmıştır (Kumar, Bhowmick & Ray, 2021).

Pseudomonas ve *Xanthomonas* cinsleri içerisinde yer alan domateste bakteriyel benek hastalığına neden olan *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* etmeni ile biberde bakteriyel benek hastalığına neden olan *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* etmeni özellikle domates yetiştiriciliği yapılan alanlarda büyük ekonomik kayıplara yol açmaktadır. Bu patojenlerin üretim alanları içerisinde ve alanlar arasında yayılmasında yabancı otların kritik bir rol üstlendiği birçok çalışma ile ortaya konulmuştur. Özellikle tarım alanlarında yaygın olarak bulunan yabancı ot türlerinin, bakteriyel etmenler için

konukçu ya da taşıyıcı görev üstlenerek hastalık döngüsünün devamlılığını sağladığı bildirilmektedir.

Şekil 2 Domates ve biberde bakteriyel leke hastalığının (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*, *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*) döngüsü.



Kaynak: Ritchie, 2000

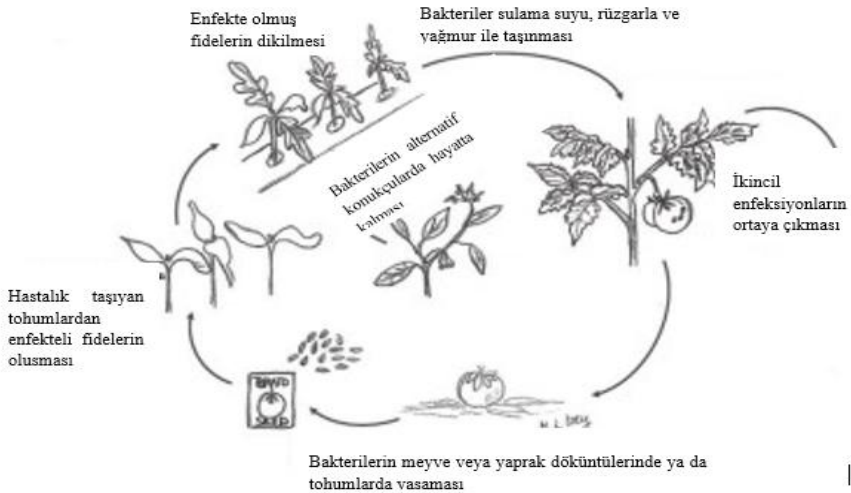
Pseudomonadaceae familyasına ait epifitik bakteriyel patojenler, bitki yüzeylerinde uzun süre yaşayabilme yetenekleri sayesinde yabancı otlar aracılığıyla kolaylıkla taşınabilmektedir. Yapılan araştırmalar, *Arabidopsis thaliana* (fare kulağı teresi), *Oenothera* (güneş damlası) türleri, *Gnaphalium* (bozağan) türleri, *Lamium amplexicaule* (ballıbabası) ve *Stellaria media* (serçedili) gibi yabancı otların, bu bakterilerin bitki yüzeyinde epifitik olarak varlığını sürdürmesine olanak tanıdığını göstermektedir. Söz konusu yabancı otlar çoğu zaman belirgin hastalık belirtileri

göstermemelerine rağmen, patojenlerin çevresel koşullara karşı korunmasını sağlamak ve kültür bitkilerine bulaşma riskini artırmaktadır (McCarter, 1983; Jones & ark., 1986) (Şekil 2).

Clavibacter türleri:

Domates üretiminde büyük ekonomik kayıplara neden olan *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* (bakteriyel kanser) (Cmm) etmeninin hassasiyet gösterdiği yabancı otlar tespit edilmiştir. Söz konusu yabancı otlar arasında ülkemizde it üzümü olarak bilinen *Solanum* cinsine ait *Solanum douglasii*, *Solanum nigrum* ve *Solanum triflorum* türleri yer almaktadır. Yapılan araştırmalar sonucunda bu bitkilerin Cmm etmenine barınak görevi görebileceğinden dolayı söz konusu patojen için konukçu olabileceği kaydedilmiştir (Latin, 1995; Lewis Ivey & Miller, 2000; Nandi & ark., 2018; Yim & ark., 2011) (Şekil 3).

Şekil 3. Bakteriyel kanser etmeni *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*'in (Cmm) domates (ana konukçu) ve yabancı otlardaki (alternatif veya ara konukçu) yaşam döngüsü



Pakistan’da domates üretim alanlarında *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* (Cmm)’nin yabancı otlar üzerindeki varlığını ortaya koymak amacıyla yürütülen bir çalışmada, Solanaceae familyasına mensup dokuz yabancı ot türünün söz konusu patojen için birincil inokulum kaynağı olarak görev yaptığı belirlenmiştir. Araştırma bulgularına göre *Solanum americanum*, *Solanum sarrachoides*, *Solanum nigrum*, *Amaranthus albus* L. (horoz ibiği), *Amaranthus retroflexus* L. (kırmızı köklü tilki kuyruğu), *Amaranthus blitoides* S. Watson. (sürünücü horoz ibiği), *Malva parviflora* L. (küçük çiçekli ebegümeci), *Lactuca serriola* L. (dikenli yabancı marul)ve *Sisymbrium irio* L. (süpürgelik) türleri, patojenin üretim alanlarında varlığını sürdürmesine ve hastalık döngüsünün devamlılığına katkı sağlamaktadır. Bu yabancı otların çoğunlukla belirgin hastalık belirtileri göstermeden patojeni barındırabilmesi, Cmm’nin domates ekim alanlarında kalıcılığını artıran önemli bir faktör olarak değerlendirilmektedir (Bibi, Ahmad & Hussain, 2018).

***Ralstonia* türleri:**

Kuzey Avrupa’da ılıman iklim şartlarında *Ralstonia solanacearum*’un su kenarlarındaki *Solanum dulcamara* L. (odunsu köpek üzümü), *S. nigrum* L. (köpek üzümü) vb. yabancı patlıcangillerde kışı geçirdiği ve sulama suyu aracılığıyla patates tarlalarına bulaştığı tespit edilmiştir (DEFRA, 2020).

***Erwinia/Pectobacterium* türleri:**

Erwinia amylovora gibi bazı bakteriyel patojenler sınırlı bir konukçu dizinine sahip olmalarına rağmen, elma ve ayvada bakteriyel ateş yanıklığı hastalığının etmeni olan bu türün yabancı kuşburnu (*Rosa* spp.) türleri üzerinde kışlayabildiği rapor edilmiştir (Bastas, Şahin & Atasagun, 2013). *Pectobacterium* ve *Dickeya* cinslerine ait bakteriler tarafından oluşturulan yumuşak çürüklük hastalıkları, tarımsal üretimde ekonomik kayıplara yol açmaktadır.

Bu patojenler, konukçu seçiciliği açısından oldukça geniş bir spektrum sergilemekte olup, yalnızca kültür bitkileriyle sınırlı kalmayarak farklı yabancı bitki türlerini de enfekte edebilmektedir. Özellikle patates yetiştiriciliğinde siyah çürüklük ve yumuşak çürüklük hastalıklarının başlıca etmenlerinden biri olan *Dickeya dianthicola*, tarım alanları ve çevresindeki bitki örtüsünde varlığını sürdürebilen önemli bir bakteriyel patojendir. Mevcut literatürde, Asteraceae familyasına ait bazı yabancı ot türlerinin *D. dianthicola* için alternatif konukçu olabileceği bildirilmektedir. Bu yabancı otlar çoğu zaman belirgin hastalık belirtileri göstermemelerine rağmen, patojenin bitki dokularında latent şekilde varlığını sürdürmesine olanak tanımakta ve böylece üretim sezonları arasında bakterinin sürekliliğini sağlamaktadır. Alternatif konukçu olarak görev yapan bu yabancı türler, patojenin toprakta, bitki kalıntıları veya rizosfer bölgesinde yaşamını devam ettirmesine katkıda bulunarak hastalığın epidemiyolojisinde kritik bir rol üstlenmektedir (Aono & ark., 2022).

Bakteriyel Bitki Hastalıklarıyla İlişkili Yabancı Ot Familyaları

Bakteriyel bitki patojenlerine konukçuluk eden yabancı ot familyalarının belirlenmesi, hastalıkların epidemiyolojisinin anlaşılması ve etkili mücadele stratejilerinin geliştirilmesi açısından büyük önem taşımaktadır. Literatürde yer alan çalışmalar incelendiğinde, bakteriyel hastalık etmenlerine konukçuluk eden yabancı otların belirli familyalarda yoğunlaştığı görülmektedir. Özellikle Solanaceae, Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae, Amaranthaceae ve Malvaceae gibi familyalara ait yabancı ot türlerinin, farklı bakteriyel patojenler için ana veya ara konukçu rolü üstlendiği bildirilmektedir. Bu familyaların geniş tür çeşitliliğine sahip olması, tarımsal üretim alanlarında ve çevresinde yaygın olarak bulunmaları ve farklı ekolojik koşullara kolaylıkla uyum sağlayabilmeleri, patojen-konukçu etkileşimlerinin sürekliliğini artıran temel faktörler arasında yer almaktadır (Bradbury, 1986;

Saygılı & ark., 2018; Kumar, Bhowmick & Ray, 2021). Aşağıda verilen tabloda bakteriyel etmenlere konukçuluk eden yabancı otlar ve bu yabancı otların familyaları verilmiştir (Özkan Kahraman, Çandar & Demirkan, 2023) (Tablo 1).

Tablo 1: Bakteriyel hastalık etmenlerine konukçuluk eden yabancı otlar ve familyaları

Yabancı Ot Familyası	Yabancı Ot Bilimsel Adı	Yabancı Ot Yaygın Adı	Taşıdığı veya Konukçusu Olduğu Bakteriyel Etmen
Amaranthaceae	<i>Amaranthus albus</i> L.	Horoz ibiği	<i>Clavibacter michiganensis</i> subsp. <i>michiganensis</i>
	<i>Amaranthus blitoides</i> S. Watson.	Sürünücü horoz ibiği	<i>Clavibacter michiganensis</i> subsp. <i>Michiganensis</i> , <i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>campestris</i>
	<i>Amaranthus blitum</i> L.	Hoşkuran	<i>Pseudomonas viridiflava</i>
	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	Kırmızı köklü tilki kuyruğu	<i>Clavibacter michiganensis</i> subsp. <i>michiganensis</i>
	<i>Chenopodium album</i> L.	Sirken	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vitians</i>
Asteraceae	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	Arsız zaylan	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vitians</i>
	<i>Artemisia biennis</i> Willd.	Pelin otu	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vitians</i>
	<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Pol.	-	<i>Ralstonia solanacearum</i> .
	<i>Conyza (Erigeron) canadensis</i> (L.) Cronquist	Pire otu	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vitians</i>
	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Tüylü pire otu	<i>Ralstonia solanacearum</i> .
	<i>Erigeron strigosus</i> Muhl. Ex. Willd.	-	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vitians</i>
	<i>Lactuca serriola (scariola)</i> L.	Dikenli yabani marul	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vitians</i>
	<i>Senecio vulgaris</i> L.	Adi kanarya otu	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vitians</i>
	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Dikenli eşek marulu	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vitians</i>
	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Adi eşek marulu	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vitians</i>

	<i>Spilanthes ocyimifolia</i>	-	<i>Ralstonia solanacearum.</i>
	<i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg	Aslandişi	<i>Xanthomonas campestris pv. vitians</i>
Brassicaceae	<i>Capsella bursapastoris</i> (L.) Medik	Çoban çantası	<i>Xanthomonas campestris pv. campestris</i>
	<i>Sinapis arvensis</i> L.	Yabani hardal	<i>Xanthomonas campestris pv. campestris</i>
	<i>Sisymbrium irio</i> L.	Süpürgelik	<i>Clavibacter michiganensis subsp. michiganensis</i>
	<i>Thlaspi arvense</i> L.	Tarla akçağaçgeği	<i>Xanthomonas campestris pv. campestris</i>
Cucurbitaceae	<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. & A.Gray	Yabani hıyar	<i>Erwinia tracheiphila.</i>
	<i>Sicyos angulatus</i> L.	İtdolanbacı	<i>Erwinia tracheiphila.</i>
Poaceae	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Köpek dişi ayrığı	<i>Xylella fastidiosa</i>
	<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	Kanyaş	<i>Clavibacter michiganensis. Xylella fastidiosa, Pseudomonas syringae, Xanthomonas vasicola</i>
Solanaceae	<i>Solanum nigrum</i> L.	Köpek üzümü	<i>Clavibacter michiganensis subsp. michiganensis</i>
	<i>Solanum sarrachoides</i> Sendtn.	Tüylü köpek üzümü	<i>Clavibacter michiganensis subsp. michiganensis</i>

Kaynak: Özkan Kahraman, Çandar & Demirkan, 2023

Moleküler Etkileşim Mekanizmaları

Yabancı otlar ile bakteriyel bitki patojenleri arasındaki etkileşimler, temel olarak bitki-patojen ilişkilerinde tanımlanan klasik dayanıklılık ve virülens mekanizmaları çerçevesinde şekillenmektedir. Ancak yabancı otların genetik çeşitliliği, çevresel adaptasyon yetenekleri ve çoğu zaman belirgin hastalık belirtileri göstermemeleri, bu etkileşimlerin moleküler düzeyde daha karmaşık olmasına neden olmaktadır. Bu durum, yabancı otların yalnızca pasif konukçular değil, aynı zamanda patojenlerin ekosistem içinde kalıcılığını sağlayan aktif biyolojik bileşenler olabileceğini öne sürmektedir. Yabancı otlar, kültür bitkileriyle büyük ölçüde benzer bağışıklık bileşenlerine sahip olmakla birlikte, çoğu çalışmada bakteriyel patojenlere karşı daha toleranslı veya semptomsuz taşıyıcılar olarak tanımlanmaktadır. Bu durum, yabancı otlarda bağışıklık yanıtlarının daha zayıf olduğu anlamına gelmemekte, aksine patojenle daha dengeli bir etkileşim kurulmuş olabileceğini göstermektedir. Özellikle bazı yabancı ot türlerinde patojenlerin düşük yoğunluklarda çoğalabildiği, ancak belirgin nekroz veya solgunluk belirtilerinin oluşmadığı bildirilmiştir. Bu özellik, yabancı otların patojenler için uzun süreli konukçuluk görevi görmesine olanak tanımaktadır (Morris, Monteil & Berge, 2013).

Moleküler düzeyde yapılan sınırlı sayıdaki çalışmada, *Xanthomonas* türlerinin Transcription Activator-Like (TAL) efektörler aracılığıyla konukçu bitkilerin transkripsiyonel düzenini manipüle ettiği gösterilmiştir. TAL efektörler, bitki genomunda belirli promotör bölgelerine bağlanarak duyarlılık genlerinin ekspresyonunu artırmakta ve patojenin enfeksiyon başarısını yükseltmektedir (Boch & Bonas, 2010). Bu mekanizma kültür bitkilerinde ayrıntılı olarak ortaya konmuş olsa da, benzer genetik yapıların yabancı ot türlerinde de bulunabileceği ve patojen-yabancı ot etkileşimlerinde rol oynayabileceği öne sürülmektedir.

Bakteriyel patojen–yabancı ot moleküler etkileşimlerinde dikkate alınması gereken bir diğer önemli unsur, epifitik yaşam ve bitki mikrobiyomudur. Birçok bakteriyel patojen, enfeksiyon oluşturmadan önce bitki yüzeyinde epifitik olarak yaşayabilmektedir. Özellikle *P. syringae* alt türlerinin yaprak yüzeylerinde, stomalar çevresinde ve trikoma bölgelerinde uzun süre varlığını sürdürebildiği gösterilmiştir. Yabancı otların geniş yaprak yüzeyleri ve karmaşık mikrobiyal toplulukları, patojenlerin hayatta kalmasını destekleyebileceği gibi, rekabetçi mikroorganizmalar yoluyla baskılanmasına da neden olabilmektedir (Lindow & Brandl, 2003; Vorholt, 2012).

Sonuç

Yapılan araştırmalar sonucunda yabancı otların bakteriyel bitki hastalık etmenleri açısından yalnızca tarımsal üretimde rekabet unsuru oluşturan istenmeyen bitkiler olmadığı, aynı zamanda birçok önemli bakteriyel patojen için ana veya ara konukçu rolü üstlenebildiği ortaya konulmuştur. Özellikle *Xanthomonas*, *Pseudomonas*, *Ralstonia*, *Clavibacter*, *Erwinia*, *Pectobacterium* ve *Dickeya* gibi tarımsal üretimde ciddi ekonomik kayıplara yol açan bakteriyel etmenlerin, üretim alanlarında ve çevresinde yaygın olarak bulunan çeşitli yabancı ot türleri üzerinde hayatta kalabildiği ve bu bitkiler aracılığıyla hastalık döngüsünün sürekliliğini sağlayabildiği görülmektedir. Yabancı otların bu patojenler için birincil inokulum kaynağı oluşturabilmesi ya da patojenlerin üretim sezonları arasında canlılığını koruyabileceği bir ortam sunması, hastalıkların şiddetini ve yayılım hızını artıran temel faktörler arasında yer almaktadır.

Derlemede ele alınan çalışmalar, yabancı ot patojen ilişkisinin yalnızca epidemiyolojik değil, aynı zamanda moleküler düzeyde de karmaşık bir yapıya sahip olduğunu göstermektedir. Yabancı otların çoğu zaman belirgin hastalık belirtileri

göstermemesi, bu bitkilerin patojenler için sessiz bir konukçu görevi görmesine olanak tanımakta ve hastalık yönetimini zorlaştırmaktadır.

Sonuç olarak, bakteriyel bitki hastalıklarıyla mücadelede yalnızca kültür bitkilerine odaklanan yaklaşımların yeterli olmadığı; yabancı otların hastalık döngüsündeki rolleri dikkate alınarak entegre ve bilinçli mücadele stratejilerinin geliştirilmesi gerektiği açıktır. Entegre Zararlı Yönetimi (IPM) kapsamında yabancı ot kontrolünün hastalık yönetiminin ayrılmaz bir parçası olarak ele alınması, sürdürülebilir tarım uygulamaları açısından büyük önem taşımaktadır. Gelecekte yapılacak çalışmaların, yabancı ot bakteriyel patojen etkileşimlerinin moleküler temellerini aydınlatmaya ve iklim değişikliğinin bu ilişkiler üzerindeki etkilerini değerlendirmeye odaklanması önerilmektedir.

Kaynakça

Aono, Y., Nakayama, T., Ogawa, S., Fujimoto, T., Ohki, T., Oka, N., & Maoka, T. (2022). Asteraceae weeds may be an alternative host of *Dickeya dianthicola*, a causal agent of potato blackleg in Japan. *European Journal of Plant Pathology*, 163(2), 257–268. DOI: 10.1007/s10658-022-02474-1

Baca, S., & Moore, L.W. (1987). Variations in *Pseudomonas syringae* isolated from grass species in woody plant nurseries in the Pacific Northwest. *Plant Disease*, 71, 724-726.

Bastas, K. K., Şahin, F., & Atasagun, R. (2013). First report of fire blight caused by *Erwinia amylovora* on rosehip (*Rosa canina*) in Turkey. *Plant Disease*, 97(12), 1652. DOI: 10.1094/PDIS-03-13-0273-PDN

Bibi, A., Ahmad, M., & Hussain, S. (2018). Prevalence of (*Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*) causal organism of bacterial canker in weed species in tomato fields of North West Pakistan. *Sarhad Journal of Agriculture*, 34(1), 123-129.

Boch, J., & Bonas, U. (2010). *Xanthomonas* AvrBs3 family-type III effectors: Discovery and function. *Annual Review of Phytopathology*, 48, 419–436

Bradbury, J.F. (1986). *Guide to plant pathogenic bacteria*. Wallingford: CAB International.

Byron, M., Treadwell, D.D., & Dittmar, P.J. (2019). Weeds as reservoirs of plant pathogens affecting economically important crops. *EDIS*, 2019(5), 7, 1-7.

Davis, R.F., & Webster, T.M. (2005). Relative host status of selected weeds and crops for *Meloidogyne incognita* and *Rotylenchulus reniformis*. *The Journal of Cotton Science*, 9, 41-46.

Dille, J.A., Sikkema, P.H., Everman, W.J., Davis, V.M., & Burke, I.C. (2016). Perspectives on corn yield losses due to weeds in North America. Weed Science Society of America. (<https://wssa.net/wp-content/uploads/WSSA2015-Corn-Yield-Loss-poster-updated-calc.pdf> adresinden 10.12.2025 tarihinde alınmıştır.

Elphinstone, J., & Matthews-Berry, S. (2020). Monitoring and control of the potato brown rot bacterium in irrigation water. Department for Environment, Food & Rural Affairs (DEFRA), (17/12/2025 tarihinde <https://planthealthportal.defra.gov.uk/assets/factsheets/irrigation-guidelines-factsheetformat-Contact-update.pdf> adresinden ulaşılmıştır).

Jones, J. B., Pohronezny, K., Stall, R. E., & Jones, J. P. (1986). Survival of *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* in Florida on tomato crop residue, weeds, seeds, and volunteer tomato plants. *Phytopathology*, 76(4), 430-434.

Kumar, S., Bhowmick, M.K., & Ray, P. (2021). Weeds as alternate and alternative hosts of crop pests. *Indian Journal of Weed Science*, 53(1), 14–29. <https://doi.org/10.5958/0974-8164.2021.00002.2>

Latin, R. (1995). First report of bacterial canker of pepper in Indiana. *Plant Disease*, 79(8), 860.

Lewis Ivey, M. L., & Miller, S.A. (2000). First report of bacterial canker of pepper in Ohio. *Plant Disease*, 84(7), 810.

Lindow, S.E., & Brandl, M.T. (2003). Microbiology of the phyllosphere. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(4), 1875-1883.

McCarter, S.M. (1983). Survival of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* in association with tomato seed, soil, host tissue, and epiphytic weed hosts in Georgia. *Phytopathology*, 73(10), 1393-98.

Morris, C.E., Monteil, C.L., & Berge, O. (2013). The life history of *Pseudomonas syringae*: linking agriculture to earth system processes. *Annual review of phytopathology*, 51, 85-104. DOI: 10.1146/annurev-phyto-082712-102402.

Nandi, M., Macdonald, J., Liu, P., Weselowski, B., & Yuan, Z.-C. (2018). *Clavibacter michiganensis* ssp. *michiganensis*: bacterial canker of tomato, molecular interactions and disease management. *Molecular Plant Pathology*, 19(8), 2036-2050.

Ocimati, W., Were, E., Groot, J.C.J., Tiftonell, P., Nakato, G.V., & Blomme, G. (2018). Risks posed by intercrops and weeds as alternative hosts to *Xanthomonas campestris* pv. *musacearum* in banana fields. *Frontiers in Plant Science*, 9, Article 1471, 1-15.

OERKE, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(1), 31-43. DOI: 10.1017/S0021859605005708

OSU, (2023). Facts in depth: Bacterial cancer. Vegetable Diseases Facts, The Ohio State University. <https://u.osu.edu/vegetablediseasefacts/tomatodiseases/bacterial-canker/advanced/> adresinden 13.12.2025 tarihinde alınmıştır.

Özkan Kahraman, Ç., Çandar, A., & Demirkan, H. (2023). Bitki hastalıklarının yabancı otlarla ilişkisinin incelenmesi. İçinde A. Atik & A. H. Keskin (Ed.), *Ziraat, orman ve su ürünleri alanında gelişmeler* (ss. 497-522). Platanus Publishing.

Özpınar, S., Yaz, O.M., & Çay, A., (2025). Yarı kurak tarım koşullarında buğday üretiminde toprak işlemenin yabancı ot varlığı

ve ürün verimine etkisi. *Çomü Ziraat Fakültesi Dergisi*, 13(1), 123-140.

Ritchie, D.F. (2000). Bacterial spot disease in peppers and tomatoes. Plant health educator. American Phytopathological Society. 6 p. Available at: www.apsnet.org/edcenter/intropp/lessons/prokaryotes/Pages/Bacteriaspot.aspx

Saygılı, H., Aysan, Y., Şahin, F., Soylu, S., & İmrik, M. (2018). Bitki bakteri hastalıkları (2. bs.). Tekirdağ Namık Kemal Üniversitesi.

Torun, H., & Temel, N. (2021). Konukçu yabancı otların önemi, farklı türlerle olan ilişkisi ve agroekolojideki yeri. Editörler H. Mennan, F. Pala, *Yabancı ot biliminde güncel konular* (pp. 133-177). Ankara: İksad Yayınevi.

Yim, K.-O., Lee, H.-I., Kim, J.-H., Lee, S.-D., Cho, J.-H., & Cha, J.-S. (2011). Characterization of phenotypic variants of *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* isolated from *Capsicum annuum*. *European Journal of Plant Pathology*, 133, 559-575. DOI: 10.1007/s10658-011-9927-7.

BÖLÜM 0

BİTKİ BAKTERİYEL HASTALIKLARINA KARŞI DAYANIKLILIK MEKANİZMALARI VE ISLAHDA KULLANIMI

ÖZLEM BAHAR¹

Giriş

Bitkiler, içeriğindeki besin maddeleri ve su varlığından dolayı bakteriyel patojenlerin de içinde bulunduğu pek çok hastalık etmeni için önemli konukçulardır (Aksoy & Öz, 2012). Dünya genelinde bakteriyel hastalıklar bitkisel üretimde önemli kalite ve kantite kayıplarına neden olmaktadır. Bakteriyel etmenlerin bitki içerisine girmesi aktif veya pasif olmak üzere iki farklı şekilde gerçekleşmektedir. Bakterilerin yapılarında bulunan kamçı ile bitkinin üst yüzeyinde yer alan stoma, lentisel, hidatod ve nektar gibi doğal açıklıklardan girişi aktif giriş olarak adlandırılırken, bitkilerde budama, sulama, çapalama ve hasat gibi işlemlerden sonra bitki yüzeyinde meydana gelen yaralardan girişine ise pasif giriş adı verilmektedir (Saygılı, Şahin & Aysan, 2006).

¹Arş. Gör., Kırşehir Ahi Evran Üniversitesi, Bitki Koruma Bölümü, Orcid: 0009-0002-2246-8790

Son yıllara kadar belirlenen 25'ten fazla cinse ait 200'den fazla bitki patojeni bakteri türü kayıtlara geçmiştir (Buttimer & ark., 2017). Bu patojenlerin büyük bir kısmı *Pseudomonas*, *Ralstonia*, *Xanthomonas*, *Agrobacterium*, *Erwinia*, *Xylella* ve *Dickeya* cinslerine aittir. *Pseudomonas syringae* çeşitli patovarları ile dünya genelinde en önemli ve yaygın bitki bakteriyel hastalık etmeni olarak belirlenmiş olup *P. syringae* pathovarlarının 80'den fazla bitkiyi enfekte ettiği bildirilmiştir (Mansfield & ark., 2012). Sadece *Xanthomonas* cinsi patojen bakterilerin ise domates, buğday, pirinç ve turuncgiller gibi ekonomik açıdan önemli kültür bitkilerinin de içinde bulunduğu 400'den fazla bitki türünü enfekte edebildiği kaydedilmiştir (Sanchez Perez & ark., 2008). Bitki patojeni bakteriler, çeşitli kültür bitkilerinde ekonomik açıdan önemli boyutlara ulaşabilen ciddi kayıplara neden olabilmektedir (Janse, 2005). Öyle ki, bakteriyel patojenlerin neden olduğu bitki hastalıkları küresel gıda üretiminde yaklaşık %10'luk bir kayba yol açmaktadır (Strange & Scott, 2005).

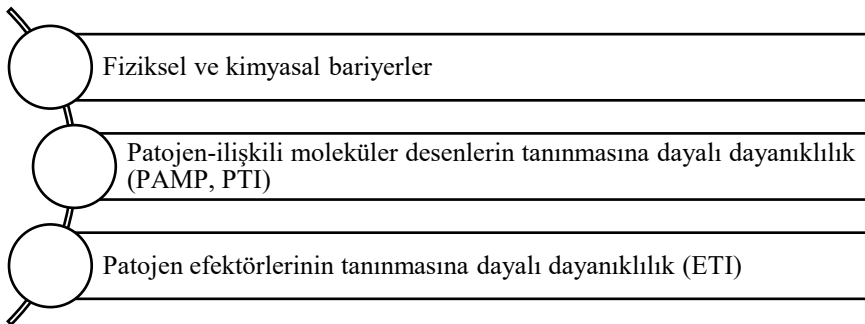
Bakteriyel hastalık etmenleri ile mücadelede kültürel önlemler, kimyasal bakırlı bileşikler veya antibiyotikler ve biyolojik mücadele etmenleri kullanılmaktadır. Bunların yanı sıra toprakta ve civardaki yabancı otlarda sıradaki üretim sezonunu bekleyen patojenlerin önlenmesi için toprak işleme uygulamaları ile yabancı otların önlenmesi ve hastalıklı bitki artıklarının yok edilmesi önemli mücadele yöntemlerinin başında gelmektedir (Özpınar, Yaz & Çay, 2025). Bu yüzden hastalık etmenleri ile mücadelede entegre mücadele sistemleri kullanılmalıdır. Fakat günümüz şartlarında bu yöntemlerin etkinliği sınırlı kalabilmekte, insan ve çevre sağlığı açısından risklere sebebiyet verebilmektedir. Bu olumsuz sonuçlar nedeniyle bahsedilen mücadele yöntemlerinin sürdürülebilirliği sınırlanmaktadır. Bunların yanı sıra bakteriyel hastalıklarla mücadelede dayanıklı çeşitlerin kullanımı hem kimyasal girdi masraflarını ortadan kaldırmakta hem de çevre dostu bir mücadele

yöntemi olarak kullanıma sunulmaktadır (Strange & Scott, 2005; Rai & Rai, 2025). Bu nedenle bitki bakteriyel hastalık etmenlerine karşı dayanıklılık mekanizmalarının anlaşılması ve ıslahta kullanılması büyük önem taşımaktadır.

Bitkilerde Bakteriyel Hastalıklara Karşı Savunma Mekanizmaları

Bitkiler, patojenlere karşı çok katmanlı ve karmaşık bir savunma sistemine sahiptirler. Bakteriyel patojenlerin başarılı bir şekilde enfeksiyon gerçekleştirebilmesi için öncelikle bitkinin önceden var olan yani pasif savunma bariyerlerini aşmaları gerekmektedir. Daha sonraki aşama olarak ise aktif savunma sistemlerini yenerek enfeksiyon meydana getirebilir hale gelmektedirler (Ali, Tyagi & Mir, 2024). Bitkilerin savunma mekanizmaları genel olarak (i) fiziksel ve kimyasal bariyerler, (ii) patojen-ilişkili moleküler desenlerin tanınmasına dayalı dayanıklılık (PAMP, PTI) ve (iii) patojen efektörlerinin tanınmasına dayalı dayanıklılık olmak üzere üç ana düzeyde incelenmektedir (Şekil 1).

Şekil 1 Bitkilerin bakteriyel patojenlere karşı geliştirdiği savunma mekanizmalarının 3 ana düzeyi

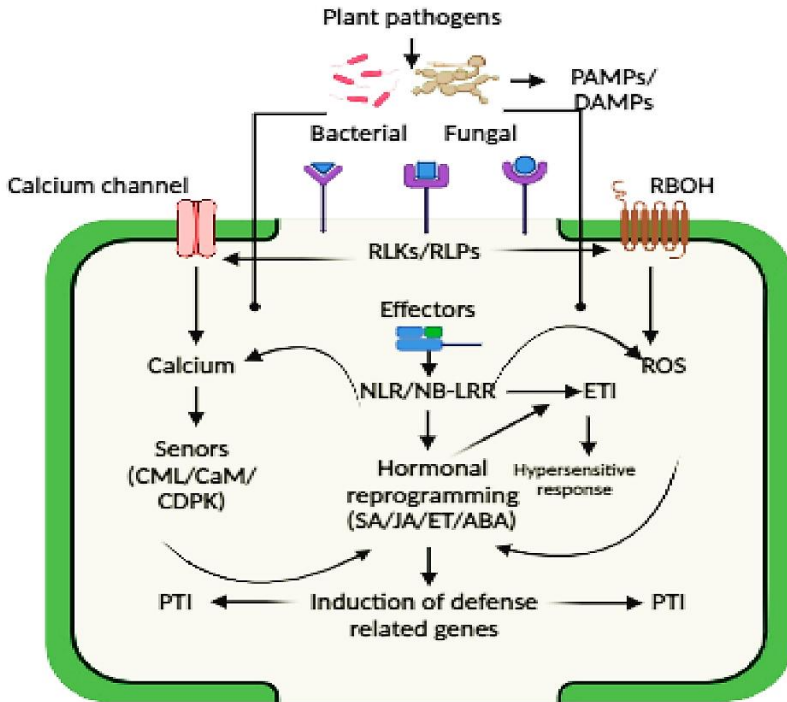


Kaynak: (Abramovitch, 2006)

Bitkilerde bağışıklık sisteminin aktive olmasına neden olan patojen kaynaklı moleküller, “Patojene Bağlı Moleküler Desenler” (Pathogen Associated Molecular Patterns - PAMPs) olarak

adlandırılmaktadır. Örneğin, bakteriyel bitki patojenlerinin yapısında bulunan flagellin ve lipopolisakkaritler (LPS), bitki savunma yanıtlarını başlatan temel PAMP bileşenleridir. Bununla birlikte, patojen olmayan mikroorganizmaların bazı yapıları da bitkilerde savunma mekanizmalarını harekete geçirebilir; bu yapılara ise “Mikroba Bağlı Moleküler Desenler” (Microbe Associated Molecular Patterns - MAMPs) adı verilmektedir. Bitki hücreleri, yüzeylerinde bulunan özel reseptör proteinleri aracılığıyla bu moleküler desenleri (PAMP veya MAMP) algılayarak, savunma sistemlerini devreye sokan sinyal iletim yollarını başlatmaktadırlar (Şekil 2) (He & ark., 2006; Zipfel, 2008).

Şekil 2 PTI ve ETI olarak isimlendirilen bitki savunma mekanizmalarının şematik gösterimi



Kaynak: Ali, Tyagi & Mir, 2024

Fiziksel ve kimyasal bariyerler:

Bitkiler, bakterilerin girişine ve yayılmasına karşı ilk savunma hattı olarak çeşitli yapısal ve kimyasal bariyerlere sahiptir. Epidermis hücrelerinin dış yüzeyini kaplayan mumsu kütikula tabakası ve hücre duvarının sert yapısı, patojenlerin bitki dokularına girişini fiziksel olarak zorlaştırmaktadır. Hücre duvarını oluşturan selüloz, hemiselüloz, pektin gibi polisakkaritler ile lignin ve fenolik bileşikler, bitki dokularını mekanik hasara ve patojen enzimlerine karşı dayanıklı hale getirmekte ve kimyasal savunma bariyerleri olarak görev yapmaktadır (Abramovitch, 2006). Bitki dokularında önceden sentezlenmiş antimikrobiyal kimyasallar (örneğin fenolik asitler, tanenler) ve enzimler de patojenleri engelleyici bir kimyasal bariyer oluşturmaktadır. Bakteriyel patojenler ise bitkiye girebilmek için sıklıkla bu pasif bariyerlerdeki zayıf noktalardan faydalanmaktadır (Arya & ark., 2021).

Stomalar, lentiseller ve hidatodlar gibi doğal açıklıklar, bakterilerin bitki içerisine giriş kapılarıdır. Örneğin *Xanthomonas* ve *Pseudomonas* gibi yaprak patojenleri genellikle yapraktaki stomalardan bitkiye giriş yapmaktadır. Sağlam bitki dokusuna doğrudan giriş ise bakteriler için daha zorlu olup genellikle yaranın bulunmasına bağlıdır. Ancak bazı bakteriler selülaz, pektinaz gibi enzimler salgılayarak kütikula ve hücre duvarını parçalayabilmektedir (Aragón, Reina-Pinto & Serrano, 2017).

Bitkiler, sözü edilen giriş noktalarını korumak üzere özelleşmiş tepkiler geliştirmektedir. Örneğin stomaların bakteriyel enfeksiyon sırasında kapatılması, bitkinin aktif bir savunma yanıtıdır. *Arabidopsis* üzerinde yapılan çalışmalar, bakteriyel PAMP'ların algılanmasının stomaların kapanmasına yol açtığını ve böylece bakterilerin girişinin engellendiğini göstermiştir (Melotto & ark., 2006). Sonuç olarak, bitkinin yapısal engelleri ve bunların hızlı değişimi, patojenin girişini geciktirerek veya engelleyerek enfeksiyon sürecinde önemli bir savunma basamağı oluşturmaktadır.

PAMP'lar aracılığıyla ortaya çıkan dayanıklılık (PTI):

Bir patojen fiziksel bariyerleri aşır bitki dokusuna ulaşırsa, bitkinin doğuştan gelen bağışıklık sistemi devreye girmektedir. Bitkiler, patojenlere özgü moleküler yapıları tanıyan algılayıcı reseptör proteinlerine sahiptir. Patojen ile ilişkili moleküler yapılar (PAMP's) günümüze kadar flagellin, LPS, EF-Tu efektörü ve CSP adlı faktörler altında incelenmiştir. Mikroorganizma ile ilişkili moleküler yapılar (MAMP's) bitki hücrelerinin yüzeyindeki patojen tanıma reseptörleri (PRR) aracılığıyla algılanmaktadır. Bu algılama, PAMP ile ortaya çıkan savunma sistemi (PTI) adı verilen ilk aktif savunma tepkisini başlatmaktadır (Jones & Dangl, 2006). PRR reseptörleri genellikle bitki hücre zarında yer alan ve dış ortamdan gelen sinyalleri hücre içine ileten proteinlerdir. Örneğin model bitki *Arabidopsis thaliana*'da FLS2 adlı reseptör, bakteriyel kamçı proteini flagellinin korunmuş bir peptit bölgesi olan *flg22*'yi tanımakta ve bu etkileşim sonucu savunma sinyalleri başlatılmaktadır (Gomez-Gomez & Boller, 2002; Chinchilla & ark., 2006). Yapılan bir çalışmada FLS'ye sahip *Arabidopsis* bitkileri bazı yöntemlerle mutasyona uğratıldığında *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pto* DC3000)'in enfeksiyonuna karşı oldukça hassasiyet gösterdiği kaydedilmiştir (Zipfel & ark., 2004). Bu da FLS2'nin eksikliğinde bitki savunma sisteminin patojen bakteriye karşı savunmasız hale geldiğini göstermektedir.

Benzer şekilde EFR reseptörü, bakteriyel elongasyon faktör Tu (EF-Tu) proteininden türetilen *elf18* peptidini algılamaktadır. Bir PAMP algılandığında hücre içinde savunma sinyalleri iletilerek çeşitli tepki mekanizmaları aktif hale geçirilmektedir (Zipfel & ark., 2004). PTI yanıtları arasında hücre duvarının güçlendirilmesi (örneğin lignin birikimi, kalloz çökmesi), reaktif oksijen türlerinin (ROS) ani ve yüksek düzeyde üretimi, savunma genlerinin ekspresyonu ve antimikrobiyal enzim ve proteinlerin (örneğin pathogenesis-related [PR] proteinleri) salgılanması yer almaktadır.

Ayrıca salisilik asit (SA), jasmonik asit (JA) ve etilen gibi bitki hormonları bu sinyal ağında rol oynayarak savunma genlerini düzenlemektedir. Bakteriyel biyotrofik patojenlere karşı genellikle SA-yönelimli bir savunma tepkisi aktive olurken, nekrotrof funguslara ve bazı bakterilere karşı JA/etilen sinyali devreye girebilmektedir (Ryals & ark., 1996; Reymond & Farmer, 1998).

PTI, bitkiye geniş-yelpazeli bir dayanıklılık kazandırmakta, diğer bir ifadeyle patojen ırkına spesifik olmayan belirli bir ölçüde tüm mikroorganizmalara karşı koruyucu alarm durumu oluşturmaktadır (Jones & Dangl, 2006). Bununla birlikte, bazı başarılı bitki patojenleri genellikle bu ilk savunma hattını atlatmanın yollarını bulacak şekilde evrimleşmiştir. Özellikle birçok fitobakteri, Tip III Salgı Sistemi (T3SS) adındaki bir moleküler mekanizma ile konukçu hücreye efektör proteinler enjekte ederek PTI'yi baskılamaya çalışmaktadır. Efektör proteinler, bitki hücresinde savunma sinyallerini engelleyebilmekte veya bitkinin fizyolojisini patojen lehine değiştirebilmektedir (Ji & Dong, 2014).

Bu sistemde bitki patojeni bakteriler, bitki hücresi ile temas ettiği zaman iki hücre arasında T3SS efektörleri olarak bilinen ve farklı bakteriyel protein gruplarından oluşan moleküller, aşırı duyarlılık ve hastalık gelişiminden sorumlu *hrp* gen grubu tarafından kodlanarak, Tip III salgı sistemi yoluyla bitki hücresi içerisine doğrudan salgılanmakta veya taşınmaktadır. Bu sisteme sahip olmayan mutant bitki patojeni bakteriler ise bitki dokularında veya hücrelerinde koloni oluşturma veya yayılma faaliyetlerinde bulunurken, hastalık oluşturmamaktadırlar. Bu nedenle T3SS sistemi, hastalık oluşumunda oldukça önemli bir belirleyici faktördür (Mudgett, 2005).

Sonuç olarak, bitkilerin savunma sistemleri sadece PTI mekanizmasından ibaret olsaydı, güçlü virülens faktörlerine sahip patojenler tarafından bu savunma mekanizmasının aşılabileceği ve sonuçta bitkide hastalık tablosunun meydana gelebileceği

düşünülmektedir. Ancak bitkilerin evrimsel süreci boyunca patojen efektörlerinin tanınmasına dayalı ikinci bir savunma mekanizmasını geliştirdiği ve böylece daha ileri düzeyde bir bağışıklık sisteminin ortaya çıktığı öne sürülmektedir.

Patojen efektörlerinin tanınmasına dayalı dayanıklılık (ETI):

Bitkiler, birçok patojenin salgıladığı efektör proteinleri tamamen etkisiz hale getirebilecek özel dayanıklılık genlerine sahiptir. Efektör ile ortaya çıkan bağışıklık (ETI), bir bitki dayanıklılık (*R*) gen ürününün, patojenin belirli bir efektörünü (*avr* virülens faktörünü) doğrudan veya dolaylı olarak tanıması sonucunda ortaya çıkan güçlü bir savunma tepkisidir (Jones & Dangl, 2006). Bu etkileşim klasik ‘gen için gen’ hipotezi çerçevesinde açıklanmaktadır. Bitkinin *R* geni, karşılık gelen patojenin avirülens (*avr*) genine spesifik ise, bitki enfeksiyona karşı dayanıklı tepki vermekte, değilse patojen bitkide hastalık oluşturmaktadır. Bir bakıma *R-avr* etkileşimi, bitkinin patojeni “kimlik kontrolünde” yakalaması örnekleme ile açıklanabilmektedir (Ade & Innes, 2007; Çandar & Erkan, 2011).

R genleri çoğunlukla bitki genomunda büyük bir gen ailesi olan NBS-LRR (nükleotid bağlayan bölge ve lösin açısından zengin tekrarlı bölge)’dan meydana gelmektedir. Bu *R* proteinleri, hücre içinde bulunmakta ve genellikle patojen efektörünün doğrudan bağlanmasıyla ya da efektörün hücrede yarattığı değişiklikleri algılayarak aktive olmaktadır. Bu aktivasyon, patojenin bulunduğu bölgedeki bitki hücrelerinin kontrollü bir şekilde ölümüne neden olarak, patojenin yayılmasını sınırlayan hipersensitif reaksiyon (HR) ile sonuçlanmakta ve böylece, bakteriyel etmenler enfekte olan bölgeyle sınırlı kalmaktadır. Bu bağlamda, *R* proteinleri, bağışıklık tepkisinin anahtarı olan efektörle tetiklenen bağışıklık (Effector Triggered Immunity - ETI) mekanizmasında görev yapan temel unsurlar olarak kabul edilmektedir (McDowell &

Woffenden, 2003; Saito & ark., 2006; Ade & Innes, 2007). *Arabidopsis*'te bir *R* proteini olarak görev yapan RPS2 proteini, *Pseudomonas syringae*'nin AvrRpt2 adlı efektörünün bitkide neden olduğu hedef protein yıkımını algılamakta ve ETI'yi tetiklemektedir (Deslandes & ark., 2003; Katiyar-Agarwal & ark., 2006; Ade & ark., 2007).

R genlerinin varlığı bitkiye genellikle patojene karşı ırka spesifik dayanıklılık kazandırmaktadır. Diğer bir deyişle yalnızca ilgili avirülens genine sahip patojen ırklarına karşı etkili olmaktadır. Bu yüzden patojen popülasyonu içerisinde *R* genine karşılık gelen *avr* geninde mutasyon olan bireyler seçim baskısıyla avantaj kazanabilmektedir. Örneğin, tek bir amino asit değişimi ile efektör proteinin tanınmaması mümkün olmakta ve bu durumda ilgili *R* geninin koruması devre dışı kalmaktadır. Bu nedenle ETI yoluyla sağlanan dayanıklılık genellikle “dikey direnç” veya “tek gen kaynaklı direnç” olarak adlandırılmakta ve patojenin yeni ırklar geliştirmesiyle kırılabilir. Buna karşın, bir patojene karşı birden fazla *R* genini bir arada bulunduran bitkiler daha “dayanıklı” olma eğilimi göstermektedir. Çünkü patojenin her birini aynı anda aşması çok daha düşük bir olasılıktır (Dangl & Jones 2001; Sun & ark., 2020).

Resesif dayanıklılık ve duyarlılık genleri (*S*):

Klasik *R* genleri, dominant aleller olup bitkide bulunmaları durumunda patojenlere karşı dayanıklılığı sağlamaktadır. Buna karşın, bitkilerde belirli genlerin yokluğu veya işlev kaybı sonucunda da dayanıklılık meydana gelebileceği uzun yıllardır bilinen bir olgudur. Bu durum, patojenin enfeksiyon meydana getirmek için konukçusunda ihtiyaç duyduğu bir faktörün ortadan kalkmasıyla açıklanmaktadır. Bitkiye duyarlılık kazandıran konukçu genlerine duyarlılık (susceptibility, *S*) genleri denmektedir (van Schie & Takken, 2014). *S* genleri, normalde bitki biyolojisinde

önemli işlevler görebilmektedir, ancak patojenler bu gen ürünlerini kendi yararlarına manipüle ederek enfeksiyonu kolaylaştırmaktadır (Baruah & ark., 2025).

Patojen bakteriler, bitki hücresine girdiklerinde beslenmek ve çoğalmak için bitkinin şeker taşıma sistemlerini kullanabilmektedirler. Pirinç bitkisinde şeker taşıyıcı proteinleri kodlayan genler, *Xanthomonas* cinsi bakterilerin Tip III efektörleri tarafından aktive edilerek bakteriye besin sağlamaktadır. *S* genlerinden *OsSWEET14* geninin işlevini mutasyonla kaybetmesi sonucunda şeker üretilmediği için patojen de gerekli şekeri elde edememekte ve kullanamamaktadır. Bu olay, bitkinin *Xanthomonas* cinsi bakteriyel etmenlere karşı dayanıklılık tepkisi vermesiyle sonuçlanmaktadır. Bu tür dayanıklılık mekanizmaları, resesif dayanıklılık olarak adlandırılmaktadır (Zaka & ark., 2018).

Resesif dayanıklılığın en bilinen örneklerinden birisi de pirinçte *xa5* ve *xa13* olarak adlandırılan çekinik dayanıklılık genlerinin bakteriyel yanıklık hastalığına karşı koruma sağlamasıdır. Bu süreç bir şeker taşıyıcı genin mutasyon sonucu işlev kaybına uğramasıyla açıklanmıştır (Antony & ark., 2010). *Xa13*'ün aslında *OsSWEET11* geninin promotör bölgesindeki bir mutasyon olduğu ve bu değişiklik sayesinde patojenin ilgili geni aktive edemediği belirlenmiştir. *S* genlerine dayalı dayanıklılık genellikle geniş spektrumlu ve daha sürdürülebilir olabilmektedir, çünkü patojenin bitkide kendi istekleri ve ihtiyaçları için kullandığı bir mekanizma ortadan kalkmış olmaktadır. Bu tip dayanıklılıklar genellikle poligenik ve kademeli etki yapmakta; patojene güçlü bir seçim baskısı uygulamadığı için *R* genlerinde görülen hızlı kırılma riskini azaltabilmektedir. Bununla birlikte, *S* genleri normal şartlarda bitki fizyolojisinde yararlı işlevlere sahip olduğu için bu genlerin tamamen devre dışı bırakılması durumunda bitki gelişimi ya da verimi üzerinde olumsuz etkiler meydana gelebilmektedir. Bu

nedenle ıslah alıřmalarında S genleriyle alıřmak olduka dikkat ve zen gerektirmektedir (Baruah & ark., 2025).

Günümüzde gelişen genom düzenleme teknolojileri, S genlerine yönelik dayanıklılık geliştirme stratejilerini pratik hale getirmiştir. Özellikle CRISPR/Cas9 gibi araçlarla spesifik S genlerinde hedefli mutasyonlar oluşturularak bitkilerde hastalıklara karşı yeni dayanıklılık mekanizmaları ortaya koyulmaktadır. CRISPR/Cas9 ile *OsSWEET13* ve *OsSWEET14* genleri mutant hale getirilmiş pirin bitkileri, *Xanthomonas oryzae*'nin neden olduėu bakteriyel yanıklıėa karşı dayanıklılık kazanmıştır (Rai & Rai, 2025). Benzer şekilde, domateste *SIDMR6-1* (Downy Mildew Resistance 6 homolog 1) geninin CRISPR ile mutasyonu, *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* bakterisinin sebep olduėu yaprak leke hastalıėına karşı dayanıklılık ortaya ıkarmıştır. Turungil kanseri hastalıėında konuku *CsLOB1* geninin belirli promotör bölgelerini düzenleyen TAL efektörlerine duyarlı olduėu bilinmektedir, yeni alıřmalarda *CsLOB1* geninin promotörünün CRISPR ile düzenlenmesi yoluyla *Citrus cinensis*'de kanser hastalıėına dayanıklı, transgen içermeyen hatlar elde edilmiştir (Rai & Rai, 2025). Bu örnekler, S geni odaklı dayanıklılık mekanizmalarının bilinli manipölasyonuyla bitki dayanıklılıėı saėlamanın mümkün olduėunu göstermektedir.

Dayanıklılık Mekanizmalarının Islah alıřmalarında Kullanımı

Bitki ıslahında hastalıklara dayanıklılık, günümüz tarımsal üretim sistemlerinde verim ve kalite kadar stratejik bir hedef haline gelmiştir. Özellikle bakteriyel hastalıkların neden olduėu ekonomik kayıpların artması, dayanıklı eřit geliştirme alıřmalarını daha da önemli kılmaktadır. Dayanıklılıėın ıslah programlarına entegre edilmesi, hem kimyasal mücadeleye duyulan baėımlılıėı azaltmakta

hem de çevre dostu üretim uygulamalarını desteklemektedir (Jones & ark., 2014).

Modern ıslah programlarında, dayanıklılık mekanizmalarının anlaşılması, *R* genleri, patojen tanıma reseptörleri, hipersensitif reaksiyon (HR) ve sinyal iletim yolları gibi biyolojik süreçlerin detaylı incelenmesini gerektirmektedir. Moleküler düzeyde tanımlanan bu mekanizmalar, belirli patojen ırklarına karşı etki gösteren ırka spesifik (ETI temelli) dayanıklılık ve daha geniş spektrumlu PAMP-tanıma temelli (PTI) dayanıklılık olarak sınıflandırılmaktadır (McDowell & Woffenden, 2003; van Schie & Takken, 2014). PTI ve ETI mekanizmaları arasındaki bu karşılıklı ilişki, yeni dayanıklılık genlerinin keşfedilmesine ve ıslah programlarına aktarılmasına öncülük etmektedir.

Geleneksel ıslah yöntemlerinde dayanıklılık, fenotipik gözlem ve patojen inokulasyon testlerine dayanırken, günümüzde moleküler belirteçler ile desteklenen marker-assisted selection (MAS) (markör aracılı seleksiyon) ve genomik seleksiyon gibi yaklaşımlar dayanıklılık genlerinin daha hızlı ve doğru bir şekilde aktarılmasına olanak sağlamaktadır (Collard & Mackill, 2008). Bunun yanında, CRISPR/Cas9 gibi yeni nesil genom düzenleme teknolojileri, duyarlılık genlerinin (*S* genleri) hedeflenerek devre dışı bırakılmasına ve böylece hastalıklara karşı kalıcı dayanıklılığın sağlanmasına imkân tanımaktadır (van Schie & Takken, 2014).

Sonuç olarak, dayanıklılık mekanizmalarının klasik ve modern ıslah teknikleri ile bütünleştirilmesi, sürdürülebilir tarımın geleceği açısından kritik bir rol oynamakta olup, hastalıklara dayanıklı çeşitlerin geliştirilmesi ile verimliliğin artırılmasına önemli katkılar sunmaktadır.

Klasik ıslah yöntemleriyle dayanıklılık genlerinin transferi:

Geleneksel bitki ıslahı, genetik çeşitliliğin melezleme ve seleksiyon yoluyla yönlendirilmesine dayanmaktadır. Bu bağlamda,

yabani akrabalarında veya mevcut kültür çeşitlerinde hastalığa dayanıklılık barındıran bitkiler, hassas ancak tarımsal özellikleri üstün (elit) hatlarla melezlenmektedir. Buradaki amaç, dayanıklılık genlerini elit çeşide aktararak, diğer istenmeyen özelliklerden arındırarak yeni dayanıklı çeşit elde etmektir. Bakteriyel hastalıklara karşı tek genle sağlanan dayanıklılıkların birçoğu yabani türlerde keşfedilmiş ve kültür bitkilerine bu şekilde kazandırılmıştır. Örneğin, pirinçte bulunan *Xa21* geni, yabani bir *Oryza* türünden kültür pirincine aktararak bakteriyel yanıklık etmeni olan *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*'ye karşı dayanıklılık ortaya koyulmuştur (Wang & ark., 1996; Mukhtar & Hasnain, 2017). Benzer şekilde biberde bulunan *Bs2* dayanıklılık geni, bakteriyel leke hastalığına neden olan *Xanthomonas* türlerine karşı dayanıklılık sağlamakta olup bu genin domatese aktarılması transgenik yollarla başarılmıştır (Tai & ark., 1999; Stall & ark., 2015; Dahlbeck ve ark., 2012).

Geleneksel ıslah çalışmalarında her çaprazlama işleminde binlerce bitki incelenmekte, hastalık koşullarında dayanıklılık gösteren bitkiler seçilmekte ve birkaç nesil devam eden melezleme ve/veya geri melezleme (back-cross) ile hedef gen istenen genotipik arka plana taşınmaktadır. Bu nedenle, geleneksel ıslah çalışmaları oldukça zaman alıcı, emek isteyen ve yoğun bir süreci beraberinde getirmektedir. Bu yöntemle çok sayıda başarılı dayanıklı çeşit geliştirilmiştir. Özellikle coğrafi olarak hastalığın endemik olduğu bölgelerde, tarla koşullarında yapay inokülasyonlar yapılarak dayanıklı genotipler seçilmektedir (Rauf, Iqbal & Shahzad, 2013).

Islah hatlarının dayanıklılık kaynakları, çoğu zaman yabani akrabalar veya eski yerel çeşitlerdir. Anadolu buğdaylarının bazılarında bulunan dayanıklılık alelleri modern çeşitlere aktarılmıştır. Bakteriyel hastalıklar için de benzer şekilde, örneğin turunçgil kanserine kısmen dayanıklı bir tür olan kumkuat, tatlı portakal ile melezlenerek dayanıklı turunçgil hibritleri elde etmeye

yönelik çalışmalar yapılmaktadır (Rauf, Iqbal & Shahzad, 2013). Dayanıklılık genlerini belirlemede ve taşımada klasik ıslahın en büyük yardımcılarından biri moleküler markörler ve markör yardımcı seleksiyon (MAS) teknikleridir. Genetik haritalama çalışmaları sayesinde belirli dayanıklılık genlerinin kromozom üzerindeki konumu ve yakınındaki DNA markörleri tespit edilebilmektedir. Bu sayede, melezleme sonrasında ortaya çıkan bireylerin genotipleri DNA seviyesinde taranarak istenen direnç genini taşıyanlar, erken aşamada seçilebilmektedir. MAS kullanımı, özellikle dayanıklılığın birden fazla gen tarafından belirlendiği karmaşık durumlarda veya piramit ıslahında (birden çok *R* geninin birleştirilmesi) büyük avantaj sağlamaktadır (Rai & Rai, 2025).

Pirinçte bakteriyel yanıklığa karşı *Xa3*, *Xa4*, *Xa7*, *Xa21* gibi birden fazla *R* genini içeren hatlar, her bir gene özgü markörler kullanılarak geliştirilebilmiştir. Bu piramitleme stratejisi, hastalığın farklı ırklarına karşı kalıcı bir koruma sağlamayı hedeflemektedir. Nitekim, *Xa4* ve *Xa21* genlerini bir araya getiren pirinç çeşitlerinde, tek gene dayalı çeşitlere kıyasla dayanıklılık süresinin uzadığı rapor edilmiştir (Leach & ark., 2001). Ancak birden çok geni birleştirmek geleneksel yöntemlerle zor ve uzun bir süreç olabileceğinden, günümüzde bu tür hedefler için biyoteknolojik yaklaşımlar da devreye girmiştir.

Transgenik yaklaşımlar:

Transgenik teknolojisi sayesinde, bir bitki türüne kendi genomunda bulunmayan bir geni aktararak yeni bir özellik kazandırmak mümkün olmuştur. Bu kapsamda, model bitkilerde tanımlanmış bazı geniş spektrumlu dayanıklılık genleri veya bağışıklık reseptörleri, önemli kültür bitkilerine aktarılıp dayanıklılık kazandırılması amacıyla kullanılmaktadır. EFR reseptörü, çok çeşitli bakterilerde bulunan EF-Tu proteinini tanıdığı için geniş kapsamlı bir bağışıklık sağlamaktadır. Yapılan

çalıřmalarda, *Arabidopsis EFR* geninin domates ve patates bitkilerine aktarılması sonucunda, toprak kaynaklı solgunluk etmeni *Ralstonia solanacearum*'a karřı belirgin bir direnç geliřtiđi gözlemlenmiřtir. Benzer řekilde, *EFR*'nin muz bitkisine aktarımı, muz solgunluk hastalıđına neden olan *Xanthomonas campestris* pv. *musacearum* enfeksiyonunu önlemede etkili bulunmuřtur (Rai & Rai, 2025). Hatta bazı arařtırmalarda EFR geninin transgenik ekspresyonu sayesinde domates, marul, biber gibi bitkilerde *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Erwinia* ve *Xylella* gibi farklı bakteri cinslerine ait patojenlerin oluřturduđu enfeksiyonlara karřı artan dayanıklılık rapor edilmiřtir (Mitre & ark., 2021).

Transgenik olarak türler arası *R* gen aktarımı da mümkün olup yapılan bir çalıřmada biberdeki *Bs2* geninin domateste ekspresyonu *Xanthomonas*'a karřı koruma sađladıđı ortaya konmuřtur. Yine pirinçte, sitoplazmik bir *R* proteinini kodlayan *RRS1-R* geninin *Arabidopsis*'e aktarılması, laboratuvar kořullarında *Ralstonia*'ya karřı dayanıklı transgenik *Arabidopsis* bitkilerinin elde edilmesini sađlamıřtır (Deslandes & ark., 2003). Transgenik yaklařımların en büyük avantajı, klasik melezleme ile aktarılamayacak uzak kaynaklardan gen alabilmesi olurken dezavantajı ise kamuoyu ve düzenleyici engeller nedeniyle pratik uygulamada kısıtlı olmasıdır.

Genom düzenleme (CRISPR-Cas) yaklařımları:

Son yıllarda geliřtirilen CRISPR/Cas9 gibi genom düzenleme teknolojileri, bitki ıslahında oldukça önemli bir yenilik olarak kabul edilmektedir. Bu teknolojiler sayesinde bir bitkinin kendi genomunda çok spesifik deđiřiklikler yapılabilmekte olup bakteriyel hastalıklara karřı dayanıklılık geliřtirmede CRISPR yöntemi iki farklı řekilde kullanılmaktadır (Demirel, Usta & Demirel);

1. Konukçu bitkideki duyarlılık (*S*) genlerini devre dışı bırakmak veya düzenlemek,
2. Patojenin etkili olduğu genom bölgelerini (özellikle TAL efektörlerinin bağlanma bölgelerini) hedef alarak bitkiyi tanınmaz kılmak.

Konukçu bitkideki duyarlılık (hassasiyet) genlerini devre dışı bırakma veya düzenleme işlevine örnek vermek gerekirse yapılan bir çalışmada, *OsSWEET* genlerinin promotörlerine küçük eklemeler/çıkarmalar yapılarak *Xanthomonas* bakterisinin bu genleri aktive etmesi önlenmiş ve böylece pirinç bitkisi, ilgili bakteri ırklarına karşı dayanıklılık kazanmıştır. Patojenin etkili olduğu genom bölgelerinin hedef alınması durumu da benzer bir prensibe dayanmaktadır. Örneğin, *Xanthomonas* cinsi bakterilerin TAL efektörleri, konukçunun bazı gen promotörlerindeki özel DNA dizilerini (*EBE*: effector binding element) tanıyarak o genleri aktive etmektedir. Eğer bu diziler CRISPR ile mutasyona uğratılırsa, bakterinin konukçu özel dizileri tarafından tanınması ve bu bölgelere bağlanması engellenmiş olmaktadır. Nitekim turunçgil kanserine karşı CRISPR ile dayanıklılık geliştirme çalışmaları, *CsLOB1* geninin TAL efektör bağlanma bölgesini hedef alarak gerçekleştirilmiştir (Su & ark., 2023). Bu yolla elde edilen turunçgil bitkileri, kanser patojenine karşı dayanıklı olmuş ve üstelik aktarılan bir transgen olmadığı için düzenleyici açıdan daha kabul edilebilir bir ürün ortaya çıkmıştır.

Genom düzenleme, ayrıca bitki genomuna doğrudan yeni bir gen eklenmesi yerine, istenen alelin doğrudan yazılması gibi yenilikçi imkanlar da sunmaktadır. Ayrıca prime editing gibi daha hassas CRISPR teknikleriyle duyarlı bir geni kodlayan aleli noktasal mutasyonla dayanıklı versiyona çevirmeyi hedefleyen çalışmalar da yürütülmektedir.

Dayanıklılık ve İslahta Karşılaşılan Zorluklar

Hastalığa dayanıklılık ıslahında başarı, sadece doğru genleri bitkiye aktarmakla bitmemekte, aynı zamanda bu dayanıklılığın sürdürülmesi ve tarımsal performansla uyumu da kritik önem taşımaktadır. Patojen popülasyonlarının genetik çeşitliliği ve uyum sağlama yeteneği düşünüldüğünde, ıslahçıların en büyük sorunlarından biri dayanıklılığın kalıcı olması konusudur. Tek bir *R* genine dayalı popüler bir çeşidin, birkaç ekim sezonu içinde ilgili patojen ırklarının yeni bir virülens varyantı tarafından dayanıklılığının kırıldığı birçok kez gözlenmiştir (Pati & ark., 2025). Bu duruma karşı, ıslah programları genellikle çok yönlü stratejiler benimsemek durumunda kalmaktadır. Gen piramitleme yukarıda bahsedildiği gibi önemli bir yaklaşımdır. Farklı etki mekanizmalarına sahip birden fazla dayanıklılık geninin bir arada bulunması, patojen için bileşik bir savunma hattı oluşturmakta ve kırılması daha zor olmaktadır. Bunun yanı sıra, kısmi (horizontal) dayanıklılık olarak adlandırılan, birden fazla lokusun küçük katkılarıyla oluşan dayanıklılık tipleri de oldukça değerlidir. Kısmi direnç, hastalığı tamamen engellemese de yavaşlatmakta veya hafifletmekte; patojene düşük seleksiyon baskısı uyguladığı için ise genellikle uzun ömürlü olmaktadır. İslah çalışmalarında, yüksek seviyede tek genle kalıtılan dayanıklılığa sahip hatların yanı sıra kısmi dayanıklılık taşıyan hatlar da geliştirilip, iki tür dayanıklılık birleştirilmeye çalışılmaktadır (Kaushik & ark., 2016).

Diğer bir zorluk, dayanıklılık genlerinin tarımsal performansla olumsuz ilişkiler gösterebilmesidir. Bazı dayanıklılık genleri, bitki metabolizmasında maliyetli değişikliklere yol açarak verim düşüşü veya istenmeyen agronomik özellikleri beraberinde getirebilmektedir. Bu duruma örnek olarak sürekli savunma aktifliğine neden olan genler verilebilmekte ve savunma tepkilerinin sürekli aktif olması sonucunda bitki veriminde azalmalar meydana gelebilmektedir. Bu nedenle, ıslah sürecinde dayanıklılık genleri

arka plana alınarak hedeflenen verim, kalite, adaptasyon gibi diğer özelliklerin izlenmesi ve dengelenmesi gerekmektedir (Dangl & Jones 2001; Sun & ark., 2020). Modern genomik seleksiyon yaklaşımları, genom çapında markör (belirteç) bilgilerini kullanarak hem dayanıklılık hem de verim gibi kompleks özellikleri eş zamanlı iyileştirmeyi mümkün kılmaktadır. Geniş popülasyonlarda genomik tahmin modelleri oluşturularak, hastalık dayanıklılığı yüksek ve aynı zamanda istenen tarımsal özellikleri barındıran adaylar hızlıca seçilebilmektedir (Yu & ark., 2016).

Son olarak, bitki dayanıklılığının korunması için entegre hastalık yönetimi ile uyumlu şekilde çalışılması gerektiği vurgulanmalıdır. Dayanıklı çeşit kullanımı, münavebe, hijyen, biyolojik mücadele gibi diğer yöntemlerle desteklendiğinde patojen popülasyonlarının dayanıklı çeşidin üstesinden gelme olasılığı azalmaktadır. Dayanıklı bir çeşidin sürekli ve tek başına ekilmesi yerine, farklı dayanıklılık gen kombinasyonlarına sahip çeşitlerin dönüşümlü ekimi veya aynı arazide karışık ekimi patojenin uyum sağlamasını zorlaştıracaktır.

Kaynakça

Abramovitch, R.B., Anderson, J.C., & Martin, G.B. (2006). Bacterial elicitation and evasion of plant innate immunity. *Molecular Cell Biology*, 7: 601-611

Ade, J., DeYoung, B.J., Golstein, C., & Innes, R.W. (2007). Indirect activation of a plant nucleotide binding siteleucine-rich repeat protein by a bacterial protease. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 2531–2536.

Ade, J., & Innes, R.W. (2007). Resistance to bacterial pathogens in plants. *Encyclopedia of Life Sciences*, John Wiley & Sons, Ltd. DOI: 10.1002/9780470015902.a0020091.

Agrios, G.N. (2005). *Plant Pathology*. Fifth Ed. Elsevier Academic Press. 922 p.

Aksoy, H.M., & Öz, A. (2012). Bakteriyel patojenlere karşı bitkilerdeki dayanıklılık mekanizmaları. *Anadolu Tarım Bilimleri Dergisi*, 27(3), 165-173. DOI: 10.7161/anajas.2012.273.165.

Ali, S., Tyagi, A., & Mir, Z.A. (2024). Plant immunity: At the crossroads of pathogen perception and defense response. *Plants*, 13(11), 1434. DOI: 10.3390/plants13111434.

Aragón, W., Reina-Pinto, J.J., & Serrano, M. (2017). The intimate talk between plants and microorganisms at the leaf surface. *Journal of Experimental Botany*, 68(19), DOI: 10.1093/jxb/erx327.

Arya, G.C., Sarkar, S., Manasherova, E., Aharoni, A., & Cohen, H. (2021). *Frontiers Plant Science*, 12, 663165. DOI: 10.3389/fpls.2021.663165.

Asai, T., Tena, G., Plotnikova, J., Willmann, M.R., Chiu, W.L., Gomez-Gomez, L., Boller, T., Ausubel, F.M., & Sheen, J. (2002). MAP kinase signalling cascade in Arabidopsis innate immunity. *Nature*, 415, 977-983.

Baruah, S., Hutin, M., & Bogdanove, A.J. (2025). Susceptibility genes in bacterial diseases of plants. *Annual Review of Phytopathology*, 63(1), 225-245. DOI: 10.1146/annurev-phyto-121423-104525

Buttimer, C., McAuliffe, O., Ross, R. P., Hill, C., O'Mahony, J., & Coffey, A. (2017). Bacteriophages and bacterial plant diseases. *Frontiers in Microbiology*, 8, 34. DOI: 10.3389/fmicb.2017.00034

Chinchilla, D., Bauer, Z., Regenass, M., Boller, T., & Felix, G. (2006). The Arabidopsis receptor kinase FLS2 binds flg22 and determines the specificity of flagellin perception. *Plant Cell*, 18, 465-476.

Collard, B.C.Y., & Mackill, D.J. (2008). Marker-assisted selection: An approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1491), 557-572. DOI: 10.1098/rstb.2007.2170.

Çandar, A., & Erkan, S. (2011). Bitkilerde viral etmenlere karşı genetik dayanıklılık mekanizmaları. *Elektronik Mikrobiyoloji Dergisi TR*, 9(3), 13-27.

Dangl, J.L., & Jones, J.D. (2001). Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *Nature*, 411, 826-833. DOI: 10.1038/35081161.

Demirel, S., Usta, M., & Demirel, F. (2020). Fitopatogenlere karşı dayanıklılıkta CRISPR/Cas teknolojisi. *Avrupa Bilim ve Teknoloji Dergisi*, 20, 693-702.

Deslandes, L., Olivier, J., & Peeters, N. (2003). Physical interaction between RRS1-R, a protein conferring resistance to bacterial wilt, and PopP2, a type III effector targeted to the plant nucleus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 100: 8024-8029.

He, P., Shan, L., Lin, N.C., Martin, G.B., Kemmerling, B., Nurnberger, T., & Sheen, J. (2006). Specific bacterial suppressors of MAMP signaling upstream of MAPKKK Arabidopsis innate immunity. *Cell*, 125, 563–575.

Hirano, S.S., & Upper, C.D. (2000). Bacteria in the leaf ecosystem with emphasis on *Pseudomonas syringae*-a pathogen, ice nucleus, and epiphyte. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 64(3), 624-53. DOI: 10.1128/mmbr.64.3.624-653.2000.

Janse, J.D. (2005). *Phytobacteriology principles and practice*. CABI Publishing, London, UK.

Ji, H., & Dong, H. (2014). Key steps in type III secretion system (T3SS) towards translocon assembly with potential sensor at plant plasma membrane. *Molecular Plant Pathology*, 16(7), 762-773. DOI: 10.1111/mpp.12223.

Jiang, N., Yan, J., Liang, Y., Shi, Y., He, Z., Wu, Y., Zeng, Q., Liu, X., & Peng, J. (2020). Resistance genes and

their interactions with bacterial blight/leaf streak pathogens (*Xanthomonas oryzae*) in Rice (*Oryza sativa* L.)- an Updated review. *Rice*, 13, 3. DOI: 10.1186/s12284-019-0358-y

Jones, J. B., Zitter, T. A., Momol, T. M., & Miller, S. A. (2014). *Compendium of tomato diseases and pests* (2nd ed.). APS Press.

Jones, J.D.G., & Dangl, J.L. (2006). The plant immune system. *Nature*, 444(7117), 323-329. DOI: 10.1038/nature05286

Katiyar-Agarwal, S., Morgan, R., & Dahlbeck, D. (2006). A pathogen-inducible endogenous siRNA in plant immunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103: 18002-18007.

Kaushik, A., Kaswan, V., Sharma, S., & Kumar, R. (2016). Gene pyramiding: A novel approach for disease resistance. *Annual Biology*, 32, 13-16. DOI: 10.5555/20163192203.

Mansfield, J., Genin, S., Magori, S., Citovsky, V., Sriariyanun, M., Ronald, P., ... & Vivian, A. (2012). Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 13(6), 614-629. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2012.00804

McDowell, J.M., & Woffenden, B.J. (2003). Plant disease resistance genes: recent insights and potential applications. *TRENDS in Biotechnology*, 21(4), 178-183.

Melotto, M., Underwood, W., Koczan, J., Nomura, K., & He, S.Y. (2006). Plant stomata function in innate

immunity against bacterial invasion. *Cell*, 126(5), 969-980. DOI: 10.1016/j.cell.2006.06.054.

Mitre, L.K., Teixeira-Silva, N.S., Rybak, K., Magalhães, D.M., de Souza-Neto, R.R., Robatzek, S., Zipfel, C., & de Souza, A.A. (2021). The *Arabidopsis* immune receptor EFR increases resistance to the bacterial pathogens *Xanthomonas* and *Xylella* in transgenic sweet orange. *Plant Biotechnology Journal*, 19(7), 1294-1296. DOI: 10.1111/pbi.13629.

Mudgett, M.B., (2005). New Insights to the function of phytopathogenic bacterial Type III effectors in plants. *Annual Review Plant Biology*, 56, 509-31.

Mukhtar, Z., & Hasnain, S. (2017). Transgenic basmati rice transformed with the Xa21 gene shows resistance against bacterial leaf blight. *Turkish Journal of Botany*, 41(1), 1-10.

Özpınar, S., Yaz, O. M., & Çay, A., (2025). Yarı Kurak Tarım Koşullarında Buğday Üretiminde Toprak İşlemenin Yabancı Ot Varlığı ve Ürün Verimine Etkisi. *Çömü Ziraat Fakültesi Dergisi*, cilt.13, sa.1, 123-140.

Pati, R., Sandhu, S., Kawadiwale, A.K., & Kaur, G., Unveiling the underlying complexities in breeding for disease resistance in crop plants: review. *Frontiers in Plant Science*, 16, 1559751. DOI: 10.3389/fpls.2025.1559751.

Rai, R., & Rai, M.N. (2025). Tackling bacterial diseases in crops: current and emerging management strategies. *Phytopathology Research*, 7 , 58. DOI: 10.1186/s42483-025-00350-4.

Rauf, S., Iqbal, Z., & Shahzad, M.S. (2013). Genetic improvement of Citrus for disease resistance. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 46(17), 2051-2061. DOI: 10.1080/03235408.2013.783982.

Reymond, P., & Farmer, E.E. (1998). Jasmonate and salicylate as global signals for defense gene expression. *Current Opinion in Plant Biology*, 1(5), 404-411. DOI: 10.1016/S1369-5266(98)80264-1.

Ryals, J.A., Neuenschwander, U.H., Willits, M.G., Molina, A., Steiner, H., & Hunt, M.D. (1996). Systemic acquired resistance. *Plant Cell*, 8, 1809-1819.

Saito, S., Yamamoto-Katou, A., & Yoshioka, H. (2006). Peroxynitrite generation and tyrosine nitration in defense responses in tobacco BY-2 cells. *Plant Cell Physiology*, 47, 689-697.

Sanchez Perez, A., Mejia, L., Fegan, M., & Allen, C. (2008). Diversity and distribution of *Ralstonia solanacearum* strains in Guatemala and rare occurrence of tomato fruit infection. *Plant Pathology*, 57(2), 320-331. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2007.01769.x.

Saygılı, H., Şahin, F., & Aysan, Y. (2006). *Bitki bakteri hastalıkları*. Meta Basım. Bornova, İzmir.

Stall, R.E., Jones, J.B., & Minsavage, G.V. (2009). Durability of resistance in tomato and pepper to xanthomonads causing bacterial spot. *Annual Review of Phytopathology*, 47, 265-284.

Strange, R.N., & Scott, P.R. (2005). Plant disease: a threat to global food security. *Annual Review of*

Phytopathology, 43, 83-116. DOI:
10.1146/annurev.phyto.43.113004.133839.

Su, H., Wang, Y., Xu, J., Omar, A. A., Grosser, J. W., Calovic, M., & ark. (2023). Generation of the transgene-free canker-resistant *Citrus sinensis* using Cas12a/crRNA ribonucleoprotein in the T0 generation. *Nature Communications*, 14(1), 3957. DOI: 10.1038/s41467-023-39714-9.

Sun, Y., Zhu, Y.-X., Balint-Kurti, P.J., & Wang, G.-F. (2020). Fine-tuning immunity: Players and regulators for plant NLRs. *Trends in Plant Science*, 25(7), 695-713.

Tai, T.H., Dahlbeck, D., Clark, E.T., Gajiwala, P., Pasion, R., Whalen, M.C., Stall, R.E., & Staskawicz, B.J. (1999). Expression of the *Bs2* pepper gene confers resistance to bacterial spot disease in tomato. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(24), 14153-14158.

van Schie, C.C.N., & Takken, F. L. W. (2014). Susceptibility genes 101: how to be a good host. *Annual Review of Phytopathology*, 52, 551-581. DOI: 10.1146/annurev-phyto-102313-045854.

Wang, G.-L., & ark. (1996). The cloned gene, *Xa21*, confers resistance to an African strain of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(20), 10912-10916.

Yu, X., Li, X., Guo, T., Zhu, C., Wu, Y., Mitchell, S. E., & ark. (2016). Genomic prediction contributing to a

promising global strategy to turbocharge gene banks. *Nature Plants*, 2, 16150. DOI: 10.1038/nplants.2016.150.

Zaka, A., Grande, G., Coronejo, T., Lorenzo Quibod, I., Chen, C.-W., Chang, S.-J., Szurek, B., Arif, M., Cruz, C.V., & Oliva, R. (2018). Natural variations in the promoter of OsSWEET13 and OsSWEET14 expand the range of resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *PLOS One*, 13(9), e0203711. DOI: 10.1371/journal.pone.0203711.

Zipfel, C. (2008). Pattern-recognition receptors in plant innate immunity. *Current Opinion in Immunology*, 20, 10-16.

Zipfel, C., Robatzek, S., Navarro, L., Oakeley, E.J., Jones, J.D., Felix, G., & Boller, T. (2004). Bacterial disease resistance in *Arabidopsis* through flagellin perception. *Nature*, 428, 764-767.

BÖLÜM 0

TOBAMOVİRÜSLERİN SOLANACEAE KONUKÇULARINA ADAPTASYONU VE BİRLİKTE EVRİM DİNAMİKLERİ

AYŞE ÇANDAR¹

Giriş

Tobamovirüsler, bitki virolojisinde önemli bir yere sahip olan, dolayısıyla özellikleri en iyi bilinen ve en kapsamlı şekilde incelenen bitki patojeni virüs gruplarından birisidir. *Virgaviridae* familyasının *Tobamovirus* cinsine ait bitki virüs türlerinin yaklaşık 120-140 bin yıl önce angiospermle birlikte evrimleştiği kabul edilmektedir (Gibbs, 1999). Tip türü *Tobamovirus tabaci* (eski adıyla *Tobacco mosaic virus*-TMV) olan (Beijerinck, 1898; ICTV, 2024) bu cinsin üyeleri, tarımın yaygınlaşmasıyla birlikte tütün, patates, domates, biber gibi Solanaceae (Patlıcangiller) ve kabak, kavun, hıyar, karpuz gibi Cucurbitaceae (Kabakgiller) türleri başta olmak üzere ekonomik öneme sahip pek çok kültür bitkisinde ciddi hastalıklara neden olan patojenler haline gelmiştir (Lartey, Voss, & Melcher, 1996).

¹ Dr. Öğr. Üyesi, Kırşehir Ahi Evran Üniversitesi, Bitki Koruma Bölümü, Orcid: 0000-0003-2385-5602

Virüslerin enfeksiyona neden olduğu bitki grupları konukçu dizini olarak tanımlanmaktadır. Konukçu dizini, bitki patojeni virüslerin hayatta kalma ve bulaşma özelliklerini belirleyen temel bir özellik olduğu için evrimlerinde önemli bir role sahiptir (Lajeunesse & Forbes, 2002). Woolhouse, Taylor & Haydon (2001), patojen ve konukçunun birlikte evrimi için (i) konukçu ve patojenle ilişkili özelliklerin genetik varyasyonu, (ii) konukçu-patojen etkileşimini sağlayan özelliklerin (örneğin savunma ve patojenisite) patojen ve konukçunun birbirine özelleşmesi üzerindeki etkileri, (iii) konukçu-patojen etkileşimi sonucunun ilişkili patojen ve konukçu genotip kombinasyonlarına göre değişmesi olmak üzere 3 koşulun gerekli olduğunu ileri sürmektedir. Bu 3 koşulun karşılanması durumunda patojenlerin konukçularıyla birlikte evriminin doğrulanması için sahada da hem konukçu hem de patojen popülasyonlarındaki genotip frekanslarında değişimlerin gösterilmesi gerekmektedir (Woolhouse, Taylor & Haydon, 2001). Her ne kadar bitki patojeni virüslerin konukçularıyla birlikte evrimleştiği yönünde son yıllarda güçlü kanıtlar sağlanmış olsa da bitkilerin ve onları enfekte eden virüslerin doğal popülasyonlarındaki genotip değişimleri net bir şekilde rapor edilmemiştir. Bu nedenle bitki ve virüslerin birlikte evrimini tam olarak kanıtlayan ve bu evrimi net bir şekilde ortaya koyan özel bir gösterim şekli ortaya koyulamamıştır (Fraile & Garcia-Arenal, 2010).

Tobamovirüsler (*Virgaviridae: Tobamovirus*), dünya genelinde bahçe bitkilerinin önemli patojenleri arasında yer almakta ve son zamanlarda ortaya çıkan yeni türleri tarımsal üretimi ciddi şekilde tehdit etmektedir (Dombrovsky, Tran-Nguyen, & Jones, 2017; Zhang & ark., 2022). Bu bitki virüsü grubu, ortamda enfeksiyon yapma yeteneğini kaybetmeden uzun süreli kalabilmekte ve bitkiden bitkiye temas veya tohum yoluyla taşınmaktadır (Dombrovsky & Smith, 2017). TMV başta olmak üzere tobamovirüsler, virüs evrimi de dahil olmak üzere virolojinin

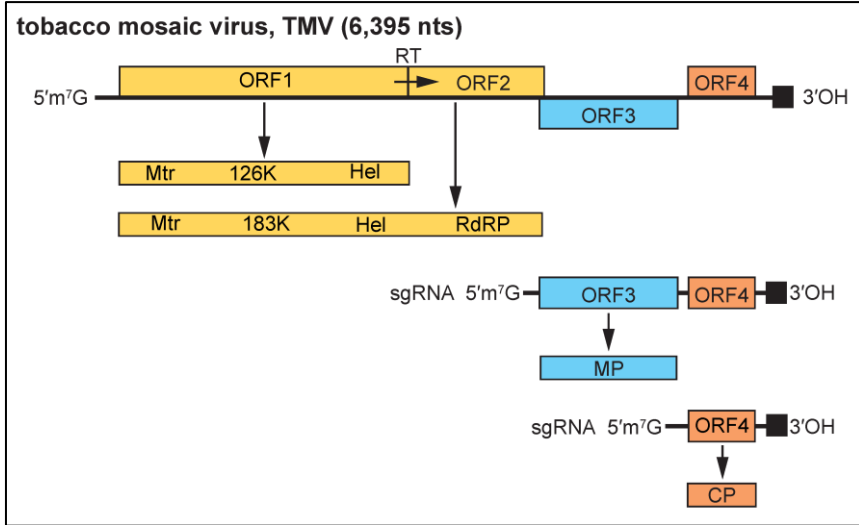
gelişmesinde önemli rol oynamıştır (Fraile & García-Arenal, 2018). Buna rağmen, konukçularının ekolojisi ve epidemiyolojileri hakkında çok az şey bilinmektedir. *Tobamovirus* türleri, bildirilen doğal konukçu dizinlerine kıyasla çok daha geniş bir deneysel konukçu dizinine sahiptir ve deneysel konukçu dizinleri çok uzak bitki familyalarından türleri içermektedir. Örneğin, TMV'nin U1 ırkının 19 dikotiledon familyasındaki 99 farklı bitki türünü sistemik bir şekilde enfekte ettiği bildirilmiştir. Ayrıca yapılan pek çok yeni çalışma, tobamovirüslerin kültür bitkilerinin yetiştirildiği alanlarda yer alan çok farklı familyalardan yabancı otlarda yaygın bir şekilde bulunduğunu ve enfeksiyona neden olduğunu göstermiştir (Zamfir & ark., 2023). Tobamovirüslerin başlangıçta dar bir konukçu dizinine sahip olduğu, tüm bu bulgular ışığında farklı konukçu familyalarına adaptasyon göstererek konukçularıyla birlikte evrimleştikleri düşünülmektedir (Gibbs & ark., 2015).

Bu çalışmada, tobamovirüslerin özellikle Solanaceae bitkileriyle olan evrimsel ilişkisi ele alınmakta olup bu cinsin üyeleri, konukçularına yüksek düzeyde uyum sağlayabilen, çevresel koşullara dayanıklı ve oldukça bulaşıcı virüslerdir. Solanaceae familyası ise tarımsal üretimde önemli yere sahip domates, biber, patates, patlıcan gibi türleri içermesi nedeniyle, bu virüslerle etkileşimlerinde hem ekonomik hem de biyolojik açıdan dikkatle incelenmesi gereken bir gruptur. Tobamovirüslerin evrimi, yalnızca viral genom düzeyindeki değişimlerle değil, aynı zamanda konukçu bitkilerdeki savunma yanıtlarının yönlendirdiği seçim baskılarıyla da şekillenmiştir. Bu karşılıklı etkileşim, konukçu-patojen evriminin özgün örneklerinden birini oluşturmakta ve virüslerin konukçularıyla birlikte nasıl evrimleştiğine dair önemli ipuçları sunmaktadır.

Tobamovirüslerin Genom Organizasyonu ve Genel Özellikleri

Tobamovirus cinsi içinde yer alan üyeler, *Virgaviridae* familyasının tek segmentsiz genoma (monopartite) sahip üyeleri olup poliprotein yapısında tek bir yapısal protein içeren lineer, pozitif polariteli tek iplikçikli RNA (ssRNA) virüsleridir. Bu virüs ailesinin en geniş grubunu oluşturan *Tobamovirus* cinsi üyeleri, tohumla taşınan ancak vektörlerle taşınmayan özelliktedir. 300-310 nm'lik uzunluğa ve 18 nm çapında virionlara sahiptirler ve tek bir RNA genomu, farklı ORF (Open Reading Frame- Açık Okuma Çerçevesi) bölgeleri içermesinden kaynaklı olarak en az 4 proteini kodlamaktadır (ICTV, 2025).

Resim 1 Tobamovirüslerin genom organizasyonu



Kaynak: ICTV, 2025

Tobamovirus genomunun 5' ucunda yer alan ORF1, 126 kDa'luk bir proteini doğrudan kodlama özelliğine sahiptir. Bu protein içerisinde metiltransferaz (Mtr) ve helikaz (Hel) domainleri bulunmaktadır. *Virgaviridae* familyasında yer alan *Hordeivirus* haricindeki tüm virüs cinslerinde (*Tobamovirus* cinsi de dahil) ORF1'deki durdurma kodunu işlev görmeyip çerçeve kaymasına neden olarak ORF2 bölgesinin de ifade edilmesine neden olmakta ve

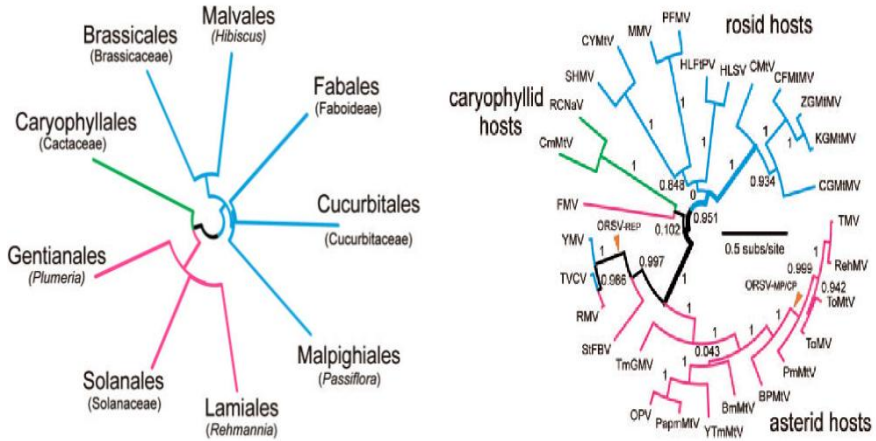
bunun sonucunda korunmuş Mtr, Hel ve RdRp (RNA dependent RNA polymerase= RNA'ya bağımlı RNA polimeraz) bölgelerini içeren 183 kDa'luk replikasyon proteinini kodlamaktadır. Öte yandan, genomun ORF3 bölgesi hücreden hücreye hareketi sağlayan 30 kDa'luk MP (movement protein) ve ORF4 bölgesi ise kılıf proteini (CP) ifade etmektedir (Adams & ark., 2017; Stobbe & ark., 2012) (Resim 1).

MP, virüsün konukçu bitki plazmodezmatalarından geçişiyle ilişkili olup in-vitro olarak yapılan deneylerde tek sarmallı RNA'ları bağlama aktivitesine sahip olduğu belirlenmiştir. Ayrıca replikasyonda görev alan RdRp proteinin de virüsün hareketinde rol aldığı düşünülmektedir. CP'nin virüsün hareketinde görev almadığı sadece vasküler dokularda virüs birikiminde işlevi olduğu belirlenmiştir (Adams & ark., 2017).

Tobamovirüslerin Solanaceae ile İlişkisi ve Kökeni

Tobamovirus cinsi üyelerinin genomlarına ait nükleotid dizilerinin analizleri sonucunda elde edilen filogenetik ağaçlardaki kümelenmeler, izole edildikleri konukçunun familyası ile kolerasyon göstermektedir. Bu kolerasyon diğer bitki virüs gruplarında çok sık görülmeyen bir durum olduğundan dolayı birlikte evrim hipotezinin ortaya atılmasında en büyük etkindir (Gibbs, 1999). Öyle ki Gibbs & ark. (2015), tarafından yapılan çalışmada tobamovirüsler ve izole edildikleri konukçu familyalarının uyumluluğu filogenetik analizlerle değerlendirilmiştir. Çalışmada, asterid kladına ait Gentianales, Solanales ve Lamiales takımında yer alan familyalardan izole edilen tobamovirüsler bir grupta; rosid kladına ait Brassicales, Malvales, Fabales, Cucurbitales ve Malpighiales takımındaki familyalardan izole edilenler ayrı bir grupta; son olarak caryophyllid kladına ait Caryophyllales takımındaki familyadan izole edilenler ise ayrı bir grupta, konukçularıyla benzer topoloji gösterecek şekilde kümelenmiştir (Resim 2).

Resim 2 Konukçu ve bu konukçulardan izole edilen tobamovirüslerin filogenetik analiz sonuçlarının karşılaştırılması, (a) konukçular, (b) bu konukçu kladlarından izole edilen tobamovirüsler



Kaynak: Gibbs & ark., 2015

Filogenetik analizlerde tobamovirüslerin izole edildikleri konukçu kladlarıyla benzer şekilde kladlara ayrılması, birlikte evrim hipotezini güçlendiren bir kanıt olarak düşünülmüştür. Çünkü *Potyvirus* cinsi üyelerinde olduğu gibi konukçularına adaptasyon sağlamış virüslerin filogenetik analizlerinde konucularıyla farklı filogenetik topolojiler ve kümelenmeler gözlenmektedir (Gibbs & ark., 2015).

Tobamovirus cinsinin tip türü *Tobamovirus tabaci* (Tomato mosaic virus-TMV)'nin spesifik olarak tercih ettiği konukçusunun sadece kültür veya tarımsal alanlar dışına taşarak yabani bir yayılım gösteren amfidiploit tür *Nicotiana tabacum* L. (tütün) olması düşük bir olasılık olarak değerlendirilmektedir. Holmes (1950), TMV'nin kökeni olan doğal habitatın büyük bir olasılıkla Bolivya, Peru ve Brezilya'yı kapsayan yeni dünya bölgesi olduğunu ileri sürmüştür. Bahsedilen bölgeler, TMV enfeksiyonuna karşı hipersensitif yanıt

geliştiren *N. glutinosa*, *N. repanda*, *N. rustica*, *N. langsdorffii* gibi *Nicotiana* türlerinin yanı sıra Güney Amerika merkezli *Solanum capsicastrum* ve *S. tuberosum* gibi diğer *Solanum* türlerinin doğal yayılış alanlarını kapsamaktadır (Paga'n, Firth & Holmes, 2010).

TMV ve *Nicotiana* arasındaki uzun süreli ve tekrarlamalı etkileşimlerin gerçekleşmiş olabileceğini gösteren en güçlü kanıtlar, konukçu türlerde gözlenen güçlü yanıtlar ve spesifik savunma tepkileridir. Bu kanıtlar, virüs ile konukçu bitki türleri arasında birlikte evrim olasılığını desteklemekle birlikte bu ilişkinin doğrudan ve karşılıklı bir evrimsel süreç sonucunda şekillendiğini kesin ve net olarak ortaya koymak için filogenetik, moleküler ve zamansal düzeyde ek kanıtlara ihtiyaç olduğu açıktır.

Modern Moleküler Analizler ve Evrimsel Uyumsuzluk

Tobamovirüslerin konukçu kladlarına benzer şekilde kümelenmeleri birlikte evrim hipotezini desteklese de *Tobamovirus capsici* (*Pepper mild mottle virus*- PMMoV) gibi bazı türlerinin biber bitkilerinde meydana gelen genetik dayanıklılığı hızlı bir şekilde kırabilme yeteneği, son derece düşük evrim oranlarıyla çelişmektedir (Antignus & ark., 2008). Zaman damgalı dizileme yöntemleri kullanılarak yapılan analizler, tobamovirüslerdeki rekombinasyon ve re-assortment kaynaklı ortalama nükleotid ikamesi oranlarının çok daha yüksek olduğunu göstermiş olup sözü edilen oranlar, diğer bitki ve hayvansal organizmalarda enfeksiyona neden olan RNA virüslerinde gözlemlenen evrim hızlarıyla uyumludur (Duffy, Shackelton & Holmes, 2008; Gibbs & ark., 2010).

Paga'n, Firth & Holmes (2010) tarafından yapılan bir çalışmada, örneklemesi yapılan *Tobamovirus* cinsi üyelerinin yaklaşık 100.000 yıl öncesine kadar dayanan ortak bir ataya sahip olduğu tespit edilmiş olmasına rağmen bu önemli virüs grubunun evrimsel geçmişinin belirlenmesinde daha gerçekçi bir zaman

ölçeğinin kullanılması gerektiği ileri sürülmüştür. Ayrıca çalışmada diğer bitki virüslerinin konukçu-virüs birlikte evrimini desteklemek amacıyla kullanılan ko-filogeni analizi (Wu & ark., 2008) yapılmış ve analiz sonuçlarında birlikte evrimi destekleyecek hiçbir kanıt ortaya koyulamaması dikkat çekici bir durum olarak belirtilmiştir. Tüm bu analiz sonuçları dolayısıyla tobamovirüslerin evrimsel tarihinin 100.000 yıldan daha yakın bir tarihe dayandığı ve birlikte evrimden ziyade sık sık meydana gelen türler arası bulaşmalarla karakterize olduğu öne sürülmüştür.

Konukçu Aralığı ve Ekolojik Uyum

Tobamovirüsler, her ne kadar dar konukçu aralığına sahip ve çizilen filogenetik ağaçlarda konukçu bitki kladlarına benzer şekilde dallanmış etmenler olarak görülse de son çalışmalar tobamovirüslerin konukçu aralıklarının sanılandan çok daha geniş olduğunu göstermektedir (Zamfir & ark., 2023). Dünya çapında birçok bahçe bitkisinin önemli patojenleri arasında yer alan *Tobamovirus* cinsi üyelerine her geçen gün yenileri eklenmektedir (Dombrovsky, Tran-Nguyen, & Jones, 2017; Velasco & ark., 2020; Zhang & ark., 2022). Özellikle yüksek verimli dizileme (High-throughput sequencing-HTS) teknikleri kullanılarak yapılan araştırmalar, *Tobamovirus mititessellati* (*Tobacco mild green mosaic virus*-TMGMV) ve TMV gibi türlerin taksonomik olarak birbirinden oldukça uzak familyalara ait konukçu türleri de dahil olmak üzere geniş bir konukçu dizinine sahip olduğunu ortaya koymuştur (McLeish, Fraile & García-Arenal, 2018).

Özellikle TMV ve TMGMV'nin filogenetik yapılarının konukçu bitki taksonomisi ve yaşam alanlarına göre yapılanmadığı ve göreceli olarak daha düşük bir genetik çeşitliliğe sahip olduğu belirlenmiştir (Zamfir & ark., 2023). Bu bulgular, virüs genotiplerinin fenotipik esnekliğinin yeni konukçuların enfekte edilmesini adaptatif evrimden bağımsız olarak mümkün kıldığını ve

ekolojik uyum kavramının geniş konukçu aralığı bulunan tobamovirüslerin evrimsel dinamiklerinin anlaşılmasında kilit bir çerçeve sunduğunu düşündürmektedir. Ayrıca bu sonuçlar, geleneksel olarak incelenen genetik faktörlerin yanı sıra, rastgele ekolojik faktörlerin de konukçu aralığının evriminde rol oynayabileceğini vurgulamaktadır (Gibbs & ark., 2015; Zamfir & ark., 2023).

Solanaceae Bitkilerinde Gelişen Dayanıklılık ve Evrim İlişkisi

Bitkiler, çeşitli patojenlerin zararlı etkilerine karşı belirli savunma mekanizmaları geliştirmiş olup belirli patojenlere karşı dayanıklıktan sorumlu gen, dayanıklılık geni olarak adlandırılmaktadır. Bitkilerdeki dayanıklılık genleri dominant veya resesif kalıtıma sahip olmakla birlikte dominant özellikteki dayanıklılık genlerinin birçoğu, nükleotid bağlanma bölgesi ve lösün bakımından zengin tekrarlar (NB-LRR) içeren benzer proteinleri kodlamaktadır (de Ronde, Butterbach & Kormelink, 2014). Bir NB-LRR proteini patojenin gerçekleştirdiği enfeksiyonun tanınmasıyla birlikte genellikle hipersensitif hücre ölümüne (HR) eşlik eden çok güçlü bir savunma reaksiyonunu tetiklemektedir. Öte yandan resesif dayanıklılık genleri ise patojenin konukçusunda enfeksiyon oluşturmaları için gerekli olan konukçu hassasiyet genlerinin işlevini bozacak allelleri kodlamaktadır (Garcia-Ruiz, 2018; Hashimoto & ark., 2016).

Solanaceae familyası bitkilerinde, özellikle de domateste tobamovirüslere dayanıklılık mekanizmaları iyi bir şekilde belirlenmiştir. Domates çeşitlerinde *Tm-1* ve *Tm-2*² dominant dayanıklılık genleri olup bunlardan *Tm-1*'in kaynağı, yabani domates türü *Solanum habrochaites*'tir. *Tm-1*, *Tobamovirus tomatotessellati* (Tomato mosaic virus-ToMV) replikasyon proteinlerine bağlanarak viral RNA replikasyonunu inhibe eden atipik bir dayanıklılık genidir (Ishibashi & Ishikawa, 2014). *Tm-1*

allellerinin moleküler evrim analizleri, virüs enfeksiyonunun seçim baskısı altında evrimleştiğini düşündürmektedir (Ishibashi & ark., 2023). Öte yandan ToMV, tek başına *Tm-2* veya *Tm-2²* dayanıklılık genini taşıyan domates bitkilerinde hipersensitif reaksiyon oluşturmamakta, fakat *Tm-2* ve *Tm-2²* genleri geçici olarak ToMV'nin MP'siyle birlikte ifade edildiğinde ise hücre ölümü meydana gelmektedir (Kobayashi & ark., 2011). Benzer şekilde, *Tm-2²* dayanıklılık geni taşıyan bitkiler, ToMV'ye duyarlı anaçlarla veya *Tm-1* geni taşıyan anaç/aşı kombinasyonlarıyla aşılandığında sıklıkla sistemik nekroz gelişmektedir. Bu durum savunma yanıtının lokal bir hipersensitif reaksiyondan çıkarak bitkinin tüm kısımlarına yayılan sistemik bir dayanıklılığın aktivasyonuna dönüşebildiğini göstermektedir. Moleküler düzeyde incelendiğinde ise *Tm-2²* proteininin plazma zarına lokalize olduğu ve ToMV hareket proteininin (MP) CC domaini aracılığıyla kendi kendine birleşerek aktif hale geçtiği gösterilmiştir (Chen & ark., 2017; Wang & ark., 2020).

Son yıllarda, ortaya çıkan *Tobamovirus fructirugosum* (Tomato brown rugose fruit virus-ToBRFV) ve *Tobamovirus maculatusellati* (Tomato mottle mosaic virus-ToMMV), *Tm-2²* geninin sağlamış olduğu dayanıklılığı kırma yeteneği sayesinde küresel bir tehdit haline gelmiştir (Li & ark., 2013; Salem & ark., 2023; Webster & ark., 2014; Zhang & ark., 2022). ToBRFV'nin MP'nin belirli aminoasit motifleri, *Tm-2²* geni tarafından tanınmasını engellemektedir. Bu durum, virüsün hızlı evrimsel değişim yeteneğinin tek gen temelli dayanıklılık stratejilerinin sürdürülebilirliğini zayıflatabileceğini ortaya koymaktadır (Salem & ark., 2016). Sonuç olarak, tobamovirüslere karşı Solanaceae bitkilerindeki direncin evrimi, virüsün replikasyon ve hareket proteinleri üzerindeki seleksiyon baskısını arttırırken; virüsler de bu baskıya genomik çeşitlilik ve adaptatif mutasyonlarla yanıt

vermekte, böylece konukçu aralıklarını ve hayatta kalma şanslarını dinamik tutmaktadırlar (Ishibashi & Ishikawa 2014).

Sonuç

Solanaceae konukçuları ile tobamovirüslerin evrimsel ilişkisi, erken dönemlerde belirli konukçu taksonomik gruplarıyla uzun süreli etkileşimler yaşamış olabileceklerine işaret etmesine rağmen güncel filogenetik veriler, sözü edilen ilişkinin hızlı konukçudan konukçuya geçişleri ve yüksek evrimsel hızlar tarafından şekillendirilebileceğini göstermektedir. Özellikle yeni *Tobamovirus* filogenetik gruplarında gözlenen düşük konukçuya özelleşme ve geniş konukçu dizinleri, virüslerin evrimsel tarihlerinin sadece birlikte evrim süreçleriyle açıklanamayacağını ortaya koymaktadır.

Konuyla ilgili çalışmalardan elde edilen bulgular, tobamovirüslerin yeni konukçu türlerine özelleşmesinin her zaman uzun süreli genetik adaptasyonla açıklanamayacağını; bunun yerine fenotipik esneklik, mutasyon toleransı ve yüksek replikasyon kapasitesi gibi özelliklerin de etkili olduğunu göstermektedir. Dolayısıyla, günümüzde gözlenen konukçu-virüs etkileşim modellerinin tarihsel kökenlerden ziyade yakın zamanda gerçekleşen hızlı evrimsel dinamikler ve sık bir şekilde tekrarlanan konukçudan konukçuya geçişleri yansıttığını söylemek mümkündür. Bu durumun Solanaceae - *Tobamovirus* etkileşimlerini sıkı bir birlikte evrim modelinden ziyade çok yönlü ve dinamik adaptasyon süreçleri çerçevesinde değerlendirmeyi gerektirdiği açıktır.

Kaynakça

Adams, M.J., Adkins, S., Bragard, C., Gilmer, D., Li, D., MacFarlane, S.A., Wong, S.-M., Melcher, U., Ratti, C., & Ryu, K.H. (2017). ICTV virus taxonomy profile: *Virgaviridae*. *Journal of General Virology*, 98, 1999-2000. DOI: 10.1099/jgv.0.000884.

Antignus, Y., Lachman, O., Pearlsman, M., Maslenin, L., & Rosner, A. (2008). A new pathotype of pepper mild mottle virus (PMMoV) overcomes the L4 resistance genotype of pepper cultivars. *Plant Diseases*, 92, 1033-1037.

Beijerinck, M. (1942). Concerning a contagium vivum fluidum as cause of the spot disease of tobacco leaves. *Phytopathol Classics*, 7, 33-52.

Chen, T., Liu, D., Niu, X., Wang, J., Qian, L., Han, L., Liu, N., Zhao, J., Hong, Y., & Liu, Y. (2017). Antiviral resistance protein Tm-2² functions on the plasma membrane. *Plant Physiol.*, 173, 2399-2410. DOI: 10.1104/pp.16.01512.

de Ronde, D., Butterbach, P., & Kormelink, R. (2014). Dominant resistance against plant viruses. *Front. Plant Sci.*, 5, 307. DOI: 10.3389/fpls. 2014. 00307.

Dombrovsky, A., & Smith, E. (2017). Seed transmission of tobamoviruses: Aspects of global disease distribution. In J.C. Jiménez-López (Ed.), *Seed biology* (pp. 233-260). London: IntechOpen.

Dombrovsky, A., Tran-Nguyen, L.T.T., & Jones, R.A.C. (2017). Cucumber green mottle mosaic virus: Rapidly increasing global distribution, etiology, epidemiology, and management. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 55, 231-256.

Duffy, S., Shackelton, L.A., & Holmes, E.C. (2008). Rates of evolutionary change in viruses: patterns and determinants. *Nat. Rev. Genet.*, 9, 267-276.

Fraile, A. & Garcia-Arenal, F. (2010). Chapter 1 - The coevolution of plants and viruses: Resistance and pathogenicity. In R. Macdiarmid, B. Lee, & M. Beer (Eds.), *Advances in virus researches* (No. 123: Vol 76, pp. 1-32). AP: Elsevier.

Fraile, A., & García-Arenal, F. (2018). Tobamoviruses as models for the study of virus evolution. *Adv. Virus Res.*, 102, 89-116.

Garcia-Ruiz, H. (2018). Susceptibility genes to plant viruses. *Viruses*, 10, 484. DOI: 10.3390/v1009 0484.

Gibbs, A. (1999). Evolution and origins of Tobamoviruses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 354, 593-602.

Gibbs, A.J., Fargette, D., García-Arenal, F., & Gibbs, M.J. (2010). Time-the emerging dimension of plant virus studies. *J. Gen. Virol.*, 91, 13-22.

Gibbs, A.J., Wood, J., García-Arenal, F., Ohshima, K., & Armstrong, J.S. (2015). Tobamoviruses have probably co-diverged with their eudicotyledonous hosts for at least 110 million years. *Virus Evol.*, 1(1), vev019. DOI: 10.1093/ve/vev019.

Hashimoto, M., Neriya, Y., Yamaji, Y., & Namba, S. (2016). Recessive resistance to plant viruses: potential resistance genes beyond translation initiation factors. *Front. Microbiol.*, 7, 1695. DOI: 10.3389/fmicb.2016.01695.

Holmes, F.O. (1950). Indications of a new-world origin of tobacco-mosaic virus. *Phytopathology* 41, 341-349.

ICTV (2024). Current ICTV taxonomy release 2024. (19/12/2025 tarihinde <https://ictv.global/taxonomy/taxondetails?>

[taxnode_id=202405447&taxon_name=Tobamovirus%20tabaci](#)
adresinden ulaşılmıştır).

ICTV (2025). The ICTV report on virus classification and
taxon nomenclature. (15/12/2025 tarihinde
[https://ictv.global/report/chapter/
virgaviridae/virgaviridae/tobamovirus](https://ictv.global/report/chapter/virgaviridae/virgaviridae/tobamovirus) adresinden ulaşılmıştır).

Ishibashi, K., & Ishikawa, M. (2014). Mechanisms of tomato
mosaic virus RNA replication and its inhibition by the host resistance
factor Tm-1. *Curr. Opin. Virol.*, 9, 8-13. DOI: 10.1016/j.coviro.2014.
08.005.

Ishibashi, K., Kubota, K., Kano, A., & Ishikawa, M. (2023).
Tobamoviruses: old and new threats to tomato cultivation. *Journal
of General Plant Pathology*, 89, 305-321. DOI: 10.1007/s10327-
023-01141-5.

Kobayashi ,M., Yamamoto-Katou, A., Katou, S., Hirai, K.,
Meshi, T., Ohashi, Y., & Mitsuhara, I. (2011). Identification of an
amino acid residue required for differential recognition of a viral
movement protein by the Tomato mosaic virus resistance gene Tm-
2². *J. Plant Physiol.*, 168, 1142-1145. DOI:
10.1016/j.jplph.2011.01.002.

Lajeunesse, M.J., & Forbes, M.R. (2002). Host range and
local parasite adaptation. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 269, 703-710.

Lartey, R.T., Voss, T.C. & Melcher, U. (1996). Tobamovirus
evolution: gene overlaps, recombination, and taxonomic
implications. *Mol. Biol. Evol.*, 13, 1327-1338.

Li, R., Gao, S., Fei, Z., & Ling, K.-S. (2013). Complete
genome sequence of a new tobamovirus naturally infecting tomatoes
in Mexico. *Genome Announc.*, 1, e00794-e813. DOI:
10.1128/genom eA.00794-13.

McLeish, M.J., Fraile, A., & García-Arenal, F. (2018). Ecological complexity in plant virus host range evolution. *Adv. Virus Res.*, 101, 293-339.

Paga'n, I., Firth, C., & Holmes, E.C. (2010). Phylogenetic analysis reveals rapid evolutionary dynamics in the plant RNA virus genus Tobamovirus. *J Mol Evol*, 71, 298-307. DOI: 10.1007/s00239-010-9385-4.

Salem, N., Mansour, A., Ciuffo, M., Falk, B.W., & Turina, M. (2016). A new tobamovirus infecting tomato crops in Jordan. *Arch. Virol.*, 161, 503-506. DOI: 10.1007/s00705-015-2677-7.

Salem, N.M., Jewehan, A., Aranda, M.A., & Fox, A. (2023). Tomato brown rugose fruit virus pandemic. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 61, 137-164. DOI: 10.1146/annurev-phyto-021622-120703.

Stobbe, A.H., Melcher, U., Palmer, M.V., Roossinck, M.J., & Shen, G. (2012). Co-divergence and host-switching in the evolution of tobamoviruses. *Journal of General Virology*, 93(Pt2), 408-418. DOI: 10.1099/vir.0.034280-0.

Velasco, L., Ruiz, L., Galipienso, L., Rubio, L., & Janssen, D. (2020). A historical account of viruses in intensive horticultural crops in the Spanish Mediterranean Arc: New challenges for a sustainable agriculture. *Agronomy*, 10, 860.

Wang, J., Chen, T., Han, M., Qian, L., Li, J., Wu, M., Han, T., Cao, J., Nagalakshmi, U., Rathjen, J.P., Hong, Y., & Liu, Y. (2020). Plant NLR immune receptor Tm-2² activation requires NB-ARC domain-mediated self-association of CC domain. *PLOS Pathog.*, 16, e1008475. DOI: 10.1371/journal.ppat.1008475.

Webster, C.G., Roskopf, E.N., Lucas, L., Mellinger, H.C., & Adkins, S. (2014). First report of tomato mottle mosaic virus

infecting tomato in the United States. *Plant Health Prog.*, 15, 151-152. DOI: 10.1094/PHP-BR-14-0023.

Woolhouse, M.E., Taylor, L.H., & Haydon, D.T. (2001). Population biology of multihost pathogens. *Science*, 292, 1109-1112.

Wu, B., Melcher, U., Guo, X., Wang, X., Fan, L., & Zhou, G. (2008). Assessment of codivergence of Mastrevirus with their plant hosts. *BMC Evol. Biol.*, 8, 335.

Zamfir, A.D., Babalola, B.M., Fraile, A., McLeish, M.J., & García-Arenal, F. (2023). Tobamoviruses show broad host ranges and little genetic diversity among four habitat types of a heterogeneous ecosystem. *Ecology and Epidemiology*, 113, 1697-1707. DOI: 10.1094/PHYTO-11-22-0439-V.

Zhang, S., Griffiths, J.S., Marchand, G., Bernards, M.A., & Wang, A. (2022). Tomato brown rugose fruit virus: An emerging and rapidly spreading plant RNA virus that threatens tomato production worldwide. *Mol. Plant Pathol.*, 23, 1262-1277.

