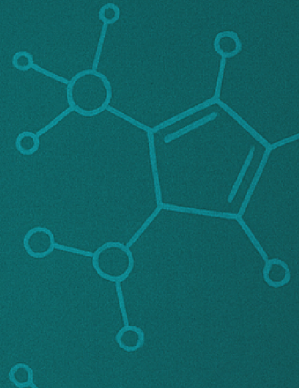


TARIM, EPIGENETİK, ZARARLILAR VE BİTKİ KORUMA STRATEJİLERİ

Editör
AYŞE YEŞİLAYER



BİDGE Yayınları

**TARIM, EPİGENETİK, ZARARLILAR VE BİTKİ
KORUMA STRATEJİLERİ**

Editör: AYŞE YEŞİLAYER

ISBN: 978-625-372-678-2

1. Baskı

Sayfa Düzeni: Gözde YÜCEL

Yayınlama Tarihi: 2025-06-25

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.

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



ÖNSÖZ

Tarım, Epigenetik, Zararlılar ve Bitki Koruma Stratejileri

Bitkiler, sessiz ama etkili savunma mekanizmalarıyla doğanın en dirençli canlıları arasındadır. Çevresel streslere, hastalıklara ve zararlılara karşı geliştirdikleri tepkiler, sadece biyolojik değil, aynı zamanda epigenetik düzeyde de şekillenmektedir. Son yıllarda yapılan araştırmalar, bitkilerin genetik ifadelerini dış koşullara göre değiştirebildiğini ve bu değişikliklerin nesilden nesile aktarılabilirdiğini göstermektedir.

Bu kitap, tarım ve ormancılık alanında bitki korumanın epigenetik boyutunu ele alırken, akarlar ve gall gibi zararlılar karşısında bitkilerin geliştirdiği stratejileri detaylandırıyor. Bitki savunmasının geleneksel yöntemlerinden başlayarak, epigenetik süreçlerin nasıl bir koruma sağladığını gözler önüne seriyor. Aynı zamanda sürdürülebilir tarım ve ekosistem dengesine katkı sağlayabilecek yeni yaklaşımları da tartışıyor. Doğanın kendi kodlarını nasıl yeniden yazdığına ve bitkilerin dış dünyaya uyum sağlama yeteneklerine dair bir keşfe çıkmaya hazırsanız, sayfaları çevirmeye başlayın. Çünkü bitkiler sandığınızdan çok daha akıllı olabilir.

Doç. Dr. AYŞE YEŞİLAYER

TOKAT GAZİOSMANPAŞA ÜNİVERSİTESİ

İÇİNDEKİLER

ORMAN AĞAÇLARINDA GAL YAPAN BAZI ÖNEMLİ ZARARLILAR	1
<i>EMİR ACAR, AYŞE YEŞİLAYER</i>	
EPIGENETİĞİN TARIMDAKİ ÖNEMİ	17
<i>BERNA BAŞ</i>	
BİTKİ HİPERSENSİTİF TEPKİNİN MOLEKÜLER FİZYOLOJİSİ	39
<i>BERNA BAŞ</i>	

BÖLÜM 1

ORMAN AĞAÇLARINDA GAL YAPAN BAZI ÖNEMLİ ZARARLILAR

EMİR ACAR¹
AYŞE YEŞİLAYER²

Giriş

Bitkilerde meydana gelen böcek, akar, nematod, bakteri ve virüs gibi dış etmeler nedeniyle oluşan tümör benzeri anormal büyümeler gal olarak adlandırılır (Shorthouse ve Rohfritsch, 1992; Shorthouse vd., 2005; İpekdağ vd., 2014; Azmaz, 2021). Gal, insanlar tarafından farklı bir yapı gibi görünse de aslında konukçu bitkiye ait bir parçadır. Hemiptera, Diptera, Thysanoptera, Lepidoptera, Coleoptera ve Hymenoptera gal yapma özelliğine sahip böcek takımlarıdır (Liljeblad ve Ronquist 1998).

Afit Galleri (Hemiptera/ Aphidoidea) : Şişkin yapılı görünümüne neden olan Afet türlerinde, galler tüy ile kaplı olarak görülür (Şekil 1). Tüylü dış yapılar doğal düşmanlara karşı koruma sağlar.

¹ Ziraat Mühendisi, Tokat Gaziosmanpaşa Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, Orcid: 0009-0001-8743-4316, acaremir5@gmail.com

² Doç. Dr. Tokat Gaziosmanpaşa Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, Orcid: 0000-0001-7174-9324, ayesilayer@gmail.com

Şekil 1 (Mordwilkoja vagabunda'ya ait gal yapısı) (Boles, 2020)



Psillid Galleri (Hemiptera/ Pysillidae): Genellikle orman ağaçlarından çitlembik türlerinde görülür (Şekil 2). Ayrıca avokado ağaçlarında gal yapılarıyla bilinirler. Salgıladıkları tatlımsı madde nedeniyle ağaçların yaprak yüzeyince ciddi birikimlere neden olurlar, bu yüzden ağaca en çok zarar verdiği düşünülen türlerdir.

Şekil 2 (Çitlembik türünde görülen Pachypsylla celtidismamma ya ait gal yapısı) (Murray, 2012)



Sinek Galleri (Diptera/ Cecidomyiidae): Bu türlere ait galler çok yaygındır ve genellikle kuru çalılıklarda görülür. Türlerle göre sinek galleri çok farklı görünümlere sahip olabilir (Şekil 3).

Şekil 3. *Schizomyia viticola* (Harvey, 2014)



Arı Galleri (Hymenoptera/ Cynipidae): Boyut, şekil,doku ve renk bakımından en çok çeşitliliğin görüldüğü takımdır. Gal yapan canlılar arasınca Cynipidae familyası özel bir yere sahiptir ve en geniş gruptardan biridir (Stone vd. 2008, İpekdal vd., 2014; Buffington vd. 2020). Ancak bazı Cynipidae türleri ise gal oluşturmuyarak larvalarını başka galler içine bırakırlar (Ronquist vd., 2015; Péntes vd., 2018; Buffington vd., 2020; Azmaz,2021).

Gal Oluşumda Cynipidae Familyasının Yeri ve Gal Yapısı

Farklı bitkilerde de gale neden olduğu bilinse de meşe (*Quercus* spp.) ve gül (*Rosa* spp.) türleri Cynipidae familyasının en önemli konukçularıdır. Cynipidae türleri gal oluşturabilmek için canlı hücrelere ihtiyaç duyar. Dişinin ovipozisyonu ile başlayan gal oluşum mekanizması çok bilinmese de genel olarak başlama, gelişme ve olgunlaşma olarak 3 aşamada adlandırılır (Shorthouse ve Rohfritsch, 1992; LeBlanc ve Lacroix, 2001; Azmaz, 2021). Dişiler konukçu bitkide gal yapacakları bölgeyi belirledikten sonra bu noktaya yumurtalarını bırakır böylece yumurta ve larvaya ait salgılarla gal oluşumu başlatılmış olur (Azmaz, 2021; Mutun, 2023). Yumurtadan çıkan larva gal dokusunda beslenerek gelişimini

tamamladıktan sonra gal duvarında bir delik açarak çıkış yapar (Shorthouse ve Rohfritsch, 1992).

Gal yapısı temel olarak incelendiğinde gal merkezinde böceğe ait larva ya da pupanın yer aldığı görülür. Türe göre gal merkezinde tekli ya da çoklu larva veya pupalar bulunabilir. Gal merkezinden dışa doğru gidildikçe çekirdek duvarı ve besleyici doku görülür. Larva gal içinde beslendiği için konukçunun paraziti olarak kabul edilir (Stone ve Cook, 1998).

Türkiye’ de Cynipidae Faunası

Türkiye’ de Cynipidae türlerine ait ilk çalışma 2008 yılında yapılmış ve 81 tür belirlenmiştir (Katılmış ve Kıyak, 2008; Azmaz, 2021). Bu sayı günümüze kadar süre gelen çalışmalarla birlikte 151 tür olarak güncellenmiştir (Azmaz ve Katılmış, 2017; Bayrak ve Avcı, 2019; Mutun vd., 2020; Azmaz, 2021).

Türkiye’ de ve Dünya’ da Görülen Bazı Önemli Cynipidae Türleri

Amphibolips murata

Meşelerde elmeye benzer gal görüntüsüne neden olduğu için “meşe elma gali” ismini alır. *Quercus myrtifolia*, *Q. inopina*, *Q. laurifolia*, *Q. incana* görüldüğü meşe türleridir. Larvayı ortada askıya alan çok karmaşık bir ağ sistemine sahip gallere neden olurlar (Şekil4). Karmaşık ağ yapısı sayesinde larva diğer böceklerden korumaktadır.

Şekil 4. *Amphibolips murata* 'ya ait galin ağ benzeri iç yapısı (NH Garden Solutions, 2016)



Andricus quercusfoliatus

Meşe ağaçlarında neden olduğu galler “yaprak meşe gali” olarak da tanımlanır. *Q. virginiana*, *Q. geminata* türlerinde yaprak benzeri yapılarla kaplı gallere neden olur (Şekil 5).

Şekil 5. *Andricus quercusfoliatus* türüne ait yaprak benzeri yapılarla kaplı gal görünümü (Schmidt, 2015)



Andricus quercuslanigera

Q. virginiana, *Q. geminata* türlerinde gallere neden olur. Saç benzeri yapılarla kaplı galleri yaprağın ana damarı üzerinde görülür (Şekil 6).

Şekil 6. *Andricus quercuslanigerum* 'a ait gal yapısı (Schmidt, 2017)



Andricus quercuspetiolicola

Q. micgauxii, *Q. alba*, *Q. bicolor*, *Q. stellata*, *Q. macrocarpa*, *Q. muehlenbergii*, *Q. chapmanii* gallere neden olduğu türlerdir. Galler yaprak sapında görülür ve sert yapıları sayesinde kırılmaları oldukça güçtür (Şekil 7).

Şekil 7. *Andricus quercuspetiolicola*'nın meşe yaprak sapında görülen gal yapısı (Katovich, n.d.)



Belonocnema quercusvirens

Quercus virginiana ve *Q. geminata* türlerinde görülen galler boyutları gereği bezelyeye benzetildiği için “bezelye gal” olarak adlandırılır (Şekil 8). Bezelye benzeri küçük yapılar beyazdan kırmızıya farklı renklerde görülürken olgunlaştıkça kahverengiye döner. Yumuşak yapılı ve savunmasız oldukları için bir ağaç üzerinde çok fazla sayıda görülürler.

Şekil 8. *Belonocnema quercusvirens* galleri (Engel, 2010)



Disholcaspis quercusomnivora

Quercus cahpmanii türünde görülen galler başlangıçta kırmızı ve sarı renklerdeyken olgunlaştıkça kahverengileşir (Şekil 9). Artan lignin sayesinde çok sert ve dayanıklı bir yapı halini alır. Kuruyan gal üzerinde arının çıkış yaptığı delikler görülür. Bu yapılar ağaçta uzun yıllar asılı kalır.

Şekil 9. Disholcaspis quercusomnivora türüne ait gal yapısı (Zhang, n.d.)



Disholcaspis spongiosa

Quercus chapmanii, *Q. virginiana*, *Q. geminata* ve *Q. minima* türlerin süngerimsi yapılı galler ile tanınırlar (Şekil 10). Bu gal yapılarının çekirdeğinde bir tane larva olabileceği gibi birden fazla larva da bulunabilir.

Şekil 10. *Disholcaspis spongiosa* ya ait gal yapısı (Lillybyrd, 2023).



Callirhytis quercusbatatoides

İç yapısı patatese çok benzediği için “patates gali” olarak adlandırılır. *Q. virginiana*, *Q. geminata*, *Q. minima* türlerinde görülen galler içerisinde birden fazla larva barındırır (politalamus). Basit bir yapıya sahiptir ve dış katmanda kırılması oldukça güç olan ağaç kabuğu vardır (Şekil 11).

Şekil 11. *Callirhytis quercusbatatoides* türüne ait gal ve üzerinde görülen çok sayıda çıkış delikleri (McClellan, 2015)



Trigonaspis polita

Quercus chapmanii ve *Q. stellata* türlerinde görülen bu türe ait galler yaprak ana damarı üzerinde bulunur (Şekil 12). Narin yapıda olup, uzun süre ağaçta asılı kalırlar.

Şekil 12. Yaprak yüzeyinde *Trigonaspis polita* ya ait gal yapısı
(Pynklynx, 2020)



Neuroterus quercusminutissimus* & *Neuroterus quercusverrucarum

Birbirine çok benzer yapıda gallere neden olan bu iki türün ayrımı için konukçu olduğu meşe türüne bakılır. *N. quercusminutissimus* türü *Q. virginiana*, *Q. geminata* ve *Q. minima* türlerinde gallere neden olurken *N. quercusverrucarum* ise *Q. alba*, *Q. chapmanii*, *Q. stellata*, *Q. margaretta* türlerinde gallere neden olur. İki tür de temel olarak yaprak altlarında, sıcaktan ve yırtıcılardan korunmayı sağlayan tüylü yapılara sahip küçük gallere neden olurlar (Şekil 13,14).

Şekil 13 *Neuroterus quercusminutissimus* a ait galler (Keller, 2020)



Şekil 14. *Neuroterus quercusverrucarum* a ait galler (Wilson, 2016)



Sonuç

Bu derlemede gal yapan bazı zararlılara ve özellikle ülkemizde ve dünyada bilinen türlere yer verilmeye çalışılmıştır. Gal yapıları insanlar tarafından, genellikle ağaca zarar veren ve büyümesini engelleyen yapılar olarak değerlendirilir. Gal yapılarının tadına bakılacak olunursa acı bir tat ile karşılaşılacaktır. Bu acı tadın sebebi ise tanenler yani tanik asit olarak gösterilir. Gal yapısında bulunan tanik asit gibi bileşiklerin patojen ve parazitoit benzeri dış etmenlere karşı koruma sağladıkları ve bu özellikleri taşıyan gallerin daha dayanıklı oldukları kabul görmektedir (Abe 1995; Azmaz vd., 2020; Kuster vd., 2020; Mutun, 2023).

İnsanlar açısından düşünülecek olursa tanenler başlıca dericilik ve boya sanayinde kullanılmaktadır (Galil, 1968). Çay, kahve, şarap, bira, kakao gibi ürünler tatlarını tanenlerden alırken, kalp-damar rahatsızlıkları, karaciğer hasarı, kanser ve AIDS gibi birçok hastalığın tedavisinde de tanenler kullanılmaktadır. Bu nedenle gal oluşturan böceklerin ve gal yapılarının iyi belirlenerek özellikle birçok hastalığın tedavisinde kullanılabilirliği ile ilgili çalışmalara da önem vermek gerekmektedir.

KAYNAKLAR

Abe, Y. (1995). Relationships between the gall wasp, *Trichagalma serratae* (Ashmead) (Hymenoptera: Cynipidae), and two moth species, *Andrioplecta pulverula* (Meyrick) (Lepidoptera: Tortricidae) and *Characoma ruficirra* (Hampson) (Lepidoptera: Noctuidae). *Applied Entomology and Zoology*, 30, 83–89.

Azmaz, M. (2021). *Doğu Karadeniz Bölgesi'nin gal arıları (Hymenoptera: Cynipidae) faunası* (Yayımlanmış Doktora tezi). T.C. Pamukkale Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Anabilim Dalı, Denizli, Türkiye.

Azmaz, M., Kılınçarslan Aksoy, Ö., Katılmış, Y., & Mammadov, R. (2020). Investigation of the antioxidant activity and phenolic compounds of *Andricus quercustozae* gall and host plant (*Quercus infectoria*). *International Journal of Secondary Metabolite*, 7(2), 77–87.

Azmaz, M., & Katılmış, Y. (2017). Updated species list of Cynipidae (Hymenoptera) from Turkey. *Zootaxa*, 4303(3), 361–378.

Bayrak, S., & Avcı, M. (2019). Gall forming Cynipini (Hymenoptera: Cynipidae) species in Isparta oak forests. *Munis Entomology & Zoology*, 14, 552–564.

Boles, R. (2020, Haziran 28). *Poplar Vagabond aphid from Greenbelt, Ottawa, ON, Canada* [Fotoğraf]. iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/51419902>

Buffington, M. L., Forshage, M., Liljeblad, J., Tang, C.-T., & van Noort, S. (2020). World Cynipoidea (Hymenoptera): A key to higher-level groups. *Insect Systematics and Diversity*, 4(4), 1–69.

Engel, V. (2010, Ekim 10). *Belonocnema kinseyi galls on Virentes leaves* [Görsel]. iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/photos/84944481>

Galil, J. (1968). An ancient technique for ripening sycamore fruit in East-Mediterranean countries. *Economic Botany*, 22, 178–190.

Harvey, P. (2014). *Schizomyia viticola* galls on a wild grape leaf in Baltimore City, Maryland [Görsel]. Wikimedia Commons. https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/84/Schizomyia_viticola_galls.jpg

İpekdal, K., Coşkuncu, K. S., Aytar, F., & Doğanlar, M. (2014). Chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera: Cynipidae): An update for its situation on the world and in Turkey and its management. *Türk Bitki Koruma Dergisi*, 4(4), 241–257.

Katılmış, Y., & Kıyak, S. (2008). Checklist of Cynipidae of Turkey, with a new genus record. *Journal of Natural History*, 42(31–32), 2161–2167.

Katovich, S. (n.d.). *Neuroterus quercusfoliatus* gall on *Quercus* species [Fotoğraf]. Bugwoodcloud. <https://bugwoodcloud.org/images/384x256/5602178.jpg>

Keller, J. L. (2020, Aralık 12). *Neuroterus quercusminutissimus* [Görsel]. iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/66494843>

Kuster, V. C., Rezende, U. C., Cardoso, J. C. F., Isaias, R. M. S., & Oliveira, D. C. (2020). How galling organisms manipulate the secondary metabolites in the host plant tissues? A histochemical overview in Neotropical gall systems. In J. M. Mérillon & K. G. Ramawat (Eds.), *Co-evolution of secondary metabolites* (pp. xx–xx). Springer International Publishing.

LeBlanc, D. A., & Lacroix, C. R. (2001). Developmental potential of galls induced by *Diplolepis rosaefolii* (Hymenoptera: Cynipidae) on the leaves of *Rosa virginiana* and the influence of

Periclistus species. *International Journal of Plant Sciences*, 162(1), 29–46.

Liljeblad, J., & Ronquist, F. (1998). A phylogenetic analysis of higher-level gall wasp relationships (Hymenoptera: Cynipidae). *Systematic Entomology*, 23, 229–252.

McClellan, G. R. (2015, Nisan). *Callirhytis quercusbatatoides* on *Quercus* species [Görsel]. BugGuide.net. <https://bugguide.net/node/view/1046304>

Murray, T. (2012). *Hackberry nipplegall maker - Pachypsylla celtidismamma*. Northampton, Hampshire County, Massachusetts, USA. <https://pbase.com/tmurray74/image/145429059>

Mutun, S. (2023). Bitki ve böcekler arasındaki bilek güreşi: Gal oluşumu ve gal arıları. *Artvin Çoruh Üniversitesi Orman Fakültesi Dergisi*, 24(2), 151–159.

NH Garden Solutions. (2016, May 25). *Oak apple gall, inside view* [Photograph]. NH Garden Solutions. <https://nhgardensolutions.wordpress.com/wp-content/uploads/2016/05/8-oak-apple-gall-inside.jpg>

Pynklynx. (2020, Temmuz 7). *Trigonaspis polita* [Görsel]. iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/photos/83187293>

Schmidt, J. (2015, May 12). *Andricus quercusfoliatus* gall on *Quercus* species [Fotoğraf]. BugGuide.net. <https://bugguide.net/node/view/881453>

Schmidt, J. (2017, June 15). *Andricus querculanigerum* gall on *Quercus* species [Fotoğraf]. BugGuide.net. <https://bugguide.net/node/view/1019145>

Stone, G. N., & Cook, J. M. (1998). The structure of Cynipid oak galls: Patterns in evolution of an extended phenotype.

Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 265, 979–988.

Stone, G. N., van der Ham, R. W., & Brewer, J. G. (2008). Fossil oak galls preserve ancient multitrophic interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 2213–2219.

Weld, L. H. (n.d.). *Disholcaspis quercusomnivora* (agamic). Gallformers. <https://www.gallformers.org/gall/830>

Wilson, T. (2016, Aĝustos). *Neuroterus quercusverrucarum* galls on a white oak leaf in Baltimore City, Maryland [Görsel]. BugGuide.net.
<https://www.marylandbiodiversity.com/species/19114>

Zhang, M. (n.d.). *Disholcaspis quercusomnivora* (agamic). Gallformers. <https://www.gallformers.org/gall/830>

BÖLÜM 2

EPİGENETİĞİN TARIMDAKİ ÖNEMİ

BERNA BAŞ¹

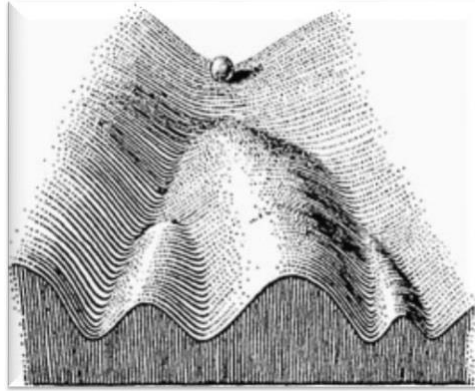
Giriş

Epigenetik terimi DNA dizisinde bir değişim olmadan, kardeş hücrelere de geçebilen gen aktivitelerindeki değişimi kapsayan olayları açıklamak için kullanılmaktadır (Weinhold, 2006). Epigenetik kelimesini ilk olarak Waddington isimli araştırmacı kullanmış olup yaptığı bir çalışmada ısı, kimyasal gibi koşulların değiştiği çevrelerde meyve sineklerinin gelişimlerinin değişimini ve bu değişimlerin de gelecek kuşaklara da geçebileceğini gözlemlemiştir (Waddington, 1942). Mendel genetiğiyle açıklanamayan bu sonuçların epigenetik düzenlemeyle yani “genlerin ötesinde anlamında” gerçekleşebileceğini ifade etmiştir. Waddington epigenetik metaforunu şekil 1 ’de görüldüğü gibi betimlemiştir. Biyotik ve abiyotik streslere maruz kalan bitkiler epigenetik değişimler yoluyla bağışıklık sistemlerini güçlendirerek ve sinyal iletim mekanizmalarını çalıştırarak yeni koşullara adapte olabilmektedirler (Arnold, Kruuk & Nicotra, 2019; Bakhtiari & ark.,

¹ Doktor Öğretim Üyesi, Gaziantep Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Orcid: 0000-0003-2455-2849

2019; Akhter & ark., 2021; Huang & Jin, 2022), böylece hücreler homeostazını da koruyabilmektedirler. Bitkilerde epigenetik kalıtım iki şekilde gerçekleşmektedir; birincisi DNA üzerinde kodlanmayan bilgi sonraki nesillere aktarılmaktadır diğeri ise nesiller arası varyantlarda görülen bireysel düzenlemelerdeki epigenetik modifikasyonlar korunarak kalıtılmaktadır (Chachar & ark., 2022; Lloyd & Lister, 2022).

Şekil 1. Waddington 'un "epigenetic landscape" (epigenetik manzara) başlığıyla hazırladığı epigenetik metaforu. Hücresel farklılaşmayı açıklamak amacıyla hazırlanan resimde görülen top hücreyi, tepeler ve vadiler silsilesinin her biri ise hücrenin farklı bir gelişim dönemini temsil etmektedir. Top yukardan aşağı hareket ederken çeşitli çevresel faktörlerin engeliyle karşılaşacak bir vadiden diğerine iteklenecek ama top yine ilerlemesini sürdürecektir



Kaynak: (https://frontlinegenomics.com/epigenetics-and-ancestry-how-our-history-shapes-who-we-are/#:~:text=The%20term%20epigenetics%20was%20first,representing%20a%20different%20developmental%20fate))

Günümüzde tarım sektörünün en önemli sorunlarından biri de hiç şüphesiz ki küresel iklim değişiminin ürün verimliliğine olumsuz etkileridir. Artan dünya popülasyonunun gıda ihtiyacını karşılamak için gıda güvencesinin sürdürülebilir bir tarım politikasıyla garantiye alınması gerekir. İnterdisipliner çalışmalar gerektiren epigenetik araştırmaları biyokimya, fizyoloji, genetik, biyoteknoloji gibi farklı alanların integrasyona ihtiyaç duymaktadır. Genetik varyasyondan ziyade, bitki epigenetik değişimlerin fenotipe etkisiyle ilgili bilgi kazanımı ürün gelişim sürecini hızlandırmaktadır (Merce & ark., 2020). Bitkiler biyotik/abiyotik strese maruz kalınca epigenetiğin temel mekanizmalarını oluşturan stres sinyalizasyon yollarını kullanmaktadırlar. Tarımsal ekosistemden yararlanarak kısa sürede stres dayanıklılığı ve ürün kalitesi/kantitesi ıslah edilmiş bitki çeşidi elde etmek için bitkilerin epigenetik düzenlenme mekanizmalarına dayalı projeler geliştirilebilir. Epigenetik varyasyonlar çevresel baskılara bitkinin vereceği tepkilere göre değerlendirildiği için (Meyer, 2015; Takatsuka & Umeda, 2015), kalıtımla aktarılan stres dayanıklılık mekanizması stabil olmayıp, bitkinin genetik yapısına, stres yoğunluğu ve süresine bağlı olarak değişebileceği unutulmamalıdır (Song & ark., 2021). Evrimsel süreç stabil bir moleküler temele dayalı uzun vadeli değişimi temsil eder, oysa kontrol edilemeyen ve beklenmedik stres koşullarında organizmanın hayatta kalması için kısa vadeli adaptasyon mekanizmaları elzemdir. İşte epigenetik mekanizmalar bir popülasyondan sürekli değişen çevreye en iyi adapte olabilen organizmaların seleksiyonuna olanak sağlayabilmektedir (Duarte-Aké, Us-Camas & De-la-Peña, 2023).

Stres maruziyeti sırasında bitkiler transkripsiyonu yeniden programlayarak ve transkriptomun ifade edilme düzeyini değiştirerek epigenetik değişimlere başvurmakta olup, bu değişimler de kromatinde yapısal modifikasyonlara neden olmaktadır. Dolayısıyla epigenetik düzenlenmelerin temelini oluşturan

mekanizmalara DNA metilasyonu, transkripsiyon sonrası histon modifikasyonları ve non coding RNA molekülleri aracılık etmektedir (Gupta & Salgotra, 2022). Stresle teşvik edilen epigenetik değişimler enzimlerle gerçekleştirilmektedir. Methyltransferases, demethylases, histon acetyltransferases, histon deacetylases enzimleri DNA'ya ve histonlara metil grubu ekleyen/çıkaran ve histonlara acetyl grubu ekleyen/çıkaran en önemli enzimlerdir. Bu derleme tarımsal bitkilerin stres koşullarına adaptasyonunda epigenetik değişimlerin rolünü ve bununla bağlantılı bazı fizyolojik gelişmeleri sunmaktadır.

Bitki Epigenetik Düzenlenmenin Moleküler Mekanizması

Bitkiler strese girdikleri zaman gen ifadesinde ayarlamalar yapan epigenetik mekanizmaları kullanırlar. Genel stratejiler DNA metilasyonu, histon modifikasyonu ve LncRNA-aracılı gen susturmadır.

DNA Metilasyonu (DM) ve Bitki Gelişimine Etkileri

Metilasyon reaksiyonu bir moleküle metil (CH₃) grubunun eklenmesidir. DM sürecinde DNA üzerindeki SpG (Sitozin (phosphorous) **Guanin**) dinükleotid bölgelerinde bulunan sitozin molekülüne metil grubu eklenir, demethylation ise DNA 'dan bu metil grubunun ayrılmasıdır. Metilasyon sonucunda fenotipte değişimlere neden olacak seviyede gen ifade düzeyleri etkilenmektedir (Kovalchuk, 2021). Bu arada DNA metilasyonu ve histon metilasyonu karıştırılmamalıdır. DNA ve histon, her iki molekül de metilasyona uğrar ama fizyolojik sonuçları çok farklıdır. Histon metilasyonu transkripsiyonu kontrol ederken, DNA metilasyonu kalıtımla geçer ve genlerin susturulmasıyla sonuçlanır (Cuerda-Gil & Slotkin, 2016). DM gen ifadesi, gen imprinting, genomun stabilitesi, transpose elementlerin inaktivasyonu gibi olayları kontrol eder ve DM sistemi bozulduğunda anormal bitki gelişimleri gözlenir (Zhang, Lang & Zhu, 2018). Örneğin domateste

SIDML2 geni olgunlaşma sürecinde demetilasyon aracılı olayları düzenlemektedir (Lang & ark., 2017). Yüzlerce genin ifadesinden sorumlu olan ilgili gen domatesin olgunlaşma döneminde, demetilasyonla olgunlaşma faktörlerini aktif hale getirirken olgunlaşmaya-bağlı bazı genlerin de baskılanmasına neden olmaktadır. Yani süreçle ilgili genlerin bazılarının aktivasyonu-bazılarının inaktivasyonu dengesini ayarlamaktadır. DNA metilasyon olayı transkripsiyon faktörlerinin DNA ile bağlantı kurmasına engel olur ve ilgili gen baskılanırken, demetilasyon da ise DNA üzerindeki metil grupları kaldırıldığı için, metil grupları olmayan DNA bölgelerine transkripsiyon faktörleri kolayca bağlanmakta ve böylece transkripsiyon aktif hale geçmektedir. Yukardaki domates örneğinde olduğu gibi olgunlaşmaya-bağlı DNA demetilasyonu dönemsel olup olgunlaşma süreci tamamlandıktan sonra demetilasyon düzeyi azalmaktadır. Melez bitki örneklerinde DNA sekans değişimine dayalı yeni varyant seleksiyonu, epigenetik değişimlerden beklenmez. Ancak yine de özellikle gen ifadesini düzenleyen cis-elementlerinin (promoterde bulunan kodlanmayan bölgeler) metilasyon/demetilasyon dengesi değiştirilerek yeni fenotipler elde edilebilir. Diğer bir ifadeyle epigenetik düzenlenmeyle aynı genlerin aktivasyon/inaktivasyonu değiştirilmek suretiyle yeni kombinasyonlar ortaya çıkarılabilir (Tonosaki & ark., 2022).

Kavramları somutlaştırmak için DNA, kromatin, histon bağlantılarının basit modüler yapısı şekil 2 'de verilmiştir. Eukaryotik kromozomlar, kromatin fibrillerinin yoğunlaşmasıyla oluşan kapalı kompakt bir yapıya sahiptirler. Kromozomların yapısında yer alan DNA molekülleri belli bir düzen içinde histon proteinleriyle bağlanırlar, 8 adet histon proteini oktamer yapı oluşturur, bu oktamerin çevresinde uzun DNA iplikçikleri yaklaşık 1,8 kez dönerek nükleozom denilen alt birimi meydana getirirler (Luger & ark., 1997). Yani kromatin yapı protein ve DNA 'nın

oluşturduğu alt ünite olan nükleozomlardan meydana gelmiştir, kromozom ise kromatinin daha çok yoğunlaşmasıyla oluşan bir yapıdır.

Elma 'da yüksek soğuklama koşullarında metilasyon azalmış hemen ardından bitki normal gelişme ve meyve tutumu göstermiş (Kumar, Rattan & Singh, 2016), *Arabidopsis* 'te yüksek tuzluluk koşulları metilasyonu azaltırken demetilasyon düzeyini yükseltmiş (Zemach & ark., 2013), çeltikte tuz stresi kök DNA metilasyonunda önemli değişimlere neden olurken yapraklarda metilasyon değişimi düşük seviyede kalmış (Wang & ark., 2015), yine çeltikle ilgili yapılan başka bir çalışmada genomun bazı bölgelerinde hipometilasyon ve hipermetilasyon birlikte gelişmiş (Pathak & ark., 2021), *Arabidopsis* 'te *Pseudomonas syringae* enfeksiyonuna karşı bitki savunma genleri tetiklenecek şekilde DM değişmiş (López Sánchez & ark., 2016), mısır bitkilerinde *ZmMRP4* gen metilasyonu tohumda inorganik fosfatın miktarının yükselmesine neden olurken (Pilu & ark., 2009) *p1* gen metilasyonu ise renk oluşumunu azaltmıştır (Cocciolone & ark., 2001).

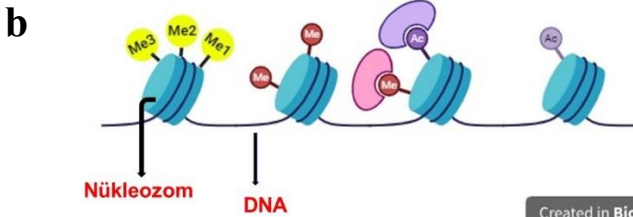
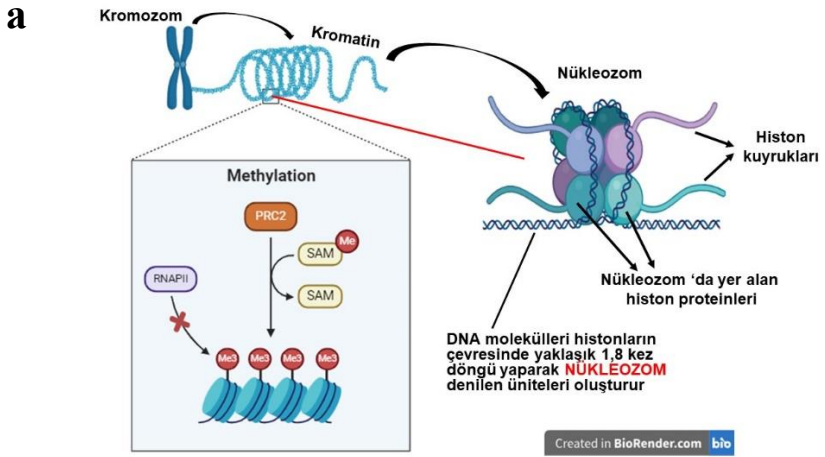
Temel gıdalardan olan buğdayda klasik ıslahla yeni varyant eldesi uzun sürmektedir. Son yapılan bir araştırmada buğdayda epigenetik olarak kontrol edilen özelliklere dayalı ıslahla yeni bir fenotipin ortaya çıkışını kolaylaştırmak amacıyla metiltransferaz inhibitörü olan zebularine (Zeb) ile DNA metilasyonu yıkıma uğratılmıştır (Finnegan & ark., 2025). Buğday verimi üzerinde önemli parametrelerden olan çiçek salkım gelişimi, başakçık yoğunluğu dolayısıyla dane hacmi ve sayısının önemli oranda değiştiği, başakçık yoğunluğunun artış nedeni olarak stres adaptasyon geni *Q* 'nın transkript miktarındaki artıştan kaynaklandığı, ancak bu gelişmelerle birlikte trizomi, telosentrik kromozom oluşumu gibi kromazomal hasarların da meydana gelmesinden dolayı epi-ıslah için Zeb 'in uygun bir seçim olmadığı rapor edilmiştir. Buğdayla ilgili yapılan diğer çalışmada tuz stresi

koşullarında geliştirilen buğdayların yeşil aksamına yapılan silikon uygulamasının epigenetik ve fizyolojik reaksiyonları test edilmiştir (Tobiasz-Salach & ark., 2024). Elde edilen sonuçlara göre NaCl stresine maruz kalan buğdaylarda SiO₂ gübresi tuz stresini yatıştırmakta, uygulanan silikon konsantrasyonuna bağlı olarak metilasyon seviyesi değişmekte ve bitkiler stresle mücadele yeteneğini geliştirmek amacıyla fizyolojik ve biyokimyasal reaksiyonları yeniden düzenlemektedir.

Histon Metilasyonu (HM)

Histon metilasyonu, nükleozomu oluşturan histon proteinlerindeki amino asitlere metil grubunun aktarılmasıyla ilgili bir reaksiyondur. Histonların elektrostatik özelliğini etkilemeyen HM (Ueda & Seki, 2020), transkripsiyonu hem azaltabilir hem de artırabilirler (Swygert & Peterson, 2014). Metilasyonun hangi amino asitlerde gerçekleşeceğine ve kaç adet metil grubunun transfer edileceğine veya metil grubunun ayrılacağına (demetilasyon) bağlı olarak, ilgili proteinlerde translasyon sonrası değişim olup olmayacağı ve transkripsiyonun seviyesi HM ile düzenlenmektedir (Tsukada & ark., 2006; Xu & ark., 2017; Zhao, Zhan & Jiang, 2019).

Şekil 2. a) Kromatinde yer alan nükleozomun modüler yapısı. b) Nükleozomda histonlar 1 veya 2 veya 3 metil grubu alabilir; metilasyon hem DNA 'da hem nükleozomda görülür ve DNA 'nın veya genlerin susmasıyla sonuçlanır, demetilasyon ise bunun zıt yönünde hareket eder. Asetilasyon ise histonların açılmasını sağlar ve gen ifadesini artırır, deasetilasyonda ters yönde işleyerek genlerin baskılanması yönünde çalışır



Kaynak: Şekil BioRender programıyla yazar tarafından oluşturulmuştur

Çeltikte SDG724 gen bölgesine ait histon metilasyonu çiçeklenmeyi teşvik etmekte olup ilgili gende görülen mutasyon fonksiyon kayıplarına neden olmakta ve çiçeklenme gecikmektedir (Sun & ark., 2012). Kolza 'da *FLOWERING LOCUS C* kromatininde histon metilaz enzimini kodlayan gen *BrSDG8* 'de görülen mutasyon erken çiçeklenmeye neden olmakta ve yapraklı baş oluşumu, tohum verimi gibi özellikler etkilenmektedir (Fu & ark., 2020). Çiçeklenmeye geçiş süreci ve süresi önemli tarımsal özelliklerdir. Kolzayla ilgili yapılan başka bir çalışmada çiçeklenme dönemine geçişi kontrol eden *BrA REF6* ve *BrA ELF6* genleri H3K27 histonun metilasyon düzeyini ayarlamaktadır (Poza-Viejo & ark., 2022). Mutant analiz sonuçlarına göre *BrA REF6* gen mutasyonunda çiçeklenme gen ifadesi değişmediği için çiçeklenme ertelenmiş, *BrA ELF 6* gen mutasyonunda ise H3K27 demetilasyonu yükselmiş ve çiçeklenmenin erken geliştiği rapor edilmiştir. Histon metilasyonu karmaşık bir olay olup metilasyonun derecesine bağlı olarak gen ifadesi ya baskılanmakta yada aktif hale geçmektedir.

Histon Asetilasyonu (HA) ve Deasetilasyonu (HD)

Araştırma sonuçları göstermiştir ki, dinamik bir yapıya sahip olan histonlar çevresel değişkenlerin etkisi altındadır. Histon asetilasyon veya deasetilasyonu histon proteinlerindeki amino asitlere asetil grubunun (-COCH₃) eklenmesi veya çıkarılmasıdır, reaksiyon histon acetyltransferases veya histon deacetylases enzimleriyle gerçekleştirilmektedir (Kumar, Thakur & Prasad, 2021). Negatif yüklü asetil grupları histonun kuyruk bölgesindeki pozitif yüklü lizin ve arjinin amino asitlerinin + yük özelliğini azaltarak nötralize eder ve hidrofobik bir çevre oluşturur (Onufriev & Schiessel, 2019). Sonuçta histon ile negatif yüklü DNA arasındaki ilgi azalarak kapalı durumdaki kromatin açık duruma geçer (Li S & ark., 2019). Böylece ilgili genlerin promoter bölgelerine çeşitli transkripsiyon faktörleriyle RNA polimeraz enzimleri bağlanarak

transkripsiyon başlatılır. Özet olarak asetilasyon reaksiyonu moleküllerin elektrik yük özelliğini etkileyen bir prostestir. Bu nedenle histon asetilasyonu DNA ile histon molekülleri arasındaki interaksyonu güçlendirerek DNA 'nın kapalı konumda olmasına neden olacak ve gen transkripsiyonu azalacak veya duracaktır. Histon deasetilasyonu ise ters yönde işleyerek DNA-histon bağlarını gevşeterek ilgili DNA bölgesini aktif hale getirecektir.

Histon Modifikasyonlarının Bitki Gelişimine Etkileri

Sert çevre koşullarında tarım bitkilerinin histon modifikasyonlarıyla kromatin ve gen ifade düzeyindeki değişim mekanizmalarını ilgilendiren araştırma çalışmaları az sayıda mevcut olup, çoğunluğu derleme makalelerdir. Translasyon sonrası histon modifikasyonları genellikle metilasyon ve asetilasyon üzerine kurgulanmış olup aslında histon fosforilasyon, ADP-ribosilasyon, ubikitinasyon, suksinilasyon, butrilasyon diğer modifikasyon çeşitleridir (Huang & ark., 2014). Ancak bunların mekanizmasıyla ilgili deneysel çalışmalar çok azdır, bazıları bitkilerde henüz ele alınmamıştır.

Bitkiler bir strese maruz kaldığı zaman hangi mekanizmayı kullanabileceklerine karar verebilecek hafızaya sahiptirler (yada buna sistem de denilebilir), dolayısıyla bitkiler geçici veya daimi olarak epiallel denilen epigenetik stres hafızası yaratabilecek kabiliyete sahiptirler (Herrera, Medrano & Bazaga, 2016; Springer & Schmitz, 2017; Schmid & ark., 2018; Sudan, Raina & Singh, 2018; Kumar & Rani, 2023).

Çeltikte GTP-bağılı proteini kodlayan *epid1* alleli bodurlaşmaya neden olmaktadır, *dl* (Dwarf1) geni DNA demetilasyonu ve histon asetilasyonu ile birlikte aktiflendiği zaman bitki boy/şekil düzenini tekrar ayarlayarak normal gelişim göstermektedir (Miura & ark., 2009). Yine çeltikte epigenetik değişimlerle *OsSPL14* epiallel gen ifadesi artmakta ve sonuçta

salkım dallanması ve dane verimi de artış göstermektedir (Miura & ark., 2010), histon asetilasyonu ile *WOX11* geni kök gelişiminin düzeniyle (Zhou & ark., 2017) ve *PGL2* geni de dane uzunluğu, ağırlığı, toplam hasılat artışıyla ilişkilendirilmiştir (Song & ark., 2015). Soya fasulyesinde epigenetik regülasyon sistemiyle ilgili *MSH1* gen hattına sahip çeşitle yabancı çeşit çaprazlanmış ve elde edilen epi-varyantın çevresel faktörlerden daha az etkilendiği ve ürün stabilitesinin de iyileştirildiği rapor edilmiştir (Raju & ark., 2018). Kurak koşullarda mısır bitkilerinde histon asetilasyonu artarak epigenetik reaksiyonlar gelişmekte ve bitkiyi susuzluk stresine dayanıklı hale getirmektedir (Li & ark., 2021). Mısır bitkilerinde histon deasetilaz geni *HDA108* nükleusta, H3K9 histon metilasyonunu azaltarak ve H3/H4 histon asetilasyonunu artırarak bitkinin boy, yaprak gelişimi ve fertilitasını etkilemektedir (Forestan & ark., 2018). *HDA101* histon deasetilaz geninin fazla miktarda ifade olması asetile olan histonların miktarını etkilemekte ve mısır bitkilerinde morfolojik ve gelişimsel kusurlara neden olmaktadır (Rossi & ark., 2007). *HDA101* geni baskılayıcı proteinlerle interaksyona girince hedef-gen bölgesinde hipoasetilasyona neden olmakta fakat transkript seviyesi etkilenmemektedir (Varotto & ark., 2003). Ancak bunun sonucunda mısır koçanlarında dane hacmi etkilenmektedir. *HDA101*, bazı inaktif genleri hedef almakta ve hiperasetilasyona neden olmaktadır, böylece inaktif genlerin ifadesi de artmaktadır (Yang & ark., 2016). *Arabidopsis thaliana* 'da trichostatin A uygulaması histon deasetilaz enzimini inhibe etmekte ve *Botrytis cinerea* fungal patojen dayanıklılık artışı gelişmektedir (Hu & ark., 2019). Belirtilen bu ve benzeri epi-karakter özellikler kullanılarak DNA sekans dizi değişimi olmadan stres elastikiyeti yükseltilmiş bitki seleksiyonu sürdürülebilir eko-tarım sistemleri için önemli potansiyele sahiptir.

LncRNA 'ların Epigenetik Değişimlerdeki Rolü

Epigenetik düzenlenme sırasında LncRNA 'lar gen aktivasyonu için epigenetik regülatörlerle direkt bağlantı kurmakta ve bu epigenetik regülatörlerle transkripsiyonu takip etmektedir (Yang & ark., 2023). Tuz stres adaptasyonunda soya bitkisinin köklerinde DNA metilasyonu ile LincRNA ve LncNAT transkript seviyesi yükselmiş (Chen & ark., 2019), kurak koşullarda çeltikte DNA metilasyon yoluyla kuraklığa özgü 271 adet yeni LncRNA transkript örnekleri rapor edilmiştir (Li P & ark., 2019). Benzer şekilde *Arabidopsis* 'te oksin biyosentezi, bir LncRNA olan APOLO transkriptleri aracılığıyla DNA ve histon metilasyonu düzenlenerek ayarlanmaktadır (Fonouni-Farde & ark., 2022). Sunulan örnekler epigenetik düzenleyicilerin gen ifadesindeki önemini ortaya koymaktadır.

Tarımda Epigenetik Uygulamaların Zorlukları

Araştırma sonuçlarından edinilen epigenetik mekanizmaya dayalı stres özellikleri ıslah edilmiş varyantların pratik uygulamalara transferinde bazı dezavantajlar bulunmaktadır. Son derece karmaşık mekanizmalara sahip olan epigenetik özellikler bitkinin doku, gelişim dönemi ve çevresel değişkenlerden etkilendiği için çok fazla testleme yapılması gerekir. Bu karmaşık mekanizmalar DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve ncRNA arasındaki interaksiyonların etkisiyle ilgilidir. Ancak daha az çalışılan ubiquitinasyon, suksinilasyon, butirilasyon vb reaksiyonların metilasyon ve asetilasyon/deasetilasyon modifikasyonlarıyla bağlantıları ve bunların bitki üzerindeki etkisi çok az bilinmektedir. Kısacası epigenetik düzenlenme çok geniş ve karmaşık bir ağ sistemine sahiptir. Epigenom çalışmalarında standart teknikler bulunmamaktadır.

Bir stres faktörüne dayanıklı olan bir bitki varyantı farklı bir stresle karşılaşınca tepkisi de değişebilmektedir. Bu nedenle

özellikle tarımsal bitki ıslah çalışmalarında güvenilir metodlar geliştirmek için, epi-karakterlerin generasyonlar arası geçiş dinamikleri ve stabilitesinin çok iyi bilinmesi gerekir (Li & ark., 2023). Epigenetik mekanizmalara dayalı yapılan seleksiyon çalışmaları az sayıda tarım bitkileriyle sınırlıdır. Her bir bitki çeşidi kendine özgü genom ve epigenom karakterlere sahiptir. Bir bitkiden elde edilen bulguların/bilgilerin diğer bitkilere transfer edilememesi standart bir epigenetik mekanizma geliştirmede ki en önemli zorluklardan birisidir. Stres toleranslığıyla ilgili tarım bitkilerinin epi-ıslah çalışmalarında ele alınacak ilgili bitkinin üç değişkeni arasındaki interaksiyon mutlaka dikkate alınmalıdır, bunlar;

1. bitkinin genleri veya genetik özellikleri
2. bu genlerin epigenetik düzen mekanizmaları
3. farklı bölgelerde ve farklı mevsimlerde karşılaşılan stresler arasındaki interaksiyon çok iyi çalışılmalıdır

Sonuç

Dinamik bir yapıya sahip olan histon modifikasyonları ekstrem abiyotik koşullarda çok farklı metilasyon örnekleri göstermektedir. Epigenetik regülatör ağ sistemindeki stres tepkileri ortaya çıkarıldıkça stres elastikiyeti yüksek bitki varyantlarının da seleksiyonu mümkün olabilecektir. Epigenetik modifikasyonların kalıtımı DNA sekanslarında bir değişim olmaksızın gelecek nesillere de aktarılacağı için yeni kuşaklardaki bireylerin de stres adaptasyonlarına yardım edecektir (Quadrana & Colot, 2016).

Genellikle epigenetik mekanizmalara ait çalışmalar *Arabidopsis* üzerindeki araştırmalardan elde edilmekle beraber, çeltik, kolza, mısır, soya fasulyesi, domates gibi tarım ürünlerinde de önemli araştırma bulguları mevcuttur. Araştırma bulgularından pratik uygulamalara geçişte henüz standart tekniklerin olmayışı, çevresel değişkenlere bağlı olarak epi-özelliklerin elastikiyeti, henüz

deneyimli araştırmacı yetersizliği gibi engeller epigenetiğe dayalı uniform çözümü zorlaştırmaktadır.

Tarımsal bitki ıslahında halen klasik genetik kurallarına dayandırılan yaklaşıma odaklanılmaktadır. Oysa epigenetik bilgiye dayalı epigenetik bileşenlerle tarımsal ıslah çalışmaları, ürün gelişiminde yeni fırsatlar sunabilir.

Kaynakça

Akhter, Z., Bi, Z., Ali, K., Sun, C., Fiaz, S., Haider, F. U. & Bai, J. (2021). In Response to Abiotic Stress, DNA Methylation Confers Epigenetic Changes in Plants. *Plants*, 10 (6), 1096.

Arnold, P. A., Kruuk, L. E. B. & Nicotra, A. B. (2019). How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *New Phytologist*, 222 (3), 1235-1241.

Bakhtiari, M., Formenti, L., Caggia, V., Glauser, G. & Rasman, S. (2019). Variable effects on growth and defense traits for plant ecotypic differentiation and phenotypic plasticity along elevation gradients. *Ecology and Evolution*, 9 (7), 3740-3755. Doi:10.1002/ece3.4999

Chachar, S., Chachar, M., Riaz, A., Shaikh, A. A., Li, X., Li, X., Guan, C. & Zhang, P. (2022). Epigenetic modification for horticultural plant improvement comes of age. *Scientia Horticulturae*, 292, 110633.

Chen, R., Li, M., Zhang, H., Duan, L., Sun, X., Jiang, Q., Zhang, H. & Hu, Z. (2019). Continuous salt stress-induced long non-coding RNAs and DNA methylation patterns in soybean roots. *BMC genomics*, 20 (1), 730. Doi:10.1186/s12864-019-6101-7

Cocciolone, S. M., Chopra, S., Flint-Garcia, S. A., McMullen, M. D. & Peterson, T. (2001). Tissue-specific patterns of a maize Myb

transcription factor are epigenetically regulated. *The Plant Journal*, 27 (5), 467–478. Doi:10.1046/j.1365-313x.2001.01124.x

Cuerda-Gil, D. & Slotkin, R. K. (2016). Non-canonical RNA-directed DNA methylation. *Nature Plants*, 2 (11), 16163. Doi:10.1038/nplants.2016.163

Duarte-Aké, F., Us-Camas, R. & De-la-Peña, C. (2023). Epigenetic Regulation in Heterosis and Environmental Stress: The Challenge of Producing Hybrid Epigenomes to Face Climate Change. *Epigenomes*, 7 (3), 14.

Finnegan, E. J., Crisp, P. A., Zhang, P., Eglitis-Sexton, J., Greenwood, J., Hintzsche, J., Li, J., Taylor, J., Wallace, X. & Swain, S. (2025). Testing the potential of zebularine to induce heritable changes in crop growth and development. *Theoretical and Applied Genetics*, 138 (1), 26. Doi:10.1007/s00122-024-04799-3

Forestan, C., Farinati, S., Rouster, J., Lassagne, H., Lauria, M., Dal Ferro, N. & Varotto, S. (2018). Control of Maize Vegetative and Reproductive Development, Fertility, and rRNAs Silencing by *HISTONE DEACETYLASE 108*. *Genetics*, 208 (4), 1443-1466. Doi:10.1534/genetics.117.300625

Fonouni-Farde, C., Christ, A., Blein, T., Legascue, M. F., Ferrero, L., Moison, M., Lucero, L., Ramírez-Prado, J. S., Latrasse, D., Gonzalez, D., Benhamed, M., Quadrana, L., Crespi, M. & Ariel, F. (2022). The Arabidopsis APOLO and human UPAT sequence-unrelated long noncoding RNAs can modulate DNA and histone methylation machineries in plants. *Genome Biology*, 23 (1), 181. Doi:10.1186/s13059-022-02750-7

Fu, W., Huang, S., Gao, Y., Zhang, M., Qu, G., Wang, N., Liu, Z. & Feng, H. (2020). Role of BrSDG8 on bolting in Chinese cabbage (*Brassica rapa*). *Theoretical and Applied Genetics*, 133 (10), 2937-2948. Doi:10.1007/s00122-020-03647-4

Gupta, C. & Salgotra, R. K. (2022). Epigenetics and its role in effecting agronomical traits. *Frontiers in Plant Science*, 13, 925688.

Herrera, C. M., Medrano, M. & Bazaga, P. (2016). Comparative spatial genetics and epigenetics of plant populations: heuristic value and a proof of concept. *Molecular Ecology*, 25 (8), 1653-1664. Doi:10.1111/mec.13576

Hu, Y., Lu, Y., Zhao, Y. & Zhou, D. X. (2019). Histone Acetylation Dynamics Integrates Metabolic Activity to Regulate Plant Response to Stress. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1236. Doi:10.3389/fpls.2019.01236

Huang, H., Sabari, B. R., Garcia, B. A., Allis, C. D. & Zhao, Y. (2014). SnapShot: histone modifications. *Cell*, 159 (2), 458–458.e1.

Huang, C. Y. & Jin, H. (2022). Coordinated epigenetic regulation in plants: A potent managerial tool to conquer biotic stress. *Frontiers in Plant Science*, 12, 795274. Doi:10.3389/fpls.2021.795274

Kovalchuk, I. (2021). Role of DNA methylation in genome stability. In *Genome Stability* (pp. 435-452). Academic Press.

Kumar G, Rattan U. K. & Singh, A. K. (2016) Chilling-Mediated DNA Methylation Changes during Dormancy and Its Release Reveal the Importance of Epigenetic Regulation during Winter Dormancy in Apple (*Malus x domestica* Borkh.). *PLoS ONE*, 11 (2), e0149934. Doi:10.1371/journal.pone.0149934

Kumar, V., Thakur, J. K. & Prasad, M. (2021). Histone acetylation dynamics regulating plant development and stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences : CMLS*, 78 (10), 4467-4486. Doi:10.1007/s00018-021-03794-x

Kumar, M. & Rani, K. (2023). Epigenomics in stress tolerance of plants under the climate change. *Molecular Biology Reports*, 50 (7), 6201-6216. Doi:10.1007/s11033-023-08539-6

Lang, Z., Wang, Y., Tang, K., Tang, D., Datsenka, T., Cheng, J., Zhang, Y., Handa, A. K. & Zhu, J. K. (2017). Critical roles of DNA demethylation in the activation of ripening-induced genes and inhibition of ripening-repressed genes in tomato fruit. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *114* (22), E4511–E4519. Doi:10.1073/pnas.1705233114

Li, P., Yang, H., Wang, L., Liu, H., Huo, H., Zhang, C., Liu, A., Zhu, A., Hu, J., Lin, Y. & Liu, L. (2019). Physiological and Transcriptome Analyses Reveal Short-Term Responses and Formation of Memory Under Drought Stress in Rice. *Frontiers in Genetics*, *10*, 55. Doi:10.3389/fgene.2019.00055

Li, S., Lin, Y. J., Wang, P., Zhang, B., Li, M., Chen, S., Shi, R., Tunlaya-Anukit, S., Liu, X., Wang, Z., Dai, X., Yu, J., Zhou, C., Liu, B., Wang, J. P., Chiang, V. L. & Li, W. (2019). The AREB1 Transcription Factor Influences Histone Acetylation to Regulate Drought Responses and Tolerance in *Populus trichocarpa*. *The Plant Cell*, *31* (3), 663–686. Doi:10.1105/tpc.18.00437

Li, S., He, X., Gao, Y., Zhou, C., Chiang, V. L. & Li, W. (2021). Histone Acetylation Changes in Plant Response to Drought Stress. *Genes*, *12* (9), 1409. Doi:10.3390/genes12091409

Li, Y., Mo X., Xiong J., Huang K., Zheng M., Jiang Q., Su G., Ou Q., Pan H. & Jiang C. (2023). Deciphering the probiotic properties and safety assessment of a novel multi-stress-tolerant aromatic yeast *Pichia kudriavzevii* HJ2 from marine mangroves. *Food Bioscience*, *56*, 103248. Doi:10.1016/j.fbio.2023.103248.

Lloyd, J. P. B. & Lister, R. (2022). Epigenome plasticity in plants. *Nature Reviews. Genetics*, *23* (1), 55–68. Doi:10.1038/s41576-021-00407-y

López Sánchez, A., Stassen, J. H., Furci, L., Smith, L. M. & Ton, J. (2016). The role of DNA (de) methylation in immune responsiveness

of Arabidopsis. *The Plant Journal : for Cell and Molecular Biology*, 88 (3), 361-374. Doi:10.1111/tpj.13252

Luger, K., Mader, A. W., Richmond, R. K., Sargent, D. F. & Richmond, T. J. (1997). Crystal structure of the nucleosome core particle at 2.8 Å resolution. *Nature*, 389 (6648), 251-260. Doi:10.1038/38444

Merce, C., Bayer, P. E., Tay Fernandez, C., Batley, J. & Edwards, D. (2020). Induced methylation in plants as a crop improvement tool: progress and perspectives. *Agronomy*, 10 (10), 1484. Doi:10.3390/agronomy10101484

Meyer, P. (2015). Epigenetic variation and environmental change. *Journal of Experimental Botany*, 66 (12), 3541-3548. Doi:10.1093/jxb/eru502

Miura, K., Agetsuma, M., Kitano, H., Yoshimura, A., Matsuoka, M., Jacobsen, S. E. & Ashikari, M. (2009). A metastable DWARF1 epigenetic mutant affecting plant stature in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 (27), 11218-11223. Doi:10.1073/pnas.0901942106

Miura, K., Ikeda, M., Matsubara, A., Song, X. J., Ito, M., Asano, K., Matsuoka, M., Kitano, H. & Ashikari, M. (2010). OsSPL14 promotes panicle branching and higher grain productivity in rice. *Nature Genetics*, 42 (6), 545-549. Doi:10.1038/ng.592

Onufriev, A. V. & Schiessel, H. (2019). The nucleosome: From structure to function through physics. *Current Opinion in Structural Biology*, 56, 119-130. Doi:10.1016/j.sbi.2018.11.003

Pathak, H., Kumar, M., Molla, K. A. & Chakraborty, K. (2021). Abiotic stresses in rice production: impacts and management. *ORYZA-An International Journal of Rice*, 58, 103-125. Doi:10.35709/ory.2021.58.spl.4

Pilu, R., Panzeri, D., Cassani, E., Cerino Badone, F., Landoni, M. & Nielsen, E. A. (2009). Paramutation phenomenon is involved in the genetics of maize low phytic acid1–241 (lpa1–241) trait. *Heredity*, 102 (3), 236-245. Doi:10.1038/hdy.2008.96

Poza-Viejo, L., Payá-Milans, M., San Martín-Uriz, P., Castro-Labrador, L., Lara-Astiaso, D., Wilkinson, M. D., Piñeiro, M., Jarillo, J. A. & Crevillén, P. (2022). Conserved and distinct roles of H3K27me3 demethylases regulating flowering time in *Brassica rapa*. *Plant, Cell & Environment*, 45 (5), 1428-1441. Doi:10.1111/pce.14258

Quadrana, L. & Colot, V. (2016). Plant transgenerational epigenetics. *Annual Review of Genetics*, 50 (1), 467-491. Doi: 10.1146/annurev-genet-120215-035254

Raju, S. K. K., Shao, M. R., Sanchez, R., Xu, Y. Z., Sandhu, A., Graef, G. & Mackenzie, S. (2018). An epigenetic breeding system in soybean for increased yield and stability. *Plant Biotechnology Journal*, 16 (11), 1836-1847. Doi: 10.1111/pbi.12919

Rossi, V., Locatelli, S., Varotto, S., Donn, G., Pirona, R., Henderson, D. A., Hartings, H. & Motto, M. (2007). Maize histone deacetylase hda101 is involved in plant development, gene transcription, and sequence-specific modulation of histone modification of genes and repeats. *The Plant Cell*, 19 (4), 1145-1162. Doi:10.1105/tpc.106.042549

Schmid, M. W., Heichinger, C., Coman Schmid, D., Guthörl, D., Gagliardini, V., Bruggmann, R., Aluri, S., Aquino, C., Schmid, B., Turnbull, L. A. & Grossniklaus, U. (2018). Contribution of epigenetic variation to adaptation in *Arabidopsis*. *Nature communications*, 9 (1), 4446. Doi:10.1038/s41467-018-06932-5

Song, X. J., Kuroha, T., Ayano, M., Furuta, T., Nagai, K., Komeda, N., Segami, S., Miura, K., Ogawa, D., Kamura, T., Suzuki, T.,

Higashiyama, T., Yamasaki, M., Mori, H., Inukai, Y., Wu, J., Kitano, H., Sakakibara, H., Jacobsen, S. E. & Ashikari, M. (2015). Rare allele of a previously unidentified histone H4 acetyltransferase enhances grain weight, yield, and plant biomass in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112 (1), 76-81. Doi:10.1073/pnas.1421127112

Song, Z. T., Zhang, L. L., Han, J. J., Zhou, M. & Liu, J. X. (2021). Histone H3K4 methyltransferases SDG25 and ATX1 maintain heat-stress gene expression during recovery in Arabidopsis. *The Plant Journal : for Cell and Molecular Biology*, 105 (5), 1326-1338.

Springer, N. M. & Schmitz, R. J. (2017). Exploiting induced and natural epigenetic variation for crop improvement. *Nature Reviews. Genetics*, 18 (9), 563-575. Doi:10.1038/nrg.2017.45

Sudan, J., Raina, M. & Singh, R. (2018). Plant epigenetic mechanisms: role in abiotic stress and their generational heritability. *3 Biotech*, 8 (3), 172. Doi:10.1007/s13205-018-1202-6

Sun, C., Fang, J., Zhao, T., Xu, B., Zhang, F., Liu, L., Tang, J., Zhang, G., Deng, X., Chen, F., Qian, Q., Cao, X. & Chu, C. (2012). The histone methyltransferase SDG724 mediates H3K36me_{2/3} deposition at MADS50 and RFT1 and promotes flowering in rice. *The Plant Cell*, 24 (8), 3235-3247. Doi:10.1105/tpc.112.101436

Swygert, S. G. & Peterson, C. L. (2014). Chromatin dynamics: interplay between remodeling enzymes and histone modifications. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1839 (8), 728-736. Doi:10.1016/j.bbagr.2014.02.013

Takatsuka, H. & Umeda, M. (2015). Epigenetic control of cell division and cell differentiation in the root apex. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1178. Doi:10.3389/fpls.2015.01178

Tobiasz-Salach, R., Stadnik, B., Mazurek, M., Buczek, J. & Leszczyńska, D. (2024). Foliar Application of Silicon Influences the Physiological and Epigenetic Responses of Wheat Grown Under Salt Stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 25 (24), 13297. Doi:10.3390/ijms252413297

Tonosaki, K., Fujimoto, R., Dennis, E. S., Raboy, V. & Osabe, K. (2022). Will epigenetics be a key player in crop breeding?. *Frontiers in Plant Science*, 13, 958350. Doi:10.3389/fpls.2022.958350.

Tsukada, Y. I., Fang, J., Erdjument-Bromage, H., Warren, M. E., Borchers, C. H., Tempst, P. & Zhang, Y. (2006). Histone demethylation by a family of JmjC domain-containing proteins. *Nature*, 439 (7078), 811-816. Doi:10.1038/nature04433

Ueda, M. & Seki, M. (2020). Histone modifications form epigenetic regulatory networks to regulate abiotic stress response. *Plant Physiology*, 182 (1), 15-26. Doi:10.1104/pp.19.00988

Varotto, S., Locatelli, S., Canova, S., Pipal, A., Motto, M. & Rossi, V. (2003). Expression profile and cellular localization of maize Rpd3-type histone deacetylases during plant development. *Plant Physiology*, 133 (2), 606-617. Doi:10.1104/pp.103.025403

Wang, W., Huang, F., Qin, Q., Zhao, X., Li, Z. & Fu, B. (2015). Comparative analysis of DNA methylation changes in two rice genotypes under salt stress and subsequent recovery. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 465 (4), 790-796. Doi:10.1016/j.bbrc.2015.08.089

Waddington, C. H. (1942). The epigenotype. *Endeavour*, 1, 18-20.

Weinhold, B. (2006). Epigenetics: the science of change. *Environmental health perspectives*, 114 (3), A160-A167. Doi:10.1289/ehp.114-a160

Xu, Y., Zhang, S., Lin, S., Guo, Y., Deng, W., Zhang, Y. & Xue, Y. (2017). WERAM: a database of writers, erasers and readers of histone acetylation and methylation in eukaryotes. *Nucleic Acids Research*, 45 (D1), D264–D270. Doi:10.1093/nar/gkw1011

Yang, H., Liu, X., Xin, M., Du, J., Hu, Z., Peng, H., Rossi, V., Sun, Q., Ni, Z. & Yao, Y. (2016). Genome-Wide Mapping of Targets of Maize Histone Deacetylase HDA101 Reveals Its Function and Regulatory Mechanism during Seed Development. *The Plant Cell*, 28 (3), 629-645. Doi:10.1105/tpc.15.00691

Yang, W., Bai, Q., Li, Y., Chen, J. & Liu, C. (2023). Epigenetic modifications: Allusive clues of lncRNA functions in plants. *Computational and structural biotechnology journal*, 21, 1989-1994. Doi:10.1016/j.csbj.2023.03.008

Zemach, A., Kim, M. Y., Hsieh, P. H., Coleman-Derr, D., Eshed-Williams, L., Thao, K., Harmer, S. L. & Zilberman, D. (2013). The Arabidopsis nucleosome remodeler DDM1 allows DNA methyltransferases to access H1-containing heterochromatin. *Cell*, 153 (1), 193-205. Doi:10.1016/j.cell.2013.02.033

Zhang, H., Lang, Z. & Zhu, J. K. (2018). Dynamics and function of DNA methylation in plants. *Nature Reviews. Molecular Cell Biology*, 19 (8), 489-506. Doi:10.1038/s41580-018-0016-z

Zhao, T., Zhan, Z. & Jiang, D. (2019). Histone modifications and their regulatory roles in plant development and environmental memory. *Journal of Genetics and Genomics*, 46 (10), 467-476. Doi:10.1016/j.jgg.2019.09.005

Zhou, S., Jiang, W., Long, F., Cheng, S., Yang, W., Zhao, Y. & Zhou, D. X. (2017). Rice Homeodomain Protein WOX11 Recruits a Histone Acetyltransferase Complex to Establish Programs of Cell Proliferation of Crown Root Meristem. *The Plant Cell*, 29 (5), 1088-1104. Doi:10.1105/tpc.16.00908

BÖLÜM 3

BİTKİ HİPERSENSİTİF TEPKİNİN MOLEKÜLER FİZYOLOJİSİ

BERNA BAŞ¹

Giriş

Oldukça eski bir fenomen olan hipersensitif tepki (HR: Hypersensitive Response), uyumlu konukçu-patojen interaksiyonlarında patojenden gelen sinyal üzerine patojen girişini ve yayılmasını önlemek için infeksiyon noktasında hızlı ve ani lokal hücre ölümüyle karakterize edilen hastalık dayanıklılığıyla ilgili bitkinin içsel bir savunma mekanizmasıdır. Bu bölümde HR 'nin son yıllarda yapılan moleküler düzeydeki araştırmalarıyla ilgili sonuçlar doğrultusundaki yenilikleri ve bunların tarımdaki olası uygulamaları öne çıkarılmıştır.

Bitkilerde “Hipersensitif Tepki” (HR) olarak bilinen hastalık dayanıklılık fenomeni yaklaşık bir asır önce ilk kez Marshall Ward (1902) tarafından buğday pas hastalığına karşı bazı buğday varyetelerinin değişen düzeylerde dayanıklılık tepkilerinin gözlemlerine dayanarak öne sürülmüştür. O yıllarda farklı patosistemlerde de benzer gözlemler bildirilmişse de ilk gerçek

¹ Doktor Öğretim Üyesi, Gaziantep Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Orcid: 0000-0003-2455-2849

hipersensitif tepkinin kapsamına dair açıklama buğday pas hastalığına karşı farklı buğday varyetelerinin tepkilerini araştıran Stackman tarafından 1915 yılında yapılmıştır. Stackman (1915) 'a göre aşırı duyarlılık tepkisi patojenin konukçuya saldırdığı noktada konukçu hücrelerinin anormal hızlı ölümüdür. Savunmadan ziyade bitki fenotipine dayalı açıklamaya odaklanan Stackman (1915), HR fenomenini tam anlamıyla fizyolojik doğası açıklanmaksızın görsel delile dayalı bir anlam olarak sunmuştur. Oysa günümüzde HR hücre ölüm fenomeni bitkilerde hastalık savunma genlerinin anlam kazanması, ROS (Reactive Oxygen Specieses) ve NO (Nitric Oxide) üretiminin artışı, fitoaleksin gibi bazı sekonder metabolit üretimiyle ilişkilendirilmekte olup hastalık dayanıklılığıyla ilgili bir savunma modeline doğru yönelmiştir. HR sadece patojenlere değil herbivorlara karşıda gelişen bir tepkidir (Agarwal & ark., 2016; Fernandes & Negreiros, 2001). Çoğu bitkilerde patojenlere karşı savunma amacıyla ROS, NO ve Ca^{+2} düzeylerinin yükselmesinin bir sonucu olarak ortaya çıkan HR tepki, programlı hücre ölümlerini de teşvik etmektedir (Ren & ark., 2021). Hücre duvarında kalloz birikimi, kutikula sentezinin artışı, plasmodesmlerin bloke edilmesi de yine HR olayları kapsamında gelişmektedir (Nawrath & ark., 2013; Huysmans, Coll & Nowack, 2017; Lewandowska, Keyl & Feussner, 2020). miRNA 'nın absisik asit yardımıyla değişime uğramasıyla viral replikasyon ve plasmodesmlerin blokajından dolayı virüslerin hareket etmesi sınırlanmakta olup sonuçta antiviral susturma gerçekleşmektedir (Alazem & Lin, 2017). HR 'nin moleküler modellerinin karşılaştırmalı olarak ele alındığı bu derleme de "HR ölüm programı nasıl gelişmektedir" konusu HR tepkiye neden olan patojenlerin araz olduğu bitkiyle interaksyonuna dayanarak kimyasal ölüm sinyallerinin metabolizmasıyla değerlendirilmiştir.

Bitki-Patojen İnteraksiyonlarında HR 'nin Ana Çerçevesi

Patojen istilasına maruz kalan bitkiler ya duyarlılık ya da dayanıklılık ile sonuçlanan karmaşık biyokimyasal olaylarla tepki verirler. **Virulent patojenler** genelde konukçunun genlerini ve fizyolojisini, kendi yaşamları için doğrudan kontrol edecek kapasiteye sahip oldukları için konukçularını duyarlı hale getirirler ve hastalık gelişimine neden olurlar. **Avirulent patojen** infeksiyonları ise konukçu olmayan (non-host) bitkilerde gelişir ve bitkilerde HR tepkimeye neden olurlar. Bitkilerde konukçu olmayan dayanıklılık iki tipte ele alınır; Tip I dayanıklılıkta bitkide gözle görülür semptom gelişmezken, Tip II dayanıklılıkta ise HR öümleri gelişmektedir (Mysore & Ryu, 2004). Tip I dayanıklılıkta HR semptomları olmamasına rağmen bitkide hastalık dayanıklılıkla ilgili çeşitli moleküler mekanizmalar harekete geçebilmektedir (Lu & ark., 2001, Tao & ark., 2003). Fitopatolojide genellikle HR olarak bilinen tepki Tip II dayanıklılıktır ve patojene ait avirülenslik proteinleri aracılığıyla bitkide tetiklenen bir dizi savunma olayları sonucunda HR öümleri gelişmektedir (Mysore & Ryu, 2004).

HR reaksiyonu, teşvik edilen fizyolojik olayların doğasına uygun bir vizyonla ele alındığında bitkilerde iki temel olaya yol açmaktadır; ilki konukçu bitkinin gözlem sistemleri tarafından bitki R (Resistance) proteinleri aracılığıyla belli organizmalar özel olarak tanınır (Keen, 1990) ve uyumsuz konukçu-patojen interaksiyonlarında (konukçuya-özel) HR gelişir. İkinci tip HR 'nin tipik özelliği ise özel olmayan bir tepkime olup birçok bitkilerde çok çeşitli ve geniş bir patojen spektrumuna tepki olarak teşvik edilir ve konukçuya özel olmayan bir HR tepkidir (Heath, 2000). Poliamin-oksidadların (PAOs) teşvikiyle spermin (Spm) oksidasyonu bütün varyetelerinde farklı patojenlerle hem konukçuya özel hem de özel olmayan HR tepkimeyi güçlü bir şekilde başlatmaktadır (Yoda & ark., 2009). Dolayısıyla Spm katabolizması HR-bağılantılı savunma tepkimelerinin düzenlenmesinde önemlidir (Seifi & Shalp, 2019).

Biyotik/abiyotik çevresel streslerle yaşamak zorunda kalan bitkiler stresle ilgili bir sinyal aldıktan sonra karmaşık olan regülatör ağ sistemini harekete geçirerek savunma tepkimeleri geliştirmeye başlar. Bitkilerde çevresel streslerle ilgili fonksiyonel genlerin transkriptleri belli düzeylerde bitkilerde bulunmakta ve bu transkriptler yeni düzenlemelerle bitkinin strese adaptasyonunu kolaylaştırmaktadır. Bu transkript faktörlerinden biride hem pozitif hem negatif işlev yapan WRKY regülatörleridir (Liu & ark., 2017; Finatto & ark., 2018). Şeker kamışında WRKY gen ailesinden olan *ScWRKY5* geni sürekli olarak aktif çalışan bir gendir ve *Sporisorium scitamineum* ile enfeksiyon sonrası dayanıklı şeker kamışında transkript düzeyi artmakta, duyarlı varyetelerde ise azalmaktadır (Wang & ark., 2020). Ayrıca absisik asit (ABA), salisilik asit (SA), polietilen glikol (PEG), NaCl gibi abiyotik faktörlerle transkript miktarı artan *ScWRKY5* geni transgenik tütünde *Ralstonia solanacearum* 'a dayanıklılığı artırırken, *Fusarium solani* var. *coeruleum* 'a ise çok duyarlı hale gelmektedir. Bu dayanıklılık azalmasının HR ve SA ile ilgili fonksiyonel gen sentezindeki baskıdan kaynaklandığı rapor edilmiştir. Bir patojene duyarlıyken diğerine dayanıklılık gösteren *ScWRKY5* 'in çalışma mekanizmasının açığa çıkarılması için ilave çalışmalar da gereklidir.

Genellikle biyotrofik patojenlere dayanıklılıkla ilişkilendirilen HR tepki Arabidopsis atwkl10 hattında virülent *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (Pst) ve avirülent ırkıyla inokulasyon çalışmaları yapılmıştır (Bot & ark., 2019). Sonuçlar, fonksiyon kaybına sahip mutant *AtWAKL10* gen hattına sahip bitkiler virülent ve avirülent Pst koloni sayısında önemli artışa neden olmuş ve bitkinin hastalık duyarlılığını kontrol grubuna göre artırdığını göstermiştir.

Harpin proteinleri duyarlı bitkilerde virülenslik faktörü olarak çalışmakta ve konukçu olmayan bitkilerde HR tepkiye neden olmakta, savunma tepkimelerini teşvik etmekte, bitki gelişimine

destek olmaktadır (Wang X. & ark., 2018). Bir harpin proteini olan Hpa1, patojenlerin tip III salgı sistemleriyle bitki hücrelerinin ekstraselüler boşluğuna bırakılmaktadır (Ji & ark., 2020). Ji & ark., (2020) *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* 'dan Hpa1 'in N-terminal ve C-terminal domain bölgelerindeki amino asitlerin fonksiyonlarını detaylı çalışmıştır. Buna göre Hpa1_{Xoo} 'nun N-terminal bölgesi N21 olarak isimlendirilmekte olup CC domain alan oluşumunda büyük öneme sahiptir. Çünkü ilgili bölge konukçu olmayan tütünde güçlü bir HR tepkiye neden olmaktadır. Fakat C-terminal bölgedeki 21 amino asit daha zayıf HR tepki oluşturmaktadır. *Erwinia amylovora* 'nın mesajcı harpin proteinleri ve *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* (*Xoc*) harpin proteinleri Çin 'de çevre dostu biyopestisid olarak geliştirilmiştir (Ji & ark., 2020). Bitki gelişimini, ürün verimini ve hastalık dayanıklılığını artıran biyopestisid harpin, toksik olmayan ve kalıntı bırakmayan etkilere sahiptir ancak bitki yapraklarındaki harpin reseptörleriyle interaksyona girdiği için biyoyararlanımı da zayıflamaktadır. Ayrıca *N-21* transgenik tütün 'de tütün mozayik virüsüne ve *Pectobacterium carotovora* subsp. *carotovora* 'ya dayanıklılık artmıştır. N21 peptiti solüsyon olarak bazı bitkilere uygulandığında *Botrytis cinerea* 'ya ve *Monilinia fructicola* 'ya konukçu bitkide dayanıklılık artışı, bitki gelişimine olumlu etkisi ve kuraklık dayanıklılığında artış rapor edilmiştir. Benzer şekilde *X. axonopodis* pv. *glycines* 'den HpaG 'nin N-terminali, *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* 'dan HrpZ'nin C-terminalindeki 216 amino asit, *P. syringae* pv. *phaseolicola* 'dan HrpZ 'nin C-terminalinde 200-300 amino asit bölgeleri şiddetli bir HR tepki için gerekli ve önemlidir (Alfano & ark., 1996 ; Lee & ark., 2001; Oh & ark., 2007; Ji & ark., 2011). Ji & ark., (2020), N21 peptitinin hastalık oluşumunu geciktirdiğini, hastalık şiddetini azalttığını, çilek ve domateste *Botrytis cinerea* 'ya dayanıklılığın arttığını, buğdayda eksojen N21 uygulamasının kök gelişimini ilerlettiğini, boy uzattığını, biber, domates ve diğer bitkilerde de kuraklık toleransını teşvik ettiğini rapor etmişlerdir. Özet olarak,

Hpa1_{Xoo} efektörünün N-terminal bölgesinde yer alan kısa bir bölge olan N21_{Hpa1} peptit parçası solüsyon olarak uygulandığında tütünde HR tepkisi uyandırmaktadır. N21_{Hpa1} peptit parçası, bütün halinde uygulanan Hpa1_{Xoo} efektörüne benzer etki göstermektedir. HR tepkimenin oluşumu harpinin N-terminal bölgesinde CC-yapılı domain alan oluşturmaya bağlıdır. Ancak efektör harpinin fonksiyon yapması için önemli olan CC-sarmal yapı, bitki yüzey reseptörlerince tanındığı için bitki efektöre karşı immün sistemini harekete geçirmekte ve biyoyararlanımı da azalmaktadır. İlgili çalışma da harpin fonksiyonuna odaklanılmış olup efektör-reseptör ilişkisinin ve HR 'nin moleküler doğası bilinmemektedir. Bu temel sonuç benzer şekilde proteinlerden biyopestisid geliştirilmesinde zemin oluşturmaya bakımından önemlidir.

Bitki HR ölümleri fungal ve bakteriyel infeksiyonlar haricinde oomycetes 'ler, virüsler gibi obligat patojenlerin yayılmasına engel olmaktadır. Virüs infeksiyonu, bitki hücre duvar sentezinde işlevsel olan bazı proteinlerin ve hücre duvarında değişimlere neden olan PR-2 ve HRGP gibi protein rezidülerinin üretiminde yeni düzenlemeleri teşvik etmektedir (Baebler & ark., 2014; Zheng & ark., 2013). Patates virüsü Y (PVY^{NTN}) ırkı patatesteki nekrotik hastalık belirtilerine neden olmakta ve patates dayanıklılık tepkisi olarak hücre duvar sentezinde işlev yapan proteinlerin üretimini tekrar düzenlenerek hücre duvarına yeni şekil verilmektedir (Otulak-Kozilek, Kozilek & Lockhart, 2018). Buna göre bitki hücre duvarının yapısal maddesi hidroksiprolince zengin bir glikoproteini (HRGP) olan ekstensin rezidüsü infeksiyon sonrası virüse duyarlı ve dayanıklı her iki patateslerde teşvik edilmiş ama HRGP 'nin düzeyi uyumsuz konukçu-patojen interaksyonunda uyumlu interaksiyona göre çok yüksek düzeyde tespit edilmiştir. Böylece virüsün konukçuya giriş noktasında ekstensinin miktarındaki artış hücre duvarına güç kazandırdığının göstergesidir (Otulak-Kozilek, Kozilek & Lockhart, 2018).

Gram (-) bitki patojenik bakteriler konukçuda infeksiyonu iletirmek için HR tepkiyi ve patojenisiteyle ilgili olarak T3SS sistemini kullanırlar. Çeşitli bitki patojenlerine ait efektörlerin biyokimyasal analiz sonuçları göstermiştir ki, T3SS efektörleri proteaz, fosfataz, ubikuitin ligaz, ribosiltransferaz, transkripsiyon aktivatörleri ve fosfotreonin liyaz gibi aktiviteleriyle konukçu bitkileri manipule etmektedirler (Nahar & ark., 2014). Patlıcan bakteriyel solgunluk etmeni *Ralstonia solanacearum* uyumlu ve uyumsuz konukçu-patojen interaksiyonlarında patojenisiteyi iletirmek ve HR tepkiyi uyandırmak için Hrp T3SS sistemini kullanırlar (Nahar & ark., 2014). İlgili patojende *rip* olarak isimlendirilen 72 efektör gen bulunmakta olup, bunlardan Rip36 geni Zn-bağlantılı proteaz aktiviteye sahiptir ve *Solanum torvum* 'da HR tepkiye neden olmaktadır. Bir avirülenslik (Avr) geni olan *Rip36* 'da yaratılan mutasyon ise bitkinin HR teşvik yeteneğini de yok etmektedir. Patojene ait avr proteinleri bitki R gen proteinleriyle tanınmakta ve efektör proteinlerin virülenslik fonksiyonları ortaya çıkmaktadır. Bitkilerin yabancı maddeleri/molekülleri keşif sistemlerinin temel mekanizmalarının ortaya çıkışı, tarımda uzun vadeli sürdürülebilir bir dayanıklılığın mühendislik çalışmalarına katkı sunacaktır.

Bitki HIR (Hypersensitive Induced Reaction) proteinleri, SPFH (stomatin/prohibitin/flotillin/HflK/C) protein üst-ailesine aittir ve HIR homologları arpa, çeltik, domates, biber, papaya, buğday, soya, elma, Arabidopsis, tütün gibi bitkilerde tanımlanmış, HIR izoformları ise hücre içinde, hücre membranında, tonoplastlarda, endosomlarda bulunmaktadır, bitki immünitesini harekete geçiren savunma sistemlerinde görev almaktadırlar. Fungal ve bakteriyel infeksiyon sırasında miktarı yükselmekte (Zhou & ark., 2010; Qi & ark., 2011; Zhou & ark., 2012; Liu & ark., 2013; Xiang & ark., 2015), aynı zamanda avirulent patojenlerce uyumsuz konukçu-patojen interaksiyonu sırasında en üst seviyeye çıkarak

bitkileri korumaktadırlar (Chen & ark., 2012; Liu & ark., 2013; Yu & ark., 2013). HIR proteinleri bitki hücre yüzey reseptörleri olan lösince zengin tekrarlı (LRR) proteinlerle fiziksel temas kurarak interaksiyona girer, bazı bitkilerde HIR 'ın miktarını artırırken bazılarında ise azaltmaktadır (Daněk, Valentová & Martinec, 2016). Böylece HIR proteinleri patojen infeksiyonlarına karşı bitki dayanıklılığında önemli rol oynayan HR 'nin gelişimine yardım etmektedir.

HIR (Hypersensitive-Response Protein) proteinleri benzer şekilde biber, çeltik ve buğdayda bakteriyel patojenleri engellemede hayati öneme sahiptirler (Jung & Hwang 2007; Zhou & ark., 2009; Duan & ark., 2013). Biberde CaHIR1 proteini yapraklarda *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* 'ya karşı programlı hücre ölümlerini düzenlemektedir. Buğdayda ise pas hastalığıyla infekteli bitkilerde infekte olmayanlara göre TaHIR proteinlerinin transkript miktarı çok yüksek seviyelere çıkmakta ve uyumsuz konukçu-patojen reaksiyonlarında infekteli bitkiyi korumaktadır. Elma 'da *MdHIR4* gen proteini (Zhau & ark., 2019) ile *Arabidopsis* te AtMIR1 proteini (Lv & ark., 2017) plazma membranında bulunmakta ve patojenlerin istilasına engel olmaktadır. Birçok bitki türlerinde biyotik stresle bağlantılı bitki HR tepki proteinleri olan HIR hastalık dayanıklılık tepkimelerinde patojen istilasını engellemektedir, ancak bu proteinlerin moleküler mekanizması fazla bilinmemektedir.

Biberde özel HR genlerinin bitkiyi korumada tek başına yeterli olmadığı, patojenin saldırdığı konukçu hücrelerinde ölümle yıkımlar yaptığı ve HR 'nin ileri aşamalarda işlevsel olduğu rapor edilen bir çalışmada genel savunma tepki (GDR: General Defense Response) 'yi kodlayan genlerin (*gds* genleri) olduğu ve bunların teşvik eşliğinin düşük, patojene özel olmayan ve ayrıca doku yıkıcı aktivitesi olmadığı bildirilmiştir (Szarka & ark., 2022). Özel HR genlerinin gereksiz hatta bitkiye yük olduğunu rapor eden araştırmacılar biberde GDR sisteminin iki resesif genle (*gdr* 1 + 2)

kontrol edildiğini, HR genleri çevresel faktörlerle fonksiyon yaparken GDR genlerinin çevreden bağımsız çalıştığını rapor etmişlerdir. Bu ilginç çalışmaya göre GDR genleri bütün bitkilerde mevcut olup, özel HR genleri ise son derece nadir görülmektedir. Üstelik GDR sistemi bitki immünitesine de destek olmaktadır. Bugüne kadar standart HR fenomeninden farklı bir yaklaşıma sahip olan GDR sistemi bitki sağlığı için diğer bitkilerde de araştırmaya değer bir konudur.

HR 'nin Moleküler Fizyolojisi

Bitki HR hücre ölümleri avirulent patojenlerce teşvik edilen hastalık dayanıklılığı ile ilgili bir savunma tepkimesidir ve patojenin girişini ve ardından yayılmasını önlemek için infeksiyon noktasında nekrotik lezyonların oluşumudur (Chen & ark., 2014). HR ölümünün gerçekleşmesi için infekteli dokularda organize bir şekilde nitrik oksit (NO) ve hidrojen peroksitin (H_2O_2) eş zamanlı olarak üretilmesi gerekir (Delledonne & ark., 2001). Bunun için NO ve H_2O_2 'nin HR ölümünü düzenleyen genlerin ve transkripsiyonun tekrar programlanması gerekir. HR ile ilgili Salisilik Asit, PR-1 genlerinin bağlantısı olup, diğer hormonlar jasmonik asitle de bağlantılıdır. PR-1 grubu genlerinin promotör bölgeleri genellikle stresle-ilişkili TF 'lerinin (bunlarda WRKY, HD-ZIP, NAC, ERF, C2H2, ve GATA gibi transkripsiyon faktörleri) bağlanma bölgelerine sahiptir (Almeida-Silva & Venancio, 2022).

Biyotik ve abiyotik streslere bitki tepkimelerinin düzenleyicilerinden olan Transkripsiyon Faktörleri (TFs) ailesinden ZIP, NAC, MYB ve WRKY 'nin üyeleri savunma genlerinin ifade edilmesinde işlevseldir (Le Hénaff & ark., 2013). Bunlar bitkilere ve verilen tepkimelere bağlı olarak pozitif veya negatif düzenleyicilerdir. Bazı NAC (NAM, ATAF1/2, CUC2) proteinleri HR 'de hücre ölümlerini teşvik eden patogenezis ile ilgili-savunma genlerini harekete geçirmektedir (Seo & ark., 2010). Domates NAC

geni olan SINAC35, tütünde biyotik stres toleranslığını artırmakta ve *Pseudomonas soloanacearum* 'a dayanıklılık sağlamaktadır (Wang & ark., 2016). Buğdayda *TaNAC30* geni sarı pas enfeksiyonu sırasında teşvik edilmekte ancak PR (pathogenesis-related) protein genlerini ve hidrojen peroksit birikimini engellediği için hastalık dayanıklılığının negatif düzenleyicisi olarak çalışmaktadır (Wang B. & ark., 2018). *Arabidopsis thaliana* 'da NAC transkripsiyon faktörlerinden olan NAC4, patojenle teşvik edilen HR ölümlerinin düzenleyicilerindendir (Lee & ark., 2017). NAC4 'ün *Arabidopsis* 'deki esas hedeflediği genler HR 'nin negatif düzenleyici genleri *LURP1*, *WRKY40* ve *WRKY54* 'dür. Adı geçen ilgili genler NAC4 ile susturularak HR ölümleri teşvik edilmektedir. Ancak NAC4 TF 'lerin aktivitesi bir mikro RNA olan *mir164* ile negatif olarak engellenerek HR ölümlerinin düzeyi immün tepki sırasında ayarlanmaktadır. Bu çalışmadan elde edilen ilginç bir sonuçta *NAC4* ve *mir164* genleri HR ölümlerinde önemli roller üstlenmiş olmasına rağmen bu ölüm fenomeni patojen dayanıklılığını kapsamamaktadır. Araştırmacılar sonuçlardaki HR-ölümlerinin ETI-immün bağışıklıkla ilgili olmayabileceğini rapor etmişlerdir. Yeni bir NAC TF üyesi olan *BnaNAC56*, kanolada biyotik/abiyotik faktörlerle ROS birikimini ve HR-benzeri ölümleri teşvik etmiş ancak fizyolojik ölçümlerle ilgili verilerin sınırlı olmasından dolayı NAC TF 'lerinin ROS-bağılantılı HR ölümlerini düzenleme mekanizması henüz bilinmemektedir (Chen & ark., 2017). Yine *Arabidopsis* 'te bulunan diğer transkripsiyon faktörü MYB30 hastalık dayanıklılığında ve hipersensitif hücre ölümlerinde pozitif bir regülatör olarak çalışmaktadır (Marino & ark., 2013). MYB30 'un aktivitesi sadece patojenlerle değil aynı zamanda bitki hücreleriyle de düzenlenmektedir. MYB30, ubikuitinasyona maruz kalınca proteozomal parçalanmaya uğramakta ve HR ölümlerini de yavaşlatmaktadır. Bakteriyel inokulasyon sonrası ubikuitinasyon aktivitesi mutant varyetelerde MYB30 transkriptleri inokulasyon zon bölgesinde birikerek HR ölümünü artırmaktadır. Avirülen *P.*

syringae pv. *tomato* DC3000 *AvrRpm1* ırkıyla yapılan çalışmada *Arabidopsis* yapraklarında gelişen HR lezyonlarında prolin dehidrogenaz aktivitesi ölçülmüştür (Monteoliva & ark., 2014). Mekanizması bilinmemekle beraber, proDH metabolizması oksidatif patlamayı ve HR ölümlerini artırmaktadır. Özellikle bitkilerin stres adaptasyonlarında prolin katabolizmasına ve amino asit içeriğine olan duyarlılığı artmakta olup, buna bağlı olarak stresin etkisini hafifletmek için redoks homeostazı, yedek enerji deposu ve besin maddelerinin dönüşümü etkilenmektedir (Liang & ark., 2013).

Cladosporium fulvum ile infekteli ve ölmekte olan domates 'te patojene tepki sırasında HR 'nin düzenleyici mekanizmaları ile sistemik immün yanıt sinkronize olarak zirveye ulaşmaktadır (Etalo & ark., 2013). Ölmekte olan fidelerde HR tepki abiyotik stres koşullarında (%100 bağıl nem ve 33°C 'de) baskılanmakta, şartlar tekrar normale döndüğünde (%70 bağıl nem ve 20°C 'de) ise HR sistemik olarak teşvik edilmeye başlamaktadır. Savunma tepkimeleri artarken salisilik asit ve etilen de sistemde yer almaya başlamış, HR metaboliteri olarak aromatik amino asitler ve aromatik sekonder metabolitler türemeye başlamış, HR yüksek enerji gerektirdiği için alternatif enerji kaynaklarına yönelim gözlenmiş, ölmekte olan bitkilerde HR ile ilgili transkriptom değişimlerinin düzenlenmesinde WRKY faktörlerinin önemli roller üstlendiği görülmüştür. Domates fonksiyonel genomiks veri tabanına kayıtlı olan gen kümelerinin çoğunluğunun HR tepkime de işlevsel genler olduğu ve bunların da amino asit transporterlerini kodlayan genler, MAP kinazlar, bir dizi WRKY transkripsiyon faktörleri ve kalsiyum ile kalmodulin sinyalizasyon ağ sisteminde çalışan genler olduğu ortaya çıkarılmıştır (Fei & ark., 2011; Etalo & ark., 2013). Bu genlerin dışında diğer gen gruplarından, reseptör-benzeri protein kinazları kodlayan genler, protein kinazlar, fosfolipid sinyalizasyon ağ sisteminin genleri, jasmonik asit- ve etilen-aracılı sinyal yolları, oksidatif stres ve fonksiyonu bilinmeyen birçok genler aynı gen

kümesinde yer almaktadır. Önemli diğer sonuçta bu genlerin promoter bölgelerinin W-box baz dizisine sahip olması (WRKY Transkripsiyon Faktörlerinin bağlandığı motif dizisidir) özellikle WRKY transkriptlerinin/proteinlerinin HR 'nin esas düzenleyicilerinden olduğunu göstermektedir. Bitki WRKY TF 'leri karbonhidrat sentezi, yaşlanma ve sekonder metabolit üretiminde rol oynamakta olup biyotik saldırılarda WRKY kapsamındaki çeşitli genler aktiflenmeye başlamaktadır (Hussain & ark., 2019).

HR-Hücre Ölümünde ROS, NO ve SA İnteraksiyonu

Konukçuya özgü olmayan patojen infeksiyonunda, HR-bağımlı hücre ölümleri için ROS ve NO önemli sinyal aracı molekülleridir. Patojen infeksiyonlarına bağlı olarak ortaya çıkan ROS ve NO 'ler bitkinin biyotik strese adapte olmasını sağladığı için konuyla ilgili birçok derleme çalışmalar yapılmıştır (Torres, 2010; Mittler & ark., 2011; Bellin & ark., 2013; Mur & ark., 2013; Liu & Zhang 2021; Lukan & Coll 2022). Bitki savunma tepkimelerinde HR gelişimi için ROS üretimi NO ile düzenlenmektedir. Bitkilerde NO 'in kaynağı bilinmemekle beraber nitrat redüktaz enzimiyle üretilmektedir (Gupta & ark., 2011). ROS ise bitkilerin normal metabolizmaları sırasında yan ürün olarak kloroplast, mitokondri ve peroksizomlarda sürekli üretilmektedir (Torres, 2010). Her iki madde arasında çapraz bağlantı vardır ve biyotik stres sırasında bitkinin primer metabolizması ve hormonal sinyalizasyon sistemiyle ilgili genlerin aktivasyonu düzenlenmektedir. NO, immün tepki sinyalizasyon ağ sistemindeki proteinlerin transkripsiyon sonrası nitrozilasyonla düzenlenmesine neden olmakta, ROS 'da bu düzenlemeyi etkilemektedir.

Aralarında çapraz iletişim bulunan ROS ve NO 'in bitki hastalık savunma tepkimelerinde ki esas rolü sistemik kazanılmış dayanıklılık (SAR; Systemic Acquired Resistance) 'da anahtar göreve sahip olan bir salisilik asit reseptörü NPRG1 (Nonexpresser

of Pathogenesis-Related Genes 1) proteininin fonksiyonu üzerindedir (Saleem, Fariduddin & Castroverde, 2021). Patojen saldırısından sonra NPR1 konformasyon değiştirir ve nükleusa transfer olur ki, bu savunma genlerinin aktivasyonu için gereklidir (Tada & ark., 2008). NPR1 'in nükleusa göçü H_2O_2 'nin sitoplazmik konsantrasyonu arttığı zaman engellenmektedir (Peleg-Grossman & ark., 2010). Arabidopsis 'te infeksiyon sonrası ROS üretiminden sorumlu AtRBOHD proteini (Suzuki & ark., 2011) nitrozile olmaktadır (Yun & ark., 2011), ama H_2O_2 birikimi için NO gereklidir (Rasul & ark., 2012). NO ve ROS arasındaki bu çetrefilli koordinasyonun mekansal ve zamansal karakteristik özellikleriyle ilgili analizlere ihtiyaç vardır. SAR 'ın teşviki de immün tepkide iki önemli metabolit olan N-hidroksipipekolik asit (NHP) ve Salisilik Asit (SA) kontrolü altındadır (Hartmann & Zeier, 2019).

Alternatif olarak ROS ve NO infeksiyon sırasında patojen tarafından da üretilmektedir. Bu bağlamda HR tepkimeyi farklı bir perspektiften ele alırsak, nekrotrofik *Botrytis cinerea* konukçuyu infekte ederken ürettiği NO bitkiye difüze olur ve HR 'yi tetikler (Turrión-Gómez & Benito, 2011). *Magnaporthe oryzae* ve külleme etmeni *Blumeria graminis* de benzer şekilde apresorium oluşumu sırasında ürettiği NO 'i bitkiye transfer eder (Prats, Carver & Mur, 2008; Samalova & ark., 2013). Ancak fungusun ürettiği NO, bitkide HR-ölümüyle infeksiyonu iletmemekte olup NO engelleyicilerin uygulanması da arpada *M. oryzae* 'nin patojenisitesini çok azaltmaktadır. Dolayısıyla HR-ölümü nekrotrofiklerden ziyade biyotrofik organizmalara engel olmak için önemlidir. ROS içinde benzer hipotezler geliştirilebilir.

Bir asırı aşkın süredir çalışılmasına rağmen halen aydınlatılamayan bitki HR-hücre ölümünün temel mekanizmasıyla ilgili çalışmalar sürdürülmektedir. Aslında bu konu ele alan kişinin bakış açısıyla da ilgilidir. Örneğin Lukan & Coll (2022) derlemesinde programlı hücre ölümü-dayanıklılık konusunu ROS ve

SA bağlantısıyla ele almış, NO 'in önemine hiç değinmemiştir. Mittler & ark., (2011) ROS sinyalizasyon ağ sisteminde NO 'in rolünü değerlendirmemiştir.

Programlı hücre ölümü ve/veya HR, bitki-patojen interaksiyonlarının başlangıç aşamalarında yer alan daima oksidatif patlamayla ilgilidir (Vranová, Inzé & Van Breusegem, 2002). Bir hormon olan salisilik asit, bitki savunma sinyallerinin üretilmesinde önemli rollere sahiptir ve patojen infeksiyonu sonrası sentezi ve birikimi artar (Saleem, Fariduddin & Castroverde, 2021). ETI-bağışıklıkta hücre ölümlerini kontrol etmek amacıyla çift fonksiyon yapmaktadır (Radojčić, Li & Zhang, 2018).

SONUÇ

Bitkilerde HR tepkimesi bitkiye ait hücre içi bir çok faktörlerin dahil olduğu karmaşık bir olaydır. Uzun yıllardan beri, bitkilerin biyotik-patojen stresıyla mücadele edebileceği moleküler düzeyde ıslah çalışmaları tasarlanmıştır halen tasarlanmaktadır. Fakat patojenlerin sürekli evrimleşmesinden dolayı bu tarz yöntemlerle bitkilerin hastalık gelişimine engel olma çabası da bir süre sonra yetersiz kalmaktadır. Patojen saldırısını takiben bitkilerin hayatta kalabilmesi için tek bir faktör değil birçok faktörlerin aynı anda ele alındığı geniş kapsamlı çalışmalara odaklanılmalıdır. Bitkiler biyotik stres tepkisine alternatif yollar geliştirirken esas olarak enerji homeostazı ve metabolik değişkenlik önemle göz önünde bulundurulmalıdır. Bir patojene ait Avr faktörüne bir bitki duyarlılık gösterirken, diğeri dayanıklılık gösteriyorsa, aslında bütün bu gelişmelerin temeli yine bitki varyetelerinin genetik ve metabolik karakterleriyle ilgilidir. Bitkilerin biyotik stres toleranslığını teşvik etmek veya iyileştirmek için hedef genler ile ara veya ana metabolitlerin bağlantı yollarıyla bunların gerisindeki mekanizmaların açığa çıkarılmasında transkriptomiks, metabolomiks, iyonomiks gibi omiks teknolojilerinin önemini de

tekrar vurgulamak gerekir. Bütün amaç bitkinin arazide her türlü stres koşullarında performansını ve prodüktivitesini artırmaktır. Bitki hastalık dayanıklılık fenomeni olarak konukçuya özgü olmayan HR tepki kantitatif bir dayanıklılıktır, bir çok genleri kapsayan poligenik özelliktedir, bitkiye kısmı dayanıklılık sağlar ve monogenik olan kalitatif dayanıklılıktan daha değerlidir. Bu nedenle HR mekanizmasının bütüncül bir yaklaşımla analiz edilmesi gerekir.

Kaynakça

Agarwal, R., Padmakumari, A. P., Bentur, J. S. & Nair, S. (2016). Metabolic and transcriptomic changes induced in host during hypersensitive response mediated resistance in rice against the Asian rice gall midge. *Rice (NY)*, 9 (1), 5. [Doi: 10.1186/s12284-016-0077-6](https://doi.org/10.1186/s12284-016-0077-6)

Alazem, M. & Lin, N. S. (2017). Antiviral roles of abscisic acid in plants. *Frontiers of Plant Science*, 8, 1760. [Doi: 10.3389/fpls.2017.01760](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01760)

Alfano, J. R., Baurer, D. W., Milos, T. M. & Collmer, A. (1996). Analysis of the role of the *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* HrpZ harpin in elicitation of the hypersensitive response in tobacco using functionally non-polar hrpZ deletion, mutations, truncated HrpZ fragments and hrmA mutations. *Molecular Microbiology*, 19 (4), 715-728.

Almeida-Silva, F. & Venancio, T. M. (2022). Pathogenesis-related protein 1 (PR-1) genes in soybean: Genome-wide identification, structural analysis and expression profiling under multiple biotic and abiotic stresses. *Gene*, 809, 146013. [Doi: 10.1016/j.gene.2021.146013](https://doi.org/10.1016/j.gene.2021.146013)

Baebler, S., Witek, K., Petek, M., Stare, K., Tušek-Žnidarič, M., Pompe-Novak, M., Renaut, J., Szajko, K., Strzelczyk-Żyta, D., Marczewski, W., Morgiewicz, K., Gruden, K. & Hennig, J. (2014). Salicylic acid is an indispensable component of the *Ny-1* resistance-gene-mediated response against *Potato virus Y* infection in potato. *Journal of Experimental Botany*, 65, 1095-1109. [Doi: 10.1093/jxb/ert447](https://doi.org/10.1093/jxb/ert447)

Bellin, D., Asai, S., Delledonne, M. & Yoshioka, H. (2013). Nitric oxide as a mediator for defense responses. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26 (3), 271-277.

Bot, P, Mun B., G, Imran, Q., M, Hussain, A., Lee, S. U., Loake, G. & Yun, B. W. (2019). Differential expression of AtWAKL10 in response to nitric oxide suggests a putative role in biotic and abiotic stress responses. *PeerJ*, e7383.

Chen, J. P., Yu, X. M., Zhao, W. Q., Li, X., Meng, T., Liu, F., Yang, W. X., Zhang, T. & Liu, D. Q. (2012). Temporal and tissue-specific expression of wheat TaHIR2 gene and resistant role of recombinant protein during interactions between wheat and leaf rust pathogen. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 79, 64-70.

Chen, J., Vandelle, E., Bellin, D. & Delledonne, M. (2014). Detection and function of nitric oxide during the hypersensitive response in *Arabidopsis thaliana*: where there's a will there's a way. *Nitric Oxide: Biology and Chemistry*, 43, 81-88. Doi: 10.1016/j.niox.2014.06.008

Chen, Q., Niu, F., Yan, J., Chen, B., Wu, F., Guo, X., Yang, B. & Jiang, Y. Q. (2017). Oilseed rape NAC56 transcription factor modulates reactive oxygen species accumulation and hypersensitive response-like cell death. *Physiologia Plantarum*, 160 (2), 209-221. Doi: 10.1111/ppl.12545

Daněš, M., Valentová, O. & Martinec, J. (2016). Flotillins, Erlins, and HIRs: from animal base camp to plant new horizons. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 35 (4), 191-214.

Delledonne, M., Zeier, J., Marocco, A. & Lamb, C. (2001). Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98 (23), 13454-13459.

Duan, Y., Guo, J., Shi, X., Guan, X., Liu, F., Bai, P., Huang, L. & Kang, Z. (2013). Wheat hypersensitive-induced reaction genes

TaHIR1 and TaHIR3 are involved in response to stripe rust fungus infection and abiotic stresses. *Plant Cell Reports*, 32 (2), 273-283.

Etalo, D. W., Stulemeijer, I. J., van Esse, H. P., de Vos, R. C., Bouwmeester, H. J. & Joosten, M. H. (2013). System-wide hypersensitive response-associated transcriptome and metabolome reprogramming in tomato. *Plant Physiology*, 162 (3), 1599-1617. Doi: [10.1104/pp.113.217471](https://doi.org/10.1104/pp.113.217471)

Fei, Z., Joung, J.-G., Tang, X., Zheng, Y., Huang, M., Lee, J. M., McQuinn, R., Tieman, D. M., Alba, R., Klee, H. J. & Giovannoni, J. J. (2011). Tomato Functional Genomics Database: a comprehensive resource and analysis package for tomato functional genomics. *Nucleic Acids Research*, 39, D1156-D1163.

Fernandes, G. W. & Negreiros, D. (2001). The occurrence and effectiveness of hypersensitive reaction against galling herbivores across host taxa. *Ecological Entomology*, 26, 46-55.

Finatto, T., Viana, V. E., Woyann, L. G., Busanello, C., Maia, L. C. D. & Oliveira, A. C. D. (2018). Can WRKY transcription factors help plants to overcome environmental challenges?. *Genetics and Molecular Biology*, 41, 533-544.

Gupta, K. J., Fernie, A. R., Kaiser, W. M. & van Dongen, J. T. (2011). On the origins of nitric oxide. *Trends in plant science*, 16(3), 160-168.

Hartmann, M. & Zeier, J. (2019). N-hydroxypipicolinic acid and salicylic acid: a metabolic duo for systemic acquired resistance. *Current Opinion in Plant Biology*, 50, 44-57.

Heath, M. C. (2000). "Hypersensitive Response-Related death" in Programmed Cell Death in Higher Plants. eds E. Lam, H Fukuda, J Greenberg (Dordrecht: Springer Netherlands), 77-90. Doi: [10.1007/978-94-010-0934-8_6](https://doi.org/10.1007/978-94-010-0934-8_6)

Hussain, A., Noman, A., Khan, M. I., Zaynab, M., Aqeel, M., Anwar, M., Ashraf, M. F., Liu, Z., Raza, A., Mahpara, S., Bakhsh, A. & He, S. (2019). Molecular regulation of pepper innate immunity and stress tolerance: An overview of WRKY TFs. *Microbial Pathogenesis*, 135, 103610. [Doi: 10.1016/j.micpath.2019.103610](https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.103610)

Huysmans, M., Coll, N. S. & Nowack, M. K. (2017). Dying two deaths—programmed cell death regulation in development and disease. *Current opinion in plant biology*, 35, 37-44.

Ji, Z., Song, C., Lu, X. & Wang, J. (2011). Two coiled-coiled of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* harpin differ in oligomerization and hypersensitive response induction. *Amino Acids*, 40 (2), 381-392.

Ji, Z. L., Yu, M. H., Ding, Y. Y., Li, J., Zhu, F., He, J. X. & Yang, L. N. (2020). Coiled-coil N21 of Hpa1 in *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* promotes plant growth, disease resistance and drought tolerance in non-host via eliciting HR and regulation of multiple defense response genes. *International Journal of Molecular Sciences*, 22 (1), 203. [Doi: 10.3390/ijms22010203](https://doi.org/10.3390/ijms22010203)

Jung, H. W. & Hwang, B. K. (2007). The leucine-rich repeat (LRR) protein, CaLRR1, interacts with the hypersensitive induced reaction (HIR) protein, CaHIR1, and suppresses cell death induced by the CaHIR1 protein. *Molecular Plant Pathology*, 8 (4), 503-514. [Doi: 10.1111/j.1364-3703.2007.00410.x](https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2007.00410.x)

Keen, N. T. (1990). Gene-for-gene complementarity in plant-pathogen interactions. *Annual Review of Genetics*, 24, 447-463. [Doi: 10.1146/annurev.ge.24.120190.002311](https://doi.org/10.1146/annurev.ge.24.120190.002311)

Le Hénaff, G., Profizi, C., Courteaux, B., Rabenoelina, F., Gérard, C., Clément, C., Baillieul, F., Cordelier, S. & Dhondt-Cordelier, S. (2013). Grapevine NAC1 transcription factor as a convergent node in developmental processes, abiotic stresses, and

necrotrophic/biotrophic pathogen tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 64 (16), 4877-4893. Doi: 10.1093/jxb/ert277

Lee, J., Klessig D. F. & Nürnberger, T. (2001). A harpin binding site in tobacco plasma membranes mediates activation of the patogenesis-related gene HIN1 independent of extracellular calcium but dependent on mitogen-activated protein kinase activity. *The Plant Cell*, 13 (5), 1079-1093. Doi: 10.1105/tpc.13.5.1079

Lee, M. H., Jeon, H. S., Kim, H. G. & Park, O. K. (2017). An Arabidopsis NAC transcription factor NAC4 promotes pathogen-induced cell death under negative regulation by microRNA164. *The New Phytologist*, 214 (1), 343-360. Doi: 10.1111/nph.14371

Lewandowska, M., Keyl, A. & Feussner, I. (2020). Wax biosynthesis in response to danger: its regulation upon abiotic and biotic stress. *The New Phytologist*, 227 (3), 698-713. Doi: 10.1111/nph.16571

Liang, X., Zhang, L., Natarajan, S. K. & Becker, D. F. (2013). Proline mechanisms of stress survival. *Antioxidants & Redox Signaling*, 19 (9), 998-1011. Doi: 10.1089/ars.2012.5074

Liu, F., Yu, X., Zhao, W., Chen, J., Goyer, C., Yang, W. & Liu, D. (2013). Effects of the leaf rust pathogen on expression of TaHIR4 at the gene and protein levels in wheat. *Journal of Plant Interactions*, 8 (4), 304-311. Doi: 10.1080/17429145.2013.823247

Liu, H., Qin, J., Fan, H., Cheng, J., Li, L. & Liu, Z. (2017). Genome-wide identification, phylogeny and expression analyses of SCARECROW-LIKE (SCL) genes in millet (*Setaria italica*). *Physiology and Molecular Biology of Plants: An International Journal of Functional Biology*, 23 (3), 629-640. Doi: 10.1007/s12298-017-0455-6

Liu, Y. & Zhang, H. (2021). Reactive oxygen species and nitric oxide as mediators in plant hypersensitive response and

stomatal closure. *Plant Signaling and Behavior*, 16 (12), 1985860. [Doi: 10.1080/15592324.2021.1985860](https://doi.org/10.1080/15592324.2021.1985860)

Lu, M., Tang, X. & Zhou, J. M. (2001). Arabidopsis NHO1 is required for general resistance against *Pseudomonas* bacteria. *The Plant Cell*, 13 (2), 437-447.

Lukan, T. & Coll, A. (2022). Intertwined roles of reactive oxygen species and salicylic acid signaling are crucial for the plant response to biotic stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (10), 5568. [Doi: 10.3390/ijms23105568](https://doi.org/10.3390/ijms23105568)

Lv, X., Jing, Y., Xiao, J., Zhang, Y., Zhu, Y., Julian, R. & Lin, J. (2017). Membrane microdomains and the cytoskeleton constrain AtHIR1 dynamics and facilitate the formation of an AtHIR1-associated immune complex. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 90 (1), 3-16. [Doi: 10.1111/tpj.13480](https://doi.org/10.1111/tpj.13480)

Marino, D., Froidure, S., Canonne, J., Ben Khaled, S., Khafif, M., Pouzet, C., Jauneau, A., Roby, D. & Rivas, S. (2013). Arabidopsis ubiquitin ligase MIEL1 mediates degradation of the transcription factor MYB30 weakening plant defence. *Nature Communications*, 4, 1476. [Doi: 10.1038/ncomms2479](https://doi.org/10.1038/ncomms2479)

Mittler, R., Vanderauwera, S., Suzuki, N., Miller, G., Tognetti, V. B., Vandepoele, M., Gollery, V. S., Shulaev, V. & Van Breusegem, F. (2011). ROS signaling: the new wave?. *Trends in Plant Science*, 16 (6), 300-309. [Doi: 10.1016/j.tplants.2011.03.007](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.03.007)

Monteoliva, M. I., Rizzi, Y. S., Cecchini, N. M., Hajirezaei, M. R. & Alvarez, M. E. (2014). Context of action of proline dehydrogenase (ProDH) in the hypersensitive response of Arabidopsis. *BMC Plant Biology*, 14, 21. [Doi: 10.1186/1471-2229-14-21](https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-21)

Mur, L. A., Mandon, J., Persijn, S., Cristescu, S. M., Moshkov, I. E., Novikova, G. V., Hall, M. A., Harren, F. J.,

Hebelstrup, K. H. & Gupta, K. J. (2013). Nitric oxide in plants: an assessment of the current state of knowledge. *AoB PLANTS*, 5, pls052. [Doi: 10.1093/aobpla/pls052](https://doi.org/10.1093/aobpla/pls052)

Mysore, K. S. & Ryu, C. M. (2004). Nonhost resistance: how much do we know?. *Trends in plant science*, 9 (2), 97-104.

Nahar, K., Matsumoto, I., Taguchi, F., Inagaki, Y., Yamamoto, M., Toyoda, K., Shiraishi, T., Ichinose, Y. & Mukaihara, T. (2014). *Ralstonia solanacearum* type III secretion system effector Rip36 induces a hypersensitive response in the wild eggplant *Solanum torvum*. *Molecular Plant Pathology*, 15 (3), 297-303. [Doi: 10.1111/mpp.12079](https://doi.org/10.1111/mpp.12079)

Nawrath, C., Schreiber, L., Franke, R. B., Geldner, N., Reina-Pinto, J. J. & Kunst, L. (2013). Apoplastic diffusion barriers in Arabidopsis. The arabidopsis book (Arabidopsis Book), 11, e0167. [Doi: 10.1199/tab.0167](https://doi.org/10.1199/tab.0167)

Oh, J., Kim, J. G., Jeon, E., Yoo, C. H., Moon, J. S., Rhee, S. & Hwang, I. (2007). Amyloidogenesis of type III-dependent harpins from plant pathogenic bacteria. *Journal of Biological Chemistry*, 282 (18), 13601-13609. [Doi: 10.1074/jbc.M602576200](https://doi.org/10.1074/jbc.M602576200)

Otulak-Kozileł, K., Kozileł, E. & Lockhart, B. E. (2018). Plant cell wall dynamics in compatible and incompatible potato response to infection caused by Potato virus (PVYNTN). *International Journal of Molecular Sciences*, 19 (3), 862. [Doi: 10.3390/ijms19030862](https://doi.org/10.3390/ijms19030862)

Peleg-Grossman, S., Melamed-Book, N., Cohen, G. & Levine A. (2010). Cytoplasmic H₂O₂ prevents translocation of NPR1 to the nucleus and inhibits the induction of PR genes in Arabidopsis. *Plant Signaling and Behavior*, 5, 1401-1406.

Prats, E., Carver, T. L. & Mur, L. A. (2008). Pathogen-derived nitric oxide influences formation of the appressorium

infection structure in the phytopathogenic fungus *Blumeria graminis*. *Research in Microbiology*, 159, 476-480.

Qi, Y., Tsuda, K., Nguyen, I., Wang, X., Lin, J., Murphy, A. S., Glazebrook, J., Thordal-Christensen, H. & Katagiri, F. (2011). Physical association of Arabidopsis hypersensitive induced reaction proteins (HIRs) with the immune receptor RPS2. *The Journal of Biological Chemistry*, 286 (36), 31297-31307. Doi: 10.1074/jbc.M110.211615

Radojičić, A. Li, X. & Zhang, Y. (2018). Salicylic acid: a double-edged sword for programmed cell death in plants. *Frontiers in plant science*, 9, 1133.

Rasul, S., Dubreuil-Maurizi, C., Lamotte, O., Koen, E., Poinssot, B., Alcaraz, G., Wendehenne, D. & Jeandroz, S. (2012). Nitric oxide production meditates oligogalacturonide-triggered immunity and resistance to *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell and Environment*, 35, 1483-1499.

Ren, H., Zhao, X., Li, W., Hussain, J., Qi, G. & Liu, S. (2021). Calcium signaling in plant programmed cell death. *Cells*, 10(5), 1089.

Saleem, M., Fariduddin, Q. & Castroverde, C. (2021). Salicylic acid: A key regulator of redox signalling and plant immunity. *Plant Physiology and Biochemistry*, 168, 381-397. Doi: 10.1016/j.plaphy/2021.10.011

Samalova, M., Johnson, J., Illes, M., Kelly, S., Fricker, M. & Gurr, S. (2013). Nitric oxide generated by the rice blast fungus *Mahnaportha oryzae* drives infection. *New Phytologist*, 197, 207-222.

Seifi, H. S. & Shelp, B. J. (2019). Spermine differentially refines plant defense responses against biotic and abiotic stresses. *Frontiers in Plant Sciences*, 10, 117. Doi: 10.3389/fpls.2019.00117

Seo, P. J., Kim, M. J., Park, J. Y., Kim, S. Y., Jeon, J., Lee, Y. H., Kim, J. & Park, C. M. (2010). Cold activation of a plasma membrane-tethered NAC transcription factor induces a pathogen resistance response in Arabidopsis. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 61 (4), 661-671. Doi: 10.1111/j.1365-313X.2009.04091.x

Stackman, E. C. (1915). Relation between *Puccinia graminis* and plants highly resistant to its attack. *Journal of Agricultural Research*, 4, 193-200.

Suzuki, N., Miller, G., Morales, J., Shulaev, V., Torres, M. A. & Mittler, R. (2011). Respiratory burst oxidases: the engines of ROS signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 14, 691-699.

Szarka, J., Timár, Z., Hári, R., Palotás, G. & Péterfi, P. (2022). Generak defense response under biotic stress and its genetics at pepper (*Capsicum annum* L.). *Sustainability*, 14 (11), 6458. Doi: 10.3390/su14116458

Tada, Y., Spoel, S. H., Pajerowska-Mukhtar, K., Mou, Z., Song, J., Wang, C., Zou, J. & Dong, X., (2008). Plant immunity requires conformational changes [corrected] of NPR1 via S-nitrosylation and thioredoxins. *Science*, 321, 952-956.

Tao, Y., Xie, Z., Chen, W., Glazebrook, J., Chang, H. S., Han, B., Zhu, T., Zou, G. & Katagiri, F. (2003). Quantitative nature of Arabidopsis responses during compatible and incompatible interactions with the bacterial pathogen *Pseudomonas syringae*. *The Plant Cell*, 15 (2), 317-330.

Torres, M. A., (2010). ROS in biotic interactions. *Physiologia plantarum*, 138 (4), 414-429.

Turrion-Gomez, J. L. & Benito, E. P. (2011). Flux of nitric oxide between the necrotrophic pathogen *Botrytis cinerea* and the

host plant. *Molecular Plant Pathology*, 12 (6), 606-616. Doi: 10.1111/j.1364-3703.2010.00695.x

Vranová, E., Inzé, D. & Van Breusegem, F. (2002). Signal transduction during oxidative stress. *Journal of experimental botany*, 53(372), 1227-1236.

Wang, G., Zhang, S., Ma, X., Wang, Y., Kong, F. & Meng, Q. (2016). A stress-associated NAC transcription factor (SINAC35) from tomato plays a positive role in biotic and abiotic stresses. *Physiologia Plantarum*, 158 (1), 45-64. Doi: 10.1111/ppl.12444

Wang, X., Zhang, L., Ji, H., Mo, X., Li, P., Wang, J. & Dong, H. (2018). Hpa1 is a type III translocator in *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *BMC Microbiology*, 18 (1), 105. Doi: 10.1186/s12866-018-1251-3

Wang, B., Wei, J., Song, N., Wang, N., Zhao, J. & Kang, Z. (2018). A novel wheat NAC transcription factor, TaNAC30, negatively regulates resistance of wheat to stripe rust. *Journal of Integrative Plant Biology*, 60 (5), 432-443. Doi: 10.1111/jipb.12627

Wang, D., Wang, L., Su, W., Ren, Y., You, C., Zhang, C., Que, Y. & Su, Y. (2020). A class III WRKY transcription factor in sugarcane was involved in biotic and abiotic stress responses. *Scientific Reports*, 10 (1), 20964. Doi: 10.1038/s41598-020-78007-9

Ward, H. M. (1902). On the relations between host and parasite in the bromes and their brown rust, *Puccinis dispersa* (Erikss). *Annals of Botany*, 16 (62), 233-315.

Xiang, Y., Song, M., Zhang, M. Q., Cao, S. F. & Han, H. S. (2015). Molecular characterization of three hypersensitive-induced reaction genes that respond to *Phytophthora sojae* infection in Glycine max L. Merr. *Legume Research*, 38, 313-320.

Yoda, H., Fujimura, K., Takahashi, H., Munemura, I., Uchimiya, H. & Sano, H. (2009). Polyamines as a common source of hydrogen peroxide in host- and nonhost hypersensitive response during pathogen infection. *Plant Molecular Biology*, 70 (1-2), 103-112. Doi: 10.1007/s11103-009-9459-0

Yu, X. M., Zhao, W. Q., Yang, W. X., Liu, F., Chen, J. P., Goyer, C. & Liu, D. Q. (2013). Characterization of a hypersensitive response-induced gene TaHIR3 from wheat leaves infected with leaf rust. *Plant Molecular Biology Reporter*, 31 (2), 314-322. Doi: 10.1007/s11105-012-0504-9

Yun, B. W., Feechan, A., Yin, M., Saidi, N. B., Le Bihan, T., Yu, M., Moore, J. W., Kang, J. G., Kwon, E., Spoel, S. H., Pallas, J. A. & Loake, G. J. (2011). S-nitrosylation of NADPH oxidase regulates cell death in plant immunity. *Nature*, 478 (7368), 264-268. Doi: 10.1038/nature10427

Zhau, X. Y., Qi, C. H., Jiang, H., Zheng, P. F., Zhong, M. S., Zhao, Q., You, C. X. & Li, Y. Y. (2019). Functional identification of apple on MdHIR4 in biotic stress. *Plant Science: an International Journal of Experimental Plant Biology*, 283, 396-406. Doi: 10.1016/j.plantsci.2018.10.023

Zheng, W., Ma, L., Zhao, J., Li, Z., Sun, F. & Lu, X. (2013). Comparative transcriptome analysis of two rice varieties in response to rice stripe virus and small brown planthoppers during early interaction. *PLoS One*, 8, 1-9. Doi: 10.1371/journal.pone.0082126

Zhou, L., Cheung, M. Y., Zhang, Q., Lei, C. L., Zhang, S. H., Sun, S. S. & Lam, H. M. (2009). A novel simple extracellular leucine-rich repeat (eLRR) domain protein from rice (OsLRR1) enters the endosomal pathway and interacts with the hypersensitive-induced reaction protein 1 (OsHIR1). *Plant, Cell & Environment*, 32 (12), 1804-1820. Doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02039.x

Zhou, L., Cheung, M. Y., Li, M. W., Fu, Y., Sun, Z., Sun, S. M. & Lam, H. M. (2010). Rice hypersensitive induced reaction protein 1 (OsHIR1) associates with plasma membrane and triggers hypersensitive cell death. *BMC Plant Biology*, 10, 290. Doi: 10.1186/1417-2229-10-290

Zhao, Q., Gao, H., Wang, M., Xu, Y., Guo, Y. Z., Wan, Y. Z. & Zhao, Z. Y. (2012). Characterization of defense-related genes in the ‘Qinguan’ apple in response to *Marssonina coronaria*. *South African Journal of Botany*, 80, 36-43. Doi: 10.1016/j.sajb,2012.01.005

TARIM, EPIGENETİK, ZARARLILAR VE BİTKİ KORUMA STRATEJİLERİ

