

BİDGE Yayınları

Bitki Sağlığında Yenilikçi Yaklaşımlar

Editör: Prof. Dr. Alaeddin BOBAT, Doç. Dr. Işıl ÖZDEMİR

ISBN: 978-625-372-517-4

1. Baskı

Sayfa Düzeni: Gözde YÜCEL

Yayınlama Tarihi: 25.12.2024

BİDGE Yayınları

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

Sertifika No: 71374

Yayın hakları © BİDGE Yayınları

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

Krc Bilişim Ticaret ve Organizasyon Ltd. Şti.

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



İçindekiler

Nano-Tarım Uygulamaları Rasyonel mi?	4
Berna BAŞ.....	4
Bitkilerde non-coding RNA (ncRNA) Çeşitleri ve İşlevleri.....	23
Berna BAŞ.....	23
The Defence Mechanisms of Plants Against Fungal Diseases	57
Duygu MERMER DOĞU	57
Sirel CANPOLAT	57

BÖLÜM I

Nano-Tarım Uygulamaları Rasyonel mi?

Berna BAŞ¹

Konvansiyonel tarım uygulamalarından olan aşırı su ve agrokimyasalların kullanımı insan, çevre ve halk sağlık sorunlarına neden olmuştur (Okey-Onyesolu & ark., 2021). Konvansiyonel tarım uygulamalarının yıkıcı etkilerinden kurtulmanın yolu sürdürülebilir tarımdan geçer. Sürdürülebilir tarımın yolu da akıllı tarım uygulamalarından geçer. Sürdürülebilir tarımı “*insan sağlığını, ekosistemi, doğal kaynakları ve biyoçeşitliliği koruyan, iklim değişiminin olumsuz etkilerini azaltan ve gıda güvenliğini sağlayan tarımsal uygulamaları içeren holistik bir yaklaşımdır*” şeklinde tanımlayabiliriz. En gelişmiş ülkelerde de, en fakir ülkelerde de insan yaşamı beslenmeye ve dolayısıyla tarıma bağlıdır. Böylece tarım sektörü bütün dünya toplumlarının yaşamlarını ve bölgesel ekonomilerin sürdürülmesini sağlayan zorunlu bir üretilerdir. Dünya nüfusunun 2050 yılına kadar yaklaşık 10 milyara ulaşacağı tahmin edilmektedir (Devaney, Henschion & Regan, 2017). Bu büyüklükte popülasyonun gıda taleplerini karşılamak ve ayrıca

¹ Dr. Öğr. Üyesi, Gaziantep Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Şehitkamil/Gaziantep, Orcid: 0000-0003-2455-2849, bbas65@hotmail.com

küresel iklim değişiminin tarımdaki biyofiziksel etkilerinin yol açacağı üretim-fiyat değişimini kontrol etmek, ancak inovatif tarım teknolojilerinin konvansiyonel sisteme adapte edilmesiyle gerçekleştirilebilir. Küresel iklim krizlerinin tarımsal verim kapsamında beklenen üretim-tüketim-fiyat sonuçlarına ve beslenme yetersizliğine varacak seviyelerde olası yıkıcı etkilerine karşı erken tedbirlerin bugünden alınması gerekir (Nelson & ark., 2009). Nanobilimin çok yönlü özelliklere sahip olmasından dolayı bu tarz sorunların üstesinden gelmek için bilim insanları nanoteknolojik çözüm arayışlarına yönelmişlerdir. Tarımda nanoteknolojik uygulamalar tarımsal girdileri etkin bir şekilde kullanarak tarım/gıda ürünlerinin kalite ve kantite artışını sağlayabilecek bir potansiyele sahip olabilir. Nanoformülasyonların tarımda nano-gübre, nano-pestisit, nanoremediyasyon, nano-temele dayalı sensörlerle hastalık ve stres tayini, tarımsal sulamada nanofiltrasyonla atık suların tekrar kullanımı gibi bazı alanlarda araştırma-geliştirme çalışmaları bulunmaktadır. Geliştirilen nano-temele dayalı sensörlerle hastalık risk tahminleri, bitki sağlığı ve toprağın durumu değerlendirilecek ve alınacak erken tedbirlerle ürün verimi artırılabilir (Malik & ark., 2023). Nanokapsülasyonla hedefe yönelik olarak üretilen kimyasal gübre, pestisit gibi girdilerin kullanıldığı tarım sistemlerinde konvansiyonel yöntemlere göre kaynak kullanım etkinliği artırıldığı için daha verimli sonuçlar alınmaktadır (Kumar & ark., 2021; Upadhyay & ark., 2023). Nanokapsüller toplam hacim içinde daha fazla yüzey alanı yaratarak daha çok aktif maddenin ama konvansiyonele göre daha az miktarda aktif maddenin işlevine olanak sağlamaktadır.

Dünya genelinde doğal su kaynaklarından yıllık 4,250 km² su çekilmekte olup bunun yaklaşık % 71,7 oranı ile tarım sektörü en büyük su tüketicisidir (Peydayesh & Mezzenga, 2024). Küresel iklim değişimi tarımda su kıtlığına neden olacağı için alternatif su kaynaklarına ihtiyaç vardır. Tarımsal atık suların, drenaj sularının ve tarıma uygun olmayan çeşitli su kaynaklarının tarımsal kullanımına

yönelik olarak nanofiltrasyonla geri-dönüştürülebilir su-kaynak araştırmaları da tarımda su tasarrufu sağlayacak ve yeni su kaynak yönetiminde yeni stratejilerin geliştirilmesine katkı sunacaktır. Bu amaçla yağmursuyu, elektrik üretim tesislerinde oluşan soğutma suyu, hidrolik kırılma atıksuyu, proses atıksuyu ve evsel atıksu gibi çeşitli konvansiyonel olmayan su kaynakları miktar ve kalite açısından değerlendirilmektedir (Chen & ark., 2021). Sunulan derlemede nanoteknolojinin tarımsal uygulamalardaki potansiyeli rasyonel bir yaklaşımla ele alınmıştır.

2. NANOTEKNOLOJİNİN TARIMSAL PERSPEKTİFİ

Nanomühendislik teknolojileri nano-tarıma entegre edilebilir mi? Açık arazide yapılan çiftçilikte bitkiler sürekli biyotik ve abiyotik faktörlere maruz kalmaktadırlar. Bu sorunları çözmek ve ürün verimini artırmak amacıyla yoğun olarak pestisit, gübre gibi kimyasal girdi kullanımı konvansiyonel tarım uygulamaları arasında yer almaktadır. Nano-programlamayla tarımsal verimlilik artışı, toprak ıslahı, su kullanım etkinliği, biyotik/abiyotik faktörlerin teşhisi/tayini, proaktif uygulamalar, stabil olmayan çevresel şartlara uyarlanabilecek şekilde kalite ve kantite değerleri artırılmış aynı zamanda çevre dostu ve halk sağlığı sorunu yaratmayan bir tarım sistemi geliştirilebilir. Nano-ürünlerin tarımda en yaygın kullanım alanları nanogübreler, nanopestisitler, nanosensörler ve nano su filtreleridir. Ele alınan konuyla ilgili literatür taramasıyla çeşitli arge araştırma sonuçları ve derleme makaleler aşağıda örneklenerek değerlendirilmiştir.

2.1. Sürdürülebilir tarım için nanoformülasyonlar

Nano-gübreler: Bitkisel ürün yetiştiriciliğinde en önemli iki tarım girdisi gübreler ve pestisitlerdir. Bitki besin elementlerinin yavaşça kontrollü salımı daha iyi bir bitki gelişimi sağlamaktadır. Nanogübreler üç sınıfa ayrılırlar; nanokompozitler, nanokaplı gübreler, nanoskala besin maddeleri olmak üzere (Padhan & ark., 2023). Nanokompozitler nanoölçekli katkı maddeleri içeren

geleneksel g breleri, nanokaplı g breler nanopartik llerle (NP) kaplı veya y kl  g breleri, nanoskala besin partik lleri ise nano l ekte besin maddelerini kapsamaktadır. Yapılan bir  alıřmada konvansiyonel pratiklere g re; demir ve  inko yetersizliđi olan kalkerli toprakta NPK, Fe ve Zn ile hazırlanan polimerik nanokompozit uygulaması yapılan domateste en iyi geliřme ve besin alımı g zlenmiř ve yaprak analizlerinde bu 5 elementin konsantrasyonu kontrole g re olduk a y ksek bir orana ulařmıřtır (Raiesi & ark., 2024). Diđer bir  alıřma da biyoatıklardan elde edilen programlanabilir nanokompozitle  renin (N) 120 g n boyunca yavař a salımının fasulye bitkisinin geliřimiyle ilgili biyolojik parametrelere etkisi arařtırılmıřtır (Liu & ark., 2024). Otuz g n i inde kontrole kıyasla nano-g brenin fasulye tarafından yavař alımı sonucu k k uzunluđu % 1000, yaprak uzunluđu % 257, yaprak geniřliđi % 400 ve bitki boyu % 1400 seviyelerine kadar olađan st  artıř g sterdiđi bildirilmiřtir. Mısır-buđday  zerinde bir  alıřmada da bitki geliřimi,  r n verimi ve rizosferin biyolojik aktivitesi dikkate alınarak uygulama yapılmıř ve nano-N/nano-Zn besin elementleri klasik y ntemdeki NPK g breleriyle birlikte kullanıldıđı zaman hem toprak mikrobiyal yapısı ve  eřitliliđi artırdıđı hem de  nerilen N gereksiniminin % 25 kadar azaltıldıđı bulunmuřtur (Upadhyay & ark., 2024). Saksılarda buđdayla ilgili bir arařtırmada nanobiyok m r ve nano-Cu karıřımı uygulandıđı zaman tek olarak uygulanan nano-Cu sonucuna g re, killi tınlı toprak kalitesi, Cu alımı ve  r n verimliliđi daha fazla artmıřtır (Rashid & ark., 2023). Benzer řekilde kıřlık buđdayda nanokarbon (NC) ve nanocalcium carbonate (NCC)'ın kompoze g breyle (nano uygulama g rmeyen) birlikte uygulanması sonucunda toprakta mevcut olan P, K, organik madde ve N i eriđinin y kselerek daha iyi bir seviyeye geldiđi g zlenmiřtir (Gao & ark., 2023). İlgili  alıřmada asidik topraklarda, pozitif y kl  NC ve NCC 'nin asit iyonlarını adsorbe ederek toprak besinlerini korumada kalıcı bir etkiye sahip olduđu ve bu nedenle kompoze g breyle NC ve NCC'nin toprak besin i eriđini korumada ve g bre kullanımını iyileřtirmede olumlu etkilere sahip olduđu

rapor edilmiştir. Nano-gübreler toprağın yoğunluğu, por hacmi, pH, su tutma kapasitesi, elektrik iletkenliği, organik karbon içeriği gibi fiziko-kimyasal özelliklerini değiştirmektedir (Sah & ark., 2024). Böylece besin elementleri nanopartiküllerin elektrik yük özellikleri sayesinde daha fazla tutulmakta, besin elementlerinin sulamayla toprağın derinlerine inmesi önlenmekte, yavaş bir şekilde kullanıldığı için daha konsantre hale geçmekte, toprağın su tutma kapasitesi artarak fazla gübre ve su kullanımı engellenerek bitkinin besin elementlerini/suyu daha verimli kullanması sağlanmaktadır. İncelenen bütün çalışmalarda nano-materyale ait uygun konsantrasyon için bir standart bulunmamakta olup genellikle araştırmacılar tarafından belirlenmektedir.

Nano-pestisitler: İki tip nanopestisit çeşidi bulunmaktadır; birinci grup Cu, Ti, Ag gibi metal-bazlı nanopestisitler ikinci grup aktif/etken maddenin kil, polimerler, zein gibi malzemelerden üretilen nanotaşıyıcılar içinde kapsüllenerek kullanıldığı nanopestisitlerdir (Wang & ark., 2022). Bir çalışmada iki sentetik fungusit boscalid ve pyraclostrobin birlikte nanokomposit formda hem *in vitro* denemelerde hem arazide domates yaprakları üzerinde *Botrytis cinerea*'ya karşı etkisi araştırılmıştır (Liu & ark., 2024). Denemede nano-fungisitler ve nano muamele yapılmayan kontrol grubu fungusitlerin *B. cinerea* üzerindeki etkileri kıyaslanmıştır. Elde edilen sonuçlara göre nano-fungisitlerin ticari olarak önerilen dozundan daha az miktarlarıyla ve daha uzun süreli etkileriyle kontrol grubundan daha iyi bir fungal baskıya neden olduğu bildirilmiştir. Ayrıca nano-fungisitlerin HepG2 hücre hattında *in vitro* sitotoksik etkileri de, kontrol olarak kullanılan ticari fungusitten daha düşük düzeyde kalmıştır. Araştırmacıların yöntemine göre arazi denemelerinin sonuçları 6 günlük, sitotoksiste denemeleri ise 24 saatlik bir çalışmadan elde edilmiştir. Geniş spektrumlu bir fungusit olan thifluzamide (TF)'nin bakterisidal etkisi çeltikte *in vitro* ve serada denenmiştir (Yang & ark., 2024). Fungisit daha verimli kullanımını sağlamak amacıyla pektinle kapsüllenmiş demir bazlı

MOF'a (Pectin-Coated Iron-Based Metal–Organic Framework) dayalı bir nano-dağıtım sistemi geliştirilmiştir. Ticari TF solüsyonuna nazaran nano-TF daha iyi bir bakterisidal etki göstermiş hatta TF solüsyonunun tohumun gövde ve kök üzerindeki gelişmeyi engelleyici etkisini de ortadan kaldırarak fide gelişimini de teşvik ettiği bildirilmiştir. (Yin & ark., 2024). Bitki koruma'da *Verticillium solgunluğu* gibi toprak kökenli hastalıklarla mücadele etmek oldukça zordur. Önemli bir bitki elisitörü olan salisilik asitin (SA) ticari formuyla 6 çeşit nanomateriyalin (mesoporous silica nanosphere (MSN), mesoporous Fe_3O_4 nanosphere (Fe_3O_4), carbon quantum dot (CQD), polylactic acid-glycolic acid copolymer (PLGA), star polycation (SPc) ve hydrophilic ve lipophilic diblock polymer (HLDP)) *Verticillium dahliae*'ye etkisi araştırılmıştır. Hastalık kontrolünde bunlardan en etkilisi HLDP-SA nano-koruyucu olmuştur (Yin & ark., 2024). Analiz sonuçlarına göre; HLDP-SA nano-koruyucu ekzojen maddeleri *V. dahliae* 'ye taşınmasını ve dağıtımını hızlandırmakta, patojenin metabolizmasını engelleyerek ve patojenisitesini zayıflatarak doğrudan çok yüksek bir fungusidal aktivite göstermektedir. *Sclerotinia sclerotiorum*'un model olarak kullanıldığı farklı bir çalışmada hastalığın akıllı sinerjik kontrolü amacıyla sentetik fungusit olan prochloraz (Pro) için hazırlanan nanokompozit "poli-dopamin nanopestisit" ler kullanılmıştır (Lu & ark., 2024). Pro'yu taşıyan nano-yapının bitki yaprak yüzeyindeki yağlı bileşenlerle hidrojen bağları oluşturacağı, nano preparatların ıslanabilirliğini artıracığı, yağmur suyunun aşındırmasıyla oluşan fungusit kaybının azalacağı ve böylece fungusitlerin kullanım oranını iyileştireceği bildirilmiştir. Araştırmacılar *S. sclerotiorum*'un enfeksiyon sonrası oksalik asit üreterek mikro çevrenin pH'sını düşürerek virülensliğini artırdığını ancak asidik ortama tepki olarak da nano-poly-dopamine serbest hale geçerek H iyonlarını kullandığını rapor etmişlerdir. Böylece nano-kompozitin sinerjik antifungal etkisiyle fungusun infektiyöz özelliği zayıflatılmaktadır (Lu & ark., 2024).

Benzer şekilde yapılan çeşitli denemelerde Hibiscus çiçek özütü kullanılarak sentezlenen kobalt oksit nanopartikülleriyle çeltik yapraklarında *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*'nin gelişmesi ve biyofilm oluşturması önlenmiş, *Arabidopsis*'te kloroplastların fotosentez etkinliği artmış (Ogunyemi & ark., 2023), bakır oksit nano-partikülleri antibakteriyel, antifungal ve antioksidan aktivitesiyle hünnapta çeşitli patojenlerin aktivitesini önlemiş (Manzoor & ark., 2023), sarımsak uçucu yağı nano-emülsiyon olarak kullanıldığı zaman unlu bit *Planococcus citri*'ye etki ederken predatörü *Cryptolaemus montrouzieri*'ye herhangi bir toksik etki göstermemiş (Modafferi & ark., 2024), kişniş ve çemenotu uçucu yağları bakıroksit nano-partiküller içinde *Colletotrichum nymphaeae*'un gelişimini % 100'e yakın oranda engellemiştir (Weisany & ark., 2024).

Yukarda ele alınan nano-gübreler ve nano-pestisitler, mevcut olan çeşitli polimerlerle kimyasal işlemlere maruz bırakılarak fiziksel yapısı ve kimyasal özellikleri değiştirilmiş yeni nanoboyuta sahip malzemeler içinde kapsüllenenek veya nano-katkı maddesi ilavesi şeklinde üretilmektedir. Elde edilen bu nano-kapsül veya nano-taşıyıcı veya nano-filming veya nano-katkı materyallerinin nanofitotoksik etkileriyle ilgili araştırmalar ihmal edilmektedir. Edinilen sonuçlar kısa süreli akut toksik etkiyle ilgilidir ve genelde kabul edilebilir düzeyde düşük toksisite sonuçları rapor edilmiştir. Ancak nano-agrokimyasallar tarımsal pratikler arasında yerini aldığı zaman uzun süreli ve sürekli kullanımlarda bitkilerde, toprakta, mikroorganizmalarda, çeşitli canlı organizmalarda ve insan dokularında-hücrelerinde nasıl metabolize olacağı veya birikeceği veya farklı moleküler şekillere dönüşeceği konusunda yeterli deneysel araştırma bulunmamaktadır. Uzun süreli kullanılan nano-materyal kalıntılarının kronik etkilerinin takibinin mutlaka yapılması önemli bir konudur.

Nano-sensörler: Nanoteknolojik yaklaşımla geliştirilen nanobiyosensörler ile çeşitli dış faktörler büyük bir duyarlılıkla

algılanabilmektedir. Nanobiyosensörlerle arazide/serada veya bitkinin bulunduğu yerde gerçek zamanlı olarak veriler toplanarak yorumlanmakta ve ön tedbirlerle bitkiler için uygun koruma yöntemleri geliştirilmektedir. Nanobiyosensörler üç öğeden meydana gelmektedir; biyolojik prob yani tanıma elementi (antibadi, pepti, enzim gibi), dönüştürücü ve detektördür (Naresh & Lee, 2021). Toprak ve bitkilerin fizyolojisini etkileyen ısı, nem, mineral içeriği, pH, biyotik/abiyotik faktörler vb. koşulların yerinde tanılanmasına olanak sağlamaktadır (Nadporozhskaya & ark., 2022). Dönüştürücü çeşidine göre optikal, elektrokimyasal, kalorimetrik, piezoelektrik biyosensörler; biyolojik tanıma element çeşidine göre immünosensörler, enzimatik sensörle, aptasensörler gibi birçok nanobiyosensör tipleri geliştirilmiştir (Mondal & ark., 2022).

Yapılan bir denemede *Pseudomonas syringae* ile infekteli bitki DNA'sının 1 ng içinde patojen DNA'sı qPCR ile saptanırken, AuNP-dayalı DNA biosensörle klasik PCR yönteminden 10.000 kat daha hassas bir şekilde infekteli bitki yaprak DNA'sının 1 nanogramında pikogram seviyesinde patojenin varlığı tespit edilmiştir (Lau & ark., 2017). Nanosensörler henüz gözle görülür simptom gelişmeden önce patojenin tespit edilmesiyle koruyucu bitki koruma tedbirlerinin alınmasına olanak sağlayacaktır. Çeşitli amaçlara yönelik geliştirilen nanosensörler bitkilerden çıkan gaz, elektrik, fitohormon, kimyasal, mekanik vb. sinyalleri algılayarak örneğin pestisit kalıntılarını, hücrenin içeriğini kısa sürede tayin edebilmektedir (Kumar & ark., 2024). Benzer şekilde toprağın pH, ısı, nem, besin içeriği, mikrobiyal etkileşimleri gibi toprak sağlığını büyük bir duyarlılıkla ölçülebilmektedir (Kumar & ark., 2024). Böylece erken tanı/teşhisle tam zamanında ve yerinde daha az miktarlarla agro-kimyasal girdi kullanılacak veya çeşitli kültürel önlemlerle ürün kayıpları ve fazla kimyasal kullanımı da önlenecektir.

Nanofiltrasyonla su arıtımı: İklim değişimiyle birlikte artan kuraklık ve su kıtlığı sadece tarımda sulama için değil ayrıca

ekonomik kalkınma ve halk sađlıđı aısından da deęerlendirilmelidir. Avrupa’da kullanılan tarım suyunun yaklaşık % 40 kadar kısmı bitkiler tarafından absorbe edilmekte, geri kalan kısım ise atık olmaktadır (Forner Sevilla, 2022). Tarımsal sulamada kullanılan suyun iki önemli kaynađı vardır; yeraltı suları ve yerüstü yüzey suları. Yeraltı suları hidrolik döngünün bir parasıdır ve yađışlar, okyanuslar, ırmaklar, göller, bataklıklar, yapay gölcüklerden kaynaklanırlar (Monroe & ark., 2007) yerüstü suları ise okyanuslar, denizler, göller, akarsulardan oluşur ve yerüstü su kaynaklarından sızan ya da yađmur yoluyla yenilenen sulardır (Dooge & ark., 2009). Küresel ısınma nedeniyle kullanılabilir su kaynaklarının hızla azalmasına karşı özellikle tarımda kullanılabilir alternatif su kaynaklarına yönelik arayışlar başlamıştır. Olası alternatif su kaynakları evsel atık suları, endüstriyel atık suları, yađmur suları gibi çeşitli atık sular geri-dönüşümle kazanılarak tarımsal amaçlı kalitede suya dönüştürülebilir. Yeni geliştirilen nanomalzemeler atık ve kirli suların filtrasyon sistemlerini eski yöntemlerden daha verimli hale getirmektedir.

Mısır’da sulama amaçlı kalitesi düşük onlarca kuyu suları üzerinde nanofiltrasyonla yapılan su-arıtma araştırmalarında nano-filtre tekniđiyle kuyuların yaklaşık % 90’nının su kalitesi tarımsal amaçlara uygun seviyelere yükseltilmiştir (Elmenshawy & ark., 2024). Araştırmacılar nano-fitrasyon sistemlerin ters osmoz proseslerine göre enerji tüketiminin daha düşük olması ve tarımsal amaçlara uygun kalite parametreleriyle su eldesinin mümkün olduğunu rapor etmişlerdir.

Domates bitkilerinin sulanmasında nanofiltrasyon ve ters osmoz filtrasyon düzeneđi birlikte kullanıldıđı zaman atık jeotermal sulardan istenilen kalite arınmış su elde edilmiştir (Jarma & ark., 2022). Domates bitkilerinin sulanmasında kullanılan ürün suyunun kalite analizinin sonuçları teorik hesaplamalarla iyi bir şekilde örtüştüđü bildirilmiştir.

Bunun yanısıra nanokil, nanozeolit, hidrojel gibi nano-porlu malzemelerin toprak uygulamaları kurak dönemlerde veya su yetersizliğinde toprağın su tutma kapasitesini artırmaktadır (Sekhon, 2014). Porlu yapıdaki nanomateryal ile suyun adsorpsiyon kapasitesi arasında korelasyon, nano-porlar içinde suyun yoğunlaşma basıncı, geri dönüşümlü olması yani oda sıcaklığında rejenerasyonu ve suyun stabilitesiyle ilişkilendirilmektedir (Furukawa & ark., 2014). Bu üç kriter, art arda en az 5 adsorpsiyon-desorpsiyon dönüşümü altında bile tutulan suyun adsorpsiyon kapasitesiyle porların şişme etkisine yatkınlığın olmamasını sağlamaktadır (Szalaj & ark., 2019; Souza & ark., 2021; Ridhi, Saini & Tripathi, 2024). Bu nanomalzemeler sayesinde suyun aşırı kullanımı önlenebilecek belki kurak tarım bölgelerine de adapte edilebilecektir.

3. TARTIŞMA VE SONUÇ

Yaşamın her alanına adapte edilebilen ve birçok yenilikleri insan yaşamının konforuna sunan nanoteknoloji dönüştürücü bir güce sahiptir. Tarımsal pratiklerin üretimden-sofraya kadar her aşamasında uygulanır olabilen nanoteknolojik yenilikler sürdürülebilir tarımda önemli bir potansiyele sahiptir. Pestisit, gübre gibi agrokimyasalları hedefe ulaştıran nano-taşıyıcı sistemlerde kullanılan polimerler prosedür gereği bir dizi kimyasal uygulamalardan sonra metal iyonlarına sahip olabilmektedirler. Elde edilen bu nano-taşıyıcı malzemeler arazi uygulamalarında aktif maddeyi hedefe ulaştırdıktan sonra atık olarak bitki yüzeyinde kalacak veya toprağa düşecektir veya nano-gübrenin etken maddesi kullanıldıktan sonra taşıyıcı tabaka maddesi toprakta sürekli kalacaktır. Gerek depo ürünlerine gerekse market-manav reyonlarındaki ürünlere raf ömrünü uzatma, biyotik/abiyotik vb. faktörlere karşı koruma amaçlı yapılacak nanokaplı veya nanokomposit uygulamalardan sonra nanomateryal kalıntıları bitki üzerinde (yani meyve, sebze, salata bitkileri, baharat bitkileri, tahıl ve birçokları) kalacaktır. Nanouygulama gören bitkiler mutlaka besin zincirinde yer alacaktır. Bu nedenle çevre ve halk sağlığı için

nano-fitotoksikolojik ve nanotoksikolojik arařtırmaların mutlaka yapılması gereklidir. Bazı deneysel alıřma sonularına gre yapılan sitotoksikolojik analizlerde kabul edilir dzeyde dřk toksisite rapor edilmiřtir (Zulfıkar & ark., 2019; Fadzil & ark., 2022; Liu & ark., 2024). Ancak elde edilen bu bulgular deneyden hemen sonra akut toksisiteyle ilgilidir. Nano-materyal muamelesi gren rnlerin uzun sreli oral alımlarda metal iyonlarının insan doku ve hcrelerinde birikim yapma ve kronik hastalıklara neden olabilme olasılıęı henz bilinmeyen bir konudur. Benzer řekilde nano-pestisitlerden veya nano-gbrelerden kalan kalıntıların bitkilerde ve toprakta birikimi, toprak ve yeřil aksam mikrobiyomuna nasıl etki edeceęi de yeterli seviyede bilinmemektedir.

Yařam aęacında yer alan btn canlı organizmaların besin maddelerinde bulunan molekller element seviyesinde ayrıřtırılarak deęerlendirildięi zaman, bu elementlerin hepsinin periyodik cetvelde yer alan elementler olduęu grlr. IUPAC (2006)'ya gre periyodik cetvelde toplam 118 element bulunmaktadır. Yani tm canlı organizmaların besin maddeleri iinde tketilen element eřidi en fazla 118 ile sınırlı olması gerekir. Referans kaynaklara gre deęiřmekle beraber insan iin bunlardan yaklařık 29 adet element hayati nem tařımaktadır (Pais & Jones, 1997). Dięer canlı organizmalarda bu rakam da, element eřitleri de deęiřebilir. Aynı molekl, eřitli izoformlara sahip olsa bile herhangi bir organizmanın hcresi bir molekln farklı formlarının hepsini metabolize edemeyebilir. rneęin insan vcudu cis-form yaę asitlerine evrimleřtięi iin cis-form yaę asitlerini kullanırken aynı yaę asidinin trans formunu metabolize edememekte ve eřitli dokularda birikime neden olmaktadır (Oteng & Kersten, 2020). Bu basit rnekteki gibi besin yoluyla aldıęımız elementler uucu deęilse yani hcrenin evrimleřmedięi bir element ierirse veya hcrenin metabolize edemedięi bir bileřikse hcre iin o madde yabancı madde olarak algılanacaktır. Bundan sonra o maddenin iki kaderi vardır, birincisi o element ya hcreden veya vcuttan dıřarı atılacak

(insan için idrar veya dışkıyla, diğer canlıların eksport/boşaltım sistemleriyle) veya hücrede birikecek ya da farklı moleküler bileşikler meydana getirerek birikmeye başlayacaktır. Bu durumda toksik etki gelişmesi mümkündür yani doza bağlı olarak akut veya kronik etki beklentisi ihtimal dahilindedir. Nanotitanyum uygulaması yapılan tohum raporlarına göre tohum çimlenmesiyle ilgili biyolojik parametreler olumlu sonuç vermektedir (Mathew, Sunny & Shanmugam, 2021). Ancak titanyum hem bitki hem insan hücreleri için yabancı bir element olup oldukça toksik olarak kabul görmektedir (Li & Tang, 2024). İnsan hücreleri tarafından TiO_2NP 'lerin biyolojik parçalanması düşük seviye de olup soluma veya cilt temasıyla insanlarda ve hayvanlarda biyokimyasal hasarlara neden olduğu için tıbbi alanda kullanımı sınırlı düzeydedir. Konuyu bu perspektiften değerlendirdiğimiz zaman nano-kapsül malzeme bilimi çalışanlar yani tarımda bir biyofilm maddesi geliştirirken tercih ettikleri kimyasalları bu çerçevede ele almaları gerekir.

Bugün için konvansiyonel tarımı tamamlayıcı ideal bir uygulama gibi görünen nano-formülasyonların uzun vadede konvansiyonel tarımın hasarlarına benzer halk sağlığı ve ekolojik tahribat olasılıklarının çok iyi analiz edilmesi gerekir. Günümüzden yaklaşık 30 yıl önce bilim camiası tarafından gen transferleriyle istenilen özelliklere sahip yeni GDO (Genetiği Değiştirilmiş Organizmalar)'lu ürün eldesi, çağın yeni bilim dalı olarak önemli bir yenilik şeklinde tanıtılmıştır. Ancak günümüzde sanayileşmiş birçok ülkeler GDO ürünlerini ülkelere almamak için yasal düzenlemelerle kota uygulamaktadır (EC, 2024). GDO'lu ürünlerin içerdiği element/molekül analizleri bu vizyonla değerlendirilmediği için allerji, toksik etki, kanser riskleri gibi sağlıkla ilgili şüpheler halen devam etmektedir. Tarımda nano-formülasyonlar henüz başlangıç aşamasında olup GDO örneğindeki sonuçlardan önemli derslerin çıkarılması gerekir.

KAYNAKLAR

Chen, C. Y., Wang, S. W., Kim, H., Pan, S. Y., Fan, C. & Lin, Y. J. (2021). Non-conventional water reuse in agriculture: A circular water economy. *Water Research*, 199, 117193.

Devaney, L., Henchion, M. & Regan, Á. (2017). Good governance in the bioeconomy. *EuroChoices*, 16 (2), 41-46.

Dooge, J. C. (2009). Fresh surface water. Eolss Publishers Company Limited.

EC, European Commission (2024). GMO authorisations for cultivation (25/11/2024 tarihinde https://food.ec.europa.eu/plants/genetically-modified-organisms/gmo-authorisation/gmo-authorisations-cultivation_en#email adresinden ulaşılmıştır).

Elmenshawy, M. R., Shalaby, S. M., M. Armanuos, A., Elshinnawy, A. I., Mujtaba, I. M. & Gado, T. A. (2024). Assessing RO and NF Desalination Technologies for Irrigation-Grade Water. *Processes*, 12 (9), 1866.

Fadzil, N. I., Anoam, S. R., Mohd Rosmi, M. N., Mohd Anuar, M. F. M. & Masdor, N. A. (2022). Toxicity Assessment of Colloidal Nanofertilizers Using Zebrafish Embryo Model through Acute Toxicity Assay. *Materials Science Forum*, 1055, 93-104.

Forner Sevilla, A. (2022). Evaluation of nanofiltration technology to promote the reuse of high salinity wastewater and groundwater for irrigation activities (Bachelor's thesis, Universitat Politècnica de Catalunya).

Furukawa, H., Gándara, F., Zhang, Y. B., Jiang, J., Queen, W. L., Hudson, M. R. & Yaghi, O. M. (2014). Water adsorption in porous metal-organic frameworks and related materials. *Journal of the American Chemical Society*, 136 (11), 4369-4381.

Gao, Y., Dong, C., Chen, S., Li, Y. & Shi, Y. (2023). Effect of nano carbon and nano calcium carbonate application on soil nutrient dynamics in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 54 (20), 2800-2812.

Jarma, Y. A., Karaoğlu, A., Senan, I. R. A., Meriç, M. K., Kukul, Y. S., Özçakal, E., Barlas, N. T., Çakıcı, H., Baba, A. & Kabay, N. (2022). Utilization of membrane separation processes for reclamation and reuse of geothermal water in agricultural irrigation of tomato plants-pilot membrane tests and economic analysis. *Desalination*, 528, 115608.

Kumar, Y., Singh, T., Raliya, R. & Tiwari, K. N. (2021). Nano fertilizers for sustainable crop production, higher nutrient use efficiency and enhanced profitability. *Indian Journal of Fertilisers*, 17 (11), 1206-1214.

Kumar, P., Chugh, P., Ali, S. S., Chawla, W., Sushmita, S., Kumar, R., Raval, A. V., Shamim, S., Bhatia, A. & Kumar, R. (2024). Trends of Nanobiosensors in Modern Agriculture Systems. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 1-24.

Lau, H. Y., Wu, H., Wee, E. J., Trau, M., Wang, Y. & Botella, J. R. (2017). Specific and sensitive isothermal electrochemical biosensor for plant pathogen DNA detection with colloidal gold nanoparticles as probes. *Scientific Reports*, 7 (1), 38896.

Li, C. & Tang, M. (2024). The toxicological effects of nano titanium dioxide on target organs and mechanisms of toxicity. *Journal of Applied Toxicology*, 44 (2), 152-164F.

Liu, J., Yuan, Y., Gao, J., Qin, Z., Peng, W., Lakra, A., Zhang, Y., Zhang, S., Liu, G., Chen, Y., Li, Q. & Tong, Z. (2024). Programmable bionanocomposite coated fertilizers for prolonged controlled release of nitrogen. *Chemical Engineering Journal*, 497, 154907.

Lu, S., Liang, B., Hu, J., Liu, Y., Yang, F. & Liu, J. (2024). Multidimensional response of dopamine nano-system for on-demand fungicides delivery: Reduced toxicity and synergistic antibacterial effects. *Chemical Engineering Journal*, 482, 148990.

Malik, S., Singh, J., Goyat, R., Saharan, Y., Chaudhry, V., Umar, A., Ibrahim, A. A., Akbar, S., Ameen, S. & Baskoutas, S. (2023). Nanomaterials-based biosensor and their applications: A review. *Heliyon*, 9 (9), e19929.

Manzoor, M. A., Shah, I. H., Sabir, I. A., Ahmad, A., Albasher, G., Dar, A. A., ... & Shakoor, A. (2023). Environmental sustainable: biogenic copper oxide nanoparticles as nano-pesticides for investigating bioactivities against phytopathogens. *Environmental Research*, 231, 115941.

Mathew, S. S., Sunny, N. E. & Shanmugam, V. (2021). Green synthesis of anatase titanium dioxide nanoparticles using *Cuminum cyminum* seed extract; effect on Mung bean (*Vigna radiata*) seed germination. *Inorganic Chemistry Communications*, 126, 108485.

Modafferi, A., Ricupero, M., Mostacchio, G., Latella, I., Zappalà, L., Palmeri, V., ... & Campolo, O. (2024). Bioactivity of

Allium sativum essential oil-based nano-emulsion against *Planococcus citri* and its predator *Cryptolaemus montrouzieri*. *Industrial Crops and Products*, 208, 117837.

Mondal, R., Dam, P., Chakraborty, J., Paret, M. L., Katı, A., Altuntas, S., Sarkar, R., Ghorai, S., Gangopadhyay, D., Mandal, A. K. & Husen, A. (2022). Potential of nanobiosensor in sustainable agriculture: the state-of-art. *Heliyon*, 8 (12), e12207. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e12207>

Monroe, J. S., Wicander, R., Dirik, K. & Şener, M. (2007). Fiziksel Jeoloji: Yeryuvarı 'nın Araştırılması. TMMOB Jeoloji Mühendisleri Odası.

Nadporozhskaya, M., Kovsh, N., Paolesse, R. & Lvova, L. (2022). Recent advances in chemical sensors for soil analysis: a review. *Chemosensors*, 10 (1), 35.

Naresh, V. & Lee, N. (2021). A review on biosensors and recent development of nanostructured materials-enabled biosensors. *Sensors*, 21 (4), 1109.

Nelson, G. C., Rosegrant, M. W., Koo, J., Robertson, R., Sulser, T., Zhu, T., ... & Lee, D. (2009). Climate change: Impact on agriculture and costs of adaptation (Vol. 21). Washington DC: The International Food Policy Research Institute.

Ogunyemi, S. O., Xu, X., Xu, L., Abdallah, Y., Rizwan, M., Lv, L., Ahmed, T., Ali, H. M., Khan, F., Yan, C., Chen, J. & Li, B. (2023). Cobalt oxide nanoparticles: An effective growth promoter of Arabidopsis plants and nano-pesticide against bacterial leaf blight pathogen in rice. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 257, 114935.

Okey-Onyesolu, C. F., Hassanisaadi, M., Bilal, M., Barani, M., Rahdar, A., Iqbal, J. & Kyzas, G. Z. (2021). Nanomaterials as nanofertilizers and nanopesticides: an overview. *Chemistry Select*, 6, 8645–8663.

Oteng, A. B. & Kersten, S. (2020). Mechanisms of action of trans fatty acids. *Advances in Nutrition*, 11 (3), 697-708.

Padhan, S. R., Kar, I., Mohanty, A. & Panigrahi, K. K. (2023). Nanofertilizers: Types, Synthesis, Methods, and Mechanisms. In K. A. Abd-Elsalam, & M.A. Alghuthaymi (Eds), *Nanofertilizers for Sustainable Agroecosystems: Recent Advances and Future Trends* (pp. 61-98). Cham: Springer Nature Switzerland.

Pais, I. & Jones, Jr J. B. 1997. The handbook of trace elements (No. Ed. 1). CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 240p.

Peydayesh, M. & Mezzenga, R. (2024). The circular economy of water across the six continents. *Chemical Society Reviews*, 53 (9), 4333-4348.

Raiesi Ardali, T., Ma'mani, L., Chorom, M., Motamedi, E. & Fathi Gharebaba, M. (2024). A biocompatible NPK+ Fe+ Zn slow release fertilizer: synthesis and its evaluation in tomato plant growth improvement. *Scientific Reports*, 14, (1), 4640.

Rashid, M. I., Shah, G. A., Sadiq, M., Amin, N. U., Ali, A. M., Ondrasek, G. & Shahzad, K. (2023). Nanobiochar and copper oxide nanoparticles mixture synergistically increases soil nutrient availability and improves wheat production. *Plants*, 12 (6), 1312.

Ridhi, R., Saini, G. S. S. & Tripathi, S. K. (2024). Nanotechnology as a sustainable solution for proliferating

agriculture sector. *Materials Science and Engineering: B*, 304, 117383.

Sah, S. K., David, A. A., Swaroop, N., Thomas, T., Toppo, N. & Yadav, D. K. (2024). Response of Different Level of Nitrogen and Foliar Application of Nano Zinc on Physico-chemical Properties of Soil in Wheat (*Triticum aestivum*. L) Var. PWB-373. *International Journal of Plant & Soil Science*, 36 (7), 882-891.

Sekhon, B. S. (2014). Nanotechnology in agri-food production: an overview. *Nanotechnology, Science and Applications*, 7, 31-53.

Souza, I. D. C., Morozesk, M., Mansano, A. S., Mendes, V. A., Azevedo, V. C., Matsumoto, S. T., Elliott, M., Monferrán, M. V., Wunderlin, D. A. & Fernandes, M. N. (2021). Atmospheric particulate matter from an industrial area as a source of metal nanoparticle contamination in aquatic ecosystems. *Science of the Total Environment*, 753, 141976.

Szalaj, U., Świdarska-Środa, A., Chodara, A., Gierlotka, S. & Łojkowski, W. (2019). Nanoparticle size effect on water vapour adsorption by hydroxyapatite. *Nanomaterials*, 9 (7), 1005.

IUPAC, Compendium of Chemical Terminology, 2nd ed. (the "Gold Book") (1997). Online corrected version: (2006-) "chemical element". doi:10.1351/goldbook.C01022.

Upadhyay, P. K., Singh, V. K., Rajanna, G. A., Dwivedi, B. S., Dey, A., Singh, R. K., ... & Rawat, S. (2023). Unveiling the combined effect of nano fertilizers and conventional fertilizers on crop productivity, profitability, and soil well-being. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 7, 1260178.

Upadhyay, P. K., Dey, A., Singh, V. K., Dwivedi, B. S., Singh, R. K., Rajanna, G. A., Babu, S., Rathore, S. S., Shekhawat, K., Rai, P. K., Choudhury, N. K., Budhlakoti, N., Mishra, D. C., Rai, A., Singh, A., Bhardwaj, A. K. & Shukla, G. (2024). Changes in microbial community structure and yield responses with the use of nano-fertilizers of nitrogen and zinc in wheat–maize system. *Scientific Reports*, 14 (1), 1100.

Wang, D., Saleh, N. B., Byro, A., Zepp, R., Sahle-Demessie, E., Luxton, T. P., Ho, K. T., Burgess, R. M., Flury, M., White, J. C. & Su, C. (2022). Nano-enabled pesticides for sustainable agriculture and global food security. *Nature Nanotechnology*, 17 (4), 347-360.

Weisany, W., Soufiania, S. P., Razmi, J. & Eshaghadadi, A. H. (2024). Nano-encapsulation of fenugreek and coriander essential oils using copper oxide NPs: Novel approach for augmenting their effectiveness against *Colletotrichum nymphaeae*. *Industrial Crops and Products*, 219, 119051.

Yang, L., Chen, H., Zhu, S., Zhao, S., Huang, S., Cheng, D., Xu, H. & Zhang, Z. (2024). Pectin-coated iron-based metal-organic framework nanoparticles for enhanced foliar adhesion and targeted delivery of fungicides. *ACS Nano*, 18 (8), 6533-6549.

Yin, J., Zhao, J., Wang, Z., Xue, F., Wang, Q., Guo, H., Cheng, H., Li, J., Shen, J., Yin, M., Su, X. & Yan, S. (2024). Preparation of salicylic acid nano-protectant with dual synergistic mechanism: High direct fungicidal activity and plant defence toward cotton Verticillium wilt. *Chemical Engineering Journal*, 496, 154036.

Zulfiqar, F., Navarro, M., Ashraf, M., Akram, N. A. & Munné-Bosch, S. (2019). Nanofertilizer use for sustainable agriculture: Advantages and limitations. *Plant Science*, 289, 110270.

BÖLÜM II

Bitkilerde non-coding RNA (ncRNA) Çeşitleri ve İşlevleri

Berna BAŞ¹

1. Giriş

İnsanlarda ncRNA molekülleriyle ilgili birçok çalışmalar bulunmaktadır, ancak bitki ncRNA araştırmaları henüz başlangıç aşamasında olup son yıllarda önem kazanmaya başlamıştır. Eukaryotik ncRNA 'ların yaklaşık %90 'ı transkripsiyon geçirirler ancak sadece %2'si proteine dönüşürler (Rai & ark., 2019). Bitkilerdeki esas işlevleri, bitkilerin hayati fonksiyonları için elzem olan temel fizyolojik gelişimsel olayları düzenlemek ve biyotik/abiyotik stres faktörlerine karşı bitkinin tepkilerini ayarlamaktır. Nükleotid uzunlukları değişken olan bitkisel ncRNA 'lar temel işlevlerine göre regülatör (düzenleyici) ncRNA ve housekeeping ncRNA olarak iki ana sınıfa ayrılır ve her bir sınıfın kendi içinde alt grupları bulunmaktadır (Şekil 1). **Housekeeping**

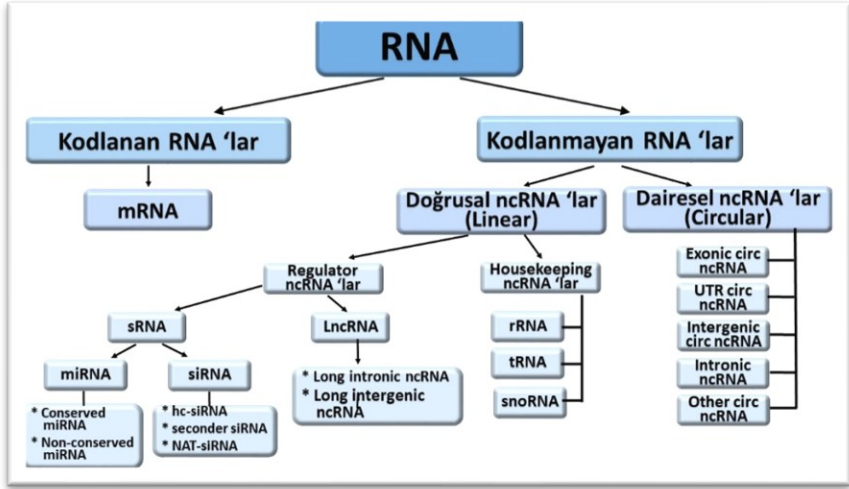
¹ Dr. Öğr. Üyesi, Gaziantep Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Şehitkamil/Gaziantep, Orcid: 0000-0003-2455-2849, bbas65@hotmail.com

kelimesi önceleri “constitutive” şeklinde kullanılan kelimenin anlam benzerliği içinde kullanılmaktadır. Yani “sürekli olan, sürekli bulunan” anlamda kullanılır, normal koşullarda hücrenin zorunlu hayati fonksiyonlarını yerine getirmesi için sürekli ortamda bulunması gereken gen ürünlerini ya da sürekli çalışan genleri ifade etmektedir. **Regülatör** kelimesi ise çevresel değişkenlerden etkilenecek genlerin ya da gen transkriptlerinin çalışma düzeninde ayarlamalar yaparak yeni çevreye adaptasyonu sağlamak amacıyla kullanılır. Kısaca, housekeeping genler sürekli ifade edilirken, regülatör genlerin ise hücre-içi ve hücre-dışı değişkenlere bağlı olarak ifade edilme düzeyleri de değişmektedir. Bitki biyolojisinde önemli düzenleyici roller üstlenen ncRNA’lar, protein sentez sisteminde yer alan mRNA, rRNA ve tRNA moleküllerinden farklı olarak transkripsiyon, post-transkripsiyon, translasyon ve epigenetik düzeyde değişimler yapmaktadır (Yu & ark., 2019; Patra & ark., 2023). ncRNA’lar substrat olarak DNA, RNA ve protein molekülleriyle komplementer olacak şekilde bağ kurabilmektedir. Şekil 1’de görüldüğü gibi kodlanan RNA molekülleri mRNA ’lardır, bunların bir kısmı proteine dönüşmektedir, büyük bir kısmı ise proteine dönüşmeden yan ürün RNA transkript molekülleri olarak kalmaktadır. Bu transkript yan ürünlerden fonksiyonel özellikleri belirlemek teknik olarak kolay değildir. Büyük bir RNA havuzuna sahip olan ribonükleik asitler içinden yan ürünler olan ncRNA transkriptlerinin işlevleri, yalnızca mutasyon analizleriyle tayin edilebilmektedir-(Brosius & Raabe, 2016; Krzysztan & ark., 2018; Thieffry & ark., 2020).

Klasik bilgilerimizde, DNA molekülü üzerinde belli bir bölge, sentezlenecek olan mRNA transkriptine kalıp görevi görür ardından tRNA eşliğinde rRNA’da bu üç RNA molekülü bir araya gelir ve

protein üretim prosesini gerçekleştirirler. Ancak bir RNA transkripti çoğu zaman protein üretmez. DNA'nın ise translasyona uğramayan yani protein üretmeyen bazı bölgeleri önemsiz DNA anlamına gelen "junk DNA" olarak da ifade edilebilmektedir (Doolittle, 2013). ncRNA'ların ilk oluştukları başlangıç noktaları ve hedef genler üzerindeki işlem mekanizmaları normal RNA'dan farklıdır. RNA sekans analiz tekniklerindeki son gelişmeler ile birçok yeni organizmaların sekans sonuç bildirileri sayesinde yeni ncRNA sınıfları oluşmaktadır. Dolayısıyla Şekil 1'de verilen sınıflama göreceli olup yeni bilgilerin ışığında zamanla değişebileceği göz önünde bulundurulmalıdır. Bitkisel ncRNA veri tabanları ile ilgili çeşitli web siteleri bulunmaktadır ve bunlar düzenli olarak sürekli güncellenmektedir Anonymous 2024.

Bitki-patojen patosistemlerinde ncRNA'ların karakterize edilmesi, biyotik bir strese tepki olarak bitki immünesindeki gen düzenlenme mekanizmalarının anlaşılmasını kolaylaştıracaktır. Aynı zamanda bitkinin büyüme ve gelişim sürecindeki biyokimyasal ve fizyolojik mekanizmaların da abiyotik strese tepkilerin de ayrıntılarını ortaya çıkaracaktır. Sunulan derlemede, protein kodlamayan ama fonksiyonel olan bu ncRNA'ların bitkinin fizyolojik gelişimi ve biyotik/abiyotik stresteki görevleri, yapısı ve sınıflandırılmasıyla ilgili son gelişmeler sunulmuştur.



Şekil 1. Ribonükleik asit havuzunda yer alan RNA çeşitleri

2. Bitki ncRNA 'ların Sınıflandırılması ve Eylemleri

Bitki ncRNA'lar, kromozom DNA'larının intergenik (genler-arası bölge), introjenik (genlerin intron bölgeleri), alternatif splayzla atılan eksonik bölge ve antisense (kodlanan genlerin tamamlayıcısı karşı kolon üzerindeki kodlanmayan DNA bölgesi) bölgelerinden türeyen ve bitkilerin gelişimini modüle eden moleküllerdir; biyotik ve abiyotik stres tepkilerinde fonksiyonel olan ilgili genlerin çalışmasını transkripsiyon, translasyon, transkripsiyon/translasyon sonrası ve epigenetik seviyelerde değiştirerek bitkinin gelişimini düzenlemektedirler (Liu & ark., 2017; Yu & ark., 2019). ncRNA çeşitliliği oldukça fazla olup her biri farklı görevler üstlenmiştir. Moleküler yapılarına göre ncRNA'lar doğrusal (lineer) ve dairesel (circular) olmak üzere iki ana sınıfa ayrılırlar (Liu & ark., 2017). Dairesel olanlar kendi içinde 5 grupta incelenirken, doğrusal olan ncRNA'lar ise büyüklüklerine göre küçük ncRNA (sncRNA) ve uzun ncRNA (LncRNA)'lar olarak iki gruba ayrılırlar. LncRNA'lar,

protein kodlayan gen bölgeleriyle bağlantılı olup genom üzerindeki lokasyonlarına göre alt-sınıflara ayrılmaktadırlar (Wang & ark., 2018). ncRNA'ların nasıl türediğini anlamak için önce bu yan ürün transkriptlerin üretiminden sorumlu olan transkripsiyon mekanizmasının yakından ele alınması gerekir.

3. ncRNA'ların Üretiminden Sorumlu Olan Transkripsiyon Sisteminin İşleyişi

Eukaryotik organizmalar nükleus genomunda kodlanan ve kodlanmayan transkriptleri üretmek için RNA polimeraz enzimlerini kullanırlar; konservatif yapıda ve çoklu alt ünitelerden oluşan 3 çeşit RNA polimeraz enzime sahiptir (RNA pol I, pol II ve pol III) (Cramer, 2019). Her üç RNA polimeraz enzimleri LncRNA üretir, pol II ise hem mRNA sentezler hem de bazı LncRNA türlerini sentezler. Ancak bitkilerde ilave olarak RNA pol IV ve pol V enzimleri de bulunmaktadır, bu enzimler transpoze olan elementleri tanıyan ve susturan LncRNA'ların üretimi için gereklidir (Wierzbicki, Blevins & Swiezewski, 2021).

RNA pol I: Protein sentezinde görev alan rRNA'lar, hücrelerde en fazla bulunan LncRNA grubudur. RNA pol-I ardışık olarak sıralı genleri LncRNA'nın öncül molekülü olarak transkripsiyona uğratar ve rRNA olarak bir transkripsiyon ünitesi meydana gelir (Wierzbicki, Blevins & Swiezewski, 2021). rRNA molekülü 18S, 5, 8S ve 25S alt ünitelerden meydana gelir, her bir alt ünite bir LncRNA transkriptidir. Olgun bir rRNA, 5S alt üniteye ilaveten, büyük ve küçük alt üniteleri bir araya getirecek olan LncRNA'ları içeren proteinlerle bağlantıya geçer. Pol I enzimi, hücrenin büyümesi ve organizmanın gelişimini sıkı bir şekilde kontrol eder (Wierzbicki, Blevins & Swiezewski, 2021).

RNA pol II: RNA transkriptleri çoğunlukla son derece değişken yapıdadır. Hücrede RNA pol II transkriptlerinin sadece %3 kadar kısmı stabil RNA'lardan oluşmaktadır (Warner, 1999) ve RNA pol II enzimi protein kodlayan öncül mRNA transkriptlerinin sentezinden sorumludur, LncRNA'ların önemli bir sınıfını oluşturmaktadır. Pol II transkriptleri hem transkripsiyon hem de transkripsiyon sonrası aktiviteleri düzenlemektedir. Düzenleme mekanizmaları genellikle transkripsiyon faktörlerini, promotere özel faktörleri, medyatör kompleksi ve RNA proses adımlarını yani transkripsiyonun başlaması, uzaması, ilmek oluşumu ve sonlanma işlemleri üzerinde etkili olan mekanizmaları kapsamaktadır (Cramer, 2019). Çoklu alt ünitelere sahip diğer polimerazlar gibi RNA pol II 12 alt üniteden meydana gelmiştir, bu alt üniteler sayesinde kodlanan ve kodlanmayan transkripsiyona olanak sunulmaktadır (Cramer, 2019). Pol II transkripsiyonun ara basamaklarına yardım eden özel transkripsiyon faktörleriyle çalışır. DNA üzerindeki promoter bölgeler özel transkripsiyon faktörlerinin bağlanacağı sekans dizilerine sahiptir ve bu bölgeler hücre-içi ve -dışı sinyallere adaptasyonu sağlayan tepkileri üretecek olan pol II'nin çalışmasını düzenler (Wierzbicki, Blevins & Swiezewski, 2021). Pol II ile bir gen transkripsiyonu elongasyon faktörlerinin yardımıyla mRNA'nın uzaması sağlanır (Antosz & ark., 2017). Transkripsiyonun son aşamasında komşu genlerin sentezine engel olmak için zincir sonlanma aşamasında transkripsiyon güvenli bir şekilde durdurulması gerekir, ancak bunun mekanizması bitkilerde henüz tam bilinmemektedir. Pol II enziminin ürünleri olan mRNA ve LncRNA her ikisi birden ko-transkripsiyonel ve transkripsiyon sonrası modifikasyon proseslerine maruz kalırlar (Wierzbicki, Blevins & Swiezewski, 2021). Bu modifikasyonlar transkripte bağlı

olarak deęişmekle beraber RNA capping, splayzing, poliadenilasyon ve nükleer eksport işlemleridir. Pol II ürünleri ayrıca nonsense-aracılı bozunma (yani olgun bir mRNA oluşumu için prematüre RNA 'nın terminasyon kodonlarının uzaklaştırılma işlemi), RNA uridilasyon ve RNA eksozom ile RNAi yollarını ilgilendiren kalite kontrol aşamalarına maruz kalırlar (Chekanova & ark., 2007; De Almeida & ark., 2018).

RNA pol III: Pol III enzimi, mRNA üzerindeki kodonları amino asitlere dönüştüren tRNA adaptör moleküllerini üretirler (Kessler & Maraia, 2021). Bitki hücreleri, U3 küçük nükleolar RNA (snoRNA) ve telomeraz RNA üretimi için Pol II yerine Pol III'ü kullanacak şekilde maya ve omurgalılarından evrimsel olarak farklılaşmıştır (Kiss, Marshallsay & Filipowicz, 1991; Fajkus & ark., 2019).

RNA pol IV: Bitkilere özeldir. *Arabidopsis* 'te yapılan çalışmalar sonucunda iki yeni transkripsiyon sistemi tanımlanmış olup her ikisi de LncRNA'ları ilgilendirmektedir (Onodera & ark., 2005). Pol IV siRNA öncüllerini üretmekte ve *Arabidopsis*'te çiçeklenme zamanını kontrol ederken, mısır bitkisinde ise kromozomlar arası epigenetik interaksiyonlarda işlevseldir (Erhard & ark., 2009). Brassicaceae türlerinde, domates ve diğer bitkiler de seksüel üretim ve tohum gelişiminde rol oynamaktadır (Chow, Chakraborty & Mosher, 2020).

RNA pol V: Bitkilere özeldir. LncRNA üretimi ve Transpose olan Element (TE) susturmada fonksiyoneldir (Matzke & Mosher, 2014). siRNA üretimine dolaylı olarak dahil olur (Lee & ark., 2012). Pol V'in yüksek oranda transkripsiyonu DNA metilasyonu ile ilişkilendirilmektedir (Tsuzuki & ark., 2020).

4. Doğrusal ncRNA'ların Üretimi

Bu grupta yer alan alt sınıfların bir kısmı aşağıda örneklenmiştir.

Transfer RNA'dan (tRNA) Türeyen Fragmentler

Eukaryotik hücrelerde rRNA'lardan sonra en fazla bulunan RNA molekülleri tRNA'lardır. Bunlar RNA pol III tarafından nükleusta tRNA öncüllerinden transkribe olurlar ve 5' lider bazlar ile 3' bazların kaldırılmasının ardından 3' uç bölgeye SSA (sitozin, sitozin, adenin) eklenmesiyle olgun bir tRNA oluşur. tRNA'dan türeyen bu 5' ve 3' uç bölgelere ait fragmentler 13 - 20 nükleotit uzunluğundadır (Alves & Nogueira, 2021). Olgun tRNA'nın antikodon ilmeği 31 - 40 nükleotit uzunluğunda 5' veya 3' parçalar üretirler. tRNA'dan türeyen bu fragmentler transkripsiyonu inhibe ederek, RNA'yı parçalayarak ve translasyonu düzenleyerek gen ifadesini modüle ederler. *Arabidopsis* 'te polen gelişimi (Martinez, Choudury & Slotkin, 2017) ile anti-fungal savunmanın düzenlenmesinde (Gu & ark., 2022) ve soya bitki kökleriyle simbiyontların interaksiyonlarında tRNA fragmentleri işlev yapmaktadır (Ren & ark., 2019). Yine *A. thaliana*'da mekanik yaralanma sonrası 4 farklı 16 nükleotit uzunluğunda tRNA'dan türeyen fragmentler birikmekte, duyarlı buğdayda *Fusarium graminearum* Schwabe enfeksiyon sonrası tRNA fragmentlerinin fazlaca birikimiyle konukçu savunması baskılanmaktadır (Sun & ark., 2022). Dolayısıyla bu küçük tRNA-türevi fragmentler (stRNA) post-transkripsiyon düzeyinde bitkinin biyolojik gelişimine ve hücre döngüsüne müdahale ederek, bitki patolojisinde bitki savunma genlerinin transkripsiyon düzeyinde bazen negatif bazen pozitif düzenleyici olarak işlev yapmaktadır. Böylece stRNA'lar bitkinin

biyolojik gelişimi ile hastalık savunma stratejisi anlayışımızı geliştirmektedir.

Küçük Interfering RNA'lar (siRNA)

Hem bitkilerde hem de hayvanlarda bulunan siRNA'lar 21 - 24 nükleotit uzunluğundadır. siRNA'lar eksojen (viral RNA veya transgenler gibi) ve endojen olabilir ve transpoze fragmentlerden, Retro-elementlerden ve birde çok tekrarlı gen bölgelerinden türeyebilirler (Patil, Zhou & Rana, 2014). Türedikleri kökenlerine ve prosesleyen enzime bağlı olarak endojen siRNA'ların farklı alt grupları bulunmaktadır; cis-acting siRNA'lar (casiRNA) veya heterokromatik siRNA'lar (hcsiRNA: 24 nükleotit uzunluğunda), cis-natural antisense-transkript siRNA'lar (cis-NAT: 24 nükleotit uzunluğunda), phased siRNA'lar (phasiRNA: 21-24 nükleotit), repeated-associated siRNA'lar (rasiRNA: 24 nükleotit), long siRNA'lar (lsiRNA: 30-40 nükleotit)'dır (Mallory & Vaucheret, 2006; Zhang & ark., 2012).

siRNA'ların üretilmesi RDR1-6 (6 RNA-Dependent RNA polymerases) kompleksine bağlıdır, bu molekül kompleksi tek kolonlu RNA (ssRNA) kopyeler ve ardından çift kolonlu RNA (dsRNA) sentezlenir (Voinnet, 2009). dsRNA moleküllerinden de RNase III Dicer-like (DCL 1-4) proteinleri yardımıyla küçük ikili RNA'lar üretilir.

siRNA alt grupları içinde en bol bulunan tür ise hcsiRNA'dır. Toplam siRNA'ların yaklaşık %70'i hcsiRNA'dır ve RDR2 ve DCL3 proteinlerine bağlı olarak sentezlenirler. Bitkilerde üreme, genom bütünlüğünün ve epigenetik modifikasyonun korunmasında görev yaparlar (Sanan-Mishra & ark., 2021). Diğer siRNA'lar farklı proteinler tarafından proseslenir ve farklı işlevlere sahiptirler. Cis-

NAT siRNA'lar bitki gelişiminde ve dış çevreden gelen işaretlere tepki vermek (Zhang & ark., 2013), sekonder siRNA çeşidi olan phasiRNA'lar çeşitli biyolojik olayların negatif düzenlenmesi (Liu & ark., 2020), tasiRNA'lar anter gelişiminde, rasiRNA'lar genom stabilitesini korumak ve transkripsiyon seviyesinde gen sustrumada önemli roller üstlenirken, lsiRNA'lar ise özel gelişme koşullarında veya patojen infeksiyonlarına tepki vermek amacıyla teşvik edilirler (Katiyar-Agarwal & ark., 2007).

A. thaliana üzerinde yapılan bir çalışmada *Botrytis cinerea* Pers._infeksiyonundan hemen sonra miR173 tepkisi maksimal seviyeye çıkmakta ve *TAS1/TAS2* lokuslarından sekonder siRNA üretimini teşvik etmektedir (Padilla-Padilla & ark., 2024). Böylece PPR gen ailesinin hedef aldığı genler, siRNA-aracılı susturma yoluyla transkripsiyonel değişimler gerçekleştirmekte ve konukçu-patojen arasındaki interaksiyon düzenlenmektedir. Son dönemlerde biyosid amaçlı çeşitli siRNA uygulama çalışmaları başlamıştır. Biyofungisid amaçlı üretilen siRNA'lar özel hedeflere yönelerek gen susturmayla transgenik domateslerde *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (Sacc.) tarafından hastalık gelişimini yavaşlatmaktadır (Chauhan & Rajam, 2024). Nano-partikül şeklinde uygulanan spreyle gen susturma (SIGS) tekniği kullanılarak biberde *Phytophthora capsici* Leonian'ye karşı dsRNA-CD'dan türeyen siRNA ile patojen infeksiyonu ve üremesi kısmen azalmaktadır (Wang & ark., 2023). Benzer şekilde biber mildiyösünde hastalığın gelişimi için *Phytophthora capsici* 'nin efektörleri RXLR1 ve RXLR4 infeksiyon sırasında önemli roller oynamaktadır. Eksojen olarak uygulanan siRNA'lar RNAi-gen susturmayla bu efektörleri hedef alarak patojen gelişimini sınırlamaktadır (Cheng & ark., 2022). Soya'da *Sclerotinia* gövde çürüklüğüne karşı fasulye benek virüsü

(BPMV) aracılığıyla *Sclerotinia sclerotiorum*'un virülenslik faktör öncülü olan *Ssoahl* genini hedefleyen ds/siRNA eksojen uygulandığında, *Ssoahl* geninin ifade düzeyi önemli ölçüde azalmakta ve konukçuda hastalık dayanıklılığı artmaktadır (McCaghey & ark., 2021). phasiRNA (phased short-interfering RNAs)'lar bitkilerin gelişim ve stres tepkisinde önemli düzenlemeler yapan stratejilere sahiptirler. Patateslerde stolondan yumruya geçiş sürecinde önemli bir phasiRNA olan siRD29 (-) fragmenti gibberelin sentez yollarında işlev yapan *StGA3ox3* genin çalışma sistemine aracılık etmektedir (Malankar & ark., 2023).

miRNA'lar

Tipik olarak 20 - 24 nükleotit uzunluğunda olan bitki miRNA'ları endojen ncRNA'dır, hem bitkiler hem de hayvansal hücrelerde bulunurlar. Gövde ilmek yapıdan türerler, intergenik ve introjenik olarak iki sınıfı vardır. RNA pol II aracılığıyla MIR genlerinden transkripsiyona uğrarlar ve tek kolonlu primer miRNA (pri-miRNA) transkriptleri türer. HYPONASTIC LEAVES 1 ve SERRATE proteinlerinin yardımıyla pri-miRNA iki önemli parçalanma olayı geçirir ve çift kolonlu miRNA oluşur. Bu yeni miRNA'da AGO1 proteiniyle birleştikten sonra sitoplazma dışına çıkar ve hedef miRNA'ya bağlanır. Böylece hedef genin mRNA'sı aracılığıyla post-transkripsiyon düzeyde gen susturma işlemi başlar (Carthew & Sontheimer, 2009) ve transkripsiyon düzeyinde hedeflenen bölgedeki DNA metilasyonu yoluyla epigenetik modifikasyon gerçekleştirilir (Deng & ark., 2018).

miRNA'lar hedef genlerin transkriptlerinin ifade edilmesine engel olurlar, bunu iki mekanizmayla gerçekleştirirler; transkriptleri parçalayarak (eksozon nükleaz aktivitesiyle parçalanır) ve

translasyonu inhibe ederek (5' UTR bölge hedeflenir böylece transkriptin ribozoma bağlanması önlenir ve translasyon inhibe olur) (Eulalio, Huntzinger & Izaurralde, 2008).

Özellikle miRNA'nın kodladığı kısa peptitler (miPEP) pri-miRNA'nın 5' lider bölgesinde translasyon geçirir (Yadav & ark., 2021; Feng & ark., 2023). Bu peptitler pri-miRNA'nın dahil olduğu ilgili transkripsiyonu ilerletir ve önemli biyolojik prosesleri kontrol ederler (Lauressergues & ark., 2015). miPEP165a peptidi *Arabidopsis*'te, miPEP171b ise *Medicago*'da lateral kök gelişimiyle ilgili hedef genleri baskı altına alarak ana kök gelişimini ilerletirler (Lauressergues & ark., 2015). Benzer şekilde vvi-piPEP171d1 asmada adventif kök oluşumunu regüle ederken (Chen & ark., 2020), miPEP858a ise *Arabidopsis*'te phenylpropanoid yolunda ve oksin sinyalizasyonundaki genlerin ifade edilmesini etkileyerek sekonder metabolit üretimini teşvik ederek bitkinin gelişim sürecini değiştirirler (Sharma & ark., 2020). MIR genleri intergeniktir yani genler-arası bölgede yer alırlar ve ender olarak yan yana dizilidirler, ancak soya gibi bazı bitkilerde kümelenme nadir olmayabilmektedir (Zhang, Pan & Stellwag, 2008). *Arabidopsis*'te intronik bir miRNA olan miR400 fragmenti mitokondrilerden nükleusa bir sinyal iletilici olarak çalışmakta ve stresle ilgili genlerin ifadesini değiştirerek bitkide ROS birikimini artırmaktadır (Xu & ark., 2023). Böylece bitki strese tolere edebilecek hale gelmektedir. Kolza'da miR319 testere gibi yaprak, sürgün ucu meristeminde anormal gelişme ve buna bağlı olarak gövde gelişiminde deformasyonlar ile bodur bitki oluşumuna neden olarak bitki yapısını değiştirmekte ve verim düşüşüne neden olmaktadır (Lu & ark., 2023). Çeltikte OsmiR167a oksinlerin asimetrik dağılımını kontrol etmekte (Li & ark., 2020), OsmiRNA156 sürgün sayısını azaltarak dane verimini artırmakta

(Jiao & ark., 2010), miR172 ve miR529 ise sürgün ve salkım dallanmasını düzenlemektedir (Wang & ark., 2015).

Long Non-Coding RNA'lar

Uzunlukları 200 nükleotitden fazla olan LncRNA'lar bitki, hayvan, fungus ve prokaryotlarda görülmektedir. Genellikle nükleusta bulunurlar ve işlevleri kromatinle ilişkilidir, hem nükleusta hem sitoplazmada görev yaparlar (Wang & Chekanova, 2017). İntergenik (lincRNA), intronik (incRNA) ve antisens (NAT-RNA) şeklinde üç kategoride ele alınırlar (Mattick & ark., 2023). incRNA'lar kodlanan genlerin kontrolünde transkripsiyona uğrarken, NAT'lar kodlanan genlerin antisens kolonundan transkribe olurlar. Eukaryotlar, yukardaki bölümlerde değinildiği gibi kodlanan ve kodlanmayan transkriptleri nükleusta her üç RNA polimerazı (RNA pol I, II ve III) kullanarak LncRNA sentezlerler (Mattick & ark., 2023). DNA ve RNA'nın tamamlayıcısı olarak veya özel sekans dizilerini tanıyarak ya da proteinlerin sekonder/tersiyer yapılarını tanıyarak, cis- ve trans-acting fonksiyon yaparlar (Chen, Zhu & Kaufmann, 2020). miRNA molekülleri için mRNA'larla rekabet ederler (Bouba & ark., 2019). Kısaca LncRNA'lar siRNA ve miRNA'ların öncülü olarak çalışabilirler, farklı miRNA'larla rekabet ederek endojen hedef taklidleri (eTM) olarak da işlev yapmaktadırlar (Meng & ark., 2021).

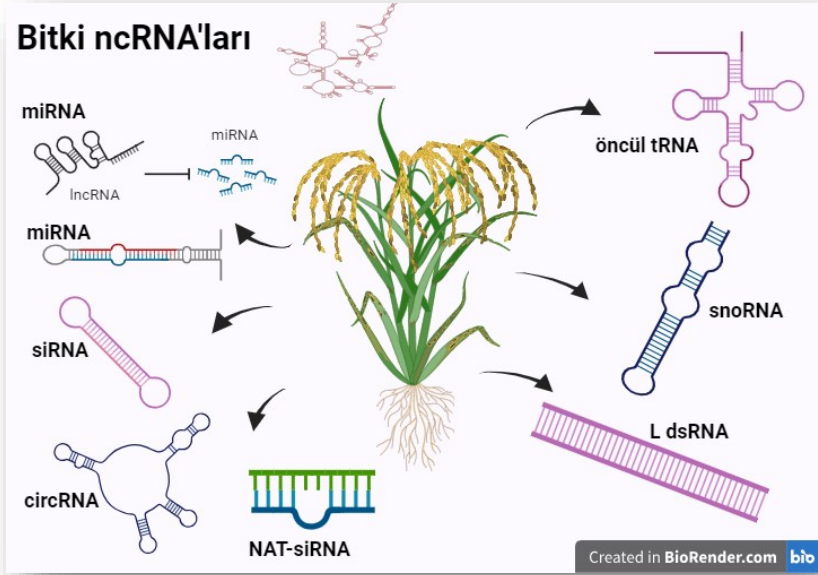
Teknolojik gelişmeler sayesinde yeni ncRNA'ların keşfine olanak sağlanmaktadır. Bitkilerde gelişim ve stresle ilişkilendirilen LncRNA'lardan bazı örnekler; LncRNA SVALKA donmaya karşı adaptasyon tepkisiyle ilgili (Kindgren & ark., 2018), tohum dormansisini uzatan *DOG1* bölgesinin ifde edilmesi, bu bölgenin antisens transkripti asDOG1 ile baskılanarak tohum çimlenmesinin

teşvik edilmesi (Fedak & ark., 2016), soğuk kış aylarında COLDAIR geniyle vernalizasyon döneminde *FLC* çiçeklenme lokusu epigenetik gen susturmayla çiçeklenmenin önlenmesi (Heo & Sung, 2011), ELENA transkriptleriyle PR1 genlerinin ifade düzeylerinin artmasıyla *Pseudomonas syringae* pv *tomato*'ya karşı dayanıklılık artışının sağlanması (Seo & ark., 2017), COLDWRAP transkripti çiçeklenme geni *FLC*'yi engellemekte ve uzun soğuk kış aylarında epigenetik baskıyla çiçeklenme gecikerek bitki korunmakta (Kim & Sung, 2017), fide döneminde soğuk maruziyetiyle miktarı artan CIL1 transkripti stresle ilgili çeşitli genlerin ifade edilmesini düzenleyerek bitkinin soğuk şartlara toleranslığı artmakta (Liu & ark., 2022) olup bütün bu fizyolojik değişimler ncRNA'ların fonksiyonlarıyla gerçekleşmektedir. Birçok sORF ve miPEP gibi kısa fragmentler işlevsel mikropeptitleri kodlamakta ve LncRNA içinde yer almaktadır. *Arabidopsis*'te yaprak, kök gibi organ morfogenezinde rol oynayan DEVIL1 (Wen, Lease & Walker, 2004), ROTUNDIFOLIA (Narita & ark., 2004), POLARIS (Chilley & ark., 2006) gibi mikropeptitlerin tanısı yapılmıştır. Benzer şekilde soya fasulyesinde enerji ve savunmayla ilgili olaylarda görev alan bir grup mikro peptit rapor edilmiştir (Lin & ark., 2020).

Arabidopsis'te bir LncRNA olan *DANAI* (Drought Associated long Noncoding RNA 1) gen transkripti histonlarda epigenetik değişimler yoluyla kuraklık stresini pozitif düzenlemektedir (Cai & ark., 2024). *Medicago truncatula* Gaertn.'da soğuk tepki geni *CBF/DREB1*'den türeyen intergenik LncRNA transkripti (*MtCIR2*)'nin miktarı soğuk uygulama sonrası yükselerek eriyebilir şekerlerin içeriğini artıracak yoldaki fizyolojik olaylarda işlev yapmaktadır (Zhao & ark., 2023). Ayrıca hücre duvarındaki hemiselülozun polisakkarit içeriği de indirgenerek eriyebilir şekerler

birikmekte donmaya karşı dayanıklılığın artması sağlanmaktadır. Çeltikte LncRNA *LAIR* transkripti alternatif splayzla türemekte ve fonksiyonel bir transkript havuzu oluşturmaktadır (Wang & ark., 2024). Abiyotik stres koşullarında bu transkript havuzundaki splayz izoformlarının kompozisyonu ve ifade düzeyleri büyük oranda değişerek çeltiğin verim özelliklerini etkilemektedir. Bu sonuçlar değişen iklim koşullarına uygun olarak ürün verimiyle ilgili gen ifadesini ayarlayabilen tür ıslahıyla ilgili proje çalışmalarına öncülük yapabilir. Yine çeltikte *Magnaporthe oryzae* Couch fungusunun neden olduğu hastalık sonrası konukçuda LncRNA genleri *MOIRA*'ların ifade seviyeleri yükselmiş ve çift fonksiyonlu etki yaratmıştır (Liu & ark., 2024). Buna göre hastalık dayanıklılığında negatif rol oynayarak bitkinin hastalık duyarlılığı artarken, ürün verimi üzerinde pozitif modülasyon yaparak her bir bitkinin sürgün sayısı ve verimini artırmıştır. Oldukça ilginç olan bu sonuçlara göre bitki LncRNA transkriptleriyle hastalık dayanıklılığı ve verim arasındaki dengeyi ayarlamaktadır. Bezelye'de LncRNA hedefli CcLTCS geniyle alüminyum toleranslığı artmaktadır (Dong & ark., 2024), arpada boron stres tepkisi miRNA-eTM-kodlanan hedef transkript modülleriyle bir çok LncRNA'ların kontrolünde düzenlenmektedir (Unver & Tombuloglu, 2020), soya bitkisi üzerinde parazitik bir bitki olan küsküt, konukçusuyla karşılıklı olarak kendi aralarında birçok LncRNA transferi yaparak parazitizmi koordine etmektedir (Wu & ark., 2022). Sekanslama teknolojilerindeki ilerlemeler sayesinde mass-spektrometriye dayalı proteomiks ve biyoinformatik araçlar kullanılarak dokuya ve tek tip hücreye özgü LncRNA'ların tanı çalışmaları hız kazanmaya başlamıştır (Zhao, Lan & Chen, 2022; He & ark., 2024). Bitkilerle

ilgili çeşitli ncRNA'lara ait basit şematik çizim örnekleri şekil 2'de sunulmuştur.



Şekil 2. Çeşitli bitki ncRNA çizim örnekleri. Çizimler **BioRender** yazılım programıyla yazar tarafından oluşturulmuştur (BioRender.com)

5. Dairesel ncRNA'lar

Dairesel RNA (circRNA)'lar bütün eukaryotik alemin canlılarında bulunmaktadır. Tek kolonlu, endojen olup dairese yapıları oldukları için uçları kapalıdır. Bu grupta yer alan ncRNA'ların sentez mekanizmaları bilinmemekle beraber temel olarak protein kodlayan genlerden üretildiği düşünülmektedir, hatta bitkilerde organel kromozomlarından da türeyebilmektedir (Zhang, Li & Chen, 2020). Bunlar ya intronların ilmek oluşmasıyla veya mRNA'nın

alternatif splayz proses sırasında ekson atlama ile mRNA'dan ayrılan fragmentlerin dairesel yapı kazanmasıyla oluştuğu varsayılmaktadır (Zhang, Li & Chen, 2020). Diğer ncRNA'lar gibi stres koşullarında ortaya çıkan circRNA'lar bitkilerde miRNA'nın işlevsel olduğu olaylarda karşımıza çıkmaktadır. circRNA transkriptlerinin üzerinde miRNA'nın çeşitli bölgelerine tamamlayıcı olacak şekilde bağlanabileceği özel baz dizileri bulunmakta ve miRNA'nın aktivitesine engel olunmaktadır (Ebert, Neilson & Sharp, 2007). Bitkilerde miRNA'nın hedeflediği baz dizilerini taklit ederek miRNA'larla rekabet edebilmektedir (Franco-Zorrilla & ark., 2007). Dairesel formda oldukları için ribonükleazların yıkıcı etkilerine karşı dayanıklı olup her biri farklı motif deseninde kısa peptit fragmentleri de sentezleyebilmektedirler. Hücreye, dokuya ve gelişme aşamasına özgü özelliklere sahiptirler (Zhang, Li & Chen, 2020). Bu özellikleri biyo-belirteç olarak kullanım imkanı sunmakta böylece işlevsel özellikleriyle ilgili deneysel amaçlara uygulanabilir görünmektedir. Kısacası yaprak yaşlanması, çiçek gelişimi, meyve olgunlaşması gibi bitkinin gelişimini ilgilendiren biyolojik olaylarda ve biyotik/abiyotik stres koşullarında her bir circRNA'nın önemli özel görevleri bulunmaktadır.

Mısır bitkilerinde circRNA'ların üretimine neden olan genler, kurak koşullarda bitkilerin uzun yaşamaları ile ilgili önemli görevlere sahiptirler. *A. thaliana*'da kuraklık toleranslığını artıran bir circRNA olan *circMED16* geni mısır bitkilerinde kuraklığa tepki olarak aşırı düzeyde ifade edilmektedir (Xu & ark., 2024). *Pseudomonas syringae* ve *Botrytis cinerea* ile infekteli *Arabidopsis*'te çeşitli eksonik dairesel RNA örnekleri hem hastalık dayanıklılığıyla hem de artan tuz ve ozmotik stres toleranslığıyla

ilişkilendirilmiştir (Wang & ark., 2022). Ayrıca bu circRNA'lar lineer eşleriyle birlikte sinerjik fonksiyon yapmaktadır. Elmanın çiçek, yaprak, kök, floem ve meyvelerinden yaklaşık 6500 civarında circRNA tanısı yapılmıştır. Her biri yegane fonksiyonlu özelliklere sahip olan bu circRNA'ların bazıları miRNA'lar için bağlanma bölgesine sahip, bazıları hastalık dayanıklılığıyla ilgili, bir kısmı çiçek oluşumu ve çiçek renk düzenlenmesinde, bazılarının da kök-kuraklık stresiyle ilgili işlevlerde rol oynadığı rapor edilmiştir (Wang & ark., 2022).

piwiRNA'lar (piRNA)

Hayvansal organizmalarda yoğun olarak bulunan piRNA'lar ilk olarak *Drosophila melanogaster* Meigen'de keşfedilmiş olup tek kolonlu RNA'dan türev alırlar. piRNA biyogenez modelleriyle ilgili çeşitli çalışmalarda farklı açıklamalar yapılsa da hücresel düzeyde farklı hücre tiplerine özgü piRNA gen kümelerinden transkribe olabilen ve farklı mekanizmalarla türeyen regülatör ncRNA'ların siRNA grubuna dahil edilmektedir. (Garcia-Borja & ark., 2024). Olgun piRNA'lar 21 - 34 nükleotit uzunluğundadır (Zhang, Chen & Liu, 2022). piRNA'lar, hedef RNA ve piRNA'lar arasındaki nükleik asit baz dizilerinin eşleşmesiyle PIWI proteinlerini mRNA üzerindeki özel hedeflere bağlar ve yönlendirirler. Bitkilerde piRNA'lara henüz rastlanmamıştır.

6. Sonuç

Bitkiler diğer eukaryotlara göre sesil organizmalar olduğu için stres faktörlerine karşı savunma mekanizmaları da son derece karmaşıktır. Dolayısıyla biyotik stresi modüle eden ncRNA ile ilgili bilgiler sürekli artmasına rağmen bitkinin gelişimi ve bio-

stres koşullarında homeostazını ayarlayan mekanizmaları tam anlamıyla çözümlmek daha uzun yıllar alacaktır.

Her bir ncRNA özel fonksiyonlu olup bitkilerin stres tepkilerinin ve gelişim fizyolojilerinin moleküler düzeyde ortaya çıkarılmasına önemli katkılar sunmaktadır. Stres koşullarında ortaya çıkan ncRNA'lar özgün gen ifade örneklerine sahip moleküllerdir. Hücrel olayların yeni düzenleyici faktörleri olarak ncRNA'lar genlerin ifade edilmesini transkripsiyon/translasyon düzeyinde ve transkripsiyon/translasyon sonrası düzeylerde ayarlayabilmektedirler. Yeni ncRNA örneklerinin keşfi ve karakterize edilmesi, biyotik/abiyotik stres kontrolünde ve bitkilerin gelişimini destekleyici yönde doğru bitki koruma stratejilerinin geliştirilmesini sağlayacaktır. Bitkisel ncRNA ile ilgili yayınlar son derece sınırlı sayıdadır ve tanı çalışmaları çoğunlukla biyoinformatik verilerden çıkarılan sonuçlara dayandırılmaktadır. Bu nedenle sentezleri veya biyogenez mekanizmaları, düzenleyici rolleri ve işlevleri ve tam sekans analizlerinin deneysel çalışmalarla doğrulanması gerekir.

Kaynaklar

Alves, C. S. & Nogueira, F. T. (2021). Plant small RNA world growing bigger: tRNA-derived fragments, longstanding players in regulatory processes. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 8, 638911. Doi: 10.3389/fmolb.2021.638911

Anonymous (2024). <https://www.tobacodb.org/plncdb/>; <https://ncp.wiki/ncpbook/>; <https://rnacentral.org/>; <https://ngdc.cnca.ac.cn/databasecommons/database/id/7258>. ERIŞİM TARİHİ: 25.12.2024

Antosz, W., Pfab, A., Ehrnsberger, H, F., Holzinger, P., Köllen, K., Mortensen, S. A., Bruckmann, A, Schubert, T., Längst, G., Griesenbeck, J., Schubert, V., Grasser, M. & Grasser, K. D. (2017). The composition of the *Arabidopsis* RNA polymerase II transcript elongation complex reveals the interplay between elongation and mRNA processing factors. *The Plant Cell*, 29, 4854-4870. Doi: 10.1105/tpc.16.00735

Bouba, I., Kang, Q., Luan, Y. S. & Meng, J. (2019). Predicting MiRNA-LncRNA Interactions and Recognizing Their Regulatory Roles in Stress Response of Plants. *Mathematical Biosciences*, 312, 67-76. Doi: 10.1016/j.mbs.2019.04.006

Brosius, J. & Raabe, C. A. (2016). What is an RNA? A top layer for RNA classification. *RNA Biology*, 13 (2), 140-144. Doi: 10.1080/15476286.2015.1128064

Cai, J., Zhang, Y., He, R., Jiang, L., Qu, Z., Gu, J., Yang, J., Legascue, M. F., Wang, Z. Y., Ariel, F., Adelson, D. L., Zhu, Y. & Wang, D. (2024). LncRNA DANA1 promotes drought tolerance and

histone deacetylation of drought responsive genes in Arabidopsis. *EMBO Reports*, 25 (2), 796-812. Doi: 10.1038/s44319-023-00030-4

Carthew, R. W. & Sontheimer, E. J. (2009). Origins and Mechanisms of MiRNAs and SiRNAs. *Cell*, 136, 642-655. Doi: 10.1016/j.cell.2009.01.035

Chauhan, S. & Rajam, M. V. (2024). Host RNAi-mediated silencing of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* specific-fasciclin-like protein genes provides improved resistance to Fusarium wilt in *Solanum lycopersicum*. *Planta*, 259 (4), 79. Doi: 10.1007/s00425-024-04360-y

Chekanova, J. A., Gregory, B. D., Reverdatto, S. V., Chen, H., Kumar, R., Hooker, T., Yazaki, J., Li, P., Skiba, N., Peng, Q., Alonso, J., Brukhin, V., Grossniklaus, U., Ecker, J. R. & Belostotsky, D. A. (2007). Genome-wide high-resolution mapping of exosome substrates reveals hidden features in the Arabidopsis transcriptome. *Cell*, 131 (7), 1340-1353. Doi: 10.1016/j.cell.2007.10.056

Chen, Q. J., Deng, B. H., Gao, J., Zhao, Z. Y., Chen, Z. L., Song, S. R., Wang, L., Zhao, L. P., Xu, W. P., Zhang, C. X., Ma, C. & Wang, S. P. (2020). A miRNA-Encoded Small Peptide, Vvi-MiPEP171d1, Regulates Adventitious Root Formation. *Plant Physiology*, 183 (2), 656-670. Doi: 10.1104/pp.20.00197

Chen, L., Zhu, Q. H. & Kaufmann, K. (2020). Long Non-Coding RNAs in Plants: Emerging Modulators of Gene Activity in Development and Stress Responses. *Planta*, 252 (5), 92. Doi: 10.1007/s00425-020-03480-5

Cheng, W., Lin, M., Chu, M., Xiang, G., Guo, J., Jiang, Y., Guan, D. & He, S. (2022). RNAi-based gene silencing of RXLR effectors protects plants against the oomycete pathogen *Phytophthora capsici*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 35 (6), 440-449. Doi: 10.1094/MPMI-12-21-0295-R

Chilley, P. M., Casson, S. A., Tarkowski, P., Hawkins, N., Wang, K. L. C., Hussey, P. J., Beale, M., Ecker, J. R., Sandberg, G. K. & Lindsey, K. (2006). The POLARIS Peptide of Arabidopsis Regulates Auxin Transport Root Growth via Effects on Ethylene Signaling. *Plant Cell*, 18 (11), 3058-3072. Doi: 10.1105/tpc.106.040790

Chow, H. T., Chakraborty, T. & Mosher, R. A. (2020). RNA-directed DNA Methylation and sexual reproduction: expanding beyond the seed. *Current Opinion in Plant Biology*, 54, 11-17. Doi: 10.1016/j.pbi.2019.11.006

Cramer, P. (2019). Organization and regulation of gene transcription. *Nature*, 573 (7772), 45-54. Doi: 10.1038/s41586-019-1517-4

De Almeida, C., Scheer, H., Zuber, H. & Gagliardi, D. (2018). RNA uridylation: a key posttranscriptional modification shaping the coding and noncoding transcriptome. *Wiley Interdisciplinary Reviews: RNA*, 9 (1), e1440. Doi: 10.1002/wrna.1440

Deng, P., Muhammad, S., Cao, M. & Wu, L. (2018). Biogenesis and Regulatory Hierarchy of Phased Small Interfering RNAs in Plants. *Plant Biotechnology Journal*, 16 (5), 965-975. Doi: 10.1111/pbi.12882

Dong, B., Meng, D., Song, Z., Cao, H., Du, T., Qi, M., Wang, S., Xue, J., Yang, Q. & Fu, Y. (2024). CcNFYB3-CcMATE35 and LncRNA CcLTCS-CcCS modules jointly regulate the efflux and synthesis of citrate to enhance aluminium tolerance in pigeon pea. *Plant Biotechnology Journal*, 22 (1), 181-199. Doi: 10.1111/pbi.14179

Doolittle, W. F. (2013). Is junk DNA bunk? A critique of ENCODE. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110 (14), 5294-5300. Doi: 10.1073/pnas.1221376110

Ebert, M. S., Neilson, J. R. & Sharp, P. A. (2007). MicroRNA sponges: competitive inhibitors of small RNAs in mammalian cells. *Nature Methods*, 4, 721-726. Doi: 10.1038/nmeth1079

Erhard Jr, K. F., Stonaker, J. L., Parkinson, S. E., Lim, J. P., Hale, C. J. & Hollick, J. B. (2009). RNA polymerase IV functions in paramutation in *Zea mays*. *Science*, 323 (5918), 1201-1205. Doi: 10.1126/science.1164508

Eulalio, A., Huntzinger, E. & Izaurralde, E. (2008). Getting to the Root of MiRNA-Mediated Gene Silencing. *Cell*, 132 (1), 9-14. Doi: 10.1016/j.cell.2007.12.024

Fajkus, P., Peška, V., Závodník, M., Fojtová, M., Fulnečková, J., Dobias, Š., Kilar, A., Dvořáčková, M., Zachová, D., Nečasová, I., Sims, J., Sýkorová, E. & Fajkus, J. (2019). Telomerase RNAs in land plants. *Nucleic Acids Research*, 47 (18), 9842-9856. Doi: doi.org/10.1093/nar/gkz695

Fedak, H., Palusinska, M., Krzyczmonik, K., Brzezniak, L., Yatusovich, R., Pietras, Z., Kaczanowski, S. & Swiezewski, S. (2016). Control of Seed Dormancy in Arabidopsis by a Cis-Acting

Noncoding Antisense Transcript. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 113 (48), E7846-E7855. Doi: 10.1073/pnas.1608827113

Feng, Y.Z., Zhu, Q.F., Xue, J., Chen, P. & Yu, Y. (2023). Shining in the Dark: The Big World of Small Peptides in Plants. *aBIOTECH*, 4 (3), 238-256. Doi: 10.1007/s42994-023-00100-0

Franco-Zorrilla, J. M., Valli, A., Todesco, M., Mateos, I., Puga, M. I., Rubio-Somoza, I., Leyva, A., Weigel, D., García, J. A. & Paz-Ares, J. (2007). Target mimicry provides a new mechanism for regulation of microRNA activity. *Nature Genetics*, 39 (8), 1033-1037. Doi: 10.1038/ng2079

Garcia-Borja, E., Siegl, F., Mateu, R., Slaby, O., Sedo, A., Busek, P. & Sana, J. (2024). Critical appraisal of the piRNA-PIWI axis in cancer and cancer stem cells. *Biomarker Research*, 12 (1), 15. Doi: 10.1186/s40364-024-00563-3

Gu, H., Lian, B., Yuan, Y., Kong, C., Li, Y., Liu, C. & Qi, Y. (2022). A 5' tRNA-Ala-derived small RNA regulates anti-fungal defense in plants. *Science China Life Sciences*, 65 (1) 1-15. Doi: 10.1007/s11427-021-2017-1

He, Z., Luo, Y., Zhou, X., Zhu, T., Lan, Y. & Chen, D. (2023/2024). ScPlantDB: A Comprehensive Database for Exploring Cell Types and Markers of Plant Cell Atlases. *Nucleic Acids Research*, 52 (D1), D1629-D1638. Doi: 10.1093/nar/gkad706

Heo, J. B. & Sung, S. (2011). Vernalization-Mediated Epigenetic Silencing by a Long Intronic Noncoding RNA. *Science*, 331 (6013), 76-79. Doi: 10.1126/science.1197349

Jiao, Y., Wang, Y., Xue, D., Wang, J., Yan, M., Liu, G., Dong, G., Zeng, D., Lu, Z., Zhu, X., Qian, Q. & Li, J. (2010). Regulation of OsSPL14 by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice. *Nature Genetics*, 42 (6), 541-544. Doi: 10.1038/ng.591

Katiyar-Agarwal, S., Gao, S., Vivian-Smith, A. & Jin, H. (2007). A Novel Class of Bacteria-Induced Small RNAs in *Arabidopsis*. *Genes & Development*, 21 (23), 3123-3134. Doi: 10.1101/gad.1595107

Kessler, A. C. & Maraia, R. J. (2021). The nuclear and cytoplasmic activities of RNA polymerase III, and an evolving transcriptome for surveillance. *Nucleic Acids Research*, 49 (21), 12017-12034.

Kim, D. H. & Sung, S. (2017). Vernalization-Triggered Intragenic Chromatin Loop Formation by Long Noncoding RNAs. *Developmental Cell*, 40 (3), 302-312.e4. Doi: 10.1016/j.devcel.2016.12.021

Kindgren, P., Ard, R., Ivanov, M. & Marquardt, S. (2018). Transcriptional Read-through of the Long Non-Coding RNA SVALKA Governs Plant Cold Acclimation. *Nature Communications*, 9 (1), 4561. Doi: 10.1038/s41467-018-07010-6

Kiss, T., Marshallsay, C. & Filipowicz, W. (1991). Alteration of the RNA polymerase specificity of U3 snRNA genes during evolution and *in vitro*. *Cell*, 65 (3), 517-526. Doi: 10.1016/0092-8674(91)90469-f

Krzyszton, M., Zakrzewska-Placzek, M., Kwasnik, A., Dojer, N., Karlowski, W. & Kufel, J. (2018). Defective XRN 3-mediated transcription termination in *Arabidopsis* affects the expression of

protein-coding genes. *The Plant Journal*, 93 (6), 1017-1031. Doi: 10.1111/tpj.13826

Lauressergues, D., Couzigou, J. M., San Clemente, H., Martinez, Y., Dunand, C., Bécard, G. & Combier, J. P. (2015). Primary Transcripts of MicroRNAs Encode Regulatory Peptides. *Nature*, 520 (7545), 90-93. Doi: doi.org/10.1038/nature14346

Lee, T. F., Gurazada, S. G. R., Zhai, J., Li, S., Simon, S. A., Matzke, M. A., Chen, X. & Meyers, B. C. (2012). RNA polymerase V-dependent small RNAs in Arabidopsis originate from small, intergenic loci including most SINE repeats. *Epigenetics*, 7 (7), 781-795.

Li, Y., Li, J., Chen, Z., Wei, Y., Qi, Y. & Wu, C. (2020). OsmiR167a-targeted auxin response factors modulate tiller angle via fine-tuning auxin distribution in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 18 (10), 2015-2026. Doi: 10.1111/pbi.13360

Lin, X., Lin, W., Ku, Y. S., Wong, F. L., Li, M. W., Lam, H. M., Ngai, S. M. & Chan, T. F. (2020). Analysis of Soybean Long Non-Coding RNAs Reveals a Subset of Small Peptide-Coding Transcripts. *Plant Physiology*, 182 (3), 1359-1374. Doi: 10.1104/pp.19.01324

Liu, D. G., Mewalal, R., Hu, R. B., Tuskan, G. A. & Yang, X. (2017). New technologies accelerate the exploration of non-coding RNAs in horticultural plants. *Horticulture Research*, 4, 17031. Doi: 10.1038/hortres.2017.31

Liu, Y., Teng, C., Xia, R. & Meyers, B. C. (2020). PhasiRNAs in Plants: Their Biogenesis, Genic Sources, and Roles in Stress

Responses, Development, and Reproduction. *The Plant Cell*, 32 (10), 3059-3080. Doi: 10.1105/tpc.20.00335

Liu, G., Liu, F., Wang, Y. & Liu, X. (2022). A Novel Long Noncoding RNA CIL1 Enhances Cold Stress Tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Science: an international journal of experimental plant biology*. 323, 111370. Doi: 10.1016/j.plantsci.2022.111370

Liu, Q., Xue, J., Zhang, L., Jiang, L. & Li, C. (2024). Unveiling the Roles of LncRNA MOIRAs in Rice Blast Disease Resistance. *Genes*, 15 (1), 82. Doi: 10.3390/genes15010082

Lu, H., Chen, L., Du, M., Lu, H., Liu, J., Ye, S., Tao, B., Li, R., Zhao, L., Wen, J., Yi, B., Tu, J., Fu, T. & Shen, J. (2023). miR319 and its target TCP4 involved in plant architecture regulation in *Brassica napus*. *Plant Science : an international journal of experimental plant biology*, 326, 111531. Doi: 10.1016/j.plantsci.2022.111531

Malankar, N. N., Kondhare, K. R., Saha, K., Mantri, M. & Banerjee, A. K. (2023). The phased short-interfering RNA siRD29 (-) regulates GIBBERELLIN 3-OXIDASE 3 during stolon-to-tuber transitions in potato. *Plant Physiology*, 193 (4), 2555-2572. Doi: 10.1093/plphys/kiad493

Mallory, A.C. & Vaucheret, H. (2006). Functions of Micrnas and Related Small a Rnas in Plants. *Nature Genetics*, 38, S31-S36. Doi: 10.1038/ng1791

McCaghey, M., Shao, D., Kurcezewski, J., Lindstrom, A., Ranjan, A., Whitham, S. A., Conley, S. P., Williams, B., Smith, D. L. & Kabbage, M. (2021). Host-induced gene silencing of a *Sclerotinia sclerotiorum* oxaloacetate acetylhydrolase using bean

pod mottle virus as a vehicle reduces disease on soybean. *Frontiers in Plant Science*, 12, 677631. Doi: 10.3389/fpls.2021.677631

Martinez, G., Choudury, S. G. & Slotkin, R. K. (2017). tRNA-Derived Small RNAs Target Transposable Element Transcripts. *Nucleic Acids Research*, 45 (9), 5142-5152. Doi: 10.1093/nar/gkx103

Mattick, J. S., Amaral, P. P., Carninci, P., Carpenter, S., Chang, H. Y., Chen, L. L., Chen, R., Dean, C., Dinger, M. E., Fitzgerald, K. A., Gingeras, T. R., Guttman, M., Hirose, T., Huarte, M., Johnson, R., Kanduri, C., Kapranov, P., Lawrence, J. B., Lee, J. T., Mendell, J. T., Wu, M. (2023). Long Non-Coding RNAs: Definitions, Functions, Challenges and Recommendations. *Nature Reviews. Molecular Cell Biology*, 24 (6), 430-447. Doi: 10.1038/s41580-022-00566-8

Matzke, M. A. & Mosher, R. A. (2014). RNA-directed DNA methylation: an epigenetic pathway of increasing complexity. *Nature Reviews Genetics*, 15 (6), 394-408. Doi: 10.1038/nrg3683

Meng, X., Li, A., Yu, B. & Li, S. (2021). Interplay between MiRNAs and LncRNAs: Mode of Action and Biological Roles in Plant Development and Stress Adaptation. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 19, 2567-2574. Doi: 10.1016/j.csbj.2021.04.062

Narita, N. N., Moore, S., Horiguchi, G., Kubo, M., Demura, T., Fukuda, H., Goodrich, J. & Tsukaya, H. (2004). Overexpression of a Novel Small Peptide Rotundifolia4 Decreases Cell Proliferation and Alters Leaf Shape in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal: for cell and molecular biology*, 38 (4), 699-713. Doi: 10.1111/j.1365-313X.2004.02078.x

Onodera, Y., Haag, J. R., Ream, T., Nunes, P. C., Pontes, O. & Pikaard, C. S. (2005). Plant nuclear RNA polymerase IV mediates siRNA and DNA methylation-dependent heterochromatin formation. *Cell*, 120 (5), 613-622. Doi: 10.1016/j.cell.2005.02.007

Padilla-Padilla, E. A., De la Rosa, C., Aragón, W., Ávila-Sandoval, A. K., Torres, M., Dorantes-Acosta, A. E., Arteaga-Vázquez, M. A., Formey, D. & Serrano, M. (2024). Identification of *Arabidopsis thaliana* small RNAs responsive to the fungal pathogen *Botrytis cinerea* at an early stage of interaction. *Plos One*, 19 (6), e0304790. Doi: 10.1371/journal.pone.0304790

Patil, V. S., Zhou, R. & Rana, T. M. (2014). Gene Regulation by Non-Coding RNAs. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 49 (1), 16-32. Doi: 10.3109/10409238.2013.844092

Patra, G. K., Gupta, D., Rout, G. R. & Panda, S. K. (2023). Role of long non coding RNA in plants under abiotic and biotic stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 194, 96-110. Doi: 10.1016/j.plaphy.2022.10.030

Rai, M. I., Alam, M., Lightfoot, D. A., Gurha, P. & Afzal, A. J. (2019). Classification and experimental identification of plant long non-coding RNAs. *Genomics*, 111 (5), 997-1005. Doi: 10.1016/j.ygeno.2018.04.014

Ren, B., Wang, X., Duan, J. & Ma, J. (2019). Rhizobial tRNA-Derived Small RNAs Are Signal Molecules Regulating Plant Nodulation. *Science*, 365 (6456), 919-922. Doi: 10.1126/science.aav8907

Sanan-Mishra, N., Abdul Kader Jailani, A., Mandal, B. & Mukherjee, S. K. (2021). Secondary SiRNAs in Plants: Biosynthesis, Various Functions, and Applications in Virology. *Frontiers in Plant Science*, 12, 610283. Doi: 10.3389/fpls.2021.610283

Seo, J. S., Sun, H. X., Park, B. S., Huang, C. H., Yeh, S. D., Jung, C. & Chua, N. H. (2017). ELF18-INDUCED LONG-NONCODING RNA Associates with Mediator to Enhance Expression of Innate Immune Response Genes in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 29 (5), 1024-1038. Doi: 10.1105/tpc.16.00886

Sharma, A., Badola, P.K., Bhatia, C., Sharma, D. & Trivedi, P. K. (2020). Primary Transcript of MiR858 Encodes Regulatory Peptide and Controls Flavonoid Biosynthesis and Development in *Arabidopsis*. *Nature Plants*, 6 (10), 1262-1274. Doi: 10.1038/s41477-020-00769-x

Sun, Z., Hu, Y., Zhou, Y., Jiang, N., Hu, S., Li, L. & Li, T. (2022). tRNA-derived fragments from wheat are potentially involved in susceptibility to Fusarium head blight. *BMC Plant Biology*, 22 (1), 3. Doi: 10.1186/s12870-021-03393-9

Thieffry, A., Vigh, M. L., Bornholdt, J., Ivanov, M., Brodersen, P. & Sandelin, A. (2020). Characterization of *Arabidopsis thaliana* promoter bidirectionality and antisense RNAs by inactivation of nuclear RNA decay pathways. *The Plant Cell*, 32 (6), 1845-1867. Doi: 10.1105/tpc.19.00815

Tsuzuki, M., Sethuraman, S., Coke, A. N., Rothi, M. H., Boyle, A. P. & Wierzbicki, A. T. (2020). Broad noncoding transcription suggests genome surveillance by RNA polymerase V. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United*

States of America, 117 (48), 30799-30804. Doi: 10.1073/pnas.2014419117

Unver, T. & Tombuloglu, H. (2020). Barley long non-coding RNAs (lncRNA) responsive to excess boron. *Genomics*, 112 (2), 1947-1955. Doi: 10.1016/j.ygeno.2019.11.007

Voinnet, O. (2009). Origin, Biogenesis, and Activity of Plant MicroRNAs. *Cell*, 136 (4), 669-687. Doi: 10.1016/j.cell.2009.01.046

Wang, L., Sun, S., Jin, J., Fu, D., Yang, X., Weng, X., Xu, C., Li, X., Xiao, J. & Zhang, Q. (2015). Coordinated regulation of vegetative and reproductive branching in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112 (50), 15504-15509. Doi: 10.1073/pnas.1521949112

Wang, H. L. V. & Chekanova, J. A. (2017). Long Noncoding RNAs in Plants. In M. R. S. Rao (Eds), *Long Non Coding RNA Biology* (Volume 1008, pp. 133-154). Springer: New York, NY, USA. Doi: 10.1007/978-981-10-5203-3_5

Wang, M., Zhao, W., Gao, L. & Zhao, L. X. (2018). Genome-wide profiling of long non-coding RNAs from tomato and a comparison with mRNAs associated with the regulation of fruit ripening. *BMC Plant Biology*, 18 (1), 75. Doi: 10.1186/s12870-018-1300-y

Wang, D., Gao, Y., Sun, S., Li, L. & Wang, K. (2022). Expression characteristics in roots, phloem, leaves, flowers and fruits of apple circRNA. *Genes*, 13 (4), 712. Doi: 10.3390/genes13040712

Wang, L., Li, J., Guo, B., Xu, L., Li, L., Song, X., Wang, X., Zeng, X., Wu, L., Niu, D., Sun, K., Sun, X. & Zhao, H. (2022). Exonic circular RNAs are involved in *Arabidopsis* immune response against bacterial and fungal pathogens and function synergistically with corresponding linear RNAs. *Phytopathology*, 112 (3), 608-619. Doi: 10.1094/PHYTO-09-20-0398-R

Wang, Z., Li, Y., Zhang, B., Gao, X., Shi, M., Zhang, S., Zhong S., Zheng Y. & Liu, X. (2023). Functionalized carbon dot-delivered RNA nano fungicides as superior tools to control *Phytophthora* pathogens through plant RdRP1 mediated spray-induced gene silencing. *Advanced Functional Materials*, 33 (22), 2213143.

Wang, Y., Cao, L., Liu, M., Yan, P., Niu, F., Dong, S., Ma, F., Lan, D., Zhang, X., Hu, J., Xin, X., Yang, J. & Luo, X. (2024). Alternative splicing of lncRNA LAIR fine-tunes the regulation of neighboring yield-related gene LRK1 expression in rice. *The Plant Journal: for cell and molecular biology*. Doi: 10.1111/tpj.16882

Warner, J. R. (1999). The economics of ribosome biosynthesis in yeast. *Trends in Biochemical Sciences*, 24 (11), 437-440. Doi: 10.1016/s0968-0004(99)01460-7

Wen, J., Lease, K. A. & Walker, J. C. (2004). DVL, a Novel Class of Small Polypeptides: Overexpression Alters *Arabidopsis* Development. *The Plant Journal: for cell and molecular biology*, 37 (5), 668-677. Doi: 10.1111/j.1365-313x.2003.01994.x

Wierzbicki, A. T., Blevins, T. & Swiezewski, S. (2021). Long noncoding RNAs in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 72 (1), 245-271. Doi: 10.1146/annurev-arplant-093020-035446

Wu, Y., Luo, D., Fang, L., Zhou, Q., Liu, W. & Liu, Z. (2022). Bidirectional lncRNA transfer between *Cuscuta* parasites and their host plant. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (1), 561. Doi: 10.3390/ijms23010561

Xu, W. B., Zhao, L., Liu, P., Guo, Q. H., Wu, C. A., Yang, G. D., Huang, J. G., Zhang, S. X., Guo, X. Q., Zhang, S. Z., Zheng, C. C. & Yan, K. (2023). Intronic microRNA-directed regulation of mitochondrial reactive oxygen species enhances plant stress tolerance in *Arabidopsis*. *The New Phytologist*, 240 (2), 710-726. Doi: 10.1111/nph.19168

Xu, J., Wang, Q., Tang, X., Feng, X., Zhang, X., Liu, T., Wu, F., Wang, Q., Feng, X., Tang, Q., Lisch, D. & Lu, Y. (2024). Drought-induced circular RNAs in maize roots: separating signal from noise. *Plant Physiology*, kiae229. Doi: 10.1093/plphys/kiae229

Yadav, A., Sanyal, I., Rai, S. P. & Lata, C. (2021). An Overview on miRNA-Encoded Peptides in Plant Biology Research. *Genomics*, 113 (4), 2385-2391. Doi: 10.1016/j.ygeno.2021.05.013

Yu, Y., Zhang, Y., Chen, X. & Chen, Y. (2019). Plant noncoding RNAs: hidden players in development and stress responses. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 35 (1), 407-431. Doi: 10.1146/annurev-cellbio-100818-125218

Zhang, B., Pan, X. & Stellwag, E. J. (2008). Identification of Soybean microRNAs and Their Targets. *Planta*, 229 (1), 161-182. Doi: 10.1007/s00425-008-0818-x

Zhang, X., Xia, J., Lii, Y. E., Barrera-Figueroa, B. E., Zhou, X., Gao, S., Lu, L., Niu, D., Chen, Z., Leung, C., Wong, T., Zhang, H., Guo, J., Li, Y., Liu, R., Liang, W., Zhu, J.-K., Zhang, W. & Jin,

H. (2012). Genome-Wide Analysis of Plant Nat-SiRNAs Reveals Insights into Their Distribution, Biogenesis and Function. *Genome Biology*, 13, 1-16.

Zhang, X., Lii, Y., Wu, Z., Polishko, A., Zhang, H., Chinnusamy, V., Lonardi, S., Zhu, J. K., Liu, R. & Jin, H. (2013). Mechanisms of Small RNA Generation from Cis-NATs in Response to Environmental and Developmental Cues. *Molecular Plant*, 6 (3), 704-715. Doi: 10.1093/mp/sst051

Zhang, P., Li, S. & Chen, M. (2020). Characterization and function of circular RNAs in plants. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 7, 91. Doi: 10.3389/fmolb.2020.00091

Zhang, J., Chen, S. & Liu, K. (2022). Structural Insights into PiRNA Biogenesis. *Biochimica et Biophysica Acta. Gene Regulatory Mechanisms*, 1865 (2), 194799. Doi: 10.1016/j.bbagr.2022.194799

Zhao, X., Lan, Y. & Chen, D. (2022). Exploring Long Non-Coding RNA Networks from Single Cell Omics Data. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 20, 4381-4389. Doi: 10.1016/j.csbj.2022.08.003

Zhao, M., Tian, R., Sun, X. & Zhang, W. H. (2023). lncRNA MtCIR2 positively regulates plant-freezing tolerance by modulating CBF/DREB1 gene clusters. *Plant, Cell & Environment*, 46 (8), 2450-2469. Doi: 10.1111/pce.14611

BÖLÜM III

The Defence Mechanisms of Plants Against Fungal Diseases

Duygu MERMER DOĞU¹
Sirel CANPOLAT²

Introduction

Plants form the basis of life on earth and are used as raw materials in many areas as well as being basic nutrients. Plants, which has an important role in the ecology, interact with other living organisms in all climatic zones of the world. In all climatic zones of the world, plants interact with other living organisms. As a result of this interaction, the occurrence and severity of disease in plants can reach significant dimensions that can pose a threat to humanity.

¹ Dr., Directorate of National Botanical Garden of Türkiye, Ankara/Türkiye, Orcid: 0000-0003-4577-1741, duygumermer@gmail.com

² Dr., Directorate of Plant Protection Central Research Institute, Ankara/Türkiye, Orcid: 0000-0003-4595-6148, sirelozan_18@hotmail.com

There are many factors affecting the production, yield and quality of plants with high vital value. One of these factors is plant diseases. Green plants are exposed to pests such as fungi, bacteria, viruses, viroids, bacteria, weeds, parasitic plants, phytoplasma, protozoa, nematodes in their natural environment and can become diseased at various degrees as a result of mutual interactions. A number of environmental factors such as water, temperature, light, nutrient deficiency, drought, excessive salinity in the soil can also be the cause of disease on plants. In addition to the pathogens that are always present in the soil where plants are grown and ready to attack; some other agents transmitted by weather, water and insects can also cause diseases on plants. As some plants cannot resist to the pathogens, infection occurs, growth slows down, often stops and yields decrease. On the other hand, sometimes plants can develop effective defense mechanisms to protect themselves from pathogen attacks and negative environmental stress factors and stop the progression of the disease and continue to live (Sood et al. 2021; Koç & Üstün, 2008; Ekici, 2012).

Similar factors cause diseases in humans and animals. But plants have to stay in a fixed area and do not have immune systems like humans and animals. However, plants also have self-defense mechanisms against infections caused by pathogens. They can show resistance by both passively and actively defending themselves against pathogens. That is divided into two groups: pre-existing resistance and post-infection resistance. Morphological and chemical properties of the plant play a role in passive resistance.

Pathogen, host plant and environment are three important components in the disease case. Pathogens cause diseases in plants by destroying plant cells with their enzymes, toxins, hormones and

other secretions and by causing disruption of plant metabolism. The severity of the disease caused by pathogens in plants varies according to their pathogenicity, reproduction and spreading power. The host plant is effective in disease formation according to its resistance or susceptibility. While resistance exhibits itself in plants as resistance to the pathogen, susceptibility can occur as a failure to show resistance, i.e. pathogen infection resulting in disease. Environmental factors in the ecosystem where the plant is located are also important factors in plant disease. Environmental factors (temperature, humidity, light, wind etc.) are factors affecting the pathogen as well as the host plant. As a result, environmental conditions affect both the development and sensitivity of the host plant, and the reproduction, spread and survival activity of the pathogen, in other words, they affect the host-pathogen relationship (Dolar, 2011; Bora & Özaktan, 1998).

The pathogen and the host come into contact with each other under favorable conditions and a series of events develop with the start of inoculation, resulting in the onset, development and spread of the disease in plants. Disease-causing microorganisms enter the host plant directly, through natural openings and wounds, initiating infection and obtaining nutrients to multiply. Once in contact with the plant tissue, the pathogen can develop and multiply in the host, causing infection and sometimes epidemics. The reproduction, multiplication, spread, overwintering and reproduction type of the pathogens in the plant tissue or on the surface may vary according to the type of pathogen and environmental conditions. For a pathogen infection to reach epidemic proportions, the host plant must be susceptible, the pathogen aggressive, the vector effective, and the environmental conditions favorable to the disease. In other words,

the emergence of a plant disease occurs when the morphological and physiological state of the plant and the relationship with the pathogen are favorable to the disease. If this is not the case, there are four different possibilities between the pathogen and the host: Immunity, Resistance, Tolerance and Hypersensitivity (İlbağı & Çıtır, 2006).

As a result of pathological reactions, structural and physiological changes occur in plants. Symptoms seen anywhere or all of the plant exterior are morphological in appearance . Necrotic spots, chlorosis, wilting, blight, spots, rots, leakage, cankers, dieback, dwarfism, rosette formations, tumor and gall formation are among some of these morphological symptoms. . The symptoms observed in plant cells and tissues are cytological and histological. Pathogens are effective to alter some of the physiological reactions such as respiration, photosynthesis, water and nutrient transport, and cell membrane permeability, occurring in the plant. As a result of the change in normal physiological events with various effective mechanisms, plants cannot perform normal physiological and biochemical events.

Plants have to adapt to the environment they live in through molecular and physiological events and carry out activities such as photosynthesis, water intake, respiration, which they carry out by utilizing the minerals they take from the soil and the sun in order to survive. Plants are a good source of food for living organisms such as fungi, bacteria and viruses. These pathogens are abundant in nature and therefore there is a constant interaction between plants and pathogens. This interaction has found a place in the field of phytopathology as host-pathogen relationships and researchers have studied the entry of pathogens into the host and causing disease, the

plant's recognition of the pathogen and defense mechanisms (Tör, 1998). It is known that when pathogens invade plants, some resistance mechanisms in plants occur as both passive and active defense responses. As a result of host-pathogen interaction, structural and biochemical complex mechanisms are activated. The first histological studies on this subject were conducted against *Colletotrichum lagenarium* in cucumber using a normal light microscope (Richmond et al., 1979). Today, it is more easily examined with imaging such as phase contrast or electron microscope.

Resistance can be defined as the ability of the plant to resist infection if it exposed to a disease agent or to changes the host-pathogen interaction to the benefit of the plant. Resistance is a hereditary characteristic in the plant, but sometimes it can be acquired later. Hereditary resistance is managed by a single or by multiple genes. When resistance is due to a single gene, this single gene can be examined and defined in detail. Resistance is not only dependent on the presence of a resistance gene in the host plant, but also on the hereditary characteristics of the parasitic microorganism. Basically, the status of the disease is determined by the relationship between the hereditary characteristics of the host and the pathogen. In obtaining disease-resistant plant varieties, the virulence of the pathogen which is also managed by genes is of great importance is (İlbağı & Çıtır, 2006).

While plants defend themselves against the attack of pathogens, the structural features of the plant and the biochemical reactions occurring within the plant play a role. Some of the defense mechanisms are naturally present in the plant, while others are formed after contact with the pathogen. The presence of a wax layer

or hairs on the epidermis, the thickness of the cuticle, the duration of stomata opening, the number and structure of stomata, and the presence of phenolic compounds and tannins determine the natural defense mechanism in plants. Defense structures and biochemical compounds may form in plant tissues after contact with the pathogen. The plant can prevent the pathogen spread by killing its infected cells and tissues itself (hypersensitivity response) or by producing glue secretions and trapping the pathogen in infected cells. Chemical compounds called phytoalexins, which were not previously present in the plant, are formed after infection and have a toxic effect on pathogens. Glucan, chitosan, glycoprotein and polysaccharides found in the cell walls of pathogens encourage phytoalexin formation in plants (Ekici, 2012). Plants can only survive and protect themselves from diseases with a defense mechanism that works systematically and at the right time, and resistance is examined in two groups: active and passive.

PASSIVE DEFENSE FACTORS

Passive defence factors divided in to two groups; structural and chemical defence factors.

Structural defence

The first step of plant defense begins on the plant surface. Many structural characteristics of the plant are the first barriers to pathogen penetration (Yin et al. 2017). Pathogens enter the plant by passing through the cuticle, wax layer and natural openings, and these barriers serve to prevent initial entry (Dickinson & Lucas, 1982; Guest & Brown, 1997; Arya & ark., 2021).

The wax layer is the upper part of the plant cuticle and consists of long-chain aliphatic compounds (Buschhaus & Jetter 2011). The

wax layer stored on the outer surface of the plant cuticle consists of the innermost intracuticular wax, the epicuticular wax film on it, and in some species, the outermost epicuticular wax crystals (Zeisler & Schreiber 2016; Zeisler et al. 2020). Each plant species has its own unique shape of wax layer crystals. Plants exposed to intense sunlight and UV produce a thick and well-developed wax layer (Barthlott et al. 1999; Çelikkol 2012). The biggest benefit of the wax layer in resistance is that water does not hold on to the plant surface and thus eliminates the factors that will germinate and develop in free water. Leaf surfaces that remain dry because of the wax layer prevent pathogens from germinating, acquiring moisture. The thick wax layer also prevents the reproduction and migration of bacteria. The wax layer also helps in defense by preventing the leakage of plant metabolites that may promote the development of pathogens from outside the plant (Agrios, 1988; Guest & Brown, 1997; Yeast & Rose 2013). Surface wax is protective against pathogen infections in pre-harvest plants and post-harvest products. And damage to this surface wax reduces the protection of fruits in post-harvest storage. In another study conducted on grapes, it was reported that the cuticular membrane on the berries of the bunches exposed to sunlight contained more epicuticular wax than those in the shade; samples that did not come into contact with each other contained more epicuticular wax than those that did, and that *Botrytis cinerea* rot was less in the bunches exposed to sunlight than in the shade (Percival et al., 1993). There is an interaction between cuticular wax and the environment. Therefore, changes in the amount and composition of wax occur both before and after harvest under storage conditions (Çelikkol 2012; Kolattukudy 1984). Thinning or removal of the wax layer promotes increased susceptibility to diseases.

Cutin is a macromolecule with a polymer structure and contains long-chain fatty acids linked together by ester bonds to form a rigid three-dimensional network. Cutin is the main compound of the cuticle which is a structure that covers the outside of the epidermis cell walls in the above-ground parts of all herbaceous plants (Arya et al. 2021; Yılmaz, 2013).

Cuticle thickness varies according to environmental conditions. Compared to those growing in humid environments, plant species native to arid areas have a thicker cuticle layer, but the cuticle is often thickened in humid environmental plants growing under arid conditions (Yılmaz, 2013).

The plant cuticle is described as the first barrier in plant defense (Köller et al., 1991). In some host-pathogen relationships, there is a relationship between cuticle thickness and resistance. In parallel with the increase in cuticle thickness, resistance increases. The basidiospores of *Puccinia graminis* infect berberis plants by penetrating young leaves with thin cuticle, while older leaves of the same plant do not allow them to germinate and penetrate because they have thick cuticle. Similarly, *Taphrina deformans* penetrates young leaves with thin cuticle (Guest & Brown 1997). *Venturia inequalis* can also penetrates young leaves with thin cuticle, but fails on older leaves with thick cuticle (Nicholson et al., 1973). According to the results of the study conducted with twelve different genotypes of cocoa, the epicuticular wax layer prevents or limits Phytophthora infection. According to the results of the study, as the amount of epicuticular wax layer in cocoa genotypes increases, resistance increases (Nyadanu et al., 2012). The cuticle and cuticular wax can provide a physical barrier to penetration by plant pathogens, preventing the moisture needed for germination on the surface. They

can also provide growth-inhibiting chemical secretions (Goodwin et al., 2007). Not only thickness or thinness but also the composition of the cuticle layer also plays a role in resistance. The ability of a factor to successfully complete penetration and initiate infection in different plants will differ according to the composition of the cuticle; therefore, infection will occur in the host plant, while in the non-host plant, the composition of the cuticle prevents penetration and does not cause infection (Wang et al., 2000 & 2008). A gene in a transgenic tomato variety prevents the germination of *Erysiphe polygony* spores by modifying cutin monomers (Geuens & Nicholson, 2000). Although the composition of the cuticular wax layer varies according to plant species and varieties, it consists of alkanes, aldehydes, alcohols, ketones and fatty acids. These compounds play an important role in defense against fungal pathogens (Kunst & Samuels, 2000). Among these compounds, especially fatty acids are converted into secondary metabolites such as oxypines, which are known as regulators of plant defense mechanisms, as a result of pathogen attack (Carballeira, 2008; Pohl et al., 2011). (Carballeira, 2008; Pohl et al., 2011). A study in maize plants showed that a mutant maize line lacking very long chain aldehydes showed a significant reduction in conidial germination of *Blumeria graminis* compared to other lines (Hansjakob et al., 2011).

Along with plant cuticular structures, the cell wall, natural openings such as stomata and lenticels, and leaf hairiness may also play a role in structural resistance. The plant cell wall can act as a mechanical barrier against pathogen attack by maintaining the shape of the cell. The thickness and stiffness of epidermal cells and the structure of natural openings are also important in durability (Altınok, 2006). In the leaf cross-section, it can be seen that there is

a cuticular layer on the uppermost surface of the leaf, consisting of epidermis and mesophyll inwards, and that there are natural openings of different number and structure on the surface. It is possible that the tightness of the outer walls of the epidermis cells may be a barrier to penetration. The tightness of the outer wall is related to the wall composition and increases in parallel with the inclusion of lignin in the composition. Potassium and silicon are also elements that contribute to wall tightness (Horuz et al., 2017; Horuz 2018). Silicon is known to cause significant reductions in disease development and frequency (Fauteux et al., 2005; Sharma et al. 2021). It is known that the silicic acid content of rice plant leaves plays a role in resistance to *Pyricularia oryzae*. It is possible to increase the silicic acid content of leaves by fertilization (Sathe et al. 2021;Ng et al 2021).

Plant nutrients are also a factor affecting host-pathogen relationships (Krauss, 2001). Nutrients affect resistance and susceptibility to pathogens by causing morphological changes such as thinning and thickening of cell membranes, increase and decrease in cell length and width. In terms of structural factors, potassium deficiency reduces the thickness of the cuticle layer, causes thin cell wall formation and leads to a decrease in resistance to pathogens (Marshner, 1986). Potassium plays a role in metabolic events in the plant and participates in plant anatomical and physiological events. Therefore, it is important in plant resistance against diseases (Öktüren, 2005). In a study, it was reported that potassium application can reduce fungal diseases by 70%, bacterial diseases by 69% and viral diseases by 41% (Perrenoud, 1990). A susceptibility to *Botrytis cinerea* was found on tomatoes fertilized with excess nitrogen (Verhoeff et al., 1992). High nitrogen increased vegetative

growth in the vineyard, resulting in denser clusters, thinner cuticle and increased susceptibility to lead mildew caused by *Uncinula necator* (Tromp, 1984; Marangoni et al., 2001; Keller et al., 2001).

External wall structures such as stomata and lenticels in plants are the most important entry gates for fungi and bacteria that cannot directly enter plants. Morpho-anatomical features of stomata, the density of which varies between and within species, play an important role in host-pathogen interactions by limiting the entry of pathogens into host tissues (Melotto et al., 2008). The numbers, opening and closing cycles and structural features of these outer wall structures play an important role in passive resistance. For example, *Puccinia graminis* f.sp. *tritici*, which causes black rust on wheat, can infect plants only when the stomata are open. Gergely et.al., (2003) reported that lenticel size and openness of potato tubers affected the penetration of *Streptomyces scabies*. According to the study by Gindro et al. (2012), the structure of stomata in grapevines is important for the successful germination of zoospores of the downy mildew agent, *Plasmopara viticola*. They induce defense mechanisms and phytoalexin production. The location of the stomata in the tissue affects the germination of spores and thus the synthesis of phytoalexins that play an active role in defense. This results in resistance, tolerance and sensitivity among varieties. In a study conducted with grape varieties (Keller 2001), the functions of grain density in clusters, pore and lenticel density on the grain, density and thickness of cells in the epidermis and outer hypodermis, amount of cuticle and wax, and protein content on the grain surface before and after *Botrytis cinerea* infection were examined. It was observed that the number of natural openings was inversely related to resistance to *B. cinerea*, the composition and thickness of the epidermis, outer

hypodermis, cuticle and wax were also important in resistance, and resistance increased with increasing quantity and thickness. As a result of this study, 11 grape varieties were found to have high resistance (Mlikota Gabler et al., 2003).

CHEMICAL DEFENCE

Structural Antimicrobial Agents

There are some compounds that act as defense against pathogens in plants. When these compounds are secreted by the plant, they create resistance. These naturally occurring chemicals in the plant that prevent disease development are divided into various groups such as alcohols, aldehydes, alkanes, epoxides, fatty acids, furans, heterocyclic compounds, ketones. These compounds are known to have antifungal properties against some fungal species (Jhajharia et al., 2010; Pohl et al., 2011).

These compounds found in different parts of plants are a treasure trove to be studied in terms of disease resistance.

Phenolic Compounds

A large group of substances with an aromatic ring containing a hydroxyl group is called phenolic compounds. Phenolic compounds include flavonoids, phenolic quinones, lignans, cationes, depsidones, lignins, melanins, tannins, glycosides, sugar esters of phenolic acids, esters of hydroxycinnamic acid and coumarin derivatives. High concentrations of phenolic compounds with antifungal, antibacterial and antiviral activities inhibit spore germination and fungal growth. Some phenolics inhibit or stop the production of fungal enzymes. They suppress or detoxify toxins produced by pathogens. Successful results have been obtained from studies conducted by changing the amount of phenols in plants in the

fight against the disease. However, an increase in the amount of phenols can also cause phytotoxic effects. The application of compounds with irrigation water has shown positive results in resistance, and it has also been reported that some hormone and potassium applications stimulate phenolic compounds and encourage resistance (Boraz & Sürel, 2004).

The type and dose of phenolic compounds and the type of microorganism are important on the germination of pathogen spores. Vidhyasekaran (1975) tested catechol, resorcinol and pyrogallol phenolic compounds at certain doses on spore germination of *Helminthosporium nodulosum* and reported that they did not effectively inhibit spore germination. Gayed & Rosa (1975) found that germination decreased in *Thielaviopsis basicola* spores treated with chlorogenic acid and spore germination was 11%. In terms of disease development, it was reported that isomeric dihydroxybenzene and ortho hydroxyl groups and catechol were inhibitory in the development of *Verticillium albo-atrum*, while the other applied compounds had no effect (Le Tourneau et al., 1957). Pectic enzymes of *Helminthosporium oryzae* decreased linearly with increasing phenolic compound (catechol) dose in the study of Sathianathan & Vidhyasekaran (1981). The outer skins of resistant onion species contain catechol and protocatechoic acid. These substances are highly toxic to *Colletotrichum circinans* spores (Walker & Stahmann, 1955). Chlorogenic acid is found in young potato roots and decreases with aging. Young potatoes show high resistance to *Verticillium albo-atrum*. This resistance decreases in the later periods (Patil et al., 1964). Young leaves of cotton plants contain catechin, gallocatechin and isoquercitin. Young leaves are more resistant to *Verticillium dahliae* infection (Howell et al., 1976).

Although it is known that some phenolic compounds are important in the resistance of some plant diseases, it is not always possible to use them in plant resistance in practice. One of the reasons why they cannot be used is that they can be phytotoxic when used at high rates. Another reason is that applied phenols need to be synthesized continuously, while their effects last for a short period of time.

Unsaturated Lactones

Lactones are among the known organic substances with a distinctive taste and odor. They are characterized by antibacterial, antiviral, anti-inflammatory and anti-cancer properties. In recent years, among this group of compounds, new biologically active substances have been investigated that could be an alternative to the widely used ones by replacing the leading structure with new analogs with stronger or different reactions that may have a toxic effect on pathogenic bacterial cells. Lactones are subdivided into saturated and unsaturated lactones. When the plant is injured or softened, the unstable glycoside, ranunculin, is enzymatically degraded to glucose and toxic protoanemonin. Tuliposides in tulip bulbs provide resistance to *Fusarium oxysporum* f.sp. *tulipae* and *B. cinerea* during tulip development. This substance decreases and cannot be found in tulip bulbs close to harvest. Plants close to harvest and products in storage become susceptible to these agents (Beijerbergen & Lemmers 1972; Schonbeck & Shroeder 1972). Plants initiate defense responses by sensing some molecules (elicitors) originating from the pathogen. Such biotic stimuli are non-specific elicitors originating from pathogens such as proteins including glycoproteins, polyphenolic fatty acids, chitin and fragments derived from β -1,3 glucans (Heil et.al., 2002).

Saponins

Among the secondary metabolites, saponins (complex glycosidic compounds found in many higher plants) are known for their fungistatic activity (Oakenfull & Sidhu, 2023). Many studies have revealed that many saponins or saponin-rich extracts (SRE) from various plants exhibit antifungal activity (Ulchur et al. 2024; Alkhuzai et al. 2024; Osbourn et al., 1996). Secondary metabolites synthesized after biochemical events in plants play an important role in plant-pest relationships. These metabolites, which have behavioral and physiological effects on pests, are classified in many different categories. The most important ones are alkaloids, glycosides, phenols, terpenoids, tannins and saponins (Güncan & Durmuşoğlu, 2004). Saponins, as glycosides with a lipophilic core of steroid or triterpenoid structure and one or more carbohydrate side chains, which are naturally found in various plants, have been gaining importance in researches related to plant, human and animal health in recent years. Plants use saponins in their bodies to defend themselves against harmful factors that may come from the environment. Saponins, which do not play a role in plant growth and reproduction, increase the chances of plant survival by protecting the plant against attacks by herbivorous insects and microorganisms from the subsoil with their strong antimicrobial activities (Crombie & Crombie, 1986). Although the mechanism of the antifungal activity of saponins has not yet been fully elucidated, it is thought to combine with sterols in the cell membrane, causing perforation of the cell membrane and thus disruption of membrane integrity. Among the saponins whose potential roles in plant defense against phytopathogenic fungi have been studied in detail, the most important ones are the triterpenoid avenasins found in oat roots and

α -tomatin found in tomato leaves (Mert, 2006). Saponins are divided into 4 groups (Küçükkurt & Fidan 2008).

Triterpene group: Avenacin in oats, cyclamin in cyclamen, cyclamin in *Hedera helix hederin*

Alkaloid group: Tomatine in tomato, solanine, chaconine in potato

Spirostanol group: Digitonin in *Digitalis purpurea*

Fusortanol group: Avenacoside in oats

Triterpenoid avenasin saponins are of great importance in determining resistance to *Gaeumannomyces graminis var. tritici*, which infects the root of oats and causes the disease known as “take-all disease”. Although *G. g. var. tritici* causes serious yield losses on wheat and barley, it cannot infect oats and *G. graminis*, which infects oats, is relatively sensitive to avenasins unlike *G. g. var. avenae*. Therefore, oat resistance to *G. g. var. tritici* has been attributed to the presence of these saponins in oat roots (Mert, 2006).

It is assumed that α -tomatin is present in tomato leaves at a concentration of around 1 mM, which is sufficient to inhibit the growth of many non-pathogens on tomato. It is therefore expected that this molecule could protect tomato leaves from fungal pathogens. However, a number of tomato pathogens, including *Septoria lycopersici*, *B. cinerea*, *Fusarium oxysporum f.sp. lycopersici*, *Verticillium albo-atrum* and *Alternaria solani*, can produce an enzyme that detoxifies α -tomatin. The ability to hydrolyze sugar from α -tomatin has been found to be common in *S. lycopersici*, *B. cinerea*, *F. oxysporum f.sp. lycopersici*. In vitro experiments have shown that fungal pathogens on tomato are

significantly more tolerant to the compound than non-pathogens and that they co-evolve (Morrissey & Osbourn, 1999).

Sulfur Compounds

This group includes garlic oils and mustard oils. The very pungent volatile substances released during the distillation of garlic are called “allyl compounds” inspired by the word *Allium*. Allyl compounds can be degraded first to thiosulfinates and then to disulfides and trisulfides by the enzyme allinase. It is known that allyl compounds in garlic, such as allicin, eugene, are extremely inhibitory to fungi such as *Penicillium italicum*, *P. cyclopium*, *P. chrysogenum*, *Cladosporium macrocarpum*, *Aspergillus niger*, *A. fumigatus*, *A. alutaceus*, *A. terreus*, *A. flavus*, *Fusarium pallidosum*, *F. solani*, *Rhizoctonia solani* and to yeasts such as *Saccharomyces cerevisiae*, *Candida albicans*, *C. tropicalis*, *C. parapsilosis*, *C. neoformans*, *C. krusei*, *C. lipolytica*, *C. neoformans*, *C. tenuis*, *C. rugosa*, *Debaromyces hansenii*, *Kloeckera apiculata*, *Lodderomyces elongisporus*, *Torulopsis candida*, *T. glabrata*, *Rhodotorula rubra*, *Trichosporon beigeli* and show fungistatic activity. Garlic extract has been shown to stop the synthesis of fat, protein and nucleic acid by reducing the oxygen uptake of the microorganism and also damages the cell membrane. Allicin inhibits fatty acids, lipid biosynthesis and RNA synthesis of the microorganism. The inhibitory effect may vary according to the dose amount and the fact that allicin binds to the enzyme alternately, forming a non-covalent bond (İrkin & Korukoğlu, 2008). In a study using garlic extracts, morphological changes were observed in the cytoplasm of *Pythium ultimum* and *Rhizoctonia solani*. It was determined that the application of garlic powder suspension caused shrinkage of the cytoplasmic membrane and thickening of the cell

wall of the fungal cells. It was determined that the changes caused by this application in the fungal cells were similar to the fungicides that inhibit sterol biosynthesis (Bianchi et al., 1997). The antifungal effect of spices and their derivatives (extracts, essential oils and components) were investigated against various fungi in vitro and it was determined that the most effective spices with antifungal effect were cloves, cinnamon, garlic, mustard, sater, and coral kiosk (Deans & Svoboda 1990).

ACTIVE DEFENSE FACTORS

Structural and chemical changes that occur after infection.

Structural factors

In addition to the structural barriers naturally found in plants, there are also physical mechanisms that occur after infection.

Formation of the Cork Layer

Against many pathogens, a cork layer is formed outside the point of infection. This layer stops the pathogen from progressing (Shekhada et al. 2023; Demiray, 1995). In addition, the formation of the cork layer prevents the toxin secreted by the pathogen from passing into healthy tissues. The cork layer, which is found in all dicotyledonous plant species with radial growth, is the result of phellogen activity, a secondary meristem that produces phellem (cork) towards the outside and phelloderm towards the inside. These three different tissues form the periderm, an effective protective tissue that acts as a barrier against external factors such as environmental and pathogen attacks. The protective function provided by cork cells is mainly due to the abundance of suberin in their cell walls. Chemically, suberin is a complex aliphatic network consisting of long-chain fatty acids and alcohols, glycerol and

aromatic units. In most woody species growing in temperate climates, the initial periderm gives way to a new functional periderm a few years after it is formed. An exception to this bark development can be found in the cork oak (*Quercus suber*), which exhibits a single growing periderm. *Q. suber* survives by developing a thick cork layer combined with continuous seasonal growth (Teixeira, 2022).

Formation of the Separating Layer

It is a formation that occurs against pathogens, especially in young leaves of stone fruit trees. In the cells around the infection point, the middle lamella melts and continues throughout the leaf thickness, thus separating the cells from each other. The diseased tissue and the healthy tissue are separated from each other. The diseased tissue shrivels, dries and falls off over time. The pathogen is also removed from the host. The plants are protected from both the pathogen and its toxins (Agrios, 1988).

Formation of tylose

In the xylem structure of the plant, structures called tyloses are formed when the plant is stressed or infected with pathogens that cause vascular wilt. Living parenchyma cells protrude outward at the xylem edge, extending from one edge to the other in the form of a cushion within the xylem tube. These have a cellulose wall and can completely cover the vascular bundle. Thus, they prevent the passage of the pathogen (Agrios, 1988).

Formation of papilla

There are also some cellular changes in plants after infection. The outer layer of the walls of parenchyma cells exposed to the pathogen becomes swollen, the cell wall thickens or protrusions called “papillae” form on the inner surface of the cell wall. These

sometimes prevent the appressorium from entering the cell, delaying penetration. The condensation of the protoplasm of plant cells into a granular structure prevents the mycelia of fungal pathogens from developing inside the cell (Tör, 1998). In root rot disease, papilla formation is observed in cabbage plants 2 minutes after penetration. A fungal-induced mechanical effect plays a role in this phenomenon. Papillae could theoretically trap the penetration hyphae or at least delay its development (Aist & Israel, 1976). According to some studies, resistance to barley powdery mildew depends on the rate at which the host forms papillae. However, papilla formation alone does not play a role in resistance. Induced resistance is expressed as reduced fungal penetration and restriction of hyphae growth. This resistance is attributed to the increase of papillae or papilla-like structures (Sahashi & Shishiyama, 2011). Görlach et al. (1996), in a study conducted by spraying benzo (1,2,3) thiadiazole -7-carbothioic acid 5-methyl ester (BTH) at a dose of 35 g/ha on wheat plants when the plants had 2 nodes, reported that BTH increased papillae formation in plant tissues and significantly reduced houstonia formation of fungi. In a study investigating the efficacy of mycelial extracts of *Bipolaris oryzae*, *Pythium ultimum* and *Rhizopus stolonifer* liquid cultures against powdery mildew disease of barley caused by *Erysiphe (Blumeria) graminis* f. sp. *hordei*, it was observed that mycelial extracts reduced the ability of the powdery mildew agent to germinate and form apressorium and caused papilla formation in the plant (Haugaard et al., 2002).

CHEMICAL FACTORS

Phytoalexins

Phytoalexins are low molecular weight antimicrobial substances formed as a result of infection in the plant. These

substances are mostly plant-specific, not pathogen-specific substances. They play an important role in the plant's defense against pathogens (Kozlov et al., 2019). Phytoalexin synthesis begins owing to enzymes activated by biotic and abiotic stimulants. Sometimes more than 20 enzymes may be required to synthesize a single phytoalexin (Keskin 2007). Phytoalexins are synthesized in living cells and the cells die within a few minutes of their synthesis. Phytoalexins formed as a result of infection by a pathogen are generally not seen after 96 hours. Phytoalexins synthesized in the vacuole kill both the cell and the pathogen by disintegrating the vacuole membrane (Mert-Türk, 2002). The first phytoalexin whose chemical structure was determined was pisatin. Phaseollin is a phytoalexin found in bean pods. It was found to accumulate in the hypocotyl tissue 60-72 hours after *Colletotrichum lindemuthianum* inoculation, but only after 120-140 hours in susceptible varieties and after the lesions expanded. The rate and amount of phaseolin synthesis play an important role in resistance. Rishitin and Phytubarin, important phytoalexins found in potatoes, appear only after infection and accumulate in diseased tissue. Again, capsidiol is found in peppers, gossypol, hemigossypol and vegosin in cotton, and ipomeamarone in sweet potatoes (Ribera & Zuniga, 2012). Phytoalexins, which are found at small amounts in healthy orchids, respond temporarily to pathogen attack by the orchid plant with genes encoding phytoalexin enzymes (Reinecke & Kindl, 1993). The same fungus may cause different phytoalexin formation in different hosts, and the phytoalexins formed in hosts as a result of interaction with different fungi may generally be the same (Üstün, 1990). For example, while capsidiol is formed in pepper plants as a result of *B. cinerea* infection (Stoessl et al., 1972), 6-methoxymellein is formed

in carrots (Kurosaki & Nishi, 1984). Stilbenes (phytoalexin) were identified in grapevines by researchers named Langcake & Pryce (1976). Stilbenes were first detected in the leaves of different grape varieties infected with *B. cinerea*. Resveratrol is the most striking and most produced group among the stilbene group produced in grapevines (Keskin & Kunter, 2005). Resveratrol, a polyphenolic compound, occurs not only in grapevines but also in other plants such as peanuts and pome fruits (Erte, 2007). It plays a role in resistance in grapevines, especially with its fungitoxic effect, and also has positive effects on human health. Studies have shown that they are synthesized in all grapevine varieties, but the amount produced varies according to the variety (Keskin, 2007). In the light of various studies, it has been reported that as a result of infection by agents such as *B. cinerea*, powdery mildew, downy mildew and berry rot in grapevines, resveratrol is synthesized rapidly and in high amounts in resistant varieties and slowly and in low amounts in susceptible varieties (Bavaresco & Fregoni, 2001).

Phenolic compounds

Although phenolic compounds are included in the passive defense mechanism, if they increase after infection, they are considered as an active defense mechanism. Phenolic compounds naturally found in plants are derived from trans-cinnamic acid, which is formed by the removal of the amine group from L-phenylalanine with the help of the enzyme Phenylammonium lyase (PAL). Phenylammonium lyase enzyme plays a role in the biosynthesis of polyphenol compounds such as lignin, phenylpropanoids and flavonoids in plants. There is a relationship between the increase in PAL gene/protein/activity and the increase in phenolic substances in response to different stimuli (Boudet,

2007). There are many studies on the increase in phenolic compounds after pathogen infection in resistant plant varieties, and research on this subject is still continue. Successful results have been obtained from studies conducted by changing the amount of phenols in plants in the fight against the disease. However, an increase in the amount of phenols also causes phytotoxic effects. Applying compounds with irrigation water has revealed positive results in resistance, and some hormone and potassium applications have also been found to stimulate resistance by stimulating phenolic compounds (Boyraz & Sürel, 2004).

RESULT

Plants show morphological, biochemical and physiological responses when faced with any biotic or abiotic stress factor; they synthesize some chemical compounds. Some of these are pre-existing in the plant, while others are formed as a result of infection. The types of mechanisms and morphological structures, the type and amounts of synthesized substances vary according to plant species. In addition, the type of biological agent, pathogen, the mode of infection, and whether it is virulent are also important. Plants have developed defense mechanisms against pathogens they have been exposed to for centuries, and today's resistant plant species have emerged. During this process, pathogens have also evolved their own mechanisms.

Nowadays, intensive spraying is carried out against plant diseases in order to increase the quality and yield in plant production. The resistance of pathogens to these applied pesticides and the pollution they cause in the environment and humans have become a major problem in recent years. At this point, it is necessary to

determine the host-pathogen relationships well and to develop alternative methods of combating diseases based on this. Importance should be given to increasing disease resistance in economically important plant varieties by developing resistant varieties.

In recent years, with new technologies, plant defense mechanisms at the molecular level have been illuminated and studies are ongoing. Natural defense systems should take their place in alternative control by using the plant's own resistance mechanism. Chemical pollutants should be reduced and new control systems should be created and disseminated in integrated control where biological control and plant resistance systems are emphasized.

REFERENCES

Aist, J. R., & Israel, H. W. (1976). Timing and significance of papilla formation during host penetration by *Olpidium brassicae*. *Cytology and Histology*, 67, 187-194.

Alkhuzaie, M., Kredy, H., Guzar, S., Charfeddine, B., & Ines, O. (2024). Extraction and identification of saponin extracts from *Lepidium aucheri* Boiss and antifungal properties evaluation. *University of Thi-Qar Journal of Science*, 11(1), 92-101.

Altınok, H. H. (2006). Doğu Akdeniz Bölgesi'nde patlıcanda *Fusarium solgunluğu* hastalığının yaygınlığı, etmeninin moleküler karakterizasyonu ve bitkide hastalığa karşı dayanıklılığın uyarılması (Doktora Tezi).

Agrios, G. (1988). *Plant pathology*. Academic Press.

Arya, G. C., Sarkar, S., Manasherova, E., Aharoni, A., & Cohen, H. (2021). The plant cuticle: An ancient guardian barrier set against long-standing rivals. *Frontiers in Plant Science*, 12, 663165.

Barthlott, W., & Neinhuis, C. (1999). High resolution scanning electron microscopy of epicuticular waxes and its systematic significance. In XVI Uluslararası Botanik Kongresi (pp. 1-7). Saint Louis, Missouri, U.S.A. Retrieved from <http://www.Botanik.unibonn.de/system/waxes.htm>

Bavaresco, L., & Fregoni, C. (2001). Physiological role and molecular aspects of grapevine stilbenic compounds. In K. A. Roubelakis-Angelakis (Ed.), *Molecular biology and biotechnology of the grapevine* (pp. 153-182). Kluwer Academic Publishers.

Beijersbergen, J. C. M., & Lemmers, C. B. (1972). Enzymic and non-enzymic liberation of tulipalin A (α -methylene butyrolactone) in extracts of tulip. *Physiological Plant Pathology*, 2(3), 265-270.

Bianchi, A., Zambonelli, A., Zechini D'Aulerio, A., & Bellesia, F. (1997). Ultrastructural studies of the effects of *Allium sativum* on phytopathogenic fungi in vitro. *Plant Disease*, 81, 1241-1246.

Bora, T., & Özaktan, H. (1998). Bitki hastalıklarıyla biyolojik savaş. E.Ü. Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Bölümü.

Boyraz, N., & Sürel, B. (2004). Bitki hastalıklarına dayanıklılıkta fenoliklerin rolleri. S.Ü. Ziraat Fakültesi Dergisi, 18(34), 56-69.

Boudet, A. M. (2007). Evolution and current status of research in phenolic compounds. *Phytochemistry*, 68(22-24), 2722-2735.

Buschhaus, C., & Jetter, R. (2011). Composition differences between epicuticular and intracuticular wax substructures: How do

plants seal their epidermal surfaces? *Journal of Experimental Botany*, 62(3), 841-853.

Carballeira, N. M. (2008). New advances in fatty acids as antimalarial, antimycobacterial and antifungal agents. *Progress in Lipid Research*, 47, 50-61.

Çelikkol, I., & Türkben, C. (2012). Effects of postharvest applications on berry quality, microbial population and morphological (epicuticular wax) deterioration of ready-to-eat table grapes. *Journal of Food Agriculture and Environment*, 10, 213-220.

Crombie, W. M., & Crombie, L. (1986). Distribution of avenacins A-1, A-2, B-1 and B-2 in oat roots; their fungicidal activity towards take-all fungus. *Phytochemistry*, 25, 2069-2073.

Deans, S. G., Svoboda, K. P., Gundidza, M., & Brechany, E. Y. (1990, September). Essential oil profiles of several temperate and tropical aromatic plants: Their antimicrobial and antioxidant activities. In *International Symposium on Medicinal and Aromatic Plants*, XXIII IHC 306 (pp. 229-232).

Demiray, U. (1995). Bitki koruma. Anadolu Üniversitesi Yayınları.

Dickinson, C. H., & Lucas, J. A. (1982). Plant pathology and plant pathogens (Basic Microbiology; 2nd ed., Vol. 6, J. F. Wilkinson, Ed.). Blackwell Scientific Publications.

Dolar, S. (2011). Fitopatoloji. T.C. Açıköğretim Üniversitesi Yayınları No: 2293.

Ekici Kılıç, Ö. (2012). Bitkiler de hastalanır, strese girer ama direnir: Bitki patolojisi ve bağışıklık sistemi. TÜBİTAK Bilim ve Teknik Dergisi, Mart 2012.

Erte, E. (2007). Siyah üzümde (*Vitis vinifera* L.) bulunan resveratrolün üretim veriminin artırılmasına ses ötesi dalgaların etkisi (Yüksek Lisans Tezi). Ankara Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü.

Fauteux, F., Rémus-Borel, W., Menzies, J. G., & Bélanger, R. R. (2005). Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. FEMS Microbiology Letters, 249(1), 1-6.

Gayed, S. K., & Rosa, N. (1975). Levels of chlorogenic acid in tobacco cultivars, healthy and infected with *Thielaviopsis basicola*. Phytopathology, 65, 1049.

Gergely, L., Lönhard, M., & Proksez, P. (2003). Durability of dual resistance of potato varieties to late blight (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) and common scab (*Streptomyces scabies* (Thaxt.) Waksman & Henrici). Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica, 38(1-2).

Gevens, A., & Nicholson, R. L. (2000). Cutin composition: A subtle role for fungal cutinase? Physiological and Molecular Plant Pathology, 57, 43-45.

Gindro, K., Voinesco, F., Spring, J. L., Viret, J. L. O., & Dubuis, P. H. (2012). Susceptibility to downy mildew in grape clusters: New microscopical and biochemical insights. Plant Physiology and Biochemistry, 52, 140–146.

Goodwin, S. M., Edwards, C. J., Jenks, M. A., & Wood, K. V. (2007). Leaf cutin monomers, cuticular waxes, and blackspot resistance in rose. *HortScience*, 42(7), 1631-1635.

Görlach, J., Volrath, S., Knauf-Better, G., Hengy, G., Beckhove, U., Kogel, K. H., Oostendorp, M., Staub, T., Ward, E., Kessman, H., & Ryals, J. (1996). Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. *The Plant Cell*, 8, 629-643.

Guest, D., & Brown, J. (1997). Plant defenses against pathogens. In J. F. Brown & J. H. Ogle (Eds.), *Plant pathogens and plant diseases* (pp. 3-10). Rockvale Publications.

Güncan, A., & Durmuşoğlu, E. (2004). *HASAD*, 233, 26.

Hansjakob, A., Riederer, M., & Hildebrandt, U. (2011). Wax matters: Absence of very-long-chain aldehydes from the leaf cuticular wax of the glossy11 mutant of maize compromises the prepenetration processes of *Blumeria graminis*. *Plant Pathology*, 60(6), 1151-1161.

Haugaard, H., Collinge, D. B., & Lyngkjaaer, M. F. (2002). Mechanisms involved in control of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in barley treated with mycelial extracts from cultured fungi. *Plant Pathology*, 51, 612-620.

Heil, M., & Bostock, R. M. (2002). Induced systemic resistance in plants. *Annals of Botany*, 89, 503-512.

Horuz, A. (2018). The effects of silicon on plant development. *Journal Name*, Volume(Issue), Page Range. [Note: Lütfen dergi adı, cilt, sayı ve sayfa aralığını ekleyin.]

Horuz, A., Akinoğlu, G., & Akorkmaz, A. (2017). The role of silicon in abiotic and biotic stress conditions. *Yüzüncü Yıl University Journal of Agricultural Sciences*, 27(4), 657-664.

Howell, C. R., Bell, A. A., & Stipanovic, R. D. (1976). Effect of aging on flavonoid content and resistance of cotton leaves to *Verticillium* wilt. *Physiological Plant Pathology*, 8, 181-190.

İlbağı, H., & Çıtır, A. (2006). Bitkilerde virüs hastalıklarına karşı dayanıklılık mekanizmaları. *BAHÇE*, 35(1-2), 109–116.

İlisulu, K. (1973). Yağ bitkileri ve ıslahı. *Çağlayan Kitabevi*.

İrkin, R., & Korukoğlu, M. (2008). *e-Journal of New World Sciences Academy*, 3(3), A0086.

Jhajharia, P., Samota, M. H., & Seth, G. (2010). Synthesis of biologically active phenoxy derivatives of substituted benzothiazole organophosphates. *Heteroatom Chemistry*, 21, 84-88.

Keller, M., Kummars, M., & Vasconcelos, M. C. (2001). Reproductive growth at grapevines in response to nitrogen supply and rootstocks. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 7, 1218.

Keskin, N. (2007). Asma kallus kültürlerinde UV ışını etkisi ile resveratrol üretiminin uyarılması ve belirlenmesi (Doktora Tezi). *Ankara Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü*.

Keskin, N., & Kunter, B. (2005). Asma fitoaleksinleri. 100. Yıl *Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Yayınları*, 41-46.

Kolattukudy, P. E. (1984). Natural waxes on fruits. *Post Harvest Pomology Newsletter*, 2(2), 3-7.

Kozlov, O., Kalíková, K., Gondová, T., Budovská, M., Salayová, A., & Tesařová, E. (2019). Fast enantioseparation of indole phytoalexins in additive-free supercritical fluid chromatography. *Journal of Chromatography A*, 1596, 209-216.

Köller, W., Yao, C., Trail, F., & Parker, D. M. (1991). The plant cuticle: A barrier to be overcome by fungal plant pathogens. In G. T. Cole & H. C. Hoch (Eds.), *The fungal spore in disease initiation in plants and animals* (pp. 219-246). New York: Plenum Press.

Krauss, A. (2001). Potassium and biotic stress. Presented at the 1st FAUBA-FERTILIZAR-IPI Workshop on Potassium in Argentina's Agricultural Systems. <http://www.ipipotash.org/presentn/pabs.html>

Krosaki, F., & Nishi, A. (1984). Elicitation of phytoalexin production in cultured carrot cells. *Physiological Plant Pathology*, 24, 169-176.

Kunst, L., & Samuels, A. I. (2003). Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax. *Progress in Lipid Research*, 42, 51-80.

Koç, E., & Üstün, A. S. (2008). Patojenlere karşı bitkilerde savunma ve antioksidanlar. *Erciyes Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Fen Bilimleri Dergisi*, 24(1), 82-100.

Küçük Kurt, İ., & Fidan, A. F. (2002). Saponinler ve biyolojik etkileri. *Kocatepe Veteriner Dergisi*, 1, 89-96.

Langcake, P., & Pryce, R. J. (1976). The production of resveratrol by *Vitis vinifera* and other members of the Vitaceae as a response to infection or injury. *Physiological Plant Pathology*, 9, 77-86.

LeTourneau, D. J., McLean, J. G., & Guthrie, J. W. (1957). Effects of some phenols and quinones on growth in vitro of *Verticillium albo-atrum*. *Phytopathology*, 47, 602.

Marangoni, B., Toselli, M., Venturi, A., Fontana, M., & Schdellari, D. (2001). Effects of vineyard soil management and fertilization on grape diseases and wine quality. 10th BC/WPRS, 24, 353-358.

Marshner, H. (1986). Mineral nutrition of higher plants. Institute of Plant Nutrition, University of Hohenheim, Federal Republic of Germany: Academic Press.

Melotto, M., Underwood, W., & He, S. Y. (2008). Role of stomata in plant innate immunity and foliar bacterial diseases. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 46(1), 101-122.

Mert-Türk, F. (2002). Phytoalexins: Defence or just a response to stress? *Journal of Cell and Molecular Biology*, 1, 1-6.

Mert, F. (2006). Saponins versus plant fungal pathogens. *Journal of Cell and Molecular Biology*, 5, 13-17.

Mlikota Gabler, F., Smilanick, J. L., Mansour, M., Ramming, D. W., & Mackey, B. E. (2003). Correlations of morphological, anatomical, and chemical features of grape berries with resistance to *Botrytis cinerea*. *Phytopathology*, 93, 1263-1273.

Morrissey, J. P., & Osbourn, A. E. (1999). Fungal resistance to plant antibiotics as a mechanism of pathogenesis. *Microbiology and Molecular Biology Review*, 63, 708-724.

Ng, L. C., Adila, Z. N., Shahrul Hafiz, E. M., & Aziz, A. (2021). Foliar spray of silicon enhances resistance against

Pyricularia oryzae by triggering phytoalexin responses in aerobic rice. *European Journal of Plant Pathology*, 159, 673-683.

Nyadanu, D., Akromah, R., Adomako, B., Kwoseh, C., Dzahini-Obiatey, H., Lowor, S. T., Akrofi, A. Y., & Assuah, M. K. (2012). Host plant resistance to *Phytophthora* pod rot in cacao (*Theobroma cacao* L.): The role of epicuticular wax on pod and leaf surfaces. *International Journal of Botany*, 8(1), 13-21.

Nicholson, R. L., VanScoyoc, S., Kuc, J., & Williams, E. B. (1973). Response of detached apple leaves to *Venturia inaequalis*. *Phytopathology*, 63, 649-650.

Oakenfull, D., & Sidhu, G. S. (2023). Saponins. In *Toxicants of plant origin* (pp. 97-142).

Osbourn, A. E., Bowyer, P., & Daniels, M. J. (1996). Saponin detoxification by plant pathogenic fungi. In *Saponins used in traditional and modern medicine* (pp. 547-555).

Öktüren, F., Sönmez, S., & Kocabaş, I. (2005). Potasyumun bitki sağlığı üzerine etkileri. *Tarımda Potasyumun Yeri ve Önemi Çalıştayı*, 94-100, Eskişehir.

Patil, S. S., Powelson, R. L., & Young, R. A. (1964). Relation of chlorogenic acid and free phenols in potato roots to infection by *Verticillium albo-atrum*. *Phytopathology*, 54, 53.

Percival, D. C., Sullivan, J. A., & Fisher, K. H. (1993). Effect of cluster exposure, berry contact, and cultivar on cuticular membrane formation and occurrence of bunch rot, *Botrytis cinerea* Pers.: Fr., with three *Vitis vinifera* L. cultivars.

Reinecke, T., & Kindl, H. (1993). Characterization of bibenzyl synthase catalysing the biosynthesis of phytoalexins of orchids. *Phytochemistry*, 35(1), 63-66.

Richmond, S., Kuć, J., & Elliston, J. E. (1979). Penetration of cucumber leaves by *Colletotrichum lagenarium* is reduced in plants systemically protected by previous infection with the pathogen. *Physiological Plant Pathology*, 14(3), 329-338.

Sathe, A. P., Kumar, A., Mandlik, R., Raturi, G., Yadav, H., Kumar, N., ... & Sonah, H. (2021). Role of silicon in elevating resistance against sheath blight and blast diseases in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 166, 128-139.

Schönbeck, F., & Schroeder, C. (1972). Role of antimicrobial substances (tuliposides) in tulips attacked by *Botrytis* spp. *Physiological Plant Pathology*, 2(2), 91-99.

Sharma, D., Sangwan, S., & Jain, N. (2021). Antifungal activity of stabilized ortho silicic acid (OSA) against foliar plant pathogens. *Silicon*, 13(11), 3807-3815.

Shekhada, H. A., Bhaliya, C. M., Padsala, J. J., & Joshi, R. L. (2023). Pathogen defense mechanism in plants. In *Modern Approaches in Plant Pathology* (pp. 83).

Sood, M., Kapoor, D., Kumar, V., Kalia, N., Bhardwaj, R., Sidhu, G. P., & Sharma, A. (2021). Mechanisms of plant defense under pathogen stress: A review. *Current Protein and Peptide Science*, 22(5), 376-395.

Teixeira, R. T. (2022). Cork development: What lies within (review). *Plants* (Basel), 11(20), 2671. <https://doi.org/10.3390/plants11202671>

Tör, M. (1998). Bitkilerde moleküler konukçu-patojen ilişkilerindeki son gelişmeler. *Turkish Journal of Biology*, 22(3).

Perrenoud, S. (1990). Potassium and plant health. IPI Research Topics No.3, 2nd rev. edition. Basel, Switzerland.

Pohl, H. C., Kock, J. L. F., & Thibane, V. S. (2011). Antifungal free fatty acids: A review. In Mendez-Vilas, A. (Ed.), *Science against microbial pathogens: Communicating current research and technological advances*, Vol. 1 (pp. 61-71). Formatex Research Center, Microbiology Book Series 3. Badajoz, Spain.

Ribera, A. E., & Zuniga, G. (2012). Induced plant secondary metabolites for phytopathogenic fungi control: A review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 12(4), 893-911.

Sahashi, N., & Shishiyama, J. (2011). Increased papilla formation, a major factor of induced resistance in the barley - *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* system. *Canadian Journal of Botany*, 64(10), 2178-2181. <https://doi.org/10.1139/b86-289>

Sathianatan, S., & Vidhyasekaran, P. (1981). Role of phenolics in brown spot disease resistance in rice. *Indian Phytopathology*, 34, 225.

Stoessl, A., Unwin, C. H., & Ward, E. W. B. (1972). Postinfectious inhibitors from plants I. Capsidiol, an antifungal compound from *Capsicum frutescens*. *Phytopathology*, 74, 141-152.

Tromp, A. (1984). The effect of yeast strain, grape solidier, nitrogen, and temperature on fermentation rate and wine quality. *South African Enology and Viticulture*, 5, 1-6.

Ulchur Pillimué, J. S., Bonilla Méndez, J. R., Varona Beltrán, G. A., & Anchico Jojoa, W. (2024). Antifungal evaluation of saponins extracted from quinoa husk (*Chenopodium quinoa* Willd) against *Botrytis cinerea* in strawberry. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 77(2).

Üstün, A. S. (1990). Biberlerde kök boğazı yanıklığı (*Phytophthora capsici* Leon.) hastalığına dayanıklılığın nedenlerinin fizyolojik ve histokimyasal olarak incelenmesi (Doktora tezi, Ankara Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü).

Verhoeff, K., Malathrakis, N. E., & Williams, B. (1992). Recent advances in *Botrytis* research. Pdoc Scientific Publishers, Wageningen, The Netherlands.

Vidhyasekaran, P. (1975). Role of auxin-phenol complex in finger millet helminthosporiose disease resistance. *Phytopathology Zeitschrift*, 82, 89.

Walker, J. C., & Stahman, M. A. (1955). Chemical nature of disease resistance. *Annual Review of Plant Physiology*, 6, 361.

Wang, C., Chin, C. K., & Gianfagna, T. (2000). Relationship between cutin monomers and tomato resistance to powdery mildew infection. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 57, 55-61.

Wang, F., Zhang, P., Qiang, S., Zhu, Y.-Z., & Xu, L.-L. (2008). Effects of epicuticular wax from *Digitaria sanguinalis* and *Festuca arundinacea* on infection by *Curvularia eragrostidis*. *Australasian Plant Pathology*, 37, 43–52.

Yeats, T. H., & Rose, J. K. (2013). The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiology*, 163(1), 5-20.

Yılmaz, Y. (2013). Sekonder metabolitler ve bitkisel savunma.

Yin, X., Liu, R. Q., Su, H., Su, L., Guo, Y. R., Wang, Z. J., ... & Xu, Y. (2017). Pathogen development and host responses to *Plasmopara viticola* in resistant and susceptible grapevines: An ultrastructural study. *Horticulture Research*, 4.

Zeisler, V., & Schreiber, L. (2016). Epicuticular wax on cherry laurel (*Prunus laurocerasus*) leaves does not constitute the cuticular transpiration barrier. *Planta*, 243, 65-81.

Zeisler-Diehl, V. V., Barthlott, W., & Schreiber, L. (2020). Plant cuticular waxes: Composition, function, and interactions with microorganisms. In *Hydrocarbons, oils, and lipids: Diversity, origin, chemistry and fate* (pp. 123-138).