



Fitotoxinlerin Bitki Hastalıklarındaki Rolü

Muharrem TÜRKKAN¹

F. Sara DOLAR¹

Geliş Tarihi: 04.09.2007

Öz: Bitki patojeni bazı bakteri ve fungusların hastalandırdıkları bitkilerde fitotoksin olarak adlandırılan toksik maddeler ürettikleri bilinmektedir. Fitotoksinler düşük moleküler ağırlıkta ve sesquiterpenoit, sesterterpenoit, diketopiperazin, peptit, spirociklik laktam, isokumarin, poliketit tetramik asit ve perilenequinon içeren geniş bir kimyasal gruba dahildirler. Fitotoksinler konukçuya spesifik toksinler (KST) (patojene hassas yalnızca bir bitkiyi etkiler) ve konukçuya spesifik olmayan toksinler (KSOT) (daha geniş bir konukçu dizinini etkiler) olarak sınıflandırılabilirler. Günümüze kadar yaklaşık 23 KST ve 34 KSOT belirlenmiştir. KST'ler *Alternaria* ve *Cochliobolus* cinsine ait funguslar başta olmak üzere diğer bazı funguslar tarafından üretilmektedir. KSOT'ler ise hem bakteriler hem de funguslar tarafından üretilmektedir. Fitotoksinler konukçu bitkilerde solgunluk, kloroz, yanıklıklar, nekroz, sulu görünüm ve galere (gelişme bozukluklarına) neden olmaktadır.

Anahtar Kelimeler: Fitotoksin, KST, KSOT, bakteri, fungus, bitki hastalıkları

Role Of Phytotoxins In Plant Diseases

Abstract: Bacterial and fungal plant pathogens are known to produce toxic substance in infected plants, Which are named as phytotoxins. Phytotoxins are small molecules and have a variety of structures including sesquiterpenoids, sesterterpenoids, diketopiperazines, peptides, spirocyclic lactams, isocoumarins, polyketides, tetramic acids and perylenequinones. Phytotoxins may be classified as host specific toxins (HST) and non host specific toxins (NHST). Host specific toxins affect only plants of a genotype susceptible to the pathogens. On the other hand, non-host specific toxins affect a lot of plants. So far, Approximately 23 HST and 34 NHST have been determined. All of HSTs are produced by fungi, many of Which belonging to *Alternaria* ve *Cochliobolus*. NHSTs produce both bacteria and fungi. Phytotoxins cause a wide range of simptoms on host plants including wilt, chlorosis, blights, leaf spots, necrosis, water soaking and galls.

Key Words: Phytotoxins, HST, NHST, bacteria, fungi, plant disease

Giriş

Bitki patolojisinde toksin, çok düşük konsantrasyonlarda bile bitkilerde zararlı olan mikrobiyal metabolitlerdir. Bitki patojeni bazı bakteri ve funguslar konukçularında ve kültür ortamında toksin üretirler ki bunlara fitotoksin adı verilmektedir. Birçoğu ikincil metabolit olup düşük molekül ağırlıkta küçük moleküller olduklarından dolayı enfeksiyon bölgesinden çok daha uzak bölgelere yayılabilir ve taşınabilirler (Yoder 1980; Nishimura ve Kohmoto 1983). Fitotoksinlerin sınıflandırılmasında geçmişte bir fikir birliği bulunmadığı için toksinler vivotoksin, patotoksin ve konukçuya spesifik toksin olmak üzere üç kategori altında incelenmiştir. Vivotoksin, patojen veya konukçu ya da her ikisinin de ürettiği bileşiklerin hastalık gelişimi üzerine etkili olduğu durumu ifade etmektedir. Patotoksin ise patojenitede önemli bir role sahip olan bitki, patojen veya bitki-patojen interaksiyonunun

toksik bir ürünü için kullanılan bir terimdir. Günümüzde toksinler konukçu özelleşmesine göre konukçuya spesifik ve konukçuya spesifik olmayan toksinler olarak sınıflandırılmaktadır (Misaghi 1982). Kısaca konukçuya spesifik toksin, patojenin ürettiği metabolitler yalnızca konukçusu olan bitkilerde toksik etki göstermekte, diğer bitkileri etkilememektedir. Ancak konukçuya spesifik olmayan toksinler, patojenin ürettiği toksinlerin birden fazla konukçuyu etkilediği durumda kullanılmaktadır.

19 yy. ikinci yarısında patojen mikroorganizmaların neden olduğu bitki hastalıklarında kimyasal faktörlerin önemli olduğu fark edilmeye başlanmış ve bu durum bazı bitki hastalıklarının mikrobiyal epidemiyolojisinde deneysel olarak gösterilmiştir. 1866 yılında de Bary çürük havuç köklerinden elde ettiği steril bir ekstraktı sağlıklı havuç

¹Ankara Üniv. Ziraat Fak. Bitki Koruma Bölümü-Ankara

dokularına uyguladığında tekrar yumuşak çürüklük elde etmeyi başarmıştır. Ancak fitotoksinlerin varlığıyla ilgili ilk kanıtlar 1925 yılında Johnson ve Murwin, tütün vahşi ateş yanıklığı etmeni *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*'nin tütünde klorozu neden olan bir madde ürettiğini tespit etmeleriyle başlamıştır. Daha sonra Tanaka, siyah leke hastalığı etmeni *Alternaria alternata*'nın Japon armut patotiplerinin kültür filtratlarının konukçuya spesifik bir toksisiteye sahip olduğunu keşfetmiştir. Ancak fitotoksinler ile ilgili ilk ciddi çalışmalar 1940 ile 1950 yılları arasında domates solgunluk etmeni *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* üzerine yapılmıştır. Gaumann ve arkadaşları *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici*'nin kültür filtratlarından ekstrakt edip saflaştırdıkları toksinleri domates bitkilerine uyguladıklarında solgunluk belirtileri gözlemekle beraber bu etkinin tamamen fusarial toksinlerden kaynaklandığını gösterecek detaylı araştırmaları yapamamışlardır. Bu nedenle uzun bir süre fitotoksinlerin bitki hastalıklarındaki rolüne şüpheyle bakılmıştır. 1947 yılında yulaf Victoria yanıklık etmeni *Cochliobolus victoriae* Nelson'ın ABD'de yulaflarda neden olduğu epideminin asıl nedeninin etmenin ürettiği konukçuya spesifik victorin toksininden kaynaklandığının tespit edilmesiyle bu şüphe ortadan kalkmıştır (Graniti 1991).

Toksinler, yukarıda bahsedilen hastalıkların yanı sıra sulu görünüm ve gelişme bozukluklarına da neden olmaktadır (Durbin 1991).

İkinci dünya savaşından sonraki ilk 20 yılda doğal maddelerin ve antibiyotikler gibi mikrobiyal maddelerin ayrımı ve saflaştırılmasındaki tekniklerin hızlı gelişimi toksinlerin kimyasal yapısının anlaşılması için yeni imkanlar sağlamıştır. Bunun ilk uygulamaları *P. syringae* pv. *tabaci* tarafından üretilen tabtoxin ve diğer *Pseudomonas* toksinleri üzerinde yapılmıştır (Graniti 1991). Fitotoksinler sesquiterpenoit, sesterterpenoit, diketopiperazin, peptid, spiroasilik laktam, isokumarin, poliketit tetramik asit ve perilenquinon içeren geniş bir kimyasal gruba dahildirler (Stierle vd 1988; Anonymous 2005).

Günümüzdeki toksin çalışmaları ise moleküler tekniklerin gelişmesine paralel olarak patojenlerde toksin sentezinden sorumlu genlerin ve konukçu bitkilerde de toksinlere hassasiyet ve dayanıklılıkta rol oynayan genlerin tespiti üzerine yoğunlaşmış durumdadır (Graniti 1991).

Konukçuya Spesifik Toksinler (KST'ler): KST'ler, düşük molekül ağırlıkta, farklı yapısal özelliklere sahip, patojenisiteden sorumlu olan ve konukçusu olan bitkiye karşı yüksek derecede biyolojik aktivite gösteren bileşiklerdir. KST'ler siklik peptid,

terpenoit, oligosakkarit, poliketit, poliamit ve tanımlanamayan bazı gen ürünlerini içermektedir. Şu ana kadar bilinen tüm KST'ler yaklaşık 20 kadar fungus türü tarafından üretilmektedir. Bunların büyük bir çoğunluğu *Alternaria* ve *Cochliobolus* cinsleri içerisindeki türler tarafından üretilmektedir (Yoder 1980; Nishimura ve Kohmoto 1983; Otani 2000).

KST Üreten Patojenlerin Konukçu Spesifikliği:

Doğada bitkiler sürekli farklı patojen saldırılarına maruz kalmaktadır. Ancak bu patojenlerden çok azı belli bir bitkiyi hastalandırmakta ve tekrar çoğalmasına imkan veren spesifik bir parazitik ilişki kurmaktadır (Otani 2000). Bu da birçok bitkinin hemen hemen bütün patojenlere karşı geliştirdiği konukçusu olmama (non-host) savunma mekanizması ile ilgilidir (Kohmoto ve Otani 1991).

Sequeira, parazitizmde spesifikleşmeyi, "konukçu tarafından hızlı ve açık bir tepkiyi uyaran ve bunun sonucunda ya patojenin gelişmesini kolaylaştıran ya da daha fazla gelişmesini engelleyen spesifik bir olay" olarak tanımlamıştır. Bu konu ile ilgili iki farklı teori vardır:

1-İlki 1983 yılında Nishimura tarafından öne sürülen "spesifiklik, dayanıklılık veya hassasiyete yol açar mı" sorusundan kaynaklanmaktadır.

Bu teori, spesifikliği belirleyen faktörün dayanıklılığın bir mekanizmasını etkin hale getirdiğini, yani konukçu bitkinin fitoaleksini üretimini veya hypersensitive reaksiyonunu uyaran fungal patojenlerden spesifik veya non-spesifik elisitörlerin bırakıldığını kabul etmektedir.

2-Diğer teori ise hassasiyet reaksiyonlarının KST ve spesifik supressörler gibi spesifiklik faktörleriyle uyarılması ve genel dayanıklılığın bir genotipe spesifik olarak baskılanması ile belirlendiğini ileri sürmektedir (Kohmoto ve Otani 1991).

Bu spesifikliği belirleyen faktörler birçok bitki hastalığında bilinmemektedir. Ancak KST'lerin spesifikliğini belirleyen bir mekanizmada şu süreçlerin yer aldığı düşünülmektedir:

- 1-Penetrasyondan önce çimlenen patojen sporlarından KST sinyallerinin serbest bırakılması,
- 2-Konukçu bitki hücrelerinde serbest bırakılan bu spesifik tanıma faktörlerinin spesifik olarak tanınması,
- 3-Sinyal transdüksiyon yoluyla hücre zarının fonksiyonlarında bozuklukların ortaya çıkması ve
- 4-Patojenin bitkinin savunma mekanizmasını etkisiz hale getirerek fungal gelişmenin başlaması (Otani 2000).

Alternaria Türlerinin Ürettiği KST'ler: *Alternaria* türlerinin ürettiği ACT-, ACR-, AF-, AK-, ALL-AM-, AP-, AS-, AT-toksin, Destruxin ve Maculosin toksinleri yaprak lekeleri, yanıklıklar ve gövde kanserlerine neden olmaktadır (Kohmoto vd 1991; Hayashi vd 1990; Tanaka vd 1999; Johnson vd 2001; Liakopoulou-Kyriakides vd 1997; Nishimura ve Kohmoto 1983; Stierle vd 1988; Abbas vd 1994; Quayyum vd 2003; Bains ve Tewari 1987). *A. alternata* (Fries) Keissler'in patotipleri oldukça yaygındır ve Deutromycotina içerisinde en büyük patojen grubunu oluşturlar (Nishimura ve Kohmoto 1983).

Cochliobolus Türlerinin Ürettiği KST'ler: *Cochliobolus* türlerinden *C. carbonum*'un ürettiği HC-toksin ve *C. heterostrophus*'un ürettiği T-toksin mısırdaki yanıklıklara, *C. sacchari*'nin ürettiği HS-toksin şeker kamışında yaprak lekelerine ve *C. victoriae*'nin ürettiği Victorin ise yulafalarda yanıklıklara neden olmaktadır (Wolpert vd 1985; Panaccione vd 1992; Yoder 1980; Tegtmeier vd 1982). Ascomycotina bölümünde yer alan fungusun bir çok izolatu non-patojen veya zayıf patojen olmasına rağmen, konukçuya spesifik toksin üreten ırkları yüksek bir virüslüğe sahiptir.

Diğer Fungus Türlerinin Ürettiği KST'ler: *Colletotrichum falcatum* Colletotrichum Toksin, *Corynespora cassiicola* CCT-toksin, *Periconia circinata* Peritoksin, *Phoma lingam* Phomalide ve Phomalairdeonone, *Pyrenophora tritici-repentis* Ptr-toksin, *Rhizoctonia solani* Rs-toksin, *Septoria nodorum* Sn tox1 toksinini üretmektedir (Malathi vd 2002; Kurt, 2004; Macko vd 1992; Gugel ve Petrie 1992; Soledada vd 1999; Ballance vd 1989; Sriram vd 2000; Liu vd 2004).

Konukçuya Spesifik Olmayan Toksinler (KSOT'ler): KSOT üreten bakteri ve funguslar, konukçuya spesifik toksinlere göre daha geniş bir konukçu dizisine sahiptirler. Bunlardan bakterilerin ürettiği KSOT'lerin birçoğu *Pseudomonas* cinsi bakterilere aittir. Ayrıca çok sayıda fungus türü de KSOT üretmektedir.

Bakterilerin Ürettiği KSOT'ler

***Pseudomonas syringae* van Hall (P.s.) türlerinin ürettiği KSOT'ler :** *P.s.* çok geniş bir bitki grubunda yanıklık, yaprak lekeleri ve gallere neden olmaktadır. *P. s. pv. atropurpurea*, *glycinea*, *maculicola*, *morsprunorum* ve *tomato* Coronatine, *P. s. pv. persicae* Persicomycin, *P. s. pv. phaseolicola* ve *P. s. pv. actinidae* Phaseolotoxin, *P. s. pv. syringae* Syringomycin, Syringotoxin ve Syringostatin, *P. s. pv. atrofaciens* Syringopeptin, *P. s. pv. tabaci*, *coronafaciens*, *garcae* Tabtoxin ve *P. s. pv. tagetis* Tagetitoxin toksinini üretmektedir (Cuppels ve

Ainswort 1995; Penfold vd 1996; Bender 1999; Barzic 1999; Zhang vd 1993; Morgan ve Chatterjee 1988; Grgurina vd 1996; Zhang vd 1997; Giorgio vd 1994; Knight vd 1987; Steyer ve Durbin 1982). Ayrıca bu türlerin sentezlediği fitotoksinler genellikle neden olduğu hastalıkların şiddetini artırır. Dolayısıyla virüslüğe katkı sağlarlar (Bender 1999).

Diğer bakteri türlerinin ürettiği KSOT'ler: *Bradyrhizobium japonicum* ve *B. elkanii* Rhizobitoxine, *Erwinia amylovora* Amylovorin, *Pseudomonas glumae* Fervenuline ve Toxoflavine, *Streptomyces scabies* ve *S. asidiscabies* Thaxtomin ve *Xanthomonas albilineans* Albicidin toksinini üretmektedir (Ruan vd 1993; Yasuta vd 2001; Misaghi 1982; Mitchell 1991; Doumbou vd 1998; Zhang ve Birch 1997; Huang vd 2001).

Fungusların Ürettiği KSOT'ler: *Alternaria* türleri AAC-toksin, Alternariol, Alterlosin, Alternarik asit, Altersolanol, Brefeldin A, Macrosporin, Porritoxin, Radicinol, Radicinin, Tentoxin, Tenuazonik asit ve Zinniol, *Cercospora* türleri Beticolin ve Cercosporin ve *Fusarium* türleri Fsp-toksin, Fusaric acid, Fusarubin, Marticins, Monorden toksinlerini üretmektedir (Nishimura ve Kohmoto 1983; Ballio 1991; Stierle vd 1988; Kneusel vd 1994; Horiuchi vd. 2003; Solfrizzo vd 2004; Thuleau vd 1988; Goudet vd 1999; Bouzigarne vd 2004; Gopalakrishnan vd 2005; Holestein vd 1984; Hartman ve Widholm 1999; Duarte ve Archer 2003).

Toksinlerin Bitkilerde Neden Olduğu Simptomlar ve Etki Mekanizmaları: Toksinler, bileşiğin kimyasal yapısı ve konukçu bitkinin özelliklerine göre konukçularında farklı belirtilere neden olmaktadır. Bunlardan en yaygın olarak görülenleri; solgunluk, kloroz, nekroz, sulu görünüm ve gelişme bozukluklarıdır.

Solgunluk: Van Alfen (1989), solgunluğa neden olan toksinlerin bitki hücrelerinin dış çevresindeki su potansiyelini ve hücre zarlarının fonksiyonlarını etkileyen iki mekanizmasının olduğunu bildirmektedir. Solgunluk etmenleri genellikle iletim demetlerini tıkayan metabolitler üreterek ksilem dokusunun zarar görmesine ve su potansiyelinin etkilenmesine neden olmaktadır. Özellikle ksilem dokusundaki suyun yüzey geriliminin azalması, iletim demetlerinin herhangi bir metabolit ile tıkanması için uygun hale getirmektedir. Ayrıca bazı hastalıklarda iletim demetlerindeki zarların por ölçüsünün büyümesi de su potansiyelini etkileyebilmektedir. Örneğin toksik bir metabolit olduğu varsayılan oxalik asit ile kalsiyumun birleşmesi bu olaya yol açabilmektedir (Spery ve Tyree 1988). Yine, porların tıkanması da iletim

demetlerindeki su potansiyelini etkilemekte ve bu dokuyu patojenlere karşı daha duyarlı hale getirmektedir. Bu duruma *Clavibacter michiganense* subsp. *insidiosum*'un ürettiği 3 tip ekstraselular polisakkarit (EPS) neden olabilmektedir (Van Alfen vd 1989).

Toksinler zar fonksiyonlarını etkileyebilir ve bunun sonucunda hücrede solgunluk meydana gelebilir (Van Alfen 1989). ACT-, AF-, AK-, ve AM-toksin gibi konukçuya spesifik (KST) *Alternaria* toksinleri bitki hücre zarı üzerine etkili olup, zarın seçici geçirgenliğini bozarak hücreden elektrolit kaybına neden olmaktadır (Nishimura ve Kohmoto 1983; Kohmoto ve Otani 1991). Ophiobolin A, hücre içi bir kalsiyum reseptörü olan ve esas olarak Ca^{+2} bağlı iyon taşıyıcılarının ve hücre içi birçok proteinin biyolojik aktivitelerini düzenleyen Calmodulini'nin lizin kalıntıları (lizin 75, 77 ve 148) ile bağlanmakta ve calmodulini engellemektedir. Bunun sonucunda mısır fide köklerinden elektrolit ve glikoz kaybına neden olmaktadır (Leung vd 1984). Yine Fusicoccin hücre zarı üzerinde bir proteine bağlanarak hücre zarını etkilemekte seçici geçirgenliğini değiştirerek bazı iyon ve diğer maddelerin hücre zarından geçişini etkilemektedir (Misaghi 1982). Zinniol bitkilerde hücre zarının geçirgenliğini etkileyerek protoplast tarafından kalsiyum alımını uyarmaktadır (Thuleau vd 1988). Bir diğer KSOT Beticolin konukçularının hücre zarı üzerine etki ederek kök dokularından amino asit kaybına ve β -cyanide kaybına neden olurlar (Goudet vd 1999).

Kloroz: Kloroz, klorofil metabolizmasının bozulmasından kaynaklanmaktadır. KS HC-toksin spesifik olarak bir klorofil inhibitörüdür (Rasmussen ve Scheffer 1988). Ancak bazı toksinler de dolaylı olarak kloroza neden olmaktadır. Yine KS AM-toksinin fotosentezde görev yapan O_2 üzerine etki ederek fotosentezi engellediği ve bitkide nekrozlara neden olduğu bildirilmiştir (Miyashita vd 2003). Yine bir başka *Alternaria* toksini, Tentoxin esas etkisini fotosentezde görev yapan kloroplast coupling factory 1 (CF1)'e bağlanıp fotofosforilasyonu engelleyerek göstermektedir (Ballio 1991).

KSO phaseolotoxin, ornitin ve karbomoyil fosfatın sitrulline dönüştüğü üre döngüsünde gerekli bir enzim olan karbomoyiltransferaz (OCTase) enziminin inhibitörüdür. Bitkide bu enzimin engellenmesi ornitin birikmesine yol açarak kloroza neden olmaktadır (Zhang vd 1993). Tabtoxinine- β -lactam bitkide amonyanın detoksifikasyonu için gerekli olan glutamin sintez enzimini engellemektedir. Bunu takiben bitkilerde yüksek konsantrasyonlarda amonyak birikmekte ve kloroplastların tilakoid zarının bozulmasına ve fotofosforilasyonun gerçekleşmemesine neden olmaktadır. Tagetitoxin kloroplastlarda RNA oluşumunu engellemektedir

(Mitchell 1991). Yine bir başka KSOT Albicidin konukçu bitkinin plastidlerinde DNA replikasyonunu selektif olarak engeller ve kloroplast gelişimini önleyerek fotosenteze etki etmektedir (Huang vd 2001).

Nekroz: Nekroz, konukçu bitkinin hücre veya dokularında meydana gelen ölümlerdir. Syringomycin ve syringopeptin, konukçu bitkinin hücre zarı üzerindeki lipid tabakaları arasından katyonların kolayca geçebileceği porlar oluşturmaktadır (Giorgio vd 1994). Bu porlardan K^+ , H^+ ve Ca^{+2} gibi katyonlar dışarı sızarak hücrenin ölümüne neden olmaktadır. Cercosporin ışık etkisiyle aktif hale geçer ve aktif oksijen türünü (ROS) üretir. ROS hücre zarının bozulmasına ve bunun sonucunda hücre zarı yağlarının peroksidasyonuna neden olarak hücre ölümüne yol açar (Daub ve Ehrenschaft 2000).

Victorin ise, mitokondriyal matrix üzerinde bulunan glisin dekarboksilaz kompleksinin P proteinine bağlanmakta ve bu enzimin aktivitesini engellemektedir (Wolpert vd 1994). Glisin dekarboksilaz aktivitesinin engellenmesi sonucunda bitkide nekrozlar oluştuğu ve bu ölümlerin DNA ayrılması, lipid oksidasyonu gibi olayları içeren programlanmış hücre ölümleri (PCD) ile ilişkili olduğu tespit edilmiştir (Yao vd 2002). Yine bir başka *Cochliobolus* spp.'nin ürettiği T-toksin de hassas mısırların mitokondriyal iç membranındaki mitokondriyal kromozom üzerindeki *T-urf13* geni tarafından kodlanan, URF13 adlı proteine spesifik olarak bağlanır. Toksinin bu proteine bağlanması mitokondrinin iç zarında porlar oluşmasına, oksidatif fotofosforilasyonun gerçekleşmemesine, mitokondriyal fonksiyon için gerekli olan NAD^+ ve diğer iyonların hücre dışına çıkışına ve mitokondrinin şişmesine ve sonuçta konukçuda nekrozlara neden olmaktadır (Wolpert vd 2002). ALL-toksin, hücre stabilitesini, büyümesini ve moleküllerin tanınması gibi hücre fonksiyonları için gerekli olan seramit biyosentezini engelleyerek sifingolipit metabolizmasının bozulmasına neden olmaktadır. Bunun sonucunda da hücre geçirgenliği azalmakta ve PCD uyarılmaktadır (Abbas vd 1994). Yine bir başka *Alternaria* toksini ACR-toksinin de konukçuda mitokondriyi etkileyerek nekrozlara neden olduğu bildirilmektedir. (Thomma 2003).

Sulu Görünüm: *P. syringae* pv. *phaseolicola*'nın ürettiği toksinler konukçularında ekstraselular polisakkarit, mannuronan ve fruktan üretimini uyarmaktadır. Bu bileşiklerden özellikle mannuronan üretimi ile patojen virülensliği arasında yüksek bir ilişki olduğu tespit edilmiştir. Mannuronan üreten patojenler bitkilerde sulu görünüme neden olurken üretmeyenler olmamaktadır (Durbin 1991).

Gelişme Bozuklukları: Coronatine, yapısal olarak etilen oluşumuna öncülük eden jasmonik asit ve aminosiklopropan karboksilik asite (ACC) benzemektedir. Coronatine bitkilerde jasmonik asit ve koronamik asit (CMA) ile ACC arasındaki benzerlikten dolayı etilen gibi de hareket ederek bitkilerde hipertrofiye neden olmakta, kök gelişimini engellemekte ve etilen üretimini uyarmaktadır (Bender 1999). Syringomycin ise bitkilerde stoma kapanmasını uyarak absisik asit gibi hareket etmektedir (Giorgio vd 1994).

Bitkilerde Toksinlere Karşı Dayanıklılık

Bitkiler, patojenlere karşı değişik savunma mekanizmalarına sahiptirler. Patojen saldırılarına karşı bitkiler savunma mekanizmalarını düzenli bir şekilde uyarmaktadırlar. Uyarılmanın zamanı ve derecesi hassas ve dayanıklı bitkilerde değişiklik göstermektedir. Ancak temel olarak dayanıklı bitki patojen interaksyonunda gerçekleşen genetik ve biyokimyasal olaylar üç kısma ayrılmaktadır. İlk olarak bitki patojeni tanımlar, sonra patojen bitkinin transkripsiyonel ve tranzlasyonel mekanizmasına uygun sinyal verilir ve son olarakta bitki tarafından patojenin gelişmesini ve yayılmasını engelleyen moleküller sentezlenmekte veya salınmaktadır (Hammond-Kosack vd. 1996). Eğer bitkiler bu metabolitlerin detoksifikasyonunu katalize eden enzimler üretirlerse bu patojene ve onun ürettiği toksine karşı dayanıklı olurlar (Pedras vd 2001). HC-toksine hassas olmayan mısır çeşitlerinde *Hm1* geni bir carbonyl reductase sentezlemektedir. Bu enzim toksik aktivite için gerekli olan 2-amino-8-oxo-9,10-epoxyoctadecanoic acid (aeo)'in kenar zinciri üzerindeki ketonun fonksiyonunu enzimatik olarak azaltarak toksini inaktif hale getirir (Brosch vd 1995). T-toksine dayanıklılık ise bitkilerdeki aktif bir savunma mekanizmasından daha çok URF13 proteininin olmayışından kaynaklanmaktadır (Kodama vd 1999). Yine KS Peritoxin ve AK-toksine dayanıklı bitkilerde her iki toksinin toksik etkileri protein sentezinin inhibitörü sikloheksimit tarafından engellenmiştir. Peritoxinin toksik etkileri RNA sentezinin inhibitörü kordisepin tarafından da engellendiği tespit edilmiştir (Wolpert vd 2002).

Sonuç

Bitki hastalıklarında toksinlerin rolüne ilişkin ilk bilgiler 20. yy. ilk çeyreğine kadar uzanmaktadır. 2. Dünya savaşı ve sonrasındaki süreçte teknik yöntemlerde katedilen ilerlemeler toksin çalışmalarına da yansımıştır. Önemli bazı hastalıkların toksinleri ve onların kimyasal yapıları belirlenmiştir. Toksinlerin konukçularına olan etkileri ve bitkilerin dayanıklılık ve

hassasiyet durumlarına ilişkin sınırlı bilgi elde edilmiştir.

Günümüzde moleküler tekniklerde yaşanan hızlı gelişmeler bitki patojenlerinin birçoğunun toksin üretiminden sorumlu genlerin ve konukçularında da dayanıklılık ve hassasiyete neden olan genlerin tespit edilmesine olanak vermiştir. Ancak bu gelişmelere rağmen birçok toksinin konukçularındaki hedef organları ve etki şekilleri hala tam olarak bilinmemektedir. Gelecekte fitotoksinlerin bitkilere olan etki şekilleri tespit edildikçe bitki fizyolojisinin bilinmeyen yönleri daha iyi anlaşılır hale gelecektir.

Kaynaklar

- Abbas, H.K., T. Tanaka, S.O. Duke, J.K. Porter, E.M. Wray, L. Hodges, A.E. Sessions, E. Wang, A.H. Merrill and R.T. Riley. 1994. Fumonisin- and AAL-toxin-Induced disruption of sphingolipid metabolism with accumulation of free sphingoid bases. *Plant Physiol.* 106: 1085-1093.
- Anonymous, 2005. [http://www.springerlink.com/content/x8282h1700841j3n/Phytotoxins as potential herbicides](http://www.springerlink.com/content/x8282h1700841j3n/Phytotoxins%20as%20potential%20herbicides)
- Bains, P.S. and J.P. Tewari. 1987. Purification, chemical characterization and host-specificity of the toxin produced by *Alternaria brassicae*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 30: 259-271.
- Ballance, G.M., L. Lamari and C.C. Bernier. 1989. Purification and characterization of a host-selective toxin necrosis toxin from *Pyrenophora tritici-repentis*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 35: 203-213.
- Ballio, A. 1991. Non-host-selective fungal phytotoxins: biochemical aspects of their mode of action. *Experientia* 47: 783-790.
- Barzic, M.R. 1999. Persicomyacin production by strains of *Pseudomonas syringae* pv. *persicae*. *Physiol and Mol Plant Pathology* 55: 243-250.
- Bender, C.L., F. Alarcon-Chaidez and D.C. Gross. 1999. *Pseudomonas syringae* Phytotoxins: Mode of action, regulation, and biosynthesis by peptide and polyketide synthetases. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 63: 266-292.
- Bender, C.L. 1999. Chlorosis-inducing phytotoxins produced by *P. syringae*. *European Journal of Plant Pathology* 105: 1-12.
- Bouzigarne, B., M. Brault, A.M. Pennarun, J. P. Rona, Y. Ouhdouch, I. El Hadrami, F. Bouteau. 2004. Electrophysiological Responses to Fusaric Acid of Root Hairs from Seedlings of Date Palm-susceptible and -resistant to *Fusarium oxysporum* f. sp. *albedinis*. *J. Phytopathology* 152, 321-324.

- Brosch, G., R. Ransom, T. Lechner, J.D. Walton, P. Loidl. 1995. Inhibition of maize histone deacetylases by HC toxin, the host-selective toxin of *Cochliobolus carbonum*. *Plant Cell* 7: 1941-1950.
- Cuppels, D.A. and T. Ainsworth. 1995. Molecular and physiological characterization of *Pseudomonas syringae* pv. tomato and *P. syringae* pv. *maculicola* strains that produce the phytotoxin coronatine. *App and Environ Microb.* 61(10): 3530-3536.
- Daub, M.E. and M. Ehrenshaft. 2000. The photoactivated *Cercospora* toxin cercosporin: contributions to plant disease. *Annu. Rev. Phytopathol.* 38: 461-490.
- Doumbou, C.L., V. Akimov and C. Beaulieu. 1998. Selection and characterization of microorganisms utilizing thaxtomin A, a phytotoxin produced by *Streptomyces scabies*. *Applied and Environmental Microbiology* 64 (11): 4313-4316.
- Duarte, M. L. R. and S. A. Archer. 2003. *In vitro* toxin production by *Fusarium solani* f. sp. *piperis*. *Fito. Brasileira* 28:229-235.
- Durbin, R.D. 1991. Bacterial phytotoxins: mechanisms of action. *Experientia* 47: 776-783
- Giorgio, D.D., L. Camoni and A. Ballio. 1994. Toxins of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* affect H⁺-transport across the plasma membrane of maize. *Physiologia Plantarum* 91: 741-746.
- Gopalakrishnan, S., M. H. Beale, J. Ward and R. N. Strange. 2005. Chickpea wilt: identification and toxicity of 8-O-methyl-fusarubin from *Fusarium acutatum*. *Phytochemistry* 66 1536-1539.
- Goudet, C., J.-P. Benitah, M.-L. Milat, H. Sentenac and J.-B., Thibaud 1999. Cluster organization and pore structure of ion channels formed by beticolin 3, a nonpeptidic fungal toxin. *Biophysical Journal* 77: 3052-3059.
- Graniti, A. 1991. Phytotoxins and their involvement in plant diseases. *Experientia* 47: 751-755.
- Grgurina, I., D.C. Gross, N.S. Iacobellis, P. Lavermicocca, J.Y. Takemoto, M. Benincasa. 1996. Phytotoxin production by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*: Syringopeptin production by syr mutants defective in biosynthesis or secretion of syringomycin. *FEMS Microbiology Letters* 138: 35-39.
- Gugel, R.K. and G.A. Petri. 1992. History, occurrence, impact and control of blackleg of rapeseed. *Can. J. Pat. Path.* 14: 36-45.
- Hammond-Kosack, K.E., P. Silverman, I. Raskin and D.A. Jones. 1996. Race-specific elicitors of *Cladsporium fulvum* induce changes in cell morphology and the synthesis of ethylene and salicylic acid in tomato plants carrying the corresponding *Cf* disease resistance gene. *Plant Physiol.* 110:1382-1394.
- Hartman, S. G. L., Li · and J. M. Widholm. 1999. Viability staining of soybean suspension-cultured cells and a seedling stem cutting assay to evaluate phytotoxicity of *Fusarium solani* f. sp. *glycines* culture filtrates. *Plant Cell Reports* 18: 375-380.
- Hayashi, N., K. Tanabe, T. Tsuge, S. Nishimura, K. Kohmoto and H. Otani. 1990. Determination of host-selective toxin production during spore germination of *Alternaria alternata* by high-performance liquid chromatography. *Phytopathology* 80: 1088-1091.
- Horiuchi, M., K. Ohnishi, N. Iwase, Y. Nakajima, K. Tounai, M. Yamashita and Y. Yamada. 2003. A Novel Isoindoline, Porritoxin Sulfonic Acid, from *Alternaria porri* and the Structure-phytotoxicity Correlation of Its Related Compounds. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 67 (7), 1580-1583.
- Huang, G., L. Zhang and R.G. Birch. 2001. A multifunctional polyketide-peptide synthetase essential for albicidin biosynthesis in *Xanthomonas albilineans*. *Microbiology* 147: 631-642.
- Johnson, L.J., R.D. Johnson, H. Akamatsu, A. Salamiah, H. Otani, K. Kohmoto and M. Kodoma. 2001. Spontaneous loss of a conditionally dispensable chromosome from the *Alternaria alternata* apple pathotype leads to loss of toxin production and pathogenicity. *Curr. Gen.* 40:65-72.
- Kneusel, R.E., E. Schiltz and U. Maternhl. 1994. Molecular characterization and cloning of an esterase which inactivates the macrolide toxin brefeldin A. *The Journal of Biological Chemistry* Vol. 269 No.5 (4): 3449-3456.
- Knight, T.J., R.D. Durbins and P.J. Langston-Unkefer. 1987. Self-protection of *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* from its toxin, tabtoxinine-β-lactam. *Journal Bacteriology* 169(5): 1954-1959.
- Kodama, M., M.S. Rose, G. Yang, S.H. Yun, O.C. Yoder and B.G. Turgeon. 1999. The translocation-associated *Tox1* locus of *Cochliobolus heterostrophus* is two genetic elements on two different chromosomes. *Genetics* 151: 585-596.
- Kohmoto K. and H. Otani. 1991. Host recognition by toxigenic plant pathogens. *Experientia* 47: 755-764
- Kohmoto, K., K., Akimitsu, and H., Otani, 1991. Correlation of resistance and susceptibility of citrus *Alternaria alternata* with sensitivity to host-specific toxins. *Phytopathology* 81: 719-722.
- Kohmoto, K., Y. Itoh, N. Shimomura, Y. Kondoh, H. Otani, M. Kodama, S. Nishimura and S. Nakatsuka. 1993. Isolation and biological activities of two host-specific toxins from the tangerine pathotype of *A. alternata*. *Phytopathol.* 83: 495-502.
- Kurt, Ş. 2004. HST Production by the Tomato Target Leaf Spot Pathogen *C. cassiicola*. *Turk J Agric For* (28) 389-395.

- Leung, P.C., W.A. Taylorg, J.H. Wangg and C.L. Tipton. 1984. Ophiobolin A a natural product inhibitor of calmodulin. *The Journal of Biological Chemistry* Vol.259, No.5(10): 2742-2747.
- Liakopoulou-Kyriakides, M., A.L. Lagopodi, C.C. Thanassouloupoulos, G.S. Stavropoulos and V. Magafa. 1997. Isolation and synthesis of a host-selective toxin produced by *Alternaria alternata*. *Phytochemistry* 45: 37-40.
- Liu, Z. H., J. D. Faris, S. W. Meinhardt, S. Ali, J. B. Rasmussen and T. L. Friesen. 2004. Genetic and physical mapping of a gene conditioning sensitivity in wheat to a partially purified host-selective toxin produced by *Stagonospora nodorum*. *Phytopathology* 94:1056-1060.
- Macko, V., M.B. Stimmel, T.J. Wolpert, L.D. Dunkle, W. Acklin, R. Banteli, B. Jaun and D. Arigoni. 1992. Structures of the host-specific toxins produced by the fungal pathogen *Periconia circinata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. Vol. 89: 9574-9578*.
- Malathi, P., R. Viswanathan, P. Padmanaban, D. Mohanraj, and A.R. Sundar. 2002. Microbial detoxification of *Colletotrichum falcatum* toxin. *Current Science*, vol. 83, no. 6, 745-749.
- Misaghi, I. J. 1982. *Physiology and biochemistry of plant-pathogen interactions*. Plenum Press, New York 271pp.
- Mitchell, R.E. 1991. Implications of toxins in the ecology and evolution of plant pathogenic microorganisms: bacteria. *Experientia* 47:791-803.
- Miyashita, M., T. Nakamori, H. Miyagawa, M. Akamatsu and T. Ueno. 2003. Inhibitory activity of analogs of AM-toxin, a host-specific phytotoxin from the *Alternaria alternata* apple pathotype, on photosynthetic O₂ evolution in apple leaves. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 67(3): 635-638.
- Morgan, M. and A.K. Chatterjee. 1988. Genetic organization and regulation of proteins associated with production of syringotoxin by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*. *Journal of Bacteriology* 170(12): 5689-5697.
- Nishimura, S. and K. Kohmoto. 1983. HST's and chemical structures from *Alternaria* spp. *Annu. Rev. Phytopathol.* 21: 87-116.
- Otani, H. 2000. Host recognition by plant pathogens and role of host-specific toxins. *J. Gen. Plant Pathol.* 66: 278-280.
- Panaccione, D.G., J.S. Scott-Craig, J.A. Pocard and J.D. Walton. 1992. A cyclic peptide synthetase gene required for pathogenicity of the fungus *Cochliobolus carbonum* on maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 6590-6594.
- Penfold, C. N., C. L. Bende and J.G. Turner. 1996. Characterisation of genes involved in biosynthesis of coronafacic acid, the polyketide component of the phytotoxin coronatine. *Gene* 183: 167-173.
- Quayyum, H. A., M. Gijzen and J. A. Traquair. 2003. Purification of a necrosis inducing, host-specific protein toxin from spore germination fluid of *Alternaria panax*. *Phytopathology* 93: 323-328.
- Rasmussen, J.B. and R.P. Scheffer. 1988. Effects of selective toxins from *Helminthosporium carbonum* on chlorophyll synthesis in maize. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 32: 283-291.
- Ruan, X., C. Zhang and N.K. Peters. 1993. *Bradyrhizobium japonicum* rhizobitoxine genes and putative enzyme functions: expression requires a translational frameshift. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 90: 2641-2645.
- Soledade, M., C. Pedras, C.C. Erosa-Lopez, J.W. Quail and J.L. Taylor. 1999. Phomalairdenone: a new host-selective phytotoxin from a virulent type of the blackleg fungus *Phoma lingam*. *Bioor. & Medicinal Chemistry Letters* 9: 3291-3294.
- Solfrizzo, M., C. Vitti, A. De Girolamo, A. Visconti, A. Logrieco and F. P. Fanizzi. 2004. Radicinols and Radicinin Phytotoxins Produced by *Alternaria radicina* on Carrots. *J. Agric. Food Chem.* 52, 3655-3660.
- Sriram, S., T. Raguchander, S. Babu, R. Nandakumar, V. Shanmugam, P. Vidhyasekaran and R. Samiyappan. 2000. Inactivation of phytotoxin produced by the rice sheath blight pathogen *Rhizoctonia solani*. *Can. J. Microbiol.* 46: 520-524.
- Steyer, D.J. and R.D. Durbin. 1982. Common ragweed: a new host of *P. syringae* pv. *tagetis*. *Plant Disease* 66: 71.
- Stierle, A.C., J.H. Cardellina and G.A. Strobel. 1988. Maculosin, a host-specific phytotoxin for spotted knapweed from *Alternaria alternata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. Vol. 85: 8008-8011*.
- Tanaka, A., H. Shiotani, M. Yamamoto and T. Tsuge. 1999. Insertional mutagenesis and cloning of the genes required for biosynthesis of the HST AK-toxin in the Japanese pear pathotype of *A. alternata*. *Mol.Plant-Micr. Inter.* 12: 691-702.
- Tegtmeier, K.J., J.M. Daly and O.C. Yoder. 1982. T-toxin production by near-isogenic of *Cochliobolus heterostrophus* races T and O. *Phytopathology* 72: 1492-1495.
- Thomma, B.H.J. 2003. Pathogen profile *Alternaria* spp.: from general saprophyte to specific parasite. *Molecular Plant Pathology* 4(4): 225-236.
- Van Alfen, N.K. 1989. Reassessment of plant wilt toxins. *Annual Review of Phytopathology* 27: 533-550.
- Van den Heuvel, J. 1970. The influence of light *Alternaria zinniae* and dark on attack of bean leaves by *Alternaria zinniae*. *Neth. J. Pl. Path.* 76 192-195.

- Wolpert, T.J., V. Macko, W. Acklin, B. Jaun, J. Seibl, J. Meili, D. Arigoni. 1985. Structure of victorin C, the major host-selective toxin from *Cochliobolus victoriae*. *Experientia* 41: 1524-1529.
- Wolpert, T.J., D.A. Navarre, D.L. Moore and V. Macko. 1994. Identification of the 100-kD victorin binding protein from oats. *The Plant Cell*, Vol. 6: 1145-1155.
- Wolpert, T.J., L.D. Dunkle and L.M. Ciuffetti. 2002. Host-selective toxins and avirulence determinants: what's in a name? *Annu. Rev. Phytopathol.* 40: 251-285.
- Yao, N., Y. Tada, M. Sakamoto, H. Nakayashiki, P. Park, Y. Tosa and S. Mayama. 2002. Mitochondrial oxidative burst involved in apoptotic response in oats. *The Plant Journal* 30(5): 567-579.
- Yoder, O.C. 1980. Toxins in pathogenesis. *Ann. Rev. Phytopathol.* 18: 103-129.
- Zhang, Y., K.B. Rowley and S.S. Patil. 1993. Genetic organization of a cluster of genes involved in the production of phaseolotoxin, a toxin produced by *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*. *Journal of Bacteriology* 175(20): 6451-6458.
- Zhang, L. and R. G. Birch. 1997. The gene for albicidin detoxification from *Pantoea dispersa* encodes an esterase which attenuates pathogenicity of *Xanthomonas albilineans* to sugarcane. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94: 9984-9989.
- Zhang, J-H., N. B. Quigley and D.C. Gross. 1997. Analysis of the *syrP* gene, which regulates syringomycin synthesis by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*. *Applied and Environmental Microbiology* 63(7): 2771-2778.

İletişim adresi:

Muharrem TÜRKKAN
Ankara Üniv. Ziraat Fak.
Bitki Koruma Bölümü/ANKARA
Tel: 0312 596 1139
Fax:0312 318 70 29
E-mail: muharremturkkan@mynet.com