

BİTKİ HASTALIKLARINA DAYANIKLILIKTA FENOLİKLERİN ROLLERİ

Nuh BOYRAZ

Barış SÜREL

Selçuk Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, Kampüs /Konya

ÖZET

Bir hidroksil grubunu içeren aromatik bir halkaya sahip geniş bir madde gurubuna fenolik bileşikler denilmektedir. Karbohidratlar, antifungal, antibakteriyel ve antiviral aktiviteler gösteren fenoliklerin köküdürler. Bunların yüksek konsantrasyonları spor çimlenmesini ve fungusların gelişimini engellerler. Fenoliklerin toksisitesi bunların yapısına bağlı olarak değişiklik gösterir ve genel olarak o-dihidroksi fenolikler yüksek oranda toksiktirler. Bazı fenolikler fungal enzimlerin üretimini inhibe eder ve patojenler tarafından üretilen enzimlerin aktivitesini durdururlar. Fenolikler patojenler tarafından toksin üretimini bastırır veya bunların ürettiği toksinleri detoksife ederler.

Kateşol, protokateşuik asit, klorojenik asit, umbelliferon, skopoletin, kateşin, gallokateşin, isokersetin, metoksihidrokinon, avensin, arbutin, hordatin, sitosterol, floridzin glukosid, tomatin, tuliposid, metosimellin, falkarinol ve antosiyaninler gibi belirli fenoliklerin bazı spesifik direnç etkileşimleri ile ilişkili oldukları gözlemlenmiştir. Oksitlenmiş fenolikler, fenoliklerden daha toksiktir ve oksidasyon polifenol oksidaz yada peroksidaz aracılığıyla gerçekleştirilir. Bundan dolayı, bu enzimlerin artan aktivitesinin hastalığa karşı dirençle ilişkili olduğu gösterilmiştir.

Bitkilerin fenol metabolizmalarını değiştirmek suretiyle hastalıklarla mücadele için bir çok girişimde bulunulmuş ve bazı başarılı sonuçlar alınmıştır. Fenolikler aynı zamanda fitotoksik de olduklarından, yüksek konsantrasyonlarda yapraklara uygulanmaları mümkün değildir. Fenollerin sulama suyuyla birlikte uygulanması teşvik edici sonuçlar vermiştir. Etilen, gibberellik asit veya şeker püskürtme yada potasyum uygulaması fenoliklerin sentezlenmesini artırmış ve hastalıklara karşı direnç sağlamıştır.

Anahtar Kelimeler: Dayanıklılık, fenolikler, hastalık

ROLES OF PHENOLICS IN PLANT DISEASES RESISTANCE

ABSTRACT

A wide range of substances possessing an aromatic ring bearing a hydroxyl substituent are called phenolic substances. Carbohydrates are the precursors of phenolics, which show antifungal, antibacterial, and antiviral activities. At high concentrations they inhibit spore germination and growth of fungi. Toxicity of phenolics varies depending upon their structure and, in general, o-dihydroxy phenolics are highly toxic. Some phenolics inhibit the production of fungal enzymes and inactivate the enzymes produced by the pathogens. Phenolics may suppress toxin production by the pathogens or detoxify the toxins produced by them.

Specific phenolics such as catechol, protocatechuic acid, chlorogenic acid, umbelliferone, scopoletin, catechin, gallocatechin, isoquercetin, methoxyhydroquinone, avenacin, arbutin, hordatine, sitosterol, phloridzin glucoside, tomatine, tuliposide, methoxymellein, falkarinol, and anthocyanins have been observed to be involved in specific resistant interactions. Oxidized phenolics are more toxic than the phenolics and the oxidation is carried out by polyphenol oxidase or peroxidase. Hence, increased activity of these enzymes has been shown to be related to disease resistance.

Many attempts have been made to control the diseases by altering the phenol metabolism of plants, but some attempts have resulted in success. Since phenolics are phytotoxic also, foliar application at high concentration is not possible. Applications of phenols in irrigation water has given encouraging results. Spraying of ethylene or gibberilic acid or sugars, or application of potassium has increased the synthesis of phenolics and induced resistance.

Key Words: Resistance, phenolics, disease

GİRİŞ

İlk insanlar tarım hayatına geçip tarımla uğraşmaya başlamalarıyla beraber, bitkiler ve bitkilere değişik şekillerde zarar veren hastalık etmenleri arasındaki yakın ilişkilerle ilgilenmişlerdir. Bu yakın ilişki bazen hastalık salgınlarının ortaya çıkarak tüm ürünün kullanılamayacak duruma gelmesine ve bunun sonucunda da birçok insanın yaşamını yitirdiği kıtlıkların görülmesine neden olmuştur. Dünya nüfusunun hızla arttığı günümüzde, bitkilerin hastalıklardan korunması daha da önemli bir konu haline gelmiştir. Bitkileri hastalık etmenlerinin vereceği zarardan korumak için pek çok yöntem kullanılmasına rağmen, hastalıklar halen kültür bitkilerini tehdit edici boyuttadırlar. Özellikle yoğun monokültür tarımın yaygın olarak yapıldığı yerlerde hastalıkların verdiği zararlar daha da büyük boyutlara ulaşmaktadır. Bazı durumlarda kültür bitkilerinin ıslahında aynı ya da benzer genetik materyalin kullanılması tüm ürünü hastalığa dayanıksız hale getirerek, zararın daha da artmasına

neden olmaktadır. Hastalıklardan dolayı ortaya çıkan ürün kayıplarının dünyadaki toplam ürünün yaklaşık % 12'si civarında olduğu sanılmaktadır. Bu kaybın parasal olarak yıllık değeri 42 milyar dolar civarındadır. Hastalıklar sadece ürün miktarını düşürmekle kalmazlar, aynı zamanda ürünün kalitesinde etkilemektedirler. Bazı funguslar tarafından salgılanan ve insan ve hayvan sağlığı için son derece zararlı olan toksinlerde ürünlerin satışında çok büyük engel teşkil etmektedirler (Kazan ve Gürel, 2001).

Hastalıkların yaptığı zararları önlemek için pek çok durumda kimyasallar kullanılsa da bitki hastalıklarının oluşturacağı zarar tamamen önlenemez. Üstelik kimyasalların kullanımı, hem ürün maliyetini artırması hem de çevreye ve diğer canlılara verebileceği olası zararlar yüzünden her geçen gün kısıtlanmaktadır. İşte hastalıkların neden oldukları ürün kayıplarını azaltmak ve minimum seviye düşürerek bitkilerden optimal bir şekilde faydalanmak için hastalıklarla mücadele için

kimyasal mücadeleye alternatif olarak hastalıklara dayanıklı bitki kullanımına yer verilmelidir.

Bilindiği gibi birçok bitki türü bazı hastalıklara karşı doğal dayanıklılık gösterir. Genelde, bir bitkide hastalık oluşturabilen bir etmen başka bir bitkide bir hastalık oluşturmayabilir. Bu durum genel dayanıklılık olarak adlandırılır. Genel dayanıklılık genetik olarak karmaşık bir mekanizmaya sahiptir. Bu tip dayanıklılık genelde uzun ömürlüdür. Patojen popülasyonlarındaki olası değişimler konukçu olmayan bitkide hastalık oluşumuna neden olmaz. Genel dayanıklılığın mekanizması birçok durumda, bitkinin patojen sporlarının gelişmesini, hücre ve dokuları enfekte etmesini önleyici olmasından kaynaklanır. Bitkideki kütikula, hücre duvarının yapısı, fenolik bileşiklere ya da hastalık etmeni tarafından uyarılabilecek bir savunma sistemine sahip olması, o bitkinin hastalığa dayanıklı olmasına neden olur. İşte bitkileri hastalıklara karşı

Tablo 1. Bitkilerde Bulunan Fenolik Bileşikler

FENOL GRUBU	İLGİLİ FENOLLER
C₆ Basit fenoller	fenol, kateşol, hidroksişinon, floroglukinol ve pirogallol
C₆-C₁ Fenolik asitler	<i>p</i> -hidroksibenzoik, protokateşik ,vanilik, gallik, siringik, salisilik, <i>o</i> -pirokateşik ve gentisik asitler
C₆-C₃ Sinamik asitler ve ilgili bileşikler	<i>α</i> -kumarik, sinnamik, kafeik, ferulik ve sinapik asitler
C₆-C₂ Acetofenonlar ve fenilasetik asitler	2-hidroksifenilasetik asit, 4-hidroksifenilasetik asit, 2-hidroksiasetofenonlar ve 4-hidroksiasetofenonlar
C₆-C₃ Kumarinler, isokumarinler ve kromonlar	umbelliferon, kumarin, bergenin, hidrangenol, engranin, fraksetin, isofraksetin, furokromonlar ve dafnetin
C₁₅ Flavonlar	apigenin, luteolin ve trisin
C₁₅ Flavononlar	pinosebrin, naringenin, eriodiktiol ve strobopinin
C₁₅ Isoflavonlar ve isoflavonoidler	genistein, daidzein, orobol, ferreirin ve equol
C₁₅ Flavonoller, dihidroflavonoller ve ilişkili bileşikler	kamferol, kersetin, kersetajetin, mirijetin, isoramnetin ve gossipetin
C₁₅ Antosiyanidinler	pelargonidin, sianidin, feonidin, petunidin ve malvidin
C₁₅ Kalkonlar, auronlar ve dehidrokalkonlar	butein, sulfuretin ve leptosidin
C₃₀ Biflavoniller	Amentoflavon, karioflavone ve isoginjetin
C₆, C₁₀ ve C₁₄ Quinonlar	dimethoksibenzoquinone, naftoquinonlar ve antroquinoneler
C₁₈ Betasianinler	Betanidin

Çeşitli bitki dokularının da gözlenen en yaygın fenolikler ise kumarin, umbelliferon, skopoletin, *p*-hidroksisinnamik asit, klorojenik asit, siringik asit ve sinapik asittir.

Fenoliklerin Biyosentezi

Fenoliklerin kökü karbohidratlardır. Fosfenol piruvik asit, glikolitik yolla D-eritros fosfat ile birleşerek pentos fosfat devresiyle 5-dehidroquinik asite dönüşür. Bunu klorojenik asit vasıtasıyla sağlar. 5-dehidroquinik asit, 5-dehidroşikimik asit şekline dönüşürken protokateşik asit ve gallik asit oluşur. 5-dehidroşikimik asit şikimik asit şekline dönüşürken

dayanıklı kılan mekanizmalardan biride bitkilerdeki fenolik bileşiklerin varlığı, bunların enfeksiyon sonrası miktarları ve aktivasyonlarındaki artışları ile oksidasyon ürünlerinin daha yüksek toksik etkiye sahip olmaları bunların bitki hastalıklarına karşı dayanıklılıktaki rollerini daha ön plana çıkarmaktadır ve bunların bu özelliklerinden dolayı dayanıklılıktaki rolleri ile ilgili pek çok çalışma yapılmıştır. Bu derlemede fenoliklerin bitki hastalıklarına karşı dayanıklılıktaki rolleri açıklanmaya çalışılmıştır.

Bitkilerdeki Fenolik Bileşikler

Fenolik bileşikler; flavonoidler, fenolik quinonlar, lignanlar, kantonlar, depsidonlar, ligninler, melaninler, tanenler, glikozidler, fenolik asitlerin şeker esterleri, hidroksisinnamik asitin esterleri ve kumarin türevlerini içermektedir. Harborne (1964)'e göre bitki fenolleri 14 grup altında toplanmışlardır (Tablo 1).

anthranilik asit ve kateşol sentezlenir. Şikimik asit, preferik asit şekline dönüşürken *p*-hidroksifenil piruvik asit veya fenilpiruvik asit şekline dönüşür. Tirosin *p*-kumarik ürünlerini vermesine rağmen fenilalanin sinamik asit ürünlerini verir.

Sinamik asit art arda gelen, *p*-kumarik asit, kafeik asit, ferulik asit ve sinapik asit şekline dönüşür. Kumarik asit, umbelliferon ürününü verirken, ferulik asitten skopoletin meydana gelir.

Acetyl Co-A, malonil Co-A şekline dönüşürken sinamik asit ilave edilmesiyle beraber çeşitli flavonoidler ve isokumarinler oluşur (Şekil1).

inhibasyon etkisini oldukça azalttığını gözlemlemiştir. Aynı şekilde Kateşol'un hidroksil grubunun değişmesiyle oluşan salisilik asitin kateşolün fungitoksik etkisini oldukça azalttığını tespit etmişlerdir. Aynı çalışma kapsamında quinonların daha çok inhibitör etkiye sahip oldukları, bunlardan *p*-benzoquinonun $5 \times 10^{-3} M$ de inhibitör etki gösterdiği, *p*-benzoquinon'a 4 klorin atomunun eklenmesiyle oluşan tetrakloro-benzoquinonun ise *p*-benzoquinon'un toksisitesini biraz değiştirdiği, 1,4-naftoquinonun da inhibitör etkiye sahip olduğu ve $2 \times 10^{-5} M$ de fungus gelişimini önemli oranda baskıladığı, iki klorin atomunun 1,4- naftoquinon'a eklenmesiyle oluşan 2,3-dikloro-1,4-naftoquinon'un fungusun gelişimini engellemede ilave etki meydana getirdiği ve $2 \times 10^{-6} M$ da fungus gelişimi tamamen önlediği rapor edilmiştir. Yapılan bu çalışmaların sonuçlarına göre fenoliklerin fungitoksik etkilerinin bunların yapılarından kaynaklandığını söyleyebiliriz.

Srinivasan ve Narasimhan (1971) *Colletotrichum falcatum*'un miselial gelişimine fenollerin etkisini araştırdıkları çalışmada *o*-dihidroksi fenolün, *m*-dihidroksi fenol ve *p*-dihidroksi fenolden daha çok toksik olduğunu belirlemişlerdir (Tablo 2).

Tablo 2. *Colletotrichum falcatum*'un Gelişmesine Fenoliklerin Etkisi

Fenol Grubu	Fenol	Miselial Ağırlık (mg)
<i>o</i> -Dihidroksi fenol	Kateşol	9
<i>m</i> -Dihidroksi fenol	Resorsinol	116
<i>p</i> -Dihidroksi fenol	Hidroquinon	111
Kontrol (Glukoz)		135

Vidhyasekaran (1973) asma'da antraknoz hastalığına neden olan *Gloeosporium ampelophagum*'un gelişmesine farklı fenollerin toksisitesini mukayese ettiği çalışma da *o*-dihidroksi fenollerin son derece fungitoksik olduğunu ileri sürmüştür (Tablo 3).

Tablo 3. *Gloeosporium ampelophagum*'un Gelişimi Üzerine Fenoliklerin Etkisi

Fenolik Türü	Fenolikler (1000 ppm de)	Miselial Ağırlık (mg)
Monofenol	Fenol	731
	<i>p</i> -Salisilik asit	826
	<i>p</i> -Kumarik asit	753
	Tirosin	829
	Kateşol	62
<i>o</i> -Dihidroksi fenol	Klorojenik asit	86
	Kaffeik asit	43
<i>m</i> -Dihidroksi fenol	Fenilalanin	187
	Resorsinol	205
<i>p</i> -Dihidroksi fenol	Hidroksiquinon	193
	Pirogallol	339
Trihidroksi fenol	Floroglukinol	376
	Gallik asit	298
Kontrol (Glukoz)		858

3. Hastalık Etmenlerinin Enzim Üretiminin Engellenmesi

Patil ve Dimond (1968) *Verticillium albo-atrum*'un kültürlerine klorojenik asit, kateşol veya rufianik asitin eklenmesiyle poligalakturonaz üretiminin azaldığını rapor etmişlerdir.

Sathianathan ve Vidhyasekaran(1981) çeltik kahverengi leke etmeni olan *Helminthosporium oryzae* tarafından salgılanan pektik enzimlerin özellikle ekzopoligalakturonaz ve poligalakturonat trans eliminaz'ın fenolikler tarafından azaltıldığını bildirmişlerdir (Tablo 4).

Tablo 4. *Helminthosporium oryzae*'nin Pektik Enzim Üretimi Üzerine Kateşol ün Etkisi

Kateşol $\mu\text{g/ml}$	Ekzopoligalakturonaz aktivitesi (birim)	Poligalakturonate trans-eliminaz aktivitesi (birim)
0	165	200
100	90	150
500	70	125
1000	50	95
2000	45	75
3000	30	60

4.Patojenler Tarafından Üretilen Enzimlerin İnaktivasyonu

Bazı fenolikler patojen tarafından üretilen pektolitik (polygalakturonaz) ve sellüloolitik (C_1 ve C_x) enzimleri inaktive ederler. Digallik asit ve benzoquinon *Rhizoctonia solani* tarafından üretilen sellüloz ve poligalakturonaz'ı inaktive ederken, fenol, kateşol, pirogallol, gallik asit ve anthroquinon herhangi bir engelleyici etki göstermemiştir (Tablo 5).

Tablo 5. *Rhizoctonia solani* Tarafından Üretilen Pektik ve Sellüloolitik Enzimlerin Fenolikler Vasıtasıyla İnaktivasyonu (Martin ve Grossman, 1972).

Fenolikler	İnaktivasyon (%)	
	Polygalakturonaz	C_x
Fenol	0	0
Kateşol	0	0
Pirogallol	12	0
Gallik asit	0	0
Digallik asit	88	100
Benzoquinon	46	27
Anthroquinon	8	0

Fenolikler sadece belirli enzimlere engelleyici etkide bulunurlar. Vidhyasekaran (1975) katekol, resorsinol ve pirogallol'un, *Helminthosporium nodulosum* tarafından salgılanan exopoligalakturonaz (exo-PG) ve pektin trans -eliminaz (PTE) enzimlerinin aktivitelerini engellerken, endopoligalakturonaz (endo-PG), poligalakturonaz trans -eliminaz (PGTE) ve sellüloz (C_1 ve C_x) enzimlerinin aktivitelerini engellemediğini bildirmektedir (Tablo 6).

BeMiller ve ark. (1969) ferulik asitin 250 $\mu\text{g/ml}$ dozun da *Diplodia zae* tarafından salgılanan pektolitik enzimlerin aktivitesini artırdığını, C_x aktivitesini ise azalttığını gözlemlemiştir.

Tablo 6. *Helminthosporium nodulosum* Tarafından Üretilen Enzimlere Fenoliklerin Etkisi

Fenoller	Enzim Aktiviteleri (Birim)					
	Exo PG	PTE	Endo PG	PGTF	C ₁	C _x
Kateşol	0	0	49,8	90,0	42,1	43,9
Resorsinol	10	0	48,3	87,5	43,0	43,3
Pirogallol	5	0	50,1	85,0	42,6	42,4
Kontrol	78	5,5	50,2	87,5	43,0	43,8

Oksitlenmiş fenoliklerin oksitlenmemiş fenoliklerden daha çok inhibitör etkiye sahip olduğu saptanmıştır (Vidhyasekaran, 1975; Patil ve ark., 1964; Lyr, 1965).

5. Hastalık Etmenlerinin Ürettiği Toksinlerin Baskılanması

Patojenler tarafından üretilen toksinlerin fenolikler tarafından baskılandığı yapılan bazı deneysel çalışmalarla kanıtlanmıştır. Yapılan bir çalışmada *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*'nin neden olduğu domates solgunluğunu kateşol uygulamasının kontrol altına aldığı saptanmıştır (Chet ve ark., 1978). Araştırmacılar yapmış oldukları çalışmada kültür ortamında 500 ppm dozundaki kateşolün *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*'nin miseliyal gelişimine ve aynı zamanda konidi çimlenmesine herhangi bir etkisinin olmadığını buna karşın, 100 ppm kateşol ilavesiyle kültürlerden elde edilen filtratların bitkilere uygulanması sonucu bitkilerde solgunluk belirtilerinin görülmediğini fakat kontrol bitkilerinin 24-36 saat içerisinde solduklarını tespit etmişlerdir. Buradan da kateşolün fungusun misel gelişimi ve spor çimlenmesine herhangi bir fungitoksik etkisinin olmadığı, fakat patojenite de asıl rol oynayan toksinin salgılanmasını baskı altına aldığı anlaşılmaktadır. Aynı çalışma kapsamında içerisinde 14 gün süreyle besi ortamında geliştirilen *F.oxysporum* f.sp. *lycopersici* kültürlerine sonradan 0,10,50,100 ve 500 ppm dozunda kateşol ilavesi yapılarak yürütülen çalışmada da kateşolün solgunluk çıkışını önlemede herhangi bir etkisinin olmadığı gözlemlenmiştir. Buradan da kateşolün fungus tarafından salgılanmış olan toksini sonradan detoksife etme yeteneğinin olmadığı anlaşılmaktadır.

Tablo 7. Kateşol İçeren Kültür Ortamında Geliştirilen *F.oxysporum* f.sp.*lycopersici*'nin Solgunluk Çıkışı Üzerine Etkisi (Chet ve ark.,1978).

Kateşol konsantrasyonu (ppm)	Hastalıklı Bitki Oranı (%)
0	69.0
10	63.9
50	47.0
100	48.9
500	14.0

Değişik kateşol konsantrasyonları içeren maya ekstrakt ortamında geliştirilen patojenin kültürlerinden elde edilen konidilerin domates bitkilerine çeşitli konsantrasyonlarda inokulasyonu sonucu 500 ppm kateşol konsantrasyonundaki kültürden elde edilen konidilerin

domates bitkilerinde solgunluğun çıkışında ki etkilerinin oldukça düşük olduğu görülmüştür (Tablo 7).

Bu sonuçlara göre kateşol ortamında gelişen fungusun solgunluk hastalığının oluşumunda rolü olan toksinlerinin üretim kabiliyetinin azaldığı ileri sürülmektedir. Tüm bu denemeler kateşolün patojen tarafından üretilen toksini baskıladığını açıkça göstermektedir.

6. Hastalık Etmenleri Tarafından Üretilen Toksinlerin Detoksifikasyonu

Çeltik yanıklık etmeni *Pyricularia oryzae* tarafından üretilen α -Pikolinik ve pirikularin toksinleri fenolikler tarafından detoksifiye olurlar (Sridhar ve Mahadevan, 1979). Tamari ve Kaji(1955) pirikularin ile muamele edilen çeltik bitkilerinin solunumunun engellendiğini gözlemlenmişlerdir. Pirikularinin bu inhibitör etkisi, klorojenik asidin ilavesiyle ortadan kalkmıştır. *Alternaria macrospora* tarafından üretilen toksinin pamuk yapraklarındaki simptomunun gelişimi, fenoliklerin eklenmesi sayesinde engellendiğini rapor etmişlerdir (Krishnamohan ve Vidhyasekaran, 1986).

Bazı Fenolikler ve Hastalığa Dayanıklılık

A. Kateşol ve Protokateşük Asit

Dayanıklı soğan türlerinin ölü dış kabukları (kırmızı ve sarı renkli olanlar), her ikisi de *Colletotrichum circinans* sporlarına karşı yüksek oranda toksik olan, çok miktarda protokateşük asit (3, 4-dihidroksi benzoik asit) ve kateşol (3,4-dihidroksibenzen) içermektedirler. Bu bileşikler dış kabağın ölü hücrelerinden ince yüzey suyu film şeridine difüze olurlar ve oradaki spor çimlenmesini ve hifsel gelişmeyi inhibe ederler. Renkli kabuklardan alınan ekstraktlarda *C.circinans*'in spor çimlenmesi % 2'nin altında olduğu halde, renksiz soğanların dış kabuklarından alınan ekstraktlarda elde edilen spor çimlenmesi % 90 veya daha üzeridir. Fungus en içteki etli yaprakların istilasında öncül saprofitik olarak normal bir şekilde gelişir. Bu soğanlar antraknoz hastalığına karşı aşırı derecede duyarlıdır(Walker ve Stahmann, 1955).

B.Klorojenik Asit

Genç patates kökleri *Verticium albo-atrum*'a yüksek oranda dayanıklıdır ve dayanıklılık yaşlanmayla beraber azalır. Klorojenik asit patates bitkilerinin köklerinde bulunan ana polifenoldür. Daha yaşlı patates kökleri genç olanlardan daha az klorojenik asit içerirler (Patil ve ark.,1964). Hastalığa dayanıklı 5 haftalık bitkinin kökleri hastalığa hassas olan bitkinin köklerine göre yaklaşık beş kat daha fazla klorojenik asit içerirler. Her iki türden alınıp çıkartılan genç kökler, 24 saat L-fenilalenin ve potasyum kinat içerisinde kültüre alındığı zaman klorojenik asitte belirgin artış görülmüştür. Her iki türün kökleri yaşlandıkça klorojenik asit oluşturma yeteneklerini kaybetmekte ve dayanıksız hale gelmektedirler. Klorojenik asit sentezinin oranı dayanıklı türün genç köklerinde dayanıksız türün köklerine

kıyasla daha yüksektir. Patateslerin *Verticillium* solgunluğuna karşı dayanıklılığı kök dokularındaki klorojenik asit konsantrasyonu ile pozitif ilişkilidir (Tablo 8).

Tablo 8. Patates Köklerinin Klorojenik Asit İçeriği ve *Verticillium* Solgunluğuna Dayanıklılık Dereceleri (Patil ve ark., 1964).

Çeşit	<i>Verticillium</i> Solgunluğuna Dayanıklılık	Klorojenik asit (%)
Popüler	Son derece dayanıklı	0.08
U 1956	Çok dayanıklı	0.07
Great Scott	Dayanıklı	0.11
Early Gem	Dayanaksız	0.01
Kennebec	Dayanaksız	0.05
Russet Burbank	Dayanaksız	0.01
Blis triumph	Çok Dayanaksız	0.03

Patates bitkileri gelişip olgunlaşırken fenol konsantrasyonu daha hızlı azalmakta ve dayanaksız türlerde dirençli türlerden daha düşük seviyeye inmektedir. Tarlada vasküler sistemlerdeki fenolün azalmasını takiben dayanaksız türlerde *Verticillium* solgunluğu dayanıklı türdekilerden daha hızlı gelişmekte ve daha şiddetli olmaktadır. Bitkinin olgunlaşması büyüme düzenleyicileri veya yaprak dökücüler vasıtasıyla geciktirildiğinde bitkideki fenolik konsantrasyondaki azalma da gecikmektedir. Benzer bir gecikme tarladaki *Verticillium* solgunluğunda da görülmektedir.

Tablo 9. *Verticillium albo-atrum* ile İnokuleli Pamuk Yapraklarındaki Flavonoid İçeriği

Tepe Kısımındaki Dügümlerden İtibaren Yaprığın Pozisyonu	Hastalık Reaksiyonu	Flavonoidler (mmol/g taze yaprak)					
		İnoküle edilmiş			Kontrol		
		kateşin	gallokateşin	isokersitin	kateşin	gallokateşin	isokersitin
2	Dayanıklı	1.6	1.1	4.6	1.2	0.6	2.0
3	Dayanıklı	1.6	1.0	5.9	1.4	0.8	2.8
4	Dayanıklı	1.4	0.9	5.7	1.3	0.7	1.9
5	Duyarlı	0.9	0.5	3.2	0.7	0.5	1.0
6	Duyarlı	0.8	0.5	3.3	0.7	0.4	0.5

D.Methoksihidroquinon

Yulaf yapraklarının metanol ekstraktının *Ophiobolus graminis*'in gelişimini engellediği ve engelleyici faktörün izole edilerek, bunun methoksihidroquinone glikosid olarak bitkide varlığı kanıtlanmıştır. Methoksihidroquinon veya muhtemelen bunun oksidasyon ürünü, methoksi-p-benzoquinon, hem *O. graminis* var. *graminis* hem de *O. graminis* var. *avenae*'nın gelişimini engellemektedir. 80mg/l dozundaki methoksihidroquinonun *O. graminis* var. *graminis*'in gelişimini % 100 engellemiştir. 90 mg/l dozunda methoksihidroquinon içeren ortama fungus 24 saat süreyle bırakılıp, daha sonra taze bir besi ortamına fungus aktarıldığında fungal gelişiminin olmadığı gözlenmiştir. Sadece genç yaprakların ekstraktları inhibe edici aktivite göstermekte, olgun yapraklar inhibasyon göstermemektedir (Olsen, 1971).

C. Flavonoidler (Kateşin, Gallokateşin, Isokersitin)

Kateşin, gallokateşin, isokersitin pamuktaki önemli flavonoidlerdir. Akala 4-42 pamuk bitkilerinin genç yaprakları (tepeden bir ila üç boğum) *Verticillium dahliae* enfeksiyonuna karşı dayanıklıdır. Ancak bu yapraklar yaşlandıkça hastalığa karşı daha hassas hale gelmektedirler. Bu fenomen genç yapraklardaki fungal gelişiminin inhibisyonundan kaynaklanmaktadır. Dirençli genç yapraklar, yaşlı duyarlı yapraklardan daha yüksek konsantrasyonda kateşin, gallokateşin, isokersitin ve yoğunlaştırılmış tanenler içermektedir. Enfeksiyon, özellikle genç yapraklarda bu bileşiklerin konsantrasyonlarını artırdığı Tablo 9 'da görülmektedir (Howell ve ark.,1976). Kateşin $5 \times 10^{-5}M$ de *V.dahliae*'nin konidi oluşumunu engellemekte, $3 \times 10^{-1} M$ de ise miseliyal gelişmeyi güçlü bir şekilde inhibe etmektedir.

Pamuk fideleri yaşlandıkça (özellikle ekimden sonra 5. günden 14. güne kadar olan süre de) *Rhizoctonia solani*'ye karşı daha dirençli hale gelmektedir. Fidelerin hipokotilindeki kateşin konsantrasyonu fidenin yaşıyla doğrudan ilişkilidir. *R. solani*'nin gelişimi kateşin tarafından inhibe edilir ve gelişiminin inhibe edilmesi kateşin konsantrasyonu ile doğrudan bağlantılıdır (Hunter,1978). Bundan dolayı pamuk fidelerinin hipokotillerinde bulunan kateşinin patojenin gelişimini engellemesinden dolayı yaşa bağlı olarak hastalığa karşı dayanıklılığa katkıda bulunmaktadır.

E.Avenasin

Ophiobolus graminis çeşitli tahılların köklerini enfekte eden fungal bir patojendir. Bu patojen yulaf dışındaki tahılları kolayca enfekte ederken, yulaf bitkisinin köklerini nadiren enfekte edebilmektedir. Etmemin yulafı diğer tahıllar kadar kolayca enfekte edememesinin nedeni, yulaf bitkisinde bulunan bir pentasiklik terpen glikosidi olan avenasinin varlığı ile ilişkilendirilmiştir. Bu fenolik bileşiğin toksitesinin, tanımlanamayan bir şeker (X) ve N-metilntranilik asit varlığına bağlı olduğu bildirilmiştir. *O. graminis avena*, ancak terminal şeker (X)'i karbonhidrat zincirinden uzaklaştırmak suretiyle avenasin'i detoksifiye eden avenasinaz adında bir enzim üreterek yulaflara saldırabilir (Ingham, 1973).

F.Arbutin

Arbutin armutta yaygın olarak bulunan bir glikosittir. β -glukosidaz ile hidrolize olduğunda, hidroquinon ve glukoz ürünlerini verir. Hidroquinon, ateş yanıklığı patojeni *Erwinia amylovora* için yüksek

oranda toksiktir. β -glukosidaz aktivitesi ateş yanıklığına karşı en hassas olan dokularda düşüktür. Enzim aktivitesi, nektarda, çiçeklerin iç kısımlarında, yaprakların petiolleri, orta damarları ve gövdenin kabuk kısımlarında düşüktür. Armut bitkisinin bu kısımları enfeksiyona karşı en hassas bölümlerdir. Çiçeklerin dış bölümlerinde, yaprakların kenarlarında ve ağaç gövdelerinde yüksek β -glukosidaz aktivitesi görülmektedir. Armutun bu bölümleri ateş yanıklığı etmesinin istilasına karşı daha az duyarlıdır. Test edilen bütün bu kısımlardaki mevcut arbutin miktarı, *E. amylovora* gelişimini engelleyici düzeylerde hidrokinon üretimi için yeterli düzeyde olduğu belirlenmiş olup, antibiyotik aktivitenin öncelikli olarak β -glukosidazın işlevinde ortaya çıktığı tespit edilmiştir (Schroth ve Hildebrand, 1965).

G. Floridzin

Floridzin, elma dokularında yaygın olarak bulunan bir glikosittir. Elma yapraklarından ham enzim preparasyonu ile inkübe edilen floridzin, hızlı bir şekilde floretin meydana getirmekte ve floretinin oksidasyon ürünleri *Venturia inaequalis*'in sporlarının gelişimini engellemektedir. İndirgeyici bir ajan olan sodyum *m*-bisülfid ortamında floridzin floretine hidrolize edildiğinde oksidasyon gerçekleşmez ve ekstrakt spor gelişmesini engelleyememektedir. Bir β -glukosidaz inhibitörü olan glukon-1:5-lakton varlığında, floridzin hidrolizi, floretin akümülyasyonu ve inhibasyon aktivitesi düşmektedir. Bir polifenol oksidaz inhibitörü olan 4-klororesorsinol konukçu direncini azaltmakta ve floridzin ile floretin oksidasyonunu inhibe etmektedir. Bu sonuçlar sadece floretinin oksidasyon ürünlerinin *V. inaequalis* üzerinde toksik olduğunu ve elma yapraklarındaki direncin; floridzin, β -glukosidaz ve fenoloksidaz gibi üç faktörün varlığına bağlı olduğunu göstermektedir (Noveroske ve ark., 1964).

V. inaequalis'e hassasiyet ve dayanıklılık arasındaki önemli fark, dayanıklılık reaksiyonunda nekrotik leke oluşumuyla elma yaprak dokularında hızlı hücre çökmesidir. Patojen hücre yıkımına neden olmaksızın, duyarlı yapraklarda dirençli yapraklardakinden daha uzun gelişmeye neden olur. Hücre yıkılması olduğu zaman, floretin gibi bileşiklerin toksik ara ürünleri ortaya çıkmaktadır. Beklenen direnç, fenolik substratların ve enzimlerin her ikisinin aktivasyonu veya birleşmesinden dolayı ortaya çıkan farklı hücre geçirgenliğinin tahrip edilmesinden kaynaklanıyor olabilir (Noveroske ve ark., 1964).

H. 2,4-Dihidroksi-7-metoksi-1,4-benzoksazin-3-1 Glikosit (DMBO)

Bir glikosit olan DMBO, mısır saplarında tespit edilmiştir. Glikosit, 100 ppm saf halinde *Diplodia zae* sporlarının çimlenmesini tamamen engellemektedir. Sap dokusundaki glikosit içeriği ve dayanıklılık arasında bir ilişki bulunmaktadır.

Glikosit fraksiyonu serbest fenoller (*p*-kumarik asit, ferulik asit, vanilik asit ve kumarik asit) ile

antifungal DMBO'dan başka bir dizi bileşeni içermektedir (Dabler ve ark., 1969; Be Miller ve ark., 1965).

I. α -Tomatin

Tomatin domateste bulunan steroidal glikoalkaloiddir. Tomatinin aglukonuna tomatidin denir. Tomotidin yüksek derecede fungitoksik ve domates bitkilerinin kök, yaprak ve gövdelerinde mevcuttur.

Mohanakumaran ve ark. (1969) dayanıklı domateslerde bakteriyel solgunluk ve tomatin arasında bir bağlantı bulmuşlardır. Araştırmacılar *Pseudomonas solanacearum*'a hassas ve dayanıklı domates bitkileriyle yürütmüş oldukları çalışmada dayanıklı domates çeşitlerinin tomatin seviyesinin hassas olan çeşitlere kıyasla çok daha yüksek seviyelerde olduğunu, dayanıklı bitkilerin 6 aylık olanları 400 ppm, 1 yaşındakilerin 1200- 1600 ppm tomatin içerirken hassas türlerin köklerinin sadece 100-300 ppm tomatin içerdiğini saptamışlardır. Dayanıklı türlerin hem köklerinin hem de sürgünlerinin tomatin seviyeleri inokulasyonu takiben artmaya başlayıp, orijinal seviyeleri 10-14 gün içerisinde iki katına çıkarken, hassas türlerde ise inokulasyonu takiben seviyeler sabit kalmış veya azalmıştır. Bir pepton-glikoz besi yerin deki 400 ppm'lik saf tomatin ve 500 ppm'lik ham tomatinin *in vitro* değerlerinde *P.solanacearum*'un gelişimini engellemişlerdir. Bu konsantrasyonlar 10^5 /ml hücre konsantrasyonundaki bakteri süspansiyonuna eklendiği zaman *P.solanacearum* için bakteriyostatik etki göstermişlerdir. *P.solanacearum*, tomatin molekülünden tomatidin üretimi sırasında şekerleri uzaklaştırılmaz. Bu sonuçlara göre tomatinin yüksek seviyeleri *P.solanacearum*'un istila ettiği hücrelerin çevresindeki canlı dokularda bakteriyostatik etki sergilediği ve hastalığın gelişimini bu şekilde engellediği ileri sürülmektedir.

Arneson ve Durbin (1968) domateste patojen olan ve olmayan fungal mikroorganizmaların tomatin'e duyarlılıkları üzerine yapmış oldukları çalışmada patojen olmayanların patojenlere göre çok daha düşük konsantrasyonlarda tomatin'e daha duyarlı olduklarını rapor etmişlerdir. Oldukça ilginçtir ki domateste patojen olan *Septoria lycopersici*'nin tolerans düzeyi 0.85M iken, patojen olmayan *S.linicola* ve *S.lactucae* 0.00040 M da tamamıyla inhibe olabilmektedir. Aynı araştırmacılar *S.lycopersici*'nin hem *in vitro* da hem de enfekte olmuş domates yapraklarında tomatin molekülünden bir glikoz ünitesini hidrolize eden ekstrasellular bir enzim vasıtasıyla tomatini detoksife ettiğini bildirmişlerdir.

J. Tulipozidler

Laleler tulipozid A ve tulipozid B olarak adlandırılan iki glikozid içermektedir. Bunlar doymamış γ -hidroksikarboksilik asitlerin bir OH⁻ grubu ile ayrılan 1-asil-glikozidlerdir. Tulipozidler tamamen değişkenlerdir. pH 5.2'nin üzerinde glikoz serbest kalır ve serbest asitler laktonize olurlar. Tulipozidler bitkinin bütün kısımlarında, özellikle pistillerde büyük miktarlarda bulunurlar.

Lalelerde gri küf hastalığına *Botrytis tulipae* neden olup, bitkinin bütün kısımlarını enfekte eder ve dokuları zayıflatır. Diğer taraftan yaygın türlerden *Botrytis cinerea* tarla koşullarında yetiştirilen lalelerde bulunmaz. Sadece yapay inokulasyon sonrasında ve bitkiler oldukça yüksek nemli koşullarda tutulursa *Botrytis cinerea* lalelerin bazı kısımlarına hücum eder. Fakat pistiller kesinlikle *Botrytis cinerea* enfeksiyonuna yakalanmazlar.

Schonbeck ve Shroeder(1972) *B.tulipae* fungusu laleleri enfekte ederken *B.cinerea* nın neden enfekte etmediğini araştırdıkları çalışmada, *B.tulipae* ve *B.cinerea* hücre membranının geçirgenliğini artırarak bitişik ve ayrı pistillerde bulunan tulipositlerin ayrılmasına neden olduklarını, fakat *B.cinerea*'nın geçirgenlikte daha çok artışa yol açtığını *B.cinerea*'nın etkisi altında, tulipositlerin yüksek biyolojik aktiviteli laktonlar biçimine dönüştüklerini, diğer taraftan *B.tulipae*'nin, tulipozitleri parçalayarak daha düşük biyolojik aktiviteli asitler biçimine dönüşümünü sağladığını ve *B.cinerea*'nın inhibitör maddelere karşı *B.tulipae*'den daha hassas olduğunu tespit etmişlerdir.

Bu sonuçlara göre araştırmacılar, *B.tulipae* ve *B.cinerea* pistil dokusuna nüfuz ederken bazı maddeler salgılayıp, konukçunun hücre membranının geçirgenliğini artırmak için değişik yollar izledikleri, membran geçirgenliğindeki bu artışın vakuollerdeki tulipozitlerin serbest bırakılmasından dolayı interselüler gelişen hifle tulipozitlerin temasa gelmesiyle ortaya çıktığı ve bunun sonucu olarak *B.cinerea* geçirgenliği *B.tulipae* den daha fazla artırdığı için daha fazla tulipozit salgısına neden olduğu kanısına varmışlardır. Ancak salınan tulipozitlerin miktarından ziyade bu tulipozitlerin funguslarla temasından sonra ağlikonlarına dönüşümünde iki fungus arasında belirgin bir farklılığın olmasının fungitoksik etkide belirleyici en önemli unsur olmuştur. Çünkü *B.cinerea*'nın varlığında, tulipozitler köklerinden daha güçlü biyolojik aktiviteye sahip laktonlara çevrilirken, *B.tulipae*'nin varlığında biyolojik aktivitesi daha düşük asitler oluşmaktadır. Sonuçta tüm bu faktörlere bağlı olarak da laleler *B.cinerea* enfeksiyonuna karşı daha dayanıklı olmaktadır.

Beijerbergen ve Lemmers(1972) tulipozitlerin *Fusarium oxysporum*'a toksik olmadığını gözlemlemişler, ancak bunların parçalanma ürünü tulipalin A (α -methilene butirolakton)'nın büyüyen lale soğanlarının beyaz kabuklarında bulunan *F.oxysporum* f.sp. *tulipae*'ye fungitoksik olduğunu ve enfeksiyonuna karşı bariyer oluşturduğunu saptamışlardır. Lale yaprak ve pistillerin ekstraktların da bulunan tulipalin B (γ -hidoksi- α -methilene butirolaktone)'nin *F. Oxysporum* 'a karşı daha düşük düzeyde toksik olduğu aynı araştırmacılar tarafından bulunmuştur.

K. Metoksimellin and Falkarinol

6-Metoksimellin bir isokumarindir ve havuçta bolca bulunmaktadır. Havuçlar tüketiciye sürekli sunulmak için aylarca soğuk hava depolarında bekleti-

liir. Havuç köklerini enfekte eden ve depo koşullarında köklerin çürüyüp bozulmasına neden olan bazı fungal organizmalar vardır. Bunlardan biriside *Botrytis cinerea* olup depo edilmiş havuçlara saldırarak bozulmalarına neden olur. Kısa süre depolanan havuçlar *Botrytis cinerea* enfeksiyonuna göre daha dirençlidirler. Havuçların depo da kalış süreleri uzadıkça etmene karşı duyarlılıkları da artmaktadır. Bunun nedenleri araştırıldığında dayanıklı köklerin toplam fenol, klorojenik ve 6- metoksimellin içeriklerinin hassas olanlara göre oldukça yüksek olduğu bulunmuştur. Özellikle 6- metoksimellin'in yüksek oranda fungitoksik olduğu ve dayanıklılığında bu kimyasalın varlığı ile ilişkili olduğu ileri sürülmüştür

Garrod ve ark.(1978) , havuç köklerinin, depo patojeni *Mycentrospora acerina*'ya direnci konusunda yaptıkları çalışmalarda perisiklik parankimasının ksilem parankimasından daha dirençli olduğunu ve havuç dokularından *p*-hidroksibenzoik asit ve 6- metoksimellinin izole edildiklerini ve bunların hiçbirinin enfeksiyona dayanıklılıkta gözlenebilecek farklılıklar sergileyemediklerini, ancak havuç kök ekstraktları ince tabaka kromatografi ile incelendiğinde daha önce tanımlanmamış en azından iki tane antifungal madde içerdiğini bulduklarını ve bunlardan birinin *Mycentrospora acerina*'ya yüksek oranda inhibitör etkide bulunan falkarinol olduğunu bildirmişlerdir. Falkarinol periderm ve perisiklik parankimada taze ağırlıkta 93 μ g/g gibi yüksek konsantrasyon gözlenirken, ksilem parankimasının sadece 2 μ g/g içerdiği gözlenmiştir. *Mycentrospora acerina*'nın klamidiosporlarının çimlenmelerinin inhibasyonu için ED₅₀ değeri 31.8 μ g/ml olarak belirlenmiş olup, ksilem parankimasında bulunan falkarinol miktarı çok düşük olduğu için *Mycentrospora acerina*'ya karşı daha fazla hassasiyet göstermiştir.

L. Antosiyeninler

Antosiyeninler antosiyanidinlerin glikozidleri ve flavonoid fenolik metaboliyasının son ürünleridir. *Colletotrichum graminicola*'ya dirençli mısır yapraklarındaki antraknoz lezyonlarının büyüklükleri, yüksek yoğunluktaki ışık altında belirgin bir şekilde azalmıştır. Antraknoza duyarlı mısırlarda lezyon büyüklüğünde herhangi bir azalma görülmemiştir. Duyarlı mısırlarda lezyon türü, tipik olarak oval, her iki yaprak yüzeyinde gri-yeşil renkte ve büyüyen lezyonlarda konsentrik alanlar belirgindir. Dirençli çeşitlerde lezyon tipi ise kahverengi, sarımsı-kahverengi, sıklıkla klorotik veya sarı-turuncu halkayla çevrilidir. Lezyon tipi ışık şiddetini göre değişkenlik göstermez. Yüksek şiddetli ışıkta gelişmiş dirençli bitkilerdeki lezyondaki küçülme lezyon etrafında biriken antosiyeninlerle bağlantılıdır (Hammerschmidt ve ark.1977).

Mısır'daki *Helminthosporium carbonum*'a direnç enfeksiyon bölgesinin etrafında yoğun şekilde birikmiş antosiyeninlerle karakterize edilirken, hassas türlerin tepkisi, enfeksiyon bölgesinin etrafında antosiyenin sentezinin önlenmesi ile karakterize edilir

(Heim ve ark.1983). *H. carbanum*'a dayanıklı mısır bitkileri *H.maydis* ile inokule edildiği zaman bu antosiyaninlerin akümülyasyonunu engellemiş ve *H.carbanum*'a duyarlı mısır bitkileri haline getirmiştir (Pascholati ve ark.1983).

Mısır bitkisindeki fenoliklerin sentezlenmesindeki hidroksisinnamat:CoA ligaz enzimi önemli bir regülatördür. *H.maydis* inokulasyonundan 6-12 sonra hem hassas hem de dirençli türlerde enzim aktivitesinde hızlı bir artış olmuştur. Hassas olanlarda enzim aktivitesi 12 saat sonra düşerken dirençli olanlarda hemen hemen çizgisel olarak artmayı sürdürmüştür (Dickerson ve ark.1984). Bu sonuçlar hastalığa dirençli mısır bitkilerinde antosiyaninin önemini ortaya koymaktadır.

Tablo 10. Değişik *Fusarium* Türleri İle İnokule Edilmiş Domates Bitkilerindeki Fenol İçerikleri ve Etkinlikleri (Matta ve ark.,1969).

Fenoller	İnokulasyon sonrası günler	<i>Fusarium</i> Türleri			Kontrol
		<i>F.lycopersici</i> (patojen)	<i>F.lupini</i> (nonpatojen)	<i>F.callistephi</i> (nonpatojen)	
Total	2	1.56	2.06	2.36	1.31
	4	1.86	2.06	2.50	1.75
o-Dihidrik	2	0.19	0.23	0.25	0.11
	4	0.19	0.20	0.27	0.17

Buğday varyetelerinin gövde pasına direnç ve içerdiği fenolik miktarı arasında belirgin bir korelasyon olmamasına rağmen, fenoliklerin sentezlenme hızları bakımından dayanıklı ve hassas buğday varyeteleri arasında farklar gözlenmiştir. Dayanıklı çeşitlerde enfeksiyon sonrası fenolik bileşiklerdeki artış hassas çeşitlerden bir gün önce gözlenmiştir (Kiralay ve Farkas, 1962). Buda bize hastalığa dirençte fenoliklerin sentezlenme hızlarının önemli olduğunu göstermektedir.

Helminthosporum nodulosum parmak akdarısında yapraklarda kurumalara neden olan bir fungal etmendir. Hastalığa dayanıklı olan bir çeşitte dayanıklı-

Tablo 11. *Verticillium albo-atrum* Sporlarının Çimlenmesinde Klorojenik Asitin Oksitlenmiş Ürünlerinin Etkisi

Klorojenik asit +polifenol oksidazda inkübasyon süresi (saat)	18 saat sonra ortalama spor çimlenmesi (%)				
	Klorojenik asit konsantrasyonu (ppm)	Quinon (ppm)	Klorojenik asit +polifenol oksidaz	Klorojenik asit	Su
0	13.7	0.25	59	100	100
	35.4	8.00	31	94	100
3	5.9	0	100	100	100
	13.6	0	97	95	100
6	5.9	0	100	100	100
	14.2	0	98	94	100

Klorojenik asit polifenol oksidaz ile karıştırıldığı zaman quinonlar çabucak oluşur. Bu quinonlar spor çimlenmesini etkili bir şekilde inhibe eder. Bununla birlikte klorojenik asit polifenol oksidaz ile 3-6 saat inkübe edildiğinde quinonlar kaybolur. Fenoller quinonlara okside olur, quinonlar da çabucak polimerize olur ve geride az quinon kalır. Quinonlar olmayınca spor çimlenmesi etkilenmez. Buda gösteriyor ki okside fenoller tek başlarına düşük konsantras-

Hastalığa Dirençte Fenoliklerin Teşviki

Bir çok konukçu-patojen etkileşiminde hastalığa dirençle ilişkisi olan, enfeksiyon sonrası sentezlenen fenoliklerdir. Bu durumda görülen dayanıklılıkta hastalığa direnci fenoliklerin sentezlenme hızı belirler.

Fusarium oxysporum f.sp. *lupini* ve *F.oxysporum* f.sp. *callistephi* domatesin nonpatojenleridir. Bunlar inokule edildiği zaman gövdenin içerdiği toplam fenoller ve o-dihidrik fenollerin miktarında güçlü bir artış gözlenmiştir. Bu tip bir artış *F.oxysporum* f.sp. *lycopersici* inokule edildiği zaman gözlenmemiştir (Tablo 10). Sonuçlar hastalığa dayanıklılıkta indüklenmiş fenolik sentezinin önemini göstermektedir.

lıktan sorumlu olan faktörleri araştırmaya yönelik yapılan bir çalışmada hastalığa dayanıklılıkta fenoliklerin birikiminden ziyade akümülyasyon hızının daha etkili olduğu sonucuna varılmıştır (Vidhyasekaran, 1974).

Fenoliklerin bazı enzimlerle okside olmaları sonucu ortaya çıkan ürünlerinin patojenler için daha toksik olurlar ve bitkinin hastalığa dayanıklılığında önemli bir teşvik unsuru olurlar.

Patil ve ark.(1964) klorojenik asitin *V.albo-atrum*'a toksik olmamasına rağmen oksidasyon ürünlerinin sporların çimlenmesini engellediğini belirtmişlerdir (Tablo 11).

Tablo 11. *Verticillium albo-atrum* Sporlarının Çimlenmesinde Klorojenik Asitin Oksitlenmiş Ürünlerinin Etkisi

Klorojenik asit +polifenol oksidazda inkübasyon süresi (saat)	18 saat sonra ortalama spor çimlenmesi (%)				
	Klorojenik asit konsantrasyonu (ppm)	Quinon (ppm)	Klorojenik asit +polifenol oksidaz	Klorojenik asit	Su
0	13.7	0.25	59	100	100
	35.4	8.00	31	94	100
3	5.9	0	100	100	100
	13.6	0	97	95	100
6	5.9	0	100	100	100
	14.2	0	98	94	100

yon da toksiktir ve polifenol oksidazın yüksek aktivitesi quinonların çabuk polimerizasyonu ile sonuçlanır. Enfeksiyon olduğunda hassas türlerde mevcut klorojenik asit miktarı yüksek polifenol oksidaz aktivitesine bağlı olarak enfeksiyon bölgesinde polimerize olur ve dirençli türe göre fungitoksik aktivite için daha az quinon bırakır fikri benimsenebilir.

Retig (1974) domatesteki solgunluk hastalığına direnci sağlayan faktörleri incelediği çalışmasında

Fusarium oxysporum f. sp. *lycopersici* ile inokule edilen dayanıklı domates bitkilerinde peroksidaz aktivitesinin inokulasyondan sonraki 24 saatlik süreç içerisinde önemli ölçüde arttığını, hassas bitkilerde benzer bir artışın ancak 24 saatlik süre geçtikten sonra görüldüğünü tespit etmiştir. Aynı çalışma kapsamında, dirençli bitkideki polifenol oksidaz aktivitesinde hızlı bir başlangıç artışı gözlenmiş ve bunu inokulasyondan sonraki 12 ile 24 saat arasında bir dönemde çok yüksek bir aktivite izlenmiş olup, hassas köklerde inokulasyondan sonraki 48 saat içerisinde enfeksiyondan sonra aktivite artışı tespit edilememiş buna rağmen dayanıklı bitkilerin köklerinde peroksidaz ve polifenol oksidaz aktivitelerinde hızlı bir artışın ortaya çıktığı gözlenmiştir. Sonuçlar, bu tür bir oksidasyon ürünlerinin patojen gelişimini inhibe edebileceğini göstermektedir.

Oniki günlük pamuk fideleri, *Rhizoctonia solani* tarafından enfekte edilen 5 - 6 günlük fidelerden daha dirençlidir. İnokulasyondan 24 saat sonra, fenolik bileşiklerin, ağırlıklı olarak da kateşinin konsantrasyonu, enfekte edilmiş 6 - 12 günlük fidelerde sağlıklı fidelerdekinden daha fazla olmaktadır. Artış daha yaşlı fidelerde daha da büyüktür. Hasta bitkilerden alınan alkol ekstraktlar genellikle patojenin poligalakturonaz (PG) faaliyetini sağlıklı bitkilerdekinden daha çok inhibe eder. Kateşin sağlıklı bitki ekstraktları ile inkübe edildiğinde vanilin reaktif materyallerinin, folin-kiyokalto reaktif materyallerine (V/F) oranı daha düşüktür ve daha büyük miktarlarda okside edilmiş fenolik gösterirler. NaCN bir peroksidaz ve polifenol oksidaz inhibitörüdür. Kateşin + bitki ekstraktı karışımına NaCN eklendiğinde, V/F oranı düşmemekte ve bu karışım patojenin PG enzim aktivitesine inhibitör etki yapmamaktadır. NaCN konulmadığı zaman V/F oranı çok düşük olmakta ve buda yüksek miktarlarda okside fenolik varlığına işaret etmekte ve bu karışım fungal PG enzim aktivitesini oldukça inhibe etmektedir (Tablo 12).

Tablo 14. *Helminthosporium nodulosum*'un Spor Çimlenme ve Gelişimi Üzerine Oksitlenmiş Fenolikler ve Fenoliklerin Etkisi

Fenolikler	Doz (ppm)	Oksitlenmemiş Fenolikler		Oksitlenmiş Fenolikler	
		Spor çimlenmesi (%)	Miseliyal ağırlık (mg)	Spor çimlenmesi (%)	Miseliyal ağırlık (mg)
Kateşol	100	80	794	29	598
	500	81	798	19	433
	1000	16	673	0	283
Resorkinol	100	78	833	49	634
	500	83	820	23	505
	1000	74	725	14	296
Kontrol 1 ^a		80	836	89	1184
Kontrol 2 ^b				85	1195

^a Kontrol 1-steril su veya Czapek ortamı ; ^b Kontrol 2-steril su veya Czapek ortam+phenol oxidase

Vidhyasekaran (1975) fenoliklerin *Helminthosporium nodulosum*'un spor çimlenmesini engellemediğini ve fenoliklerin sadece 1000 ppm de patojenin gelişimini önemli ölçüde inhibe ettiğini

Tablo 12. *Rhizoctonia solani*'nin PG Aktivitesi Üzerine Kateşinin Etkisi (Hunter,1974).

Muamele	V/F oran	PG aktivitesi (birim)
Ekstrakt+kateşin+NaCN+PG	0.83	15
Ekstrakt+kateşin+PG	0.16	5

Bu sonuçlar fenoliklerin okside ürünlerinin fungal PG için inhibe edici olduğunu ve *R. solani* patojenesinden sorumlu olan PG aktivitesini inhibe ederek, hastalığın bu okside fenolikler tarafından kontrol edildiğini göstermektedir.

Rama Raje Urs ve Dunleavy(1975) *Xanthomonas phaseoli* var. *sojensis* bakterisine fenoliklerinden ziyade okside olmuş fenoliklerin toksik olduğunu gözlemlemiştir (Tablo 13).

Tablo 13. *Xanthomonas phaseoli* var.*sojensis*'in Yaşama Kabiliyeti Üzerine Oksitlenmiş Fenolikler ve Fenoliklerin Etkisi

Fenol	Konsantrasyon (M)	Yaşayabilir hücre/ml	
		Fenol+ peroksidaz	Fenol
Kafeik asit	10 ⁻³	2x10 ²	1x10 ⁶
	10 ⁻⁴	3x10 ⁴	1x10 ⁶
	10 ⁻⁵	5x10 ⁴	1x10 ⁶
	10 ⁻⁶	4x10 ⁴	1x10 ⁶
	10 ⁻³	7x10 ¹	1x10 ⁶
Ferulik asit	10 ⁻⁴	2x10 ⁴	1x10 ⁶
	10 ⁻⁵	6x10 ⁴	1x10 ⁶
	10 ⁻⁶	1x10 ⁵	1x10 ⁶
	10 ⁻³	3x10 ¹	1x10 ⁶
	10 ⁻⁴	3x10 ⁵	1x10 ⁶
Protokateşuik asit	10 ⁻⁵	2x10 ⁵	1x10 ⁶
	10 ⁻⁶	6x10 ⁵	1x10 ⁶

Tablo 13'e bakıldığında mililitre başına 10⁶ bakteriyel hücre eklenmiş ve fenolikler bakterinin gelişimini inhibe etmediği, fakat çözeltiye karaturp peroksidazı eklendiğinde yaşayabilir hücrelerin gelişmesi, özellikle 10⁻³ M konsantrasyonda, önemli ölçüde düştüğü görülmektedir.

gözlemlemiştir. Fakat okside olmuş fenoliklerin ise spor çimlenmesini ve patojenin gelişimini 100 ppm'de bile önemli derecede engellediğini bildirmiştir (Tablo 14).

Vidhyasekaran (1974) *H. nodulosum*'a dayanıklı parmak akdarısı yapraklarında fenol oksidaz aktivitesinin hassas olanlara göre daha yüksek olduğunu (Tablo 15), yine etmen ile enfekte olmuş parmak akdarısı yapraklarının fenol oksidaz aktivitesinin, uygunsuz reaksiyonlarda da çok hızlı arttığını tespit etmiştir (Tablo 16).

Bu çalışmalar okside fenoliklerin *H. nodulosum*'a karşı parmak akdarısı yapraklarının hastalığa direnç mekanizmasında son derece önemli olduğunu göstermektedir.

Tablo 15. Parmak Akdarısında Fenol Oksidaz Aktivitesi

Çeşit	Bitki yaşı (gün)	Yaprakların konumu	Hastalık Reaksiyonu ^a	Fenol oksidaz
Co.4	30	Üstteki	R	90
		Daha alttaki	S	73
	60	Üstteki	R	113
		Daha alttaki	S	83
K.1	30	Üstteki	R	155
		Daha alttaki	R	123
	60	Üstteki	R	158
		Daha alttaki	R	128

^a R:dayanıklı; S:hassas

Tablo 16. *Helminthosporium nodulosum* İle İnokule Edilmiş Parmak Akdarısı Yapraklarındaki Fenol Oksidaz Aktivitesi

İnokule Edilen <i>H.nodulosum</i> 'un İsolat Tipi	Fenol oksidaz aktivitesi (optikal yoğunluktaki değişim)	
	Co.4 (Duyarlı)	K.1 (Dayanıklı)
Yüksek derece virulent	85	118
Daha az virulent	99	114
Virulent olmayan	113	117
İnokule edilmemiş	7	12

Tablo 17. Oksitlenmiş Fenolikler İle Börülce Klorotik Benek Virüsünün Meydana Getirdiği Lokal Lezyonların İnhibisyonu

Muamele	Her bir yaprağın yarısındaki lokal lezyon sayısı
Kontrol	111
Oksitlenmiş dihidroksifenilalenin	4
Oksitlenmemiş dihidroksifenilalenin	41
Oksitlenmiş klorojenik asit	0
Oksitlenmemiş klorojenik asit	89
Oksitlenmiş kateşol	13
Oksitlenmemiş kateşol	54

Bitkilerdeki virüs direnci genellikle hipersensitif nekrotik lokal lezyonlar şeklinde ifade edilir. Polyfenol oksidaz ve peroksidaz aktivitesindeki artışlar yaygın olarak enfeksiyondan sonra lokal lezyon-

larda gözlenmektedir. Woods ve Agrios (1974) enzimatik olarak oksitlenmiş dihidroksifenilalenin, klorojenik asit ve kateşol solusyonları oksitlenmemiş fenoliklerle kıyaslandığında börülce klorotik benek virüsünün enfeksiyonunu azalttığını gözlemlemiştir (Tablo 17).

Yapılan tüm bu deneysel çalışmaların sonuçlarına bakıldığında bitkide mevcut olan herhangi fenolik bileşiğin her hangi bir şekilde aktivasyonu, birikimi ve akümülyasyon hızı ile bunların okside olmuş ürünlerinin bitkinin her hangi bir hastalığa karşı dayanıklılığını teşvik ettiği söylenebilir.

Bitkilerin Fenol Metabolizmalarındaki Değişimle-riyle Hastalıklarla Mücadele İmkanları

Bitkilerin fenol metabolizmasını değiştirerek hastalıklarla mücadele yapmaya yönelik bazı başarılı sonuçlar alınmıştır. Yapılan bir çalışmada domates bitkilerinin kökleri 24 saat süreyle 100 ppm'lik kateşol içerisine daldırıldıktan sonra tarlaya dikildiklerinde *Fusarium oxysporium*'un simptomlarının önemli derecede baskılandığı görülmüştür (Chet ve ark., 1978). Aynı çalışma kapsamında bitkiler patojen ile inokule edildikten sonra kateşol uygulanarak tarlaya dikimden sonra da kateşol sulama suyuna 50 ppm lik konsantrasyonda 10 günlük aralıklarla eklenerek uygulama sürdürülmüştür. 4 ay sonra kateşol uygulanan bitkilerin sadece % 4'ü hastalanırken, kontrol bitkilerinin % 90'ı 40 gün içerisinde hastalanmıştır.

Domates bitkilerinin doğal fenolik üretimlerinin kontrollü stimülasyonu ile *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*'ye karşı dirençlerini artırmak için yapılan çalışmalarda, ekimden on iki gün sonra, saksırlarındaki domates bitkileri 3 gün boyunca günde 10 saat pH 5'e ayarlanmış fenilalenin ($10^{-2} M$) ve bir quinik çözeltisi ($4 \times 10^{-2} M$) ile muamele edildikten sonra, patojen ile inokule edilmişlerdir. Her iki uygulama da bitkilerin hastalığa karşı direncini ve fenolik sentezini artırdığı tespit edilmiştir (Carrasco ve ark., 1978).

Yapılan başka bir çalışmada *F.oxysporum* f.sp. *lycopersici*'ye karşı domates bitkilerinin 25 ppm ethephon (2-kloroetil fosfonik asit) ile muamele edilmeleri sonucu, kontrol bitkilerinin hepsinde ağır bir hastalık gelişimi gözlenirken, ethephon uygulanmış bitkilerin % 72'sinde hiçbir hastalık belirtisinin gelişmediği saptanmıştır (Retig,1974). Aynı çalışma kapsamında Peroksidaz ve polifenol oksidaz aktivitesinin ethephon uygulanmış bitkilerde, kontrol bitkilerine göre daha yüksek olduğu gözlenmiştir. Bu enzimler fenolik bileşikler okside edebilmekte ve böyle bir oksidasyon ürünlerinin patojen gelişimini inhibe edebilme şanslarının daha güçlü olduğunu söyleyebiliriz.

Tarladaki domates bitkileri üzerine fenoller ve quinonlar püskürtüldüğünde, *Verticillium albo-atrum*'un solgunluk belirtilerinin geçikmesine neden oldukları kaydedilmiştir (LeTourneau ve ark., 1957).

Vidhyasekaran (1974) parmak akdarısının yaprak leke patojeni olan *Helminthosporium tetramera*' ya

karşı direnci teşvik etmek için değişik konsantrasyonlarda uyguladığı glukoz'un % 5 ve %10'luk konsantrasyonlarının yapraklardaki fenolik içeriğini önemli ölçüde artırdıkları ve hastalık şiddetini dikkat çekici oranda azalttıklarını rapor etmiştir (Tablo 18).

Tablo 18. Glukozun Parmak Akdarısında Fenoliklerin Sentezine Ve Hastalık Gelişimine Etkisi

Glukoz Konsantrasyonu (%)	Hastalık şiddeti (%)	Toplam Fenolik içeriği (µg/g taze ağırlık)
0	31	127
1	30	127
2	28	125
3	23	125
5	21	165
10	12	192

Fenolikler şikimik asit aracılığıyla şekerlerden sentezlendiği için potasyum uygulamak suretiyle parmak akdarısı yapraklarının fenolik içeriğini artırma çalışmalarında başarılı sonuçlar alınmıştır (Vidhyasekaran,1974). Tablo 19'a bakıldığında hektara 30 kg olarak potasyum uygulanmasının bitkide fenolik içeriğini artırdığı ve helminthosporios hastalığını azalttığı görülmektedir.

Tablo 19. Parmak Akdarısı Yapraklarının Fenolik İçeriğine Potasyum Uygulamasının Etkisi

Potasyum (kg/ha)	Fenolik içeriği	Hastalık şiddeti (%)
0	120	51
15	138	40
30	199	23

Fenolikler fitotoksik olduğundan, hastalığın kontrolü için fenoliklerin uygulanmasının değeri sorgulanabilir. Direncin oluşabilmesi için fenoliklerin devamlı olarak sentezlenmesi gerekir. Fakat suni olarak uygulanan fenoliklerin etkileri bitkilerde sadece kısa bir süre için devam etmektedir. Bundan dolayı, hastalığın başarılı bir şekilde kontrol edilebilmesi için fenolik sentezinin, bitkinin kendisinde aktive edilmesini sağlayacak uygulamalara yer verilmesinin daha pratik olduğunu söyleyebiliriz.

SONUÇ

Günümüzde de tarımsal üretimde ürünlerde kalite ve kantite azalışından sorumlu olarak görülen hastalıkların bu olumsuz etkilerinden korunmak için değişik mücadele yöntemleri kullanılmaktadır. Bunlardan biride dayanıklı bitki kullanımıdır. Bazı hastalıklara karşı savaşında diğer mücadele yöntemleriyle elde edilemeyen başarı çoğu zaman dayanıklı bitki kullanımı ile sağlanmaktadır. Aynı zaman da günümüzde üreticiler tarafından tarımsal savaş dendiğinde, sadece kimyasal savaşımın algılandığı ve bu savaşım yöntemine sıkça başvurulduğu bir ülkede, kimyasal savaşımın bilinen pek çok olumsuz etkisini de en aza indirmek için hastalıklarla mücadele için dayanıklı bitki kullanımının önemi daha da artmaktadır. Son yıllarda özellikle kimyasal savaşımına alternatif bir mücadele

yöntemi olarak dayanıklı bitki geliştirmeye yönelik çok değişik yollar denenerek dayanıklı bireylerin bulunmasına çalışılmaktadır. İşte bu yollardan biri de bitkilerde doğal olarak bulunan ve enfeksiyon sonrasında da sentezlerinde artış göstererek etmene karşı bitkiyi savunmada rolleri olduğu sanılan fenolik bileşiklerden faydalanmadır.

Aşağı yukarı her konukçu patojen ilişkisinde fenollü bileşiklerin sentezlerinde artış olması ve bunların oksitlenmelerini sağlayıp daha aktif formlara döndüren oksidatif enzimlerin aktivitelerinde artış görülmesi bu bileşiklerin dayanıklılıkta etkin olabileceği konusunda çok sayıda araştırmannın yapılmasına ve bir çok hipotezin ortaya atılmasına yol açmıştır. Ayrıca bu maddelerin bitkilerde en yaygın sekonder metabolitlerden oluşu ve çoğunun *in vitro* koşullarda fungitoksik etki göstermeleri kendilerine verilen önemi artırmaktadır.

Bitkilerde bulunan her fenolik bileşikten benzer yönde etki elde etmek mümkün değildir. Bunların hastalık etmenlerine karşı etkileri, fenolik bileşiğin türü, yapısı, dozu, oksitlenme durumu ve mikroorganizma türüne göre değişkenlik gösterebilmektedir. Bu özelliklerine göre bazı bitki hastalıklarına karşı dayanıklılıktaki rolleri kesin olarak belirlenmiş olmasına rağmen, pratikte kullanımlarını kısıtlayan önemli bazı nedenler vardır. Bu nedenler den biri fitotoksik olduklarından yüksek konsantrasyonlarda bitkilere uygulanmalarının mümkün olmayışı, bir diğeri bitkide hastalığa karşı direncin oluşabilmesi için fenoliklerin devamlı olarak sentez edilmesi gerekir, fakat bitkilere suni olarak uygulanan fenoliklerin etkileri bitkilerde kısa bir süre için devam etmektedir. Fenolik bileşiklerin hastalıklara karşı etkinliklerinin pratikte de görülebilmesi için bu dezavantajları ortadan kaldıracak şekilde uygulamalara yer verilmelidir. Bunun içinde fenoliklerin sentezinin, bitkinin kendisinde aktive edilmesini sağlayacak uygulamalara yer verilmesinin pratikte daha önemli olabileceğini söyleyebiliriz.

KAYNAKLAR

- Arneson, P.A. and Durbin, R.D., 1968. The sensitivity of fungi to α -tomatine, *Phytopathology*, 58, 536.
- Beijerbergen, J.C.M. and Lemmers, C.B.G., 1972. Enzymic and non-enzymic liberation of tulipalin A (α -methylene butyrolactone) in extracts of tulip, *Physiol. Plant Pathol.*, 2, 265
- BeMiller, J.W. and Pappelis, A.J., 1965. 2,4-Dihydroxy-7-methoxy-1,4benzoxazine-3-1 glucoside in corn. I. Relation of water soluble, 1-butanol soluble glycoside fraction content of pith cores and stalk rot resistance. *Phytopathology*, 55, 1237
- BeMiller, J.N., Tegtmeier, D.O. and Pappelis, A.J., 1969. Effect of phenolics and indole-3-acetic acid on production and activity of cellulolytic and pectolytic enzymes of *Diplodia zaeae*. *Phytopathology*, 59, 674

- Carrasco, A., Boudet, A.M. and Marigo, G., 1978. Enhanced resistance of tomato plants *Fusarium* by controlled stimulation of their natural phenolic production. *Physiol. Plant Pathol.* 12, 225
- Chet, I., Hawkins, D. and Katan, J., 1978. The role of catechol in inhibition of *Fusarium* wilt. *Phytopathol. Z.*, 91, 60
- Dabler, J.M., Pappelis, A.J. and BeMiller, J.N. 1969. Effect of phenolic acids and corn extracts upon spore germination of *Diplodia zae*. *Phyto.*, 59, 1098
- Dickerson, D.P., Pascholati, S.F., Hagerman, A.E., Butler, L.G. and Nicholson, R.L., 1984. Phenylalanine ammonia-lyase and hydroxycinnamate: CoA ligase in maize cotyledons inoculated with *Helminthosporium carbonum*. *Phy. Pathol.*, 25, 111
- Garrod, B., Lewis, B.G., and Coxon, D.T., 1978. Cishepta decal, 9-diene-4,6 diene-3,8-diol, an antifungal polyacetylene from carrot root tissue, *Physiol. Plant Pathol.*, 13, 241
- Gayed, S.K. and Rosa, N., 1975. Levels of chlorogenic acid in tobacco cultivars, healthy and infected with *Thielaviopsis basicola*. *Phyto.* 65, 1049
- Hammerschidt, R. and Nicholson, R.L., 1977. Resistance of maize to anthracnose: effect of light intensity on lesion development, *Phytopathology*, 67, 247
- Harborne, J.B., 1964. *Biochemistry of phenolic compounds*, Academic Press, New York, 618
- Heim, D., Nicholson, R.L., Pascholati, S.F., Hagerman, A.E. and Billett, W., 1983. Etiolated maize mesocotyledons: a tool for investigating disease interactions, *Phytopathology*, 73, 424
- Howell, C.R., Bell, A.A. and Stipanovic, R.D., 1976. Effect of aging on flavonoid content and resistance of cotton leaves to *Verticillium* wilt, *Physiol. Plant Pathol.*, 8, 181
- Hunter, R.E., 1974. Inactivation of pectic enzymes by polyphenols in cotton seedlings of different ages infected with *Rhizoctonia solani*, *Physiol. Plant Pathol.* 4, 151
- Hunter, R.E., 1978. Effects of catechin in culture and in cotton seedlings on growth and polygalacturonase activity of *Rhizoctonia solani*, *Phytopathology*, 68, 1032
- Ingham, J.L., 1973. Disease resistance in higher plants. The concept of pre-infectious and post-infectious resistance, *Phytopathol. Z.*, 78, 314
- Kazan, K ve E.Gürel, 2001. Hastalıklara Dayanıklılığın Artırılması. Özcan S, Gürel E, Babaoğlu M (ed.) Bitki Biyoteknolojisi II Genetik Mühendisliği ve Uygulamaları. Selçuk Üniversitesi Basımevi, Konya, s. 261-287
- Kiraly, Z. and Farkas, G.L., 1962. Relation between phenol metabolism and stem rust resistance in wheat, *Phytopathology*, 52, 657
- Krishnamohan, G., and Vidhyasekaran, P., 1986 unpublished data
- LeTourneau, D.J., McLean, J.G. and Guthrie, J.W., 1957. Effects of some phenols and quinones on growth *in vitro* of *Verticillium albo-atrum*, *Phytopathology*, 47, 602
- Lyr, H., 1965. Inhibition by oxidized polyphenols, *Chem. Abstr.*, 13, 444
- Martin, J. and Grossman, F., 1972. Inhibition of pectic and cellulolytic enzymes of *Rhizoctonia solani* Kuhn and influence of some inhibitors on the disease process, *Phytopathol. Z.*, 76, 38
- Matta, A., Gentile, I., and Gai, I., 1969. Accumulation of phenols in tomato plants infected by different forms of *Fusarium oxysporum*, *Phytopathology*, 59, 512
- Mohanakumaran, M., Gilbert, J.C., and Buddenhagen, I.W., 1969. Relationship between tomatin and bacterial wilt resistance in tomato, *Phyto.*, 59, 14
- Noveroske, R.L., Kuc, J. and Williams, E.B., 1964. Oxidation of phloridzin and phloretin related to resistance of Malus to *Venturia inaequalis*, *Phytopathology*, 54, 92
- Olsen, R.A., 1971. Methoxyhydroquinone, a growth inhibitor of *Ophiobolus graminis* in leaves of oat seedlings, *Physiol. Plant.*, 24, 34
- Pascholati, S.F. and Nicholson, R.L., 1983. *Helminthosporium maydis* suppresses expression of resistance to *Helminthosporium carbonum* in corn, *Phytopathol. Z.*, 107, 97
- Patil, S.S., Powelson, R.L. and Young, R.A., 1964. Relation of chlorogenic acid and free phenols in potato roots to infection by *Verticillium albo-atrum*, *Phytopathology*, 54, 531
- Patil, S.S. and Dimond, A.E., 1968. Effect of phenols and cytokinins on polygalacturonase production by *Verticillium albo-atrum* in culture, *Phytopathology*, 58, 868
- Rama Raju, N.V. and Dunleavy, J.M., 1975. Enhancement of the bactericidal activity of a peroxidase system by phenolic compounds, *Phytopathology*, 65, 686
- Retig, N., 1974. Changes in peroxidase and polyphenol oxidase associated with natural and induced resistance of tomato to *Fusarium* wilt, *Physiol. Plant Pathol.* 4, 145
- Sathianathan, S. and Vidhyasekaran, P., 1981. Role of phenolics in brown spot disease resistance in rice, *Indian Phytopathology*, 34, 225
- Schroth, M.N. and Hildebrand, D.C., 1965. β -Glucosidase in *Erwinia amylovora* and *Pseudomonas syringae*, *Phytopathology*, 55, 31
- Shonbeck, F. and Schroeder, C., 1972. Role of antimicrobial substances (tuliposides) in tulips attacked by *Botrytis* spp. *Physiol. Plant Pathol.*, 2, 91

- Srinivasan, K.V. and Narasimhan, R., 1971. The effect of certain phenolic and related compounds on spore germination and appressorial formation in *Colletotrichum falcatum* Went., *Proc. Indian Acad. Sci.*, 74, 81
- Sridhar, R. and Mahadevan, A., 1979. Physiology and biochemistry of rice plants infected by *Pyricularia oryzae*, *Helminthosporium oryzae*, *Xanthomonas oryzae* and *Xanthomonas translucens* f. *oryzicola*, *Acta Phyto. Acad. Sci. Hung.*, 14, 49
- Tamari, K. and Kaji, J., 1955. On the biochemical studies of the blast mould (*Pyricularia oryzae* cavra), the causal mould of the blast disease of the rice plant. II. Studies on the physiological action of piricularin, a toxin produced by the blast mould, on rice plants, *J. A. Chem. S. Jpn.*, 29, 185
- Vidhyasekaran, P., 1973. Possible role of orthodihydroxy phenolics in grapevine anthracnose disease resistance, *Indian J. Exp. Biol.*, 13, 473
- Vidhyasekaran, P., 1974. Changes in phenolics contents in ragi leaves due to susceptible and resistant Helminthosporiose disease reactions, *Indian J. Exp. Biol.*, 12, 592
- Vidhyasekaran, P., 1975. Role of auxin-phenol complex in finger millet helminthosporiose disease resistance, *Phytopathol. Z.*, 82, 89
- Walker, J.C. and Stahman, M.A., 1955. Chemical nature of disease resistance, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 6, 361
- Woods, T.L. and Agrios, G.W., 1974. Inhibitory effects of a polyphenol – polyphenol oxidase system on the infectivity of cowpea chlorotic mottle virus ribonucleic acid, *Phytopathology*, 64, 35