

BİTKİLERDE BÖCEKLERE DAYANIKLILIK MEKANİZMALARI

Mehmet KEÇECİ Ömür BAYSAL Mustafa SOYSAL İlyas TEKŞAM
Batı Akdeniz Tarımsal Araştırma Enstitüsü, ANTALYA

ÖZET

Bitkilerde dayanıklılık oluşumu konukçu ile patojenin bir araya gelmesi neticesinde tetiklenen biyokimyasal tepkimeler sonucu ortaya çıkmakta ve bu olayların salisilik asit ve buna bağlı proteinlerin ifadesiyle kendini gösterdiği bilinmektedir. Böceklerde dayanıklılığın böceğin bulunduğu konukçudan kaynaklanan belirli özelliklerle ortaya çıkan antibiosis ve tercih edilmeme durumlarına ilaveten zararlı ile bitki arasındaki bir takım interaksyonlar sonucu sinyal iletişimlerinin olması ve bu sinyal iletişimlerinin jasmonik asit ve benzeri komponentlerle iki unsur arasında taşınabilmesi dayanıklılığın oluşumunda tetikleyici faktördür. Dayanıklılıkta patojen-konukçu ve zararlı- konukçu arasında iletişimin farklı olmasıyla sinyal iletişiminin de farklı olduğu ve hatta sinyal iletiler arasında bir çapraz antagonizm (cross-talk) olduğu bilinmektedir. Bu veriler ışığında derleme okuyucuya bitkilerde böceklerle karşı oluşturulan dayanıklılık konusunda özetleyici güncel bilgiler vermektedir.

Anahtar Kelimeler: Dayanıklılık, böcek, interaksyon, uyarıcı

HOST PLANT RESISTANCE-MECHANISMS TO INSECTS

ABSTRACT

Resistance formation is evoked by the host and plant pathogen when they do concomitantly present at the same place, triggering biochemical pathways and showing itself with precursor of salicylic acid synthesis and expression of its binding proteins *in planta*. Whereas this case shows some differences in interaction, realizing between pest and host. In addition some interactions occurring between pest and host result in signal transduction, jasmonic acid-like compounds are the main factors conferring transduction of signal between two channels therefore, some cases sourcing some properties of host leads to antibiosis, antixenosis that are triggering factors for forming resistance. It is known that an antagonism (cross-talk) which is between signal transporters and with differentiation in signal transduction occurring between pathogen –host and pest – host changes signal communication in resistance as well. This review gives some updated and summarised information on pest-resistance to reader in the shed of these mentioned knowledge.

Keywords: Resistance, insect, interaction, elicitor

1. GİRİŞ

Tarımsal üretimde amaç düşük maliyetli girdiler kullanarak, bol ve kaliteli ürün elde etmektir. Bu amaçla yetiştirme dönemi boyunca kültür bitkilerini, hastalık ve zararlılardan korumak gerekmektedir. Tarımsal savaşta kullanılan çeşitli mücadele metodlarından birisi olan kültürel tedbirlerin en önemlisi ve etkili olanı dayanıklı çeşit kullanmaktır. İslah çalışmaları ve biyoteknolojinin

kullanılmasıyla bu çeşitlerin elde edilmesi mümkün olabilmektedir.

Genel olarak hastalık ve zararlılara karşı yabancı türler, kültür bitkilerine göre daha fazla dayanıklılık göstermektedir. Kültür bitkilerinde de çeşitlerin aynı hastalık ve zararlıdan etkilenmeleri farklı seviyelerde olabilmektedir. Bu durum, söz konusu çeşitlerin etmene gösterdikleri tepkinin farklı olmasından kaynaklanmaktadır.

Bitkilerin böceklerle karşı gösterdiği dayanıklılıkla ilgili ilk

gözlemler 1831 yılında “Lindley” tarafından “Winter Majetin” elma varyetesinin *Eriosoma lanigerum* Hausm. (Hom.:Pemphigidae)’a direnç göstermesi üzerinde yapılmıştır (Smith 1989).

Hububat zararlılarından biri olan *Mayetiola destructor* Say. (Dip.: Cecidomyiidae) 1788 yılında Avrupa’dan A.B.D.’ye bulaşmış ve kışlık buğdaylarda önemli zararlar yapmıştır. Birkaç yıl sonra bu zararlıya karşı dayanıklı çeşit kullanma “Underkill” varyetesiyle başlamıştır (Smith 1989).

Viteus vitifolii (Fitch) (Hom.: Phylloxeridae) 1863 yılında A.B.D.’nden Fransa’ya bulaşmıştır. 1870 yılında bu böceğe karşı dayanıklı olan Amerikan asma anaçları getirilerek çeşitler üzerine aşılansmış ve yetiştiriciliğe ancak bu şekilde devam edilebilmiştir (Pehlivan 1978).

Böcek saldırısına immun veya dayanıklılığı çok yüksek olan bitkiler çoğunlukla kalitelerinden veya verimlerinden bir şeyler kaybederler. Bu nedenle tamamen dayanıklı çeşitler seçmek yerine dayanıklılığı daha az fakat verim ve kalitesi daha iyi olan çeşitler kullanılabilir.

Dayanıklılık ile ilgili yapılan bazı genetik çalışmalar da çeşitlerde meydana gelen değişimlerin çeşitli şekillerde olabildiği gösterilmiştir. Örneğin dış morfolojik değişimler vejetatif organların değişikliğe uğraması şeklinde; iç değişimler kutikulanın kalınlaşması, skleranşim tabakasının kalınlaşması şeklinde olmaktadır. Kimyasal değişimler ise bitki özsuynunun değişmesi, bazı yeni kimyasal maddelerin ortaya çıkması, bazılarının ise azalması veya kaybolması şeklinde olabilir. Bütün bu değişimler bitkide, böceğin beslenmesine ve yumurta koymasına

engel olacak şekilde bir dayanıklılık oluşturabilir.

Dayanıklılık “böcek zararlarının derecesine etki eden bitkinin kalıtsal karakterleri” olarak tarif edilebilir. Bir başka deyişle dayanıklılık bir bitki varyetesinin aynı yoğunluktaki böcek popülasyonunda diğer varyetelerden daha fazla ve kaliteli ürün verebilme yeteneğidir (Smith 1989). Dayanıklılık bir zararlıyla bitki arasındaki interaksiyon sonucu ortaya çıkar ve derecelere ayrılabilir. Bunlar şu şekilde tarif edilebilir;

İmmunite (Bağışıklık): Belirli şartlarda herhangi bir zararlının bir bitki varyetesi üzerinde asla beslenememesi ve zarar yapamaması durumuna denir.

Dayanıklılık: Belirli şartlarda herhangi bir zararlının bir bitki varyetesi üzerinde çok az beslenebilmesi ve çok az zarar yapabilmesi durumuna denir.

Hassasiyet: Belirli şartlarda herhangi bir zararlının bir bitki varyetesi üzerinde fazla beslenmesi ve çok zarar yapabilmesi durumuna denir.

Bitkilerin böceklere karşı gösterdiği dayanıklılık 3 temel mekanizma ile açıklanabilir (Painter 1951).

- a.Antixenosis (Tercih edilmeme)
- b.Antibiyosis
- c.Tolerans

Bu temel mekanizmaların yanında bu derlemede ayrıca Pseudoresistans (Yalancı dayanıklılık) ve Teşviklenmiş Dayanıklılık konularına da değinilecektir.

2. BÖCEKLERE KARŞI GELİŞTİRİLEN DAYANIKLILIK MEKANİZMALARI

2.1. Antixenosis (Tercih Edilmeme)

Zararlıya karşı bitkinin birtakım özellikleri itibariyle zarar yapabilmesine uygun olmaması durumuna denir. Böcek konukçu bitki üzerinde beslenemez, yumurta bırakamaz veya barınamaz. Epidermisin kalınlaşması, tüy veya mumsu tabaka oluşumu gibi fiziksel bariyer sayesinde konukçu bitki kendisini, zararlıya karşı korur. Bazı durumlarda da böceğin beslenmesini ve yumurtlamasını teşvik eden kimyasalların az bulunduğu yada hiç bulunmadığı durumlarda söz konusu olabilir. Bitki tarafından böceğin beslenmesini ve yumurtlamasını engelleyen kimyasallar da salgılanabilir. Yine bir çok bitki türünde zararlıyı bitkiden uzaklaştıran kimyasallar bulunabilir. Bu kimyasallara repellent denir. Bazı durumlarda da zararlının bitki üzerinde beslenmesini engelleyen kimyasallarda salgılanabilir. Bu maddelere de deterrent denilir. Tüm bu yukarıda anlatılan durumlarda böcek farklı bir konukçu aramak zorunda kalır.

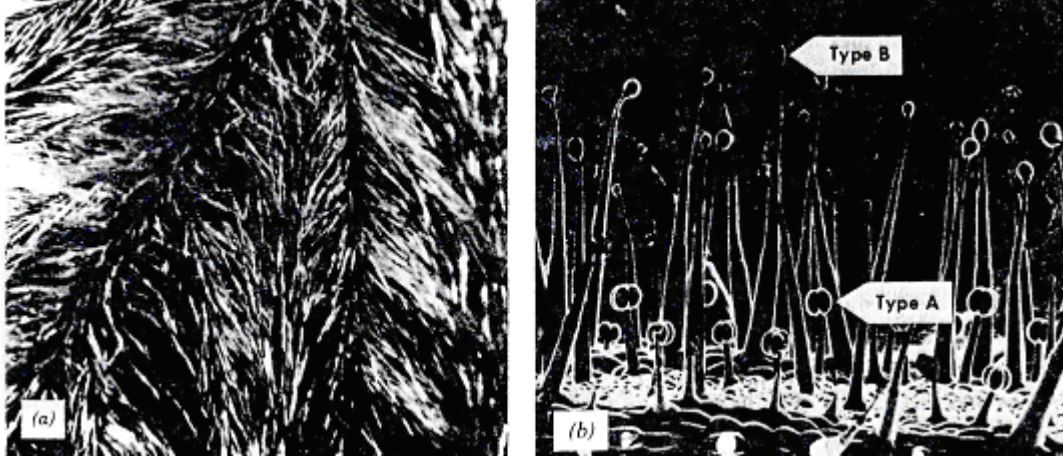
Genel olarak tercih edilmeme “bitki morfolojisinden kaynaklanan savunma” ve “kimyasal savunma” olarak iki grupta incelenir.

2.1.1. Bitki Morfolojisinden Kaynaklanan Savunma

2.1.1.1. Tüylülük

Tüylülük ve diğer doku uzantıları, morfolojik özellikler içinde bitkinin en önemli dayanıklılık faktörlerinden birisidir. Bunlar, böceğin tutunması, beslenmesi, hareketi ve yumurta bırakması gibi konularla doğrudan ilişkilidir. Tüylülük trichome’ların bitki yüzeyini birlikte kaplamasından meydana gelir. Trichome bitkilerin çeşitli organlarının epidermis tabakalarından dışa doğru büyüyen tek veya çok hücreli uzantılardır (Şekil 1a, b).

Genel olarak bitkilerdeki bu uzantıların etkileri yoğunluklarına eğik veya dik duruşuna ve şekillerine göre değişiklik gösterir. Bitkilerdeki tüylülük böcekleri değişik şekillerde etkileyebilir. Tüylülüğün dayanıklılık (D) ve hassaslık (H) bakımından böceklere etkisi Çizelge 1’de verilmektedir.



Şekil 1a. Soya Yapraklarındaki *Trichoplusia ni*'ye Karşı Dayanıklılık Sağlayan Basit Yapılı Trichomlar (Smith 1989)
 b. Patates Yapraklarındaki *Myzus persicae*'ye Karşı Dayanıklılık Sağlayan Glandular Trichomlar (Smith 1989)

Çizelge 1. Bazı Kültür Bitkilerindeki Tüylülüğün Zararlı Böcekler Üzerine Etkileri (Pehlivan 1978, Smith 1989, Panda ve Khush 1995)

Konukçu Bitki	Zararlı Böcek	Etki	Etkileme Şekli
Kestane	<i>Curculio elephas</i>	D	-
Mısır	<i>Heliothis zea</i>	H	Yumurta koyma
Akdarı	<i>Spodoptera frugiperda</i>	D	Beslenme ve yumurta koyma
Soya	<i>Empoasca fabae</i>	D	Beslenme
Yulaf	<i>Oscinella frit</i>	D	Yumurta koyma
Çeltik	<i>Chilo suppressalis</i>	D	Yumurta koyma
Pamuk	<i>Anthonomus grandis</i>	D	Yumurta koyma
	<i>Aphis gossypii</i>	D	Beslenme
	<i>Bemisia tabaci</i>	H	Beslenme
Buğday	<i>Mayetiola destructor</i>	H	Yumurta koyma
Fasulye	<i>Aphis craccivora</i>	D	Hareket, beslenme
	<i>Thrips tabaci</i>	D	Predatörlere karşı sığınak
Pamuk	<i>Bemisia tabaci</i>	H	Beslenme

Bitkilerde tüyler genellikle selüloz ve lignince zengindir. Bu nedenle gerek ısırıcı-çiğneyici gerekse sokucu-emici ağız tipine sahip böcekler bunlarla beslenmekte zorluk çekerler veya beslenemezler. Isırıcı-çiğneyici ağız yapısına sahip olan böceklerin bunları yemesi halinde ise sindirimi zorlaşır (Pehlivan 1978).

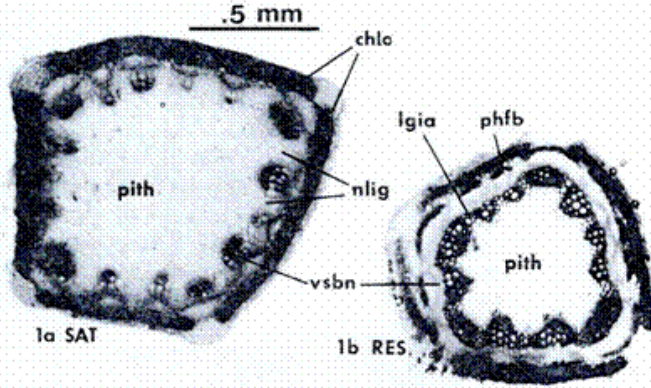
Bitki yüzeyinde, özellikle yapraklardaki tüylülük böceklerdeki

yumurta bırakma olayına olumlu veya olumsuz etki yapabilmektedir. Tüylülük bazı türlerin yumurta bırakmasına olumlu etkide bulunurken, bazılarında da engel olmaktadır. Örneğin *Heliothis zea* ve *H. virescens* yumurta bırakmak için yaprağı tüylü pamuk varyetelerini tercih etmektedir (Pehlivan 1978).

2.1.1.2. Dokuların Kalınlığı

Bazı çeltik, şeker kamışı ve buğday bitkilerinin gövdesinde, epidermal hücrelerin sayısındaki artış ile kalınlaşan gövde zararlıların bitkiye girişini ve zararı engellemiştir. Bazı

yonca çeşitlerinde *Empoasca fabae* 'ye karşı dal ve yapraklardaki odunsulaşmadan kaynaklanan, bir dayanıklılık bulunmuştur (Şekil 2).



Şekil 2. Yonca Bitkilerinin Dal ve Gövdelerinde *Empoasca fabae* 'ye Dayanıklılık (SAT: Hassas, RES: Dayanıklı, lgia: ligninleşmiş(odunsulaşmış) bölge, phfb: floem fiberleri (Smith 1989)

2.1.1.3. Mumluluk

Bir çok bitki türünün dış yüzeyinde ince bir mum tabakası bulunur. Bu madde bitkinin su dengesini sağladığı gibi birçok böcek ve patojenin bitkiye girmesine engel olur. Örneğin; *Phyllotreta albionica*, yaprağı mumlu lahana çeşitlerinde, mumsuz çeşitlere göre daha az zarar yapmakta bazen hiç zarar yapmamaktadır (Pehlivan 1978).

2.1.2. Kimyasal Savunma

2.1.2.1. Uzaklaştırıcılar (Repellentler)

Bitkiler tarafından salgılanan uçucu kimyasallar, zararlıları uzaklaştırır. *Scolytus ventralis*, köknar ağaçlarındaki reçinelerden salgılanan monoterpenler tarafından uzaklaştırılır. Dayanıklı çeltik çeşitlerinden salgılanan uçucu kimyasallar, *Nilaparvatha lugens* ve *Nephotettix virescens* içinde uzaklaştırıcı bir etki gösterir (Smith 1989). Dayanıklı tütün bitkisinden

salgılanan diterpenlerin üretiminin azalması, *Heliothis virescens*'e karşı bitkide dayanıklılık sağlar (Smith 1989).

Dayanıklılık bazen de bitkide atraktant uçucu maddelerin azalmasından da kaynaklanabilir. Bazı havuç çeşitlerinde köklerde oluşturulan uçucu kimyasalların azalması havuç sineğine, *Psila rosae*, karşı dayanıklılık sağlamaktadır (Smith 1989).

2.1.2.2. Engelleyiciler (Deterrentler)

Tad ve koku, bitkilerdeki kimyasal maddelerin varlığından ileri gelmektedir. Alkaloidler, flavanoidler, terpenlaktonlar ve fenoller gibi bazı allelokimyasallar böcekler üzerinde beslenmeye engel olucu (antifeedent, deterrent) etki gösterirler

Dayanıklı sorgum çeşitlerinde *Schizaphis graminum*'un beslenmesi, procyanidin, p-hidroksibenzaldahit ve dhurrin adlı fenoller tarafından engellenir. Dayanıklılık aynı zamanda, *Schizaphis graminum*'un iğnesini sokması ve beslenmesi sırasında

salgıladıkları polisakkaroz tarafından hidrolize edilen pektik beslenme uyarıcısı arabino galactanların seviyesinin azalması sonucu ortaya çıkar. Dayanıklı sorgum çeşitlerinde aşırı miktarda *Schizaphis graminium* ve diğer afitlerin beslenmesini engelleyen yüksek molekül ağırlıklı polisakkarit olan pektik fruktan bulunur. Bazı dayanıklı çeşitler de, hassas çeşitlerin 2 katı oranda pektin methoxy içerirler (Smith 1989).

Terpen laktonlarda birçok farklı böceğin beslenmesini engellerler.

Örneğin böceklere dayanıklı ayçiçeklerinde (*Helianthus maxmilianii*) sesquiterpene lactone, *Spodoptera eridania* (Cramer) ve *Melanoplus sanguinipes* (F) gibi zararlılara karşı beslenme engelleyicisidir (Smith 1989).

Aynı zamanda böceklere dayanıklı *Rhododendron* bitkisinde bulunan sesquiterpene lactone germacrone, köklerde beslenen *Sciopithes obscurus*'un beslenmesini engellemektedir (Doss ve ark., 1980).

Çizelge 2. Böcekler Üzerinde Deterrent Etki Gösteren Bazı Kimyasallar (Smith 1989)

Bitki	Böcek	Deterrentler
Sorgum	<i>Schizaphis graminium</i>	Fenolik procyanidin
Buğday	<i>Macrosiphum avenae</i>	dihydroxifenol
Ayçiçeği	<i>Spodoptera eridania</i> <i>Melanoplus sanguinipes</i>	Sesquiterpene lakton

2.2. Antibiyosis

Bitkinin özellikleri itibariyle, böceğin biyolojisini bozması durumuna denir. Bir başka ifadeyle “dayanıklılık gösteren bitkilerin zararlıya negatif etki göstermesi” olarak ta tanımlanabilir. Böcek bu bitki üzerinde yaşayamaz, gelişemez hatta çoğalamaz. Hem kimyasal hemde morfolojik dayanıklılık söz konusudur. Akut etkisi genellikle yumurta ve genç larvalarda görülür. Kronik etkisi de genellikle yaşlı larva, ergin ve pupanın ölümü ile ortaya çıkar.

Antibiyosis, böceğin yaşamına direk etki eder. Vücut büyüklüğü ve vücut ağırlığı etkilenir. Larva dönemlerinde gelişme süresi kısaldır. Ergin dönemlerde de yumurta verimi azalır. Antibiyosis bitki kairomonlarının

yokluğunda ve/veya bitki allemonlarının varlığında ortaya çıkar. Antibiyosis gösteren dayanıklı bitkiler temel böcek besin maddelerini bulundurmazlar veya böcekler için toksik olan fitokimyasalları içerirler.

2.2.1. Kimyasal Savunma

2.2.1.1. Toksinler

Alkaloidler, organik asitler ve ketonlar gibi allelokimyasallar zararlılara toksik etki gösterir. Bunlar genellikle bitkinin öz suyunda bulunurlar. Bu maddelerin varlığı böceklerde ölüme yol açabilir veya kısırlığa sebep olabilir. Örneğin, yabani Solanaceae türlerinden yabani bir tür olan *Solanum demisum*, patates böceği için kültür patatesi *S. tuberosum* kadar

çekicidir. Fakat buraya gelen patates böcekleri besin alamamakta ve ölmektedirler. Yapılan araştırmada bu bitkiden elde edilen demisin adlı maddenin böceğe toksik etki gösterdiği

anlaşılmıştır. *Petunia hybrida* veya *Atropa belladonna* ile beslenen patates böceği larvalarında da ölüm oranının çok yüksek olduğu saptanmıştır (Pehlivan 1978).

Çizelge 3. Böceklerde Toksik Etki Gösteren Bazı Maddeler (Smith 1989, Panda ve Khush, 1995)

Bitki	Böcek	Toksinler
Yabani domates ve patates	<i>Leptinotarsa decemlineata</i> <i>Heliothis zea</i>	Tomatine (Alkaloid)
Sorgum	<i>Schizaphis graminum</i> <i>Rhopalosiphum padi</i>	Gramine (indole alkaloid)
Yabani Domates	<i>Keiferia lycopersicalla</i> <i>Spodoptera eridania</i>	2-tridecanone 2-undecanone
Mısır	<i>Rhopalosiphum maidis</i>	Hydroxamic acid
Elma	<i>Myzus persicae</i> , <i>Aphis pomi</i>	Phloridzin

α -tomatine isimli alkaloid yabani domates ve patateslerde dayanıklılık rolü oynar (Çizelge 3). Yabani domates *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* da bulunan α -tomatine alkaloidinin içeriğinin *Heliothis zea*'ya karşı hassas olan domates çeşitlerine göre 3-4 kat fazla bulunduğu kanıtlanmıştır. α -tomatine aynı zamanda patates böceğine karşı da domates ve patateste dayanıklılıktan sorumludur. Buna rağmen böcek dayanıklılığı ile domatesteki α -tomatine seviyesi arasında güçlü bir korelasyon bulunmamaktadır. Çünkü α -tomatine yaprakta serbest steroldür. Buna benzer olarak yüksek düzeydeki fenoller ve klorogenik asitler bitkide bulunduğu zaman lepidopter larvalarının beslenmelerini engellerler. Bu maddelerin eksikliği ise larvaların beslenmesini teşvik eder (Smith 1989).

2.2.1.2. Böcek Gelişimi İçin Gerekli Maddeler

Böceklerin normal gelişebilmeleri için belirli bazı vitaminleri, makro ve mikro elementleri almaları gereklidir. Aksi halde bu maddelerin noksanlığında beslenme bozuklukları, tam gelişememe, hastalık, kısırılık veya ölüm meydana gelebilir. Örneğin; linoleik asit bakımından zengin olan *Chenopodium album* L. üzerinde beslenen *Loxostege sticticalis* (Lep.: Pyralidae) larvaları fertil ergin oldukları halde, şeker pancarı yaprakları ve asitçe fakir *Arthemisia* spp. ile beslendikleri zaman kısır ergin olmaktadır (Pehlivan 1978). Kabuğunda zengin esans yağları bulunan meyve türleri ise meyve sineği larvalarının yaptıkları zararlardan kurtulabilmektedir (Kansu 1965).

Acyrtosiphon pisum'a hassas yeşil bezelye çeşitlerinde, özellikle L-Alanine ve Aspartic asit gibi amino asit içeriklerinin dayanıklı çeşitlerdekine göre daha fazla olduğu belirlenmiştir (Çizelge 4).

Çizelge 4. *Acyrtosiphon pisum*'a Hassas Ve Dayanıklı Yeşil Bezelye Çeşitlerinde Amino Asit İçerikleri (mg) (Smith 1989).

Aminoasit	Perfection (Hassas)	Laurier (Dayanıklı)
L-Alanine	18,4	1,5
Asparagine	27,5	15,4
Aspartic asit	10,3	1,9

2.2.2. Fiziksel ve Morfolojik Savunma

2.2.2.1. Bitkilerin yapısı

Bitki organlarının morfolojik yapısı böceğin konukçusunu seçmesine, beslenmesine, sindirimine, çiftleşme ve yumurta bırakmasına doğrudan etki eder. Bitki üzerindeki kıllar bazen toksik yada yapışkan madde salgılar. Bu durumda beslenmeye gelen böcekler olumsuz etkilenir. Zararlıların yumurtası, larvası veya ergini bitki trichomlarına dokununca ölümlerine neden olur. Böcek tarsusları, trichomların kıvrımlı yapısına takılınca böceğin hareketi zorlaşır Örneğin, bazı yabancı patates çeşitlerindeki bu salgıların, burada beslenmekte olan *Myzus persicae*, *Macrosiphum euphorbiae* gibi afitlerin bacak çevresinde katıldığı ve onları hareketsiz bıraktığı, dolayısıyla ölüme sebep olduğu gözlenmiştir (Smith 1989).

Yonca bitkisinde dayanıklı çeşitlerdeki gövde, yaprak ve çiçeklerde bulunan trichomlar *Hypera postica*'ya etkili olur. Bu trichomlardan dışarıya verilen çeşitli aldehitler, alkanlar ve esterler böcek larvalarının yakalanmasına ve ölümüne neden olur (Smith 1989).

Bitki epidermisinde fiziksel bariyerler bulunur. Silika içeren pirinç bitkileri, lepidoptere karşı dayanıklılık gösterir. Bitkilerin gövdesindeki silika içeriğinin artmasıyla *Chilo suppressalis*'e karşı önemli derecede dayanıklılık ortaya çıkmaktadır. Yüksek düzeylerde silika içeren bitkilerle beslenen larvaların mandibula dişleri, beslenme sonrası kaybolmaktadır. Yine benzer şekilde artan silika içeriği buğday, mısır ve sorgumda da böcek dayanıklılığını arttırmaktadır (Smith 1989).

2.2.2.2. Hipersensitif reaksiyonlar

Hızlı büyüyen pamuk meyvelerinin dokuları *Anthonomus grandis* larvalarını öldürür. Uzun ibreli çam ağaçlarının diğerlerine oranla *Dendroctonus frontalis*'e göre daha dayanıklı olduğu bulunmuştur. Bu, ibrelerde bulunan olersinin yüksek akışkanlık oranı ve kristalleşme zamanı ile ilgilidir (Smith 1989).

2.3. Tolerans

Bitkinin üzerinde oluşan böcek zararlarını onarma ve zarar görmüş dokularının yerine yeni dokular oluşturabilme yeteneğine tolerans denir. Tolerans gösteren çeşitlerden, hassas çeşitlere göre genellikle daha fazla verim ve kalite alınır yada verim ve kalite etkilenmez (Çizelge 5).

Toleransın, Antixenosis ve Antibiosis den farklı tarafı, bu olayda bitki böcek ilişkisinin bulunmamasıdır. Sadece bitkinin kendi özellikleri ile ilgilidir. Bazı durumlarda da Antixenosis ve Antibiosis ile birlikte görülebilir.

Çizelge 5. Zararlılara Karşı Tolerans Gösteren Bazı Bitkiler (Smith 1989)

Bitki	Böcek	Tolerans
Arpa	<i>Schizaphis graminum</i>	Tohum canlılığı
Buğday	<i>Schizaphis graminum</i>	Canlılık
Yonca	<i>Therioaphis maculata</i> <i>Acyrthosiphon pisum</i>	Verim
Sorghum	<i>Schizaphis graminum</i>	Canlılık
Bamya	<i>Amrasca biguttula</i>	Büyüme
Mısır	<i>Heliothis zea</i>	Verim
Çeltik	<i>Nilaparvatha lugens</i>	Verim

2.4. Pseudoresistans

Buna “Yalancı dayanıklılık” da denir. 3 tipi bulunur.

a)Bitki fenolojisi ile böcek biyolojisinin uyuşmaması: Bitkinin hassas devresini zararlı böceğin olmadığı veya populasyon yoğunluğunun az olduğu zamanda geçirmesi durumudur. Bazı varyeteler erken veya geç olgunlaşmak suretiyle böcek zararından kendilerini koruyabilir.

b)Dayanıklılığı arttırma: Bu terim dayanıklılığın belirli bir süre için arttırılabildiği hallerde kullanılır. Toprağın su miktarını değiştirmek, sulama aralığını değiştirmek, bazı besin maddelerini azaltmak yada arttırmak v.b. gibi tedbirlerle dayanıklılık geçici olarak arttırılır. Bu durum genellikle sebze kültüründe önemlidir.

c)Kurtulma: Konukçu bitkilerde görülen zarar veya bulaşma miktarının azlığına bağlı olarak bitkinin zararlının baskısından kurtulmasını ifade eder. Bir bitki populasyonunda çok ağır bulaşmalara ve zararlanmalara rağmen bir veya birkaç bitki kurtulabilir. Ancak

burada dayanıklılıktan bahsetmek mümkün değildir .

Yalancı dayanıklılık tipleri çevre faktörleri, bitki çeşitleri ve böcek türleri ile ilişkilidir.

2.5. Teşviklenmiş Dayanıklılık

Hastalık etmeni patojenler bitkilere teması neticesi, bitki ile patojen arasında gerçekleşen tanışma mekanizmaları sonrası bir takım genlerin aktivitesi patojenin yayılmasını engellemek için bitkide savunma sisteminin aktive olmasına, biyokimyasal olayların oluşmasına neden olur (Baysal ve ark. 2005). Bu aktive olan dayanıklılık sistemlerinden birisi reaktif oksijen türlerinin hücrelerde ortaya çıkmasıdır. Bu saldırıya uğramış hücrelerde ve komşu hücrelerde patojenin ilerlemesine yönelik oluşan otoliz bu oksidasyon sonrası gerçekleşir ve patojenin ilerlemesi patojenin ve patojenin bulunduğu hücrelerde ölümle sonuçlanır (Baysal ve ark. 2007). Bu ölümler patojenin komşu hücrelere ve dokulara yayılmasını engeller buna hipersensitif reaksiyon denir (HR). Bu sistem bitki tarafından genellikle bazı zararlılara (floemde beslenen afitler, nematodlar

gibi) karşı etkili olarak kullanılabilir. Ancak serbest beslenen zararlılara karşı çok etkili değildir (Kessler ve Baldwin 2002). Zararlının oluşturduğu yaralanmayı takiben bitkiler, lokal olarak superoksit anyon veya hidrojen peroksit (H₂O₂) gibi lokal ve sistemik reaktif oksijen türlerini (ROT) hücrelerinde üretirler. Yaralanma neticesi, ortaya çıkan oligogalakturonitler ROT üretimini harekete geçirir. Bu yüzden bunların dokulardaki zararlanmalarda ilk sinyal olduğu düşünülmektedir (Kessler ve Baldwin 2002). ROT üretimi ile enfekte olmuş hücrelerde ölüm görülür. Bu ölümlerle zararlının beslenmesi ve zararın komşu hücelere ve dokulara yayılmasını engellenir.

Zararlılara karşı bitkinin tepkisi patojenlere verdiği tepkiden bazı farklılıklar gösterir. Bitkinin saldırılara nasıl tepki göstereceği, bitkide saldırı sonrası oluşan yaralanma ile ilgilidir. Bu yaralanma, bitkinin zararlıya karşı nasıl bir tepki ortaya çıkaracağını belirleyen bir faktördür. Bu durum bitkinin zararlıya değişik savunma sistemlerini kullanması ile sonuçlanır ve neticede, bitki tarafından biyokimyasal tepkimeler sonrası zararlılara özel sekonder metabolitler üretilir.

Bitkilerin zararlı saldırılarını tanımları, zararlıların beslenmeleri sırasında ağız salgılarında ve tükürüklerinde bulunan bazı elicitorlerin (uyarıcılar) bitki tarafından receptörlerle (alıcılar) alınması vasıtasıyla olur. Bu konu ile ilgili yapılan çalışmalarda, Lepidopter larvalarının ağız salgılarından 2 grup uyarıcı izole edilmiştir. Birinci grup, *Pieris brassicae*'den salgılanan β -glukosidaz gibi lytic enzimlerin lahana yapraklarından uçucu terpenoidlerin salımına sebep olabilen uyarıcılardır. *Helicoverpa zea*'da bulunan glucose oksidaz enzimi de uyarıcı özelliği olan

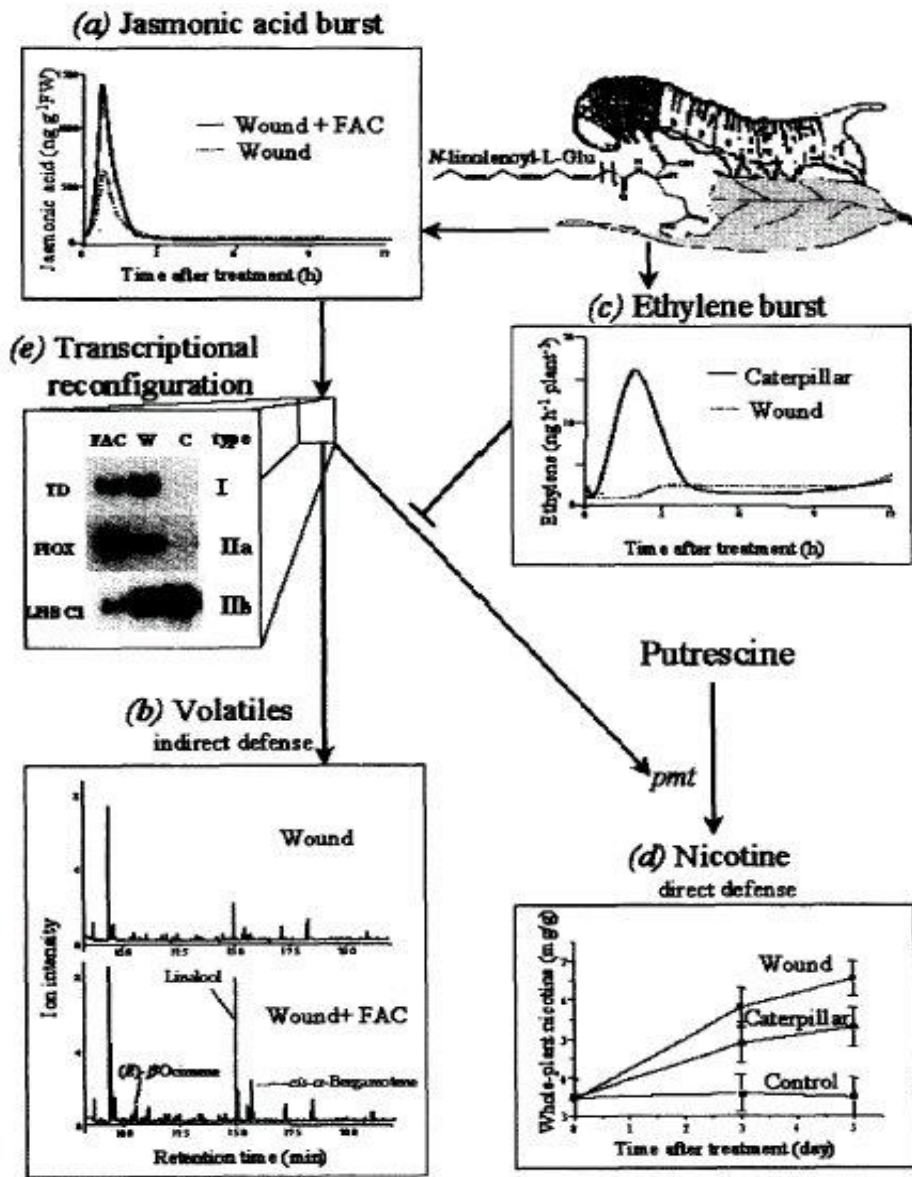
lytic enzimlerden bir tanesidir. Buna ilaveten, *Bemisia tabaci*'de bulunan alkaline phosphatase enzimi de aynı grup enzimlerdendir. Fakat bunların bitkilerin savunma sistemlerinde nasıl bir rol oynadığı tam olarak bilinmemektedir (Kessler ve Baldwin 2002).

İkinci sınıf uyarıcılar, bazı Sphingidae, Noctuidae ve Geometridae familyalarında bazı türlerin larvalarının bitkilerle beslenmesi esnasında mevcut yağ-amino asit bileşiminden yağ asit-amino asit bileşiği (FAC) oluşur (Şekil 3). Mısır fidelerinde *Spodoptera exigua*'nın beslenmesi uçucu terpenoid ve indole oluşumunu teşvik eder. Beslenme esnasında larvalar tarafından üretilen bu uyarıcının FAC volicitin [N-(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine] olduğu anlaşılmıştır. Dayanıklılığın uyarılmasının bitkide salisilik asit ve jasmonik asit olarak iki sinyal iletilici görev yapan komponent vasıtasıyla ve bunlara bağlı bir takım proteinlerin ifadesiyle ortaya çıktığı bilinmektedir. Ama bunlar arasında antagonistik bir etki olup bu çapraz iletişim (cross-talk) olarak tanımlanmaktadır. Bu mekanizmalardan biri olan ve jasmonik asitin dayanıklılıkta üstlendiği rolü araştırmak amacıyla yapılan çalışmada, larvaların beslenmesi sırasında yaraya FAC ların temas etmesinin salgılanan Jasmonik asit (JA) üretimini artırdığı tespit edilmiştir (Şekil 3) (Halitschke ve ark. 2001). Larva beslenmesiyle FAC'ların yaraya teması diğer taraftan bitkiye larvaların predatörlerinin larvalarıyla buluşmasına yardımcı olabilecek cezbedici özelliği olan uçucu organik bileşiklerin üretimine sebep olur. Bu durum bir dolaylı savunma olarak nitelendirilebilir (Halitschke ve ark. 2001). Bitki dokusunda yaralanma sonrası, larva tarafından salgılanan FAC'lar bitki bünyesinde dayanıklılık mekanizmalarının tetikleyici özelliği

olan etilen miktarını artırarak etilen metabolizmasının devreye girmesine de neden olur. Bu etilen artışı nikotin miktarının birikmesine neden olur. Nikotin putresine N-methyl transferase enzimiyle antagonistik olarak çalışır ve bu enzimin üretilmesini engeller. Nikotin artışı, zararlının yüksek alkaloid seviyelerine dayanıklı olması neticesinde bitki tarafından zararlıya karşı gösterilen yanıtta çaresizlikten

dolayı zararlı- bitki uyumu süreci içinde oluşan bir mekanizmadır (Şekil 3).

Kısaca belirtmek gerekirse larvaların beslenmesiyle oluşan yaralanma sonrasında, beslenmede bitkiye temas eden FAC bitki bünyesinde yaraya temasta jasmonic asit miktarının artışına sebep olur. Bu gen ifadesi de moleküler yöntemlerle saptanabilir (Şekil 3).



Şekil 3. *Manduca* sp. Larvalarının Beslenmesi Sonucu Yabani Tütün Bitkilerinde Ortaya Çıkan Yaraya Karşı Savunma Mekanizması (Kessler ve Baldwin, 2002)

Yaralanmadan kaynaklanan ve bitki tarafından zararlıya karşı oluşan dayanıklılığın ana faktörü oktadekanoit (C18-fatty asit) mekanizmasıdır. Oktadekanoit mekanizmasıyla bitkiye zararlı tarafından gönderilen sinyal 12-oksofitodienoik asit (OPDA), jasmonik asit, metil jasmonat (MJ) gibi linolenik asit gibi bileşiklerin parçalanmasına ve bitkide savunma mekanizmalarında rol oynayan birtakım biyokimyasal olaylar neticesi toksik ve böcekte sindirim engelleyici fenolik enzimlerin oluşumuna neden olmaktadır. Ancak bu konuda her şeyin tam olarak anlaşıldığını söylemek günümüz verileri ışığında mümkün değildir.

Zararlıların beslenmesi ve bitkide oluşan mekanik zararlanma bitkinin her tarafına sistemik bir şekilde yayılan bitki tarafından oluşan tepkilere neden olabilir. Genellikle mobil elektriksel, hidrolik veya kimyasal biçimde ortaya çıkan sinyaller bu mekanizmayı tetikler. Örtü altı sebze yetiştiriciliği açısından ülkemizde önemli bir sebze olan domates için bu konuda bir örnek verilecek olursa; çiğneyici ağız tipi olan böceklerin bağırsak sistemindeki enzimlerin engellenmesinin, proteinaz engelleyici proteinler vasıtasıyla olduğu bilinmektedir (Broadway ve Duffey, 1986). Yaralanma ile teşviklenmiş PI genleri jasmonik asitinde içinde olduğu jasmonatlar familyasındaki jasmonik asit (JA), ve onun metil esteri MeJA, ve onun metabolik C18 habercisi yani jasmonik asit ve MeJA oluşacağının göstergesi olarak nitelendirilebilecek olan bileşik 12-okso-fitodionik asittir (Farmer ve Ryan, 1992; Ryan, 2000; Walling, 2000; Stintzi ve ark 2001). Jasmonatlar oktadekanoik tepkimecilerle linolenik asitten sentezlenir (Vick ve Zimmerman, 1984; Schaller, 2001). Domates yapraklarında *Manduca sexta*'nin beslenmesiyle,

jasmonat biyosentezi yaprak kökenli sistemin adı verilen bir sinyal, bu beslenmeye yanıt niteliğinde ortaya çıkmaktadır (Ryan, 2000; McGurl ve ark., 1992). Devamında domateste proteinaz engelleyicilerin (PI) sinyalleri xylem ve floem vasıtasıyla taşınır. Floemin bir şekilde ölmesi durumunda, xylem sayesinde bu sinyallerin yayılımının devam ettiği bilinmektedir. Pin 2 (PI II) geninin ifadesi elektriksel olarak yaradan üretilen uyarımın iletimi sonucu oluşur. Yaraya bağlı tepki ortaya çıkarken bir absisik asit sinyal sistemi görev yapar. Çünkü, absisik asit sistemi olmayan mutant bitkilerde yapılan denemelerde, bu tepkinin olmadığı (dayanıklılık) tespit edilmiştir (Kessler ve Baldwin 2002).

3. SONUÇ

Dayanıklılık mekanizmaları çok yönlü ve kompleks bir olaydır. Bir çeşitteki gözlenen dayanıklılıkta birden fazla mekanizma rol oynayabilmektedir. Dayanıklı çeşitler, gözlem yoluyla belirlenir veya ıslah çalışmaları sonucu ortaya çıkarılır. Bu ıslah çalışmaları çok kısa sürede sonuç verebildiği gibi çok uzun da sürebilir ve maliyeti yüksek olabilir. Elde edilen dayanıklı çeşitler bazen kaliteli ve bol ürün vermeyebilir. Araştırmacı Kalitesiz-Dayanıklı çeşit ile Kaliteli-Dayanıksız çeşit arasında bir çeşit seçmek zorunda kalabilir. Çünkü ıslah çalışmaları sonucunda her zaman zararlılara dayanıklı, kaliteli ve bol ürün veren çeşitler elde edilemeyebilir.

Ancak bu dayanıklılığın sonsuza kadar kalma ihtimali zayıftır. Zararlılarda bu dayanıklılığı aşmak için zaman içinde kendilerini geliştirirler.

Dayanıklı çeşit kullanma tarımsal savaşta ucuz ve kesin sonuç verebilen bir uygulama gibi görünse de bir bitki türündeki tüm hastalık ve zararlılara

uygulanmamaktadır. Ancak mevcut dayanıklı çeşitlerin kullanımı Entegre Mücadele, Entegre Ürün Yönetimi ve İyi Tarım Uygulamaları gibi yöntemler kullanıldığında işe yarar bir tarımsal savaş aracıdır.

KAYNAKLAR

- Baysal Ö., Y.Z. Gürsoy, A. Duru and H. Örnek, 2005. Induction of oxidants in tomato leaves treated with DL- β -Amino butyric acid (BABA) and infected with *Clavibacter michiganensis* ssp. *michiganensis* European Journal of Plant Pathology. 4:361-369.
- Baysal Ö., Y. Z. Gürsoy, H. Örnek, B. Çetinel and J. A. Teixeira da Silva., 2007. Enhanced systemic resistance to bacterial speck disease caused by *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* by dl- β -aminobutyric acid under salt stress *Physiologia Plantarum* 129:493–506.
- Broadway R and S. Duffey, 1986. Plant proteinase inhibitors: mechanism of action and effect on the growth and digestive physiology of larval *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*. *J Insect Physiol* 32 827-833.
- Doss, R. P., R. Luthi and B. F. Hrutford, 1980. Germacrone, a sesquiterpene repellent to obscure root weevil from *Rhododendron edgeworthii*. *Phytochemistry* 19: 2379-2380.
- Farmer E. E and C. A. Ryan, 1992 Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *Plant Cell* 4: 129-134.
- Halitschke R., U. Schittko, G. Pohnert, W. Boland and I.T. Baldwin, 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. III. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant. Physiol.* 125: 711 -17
- Kansu, İ. A., 1965. Böcek Ökolojisi ve Epidemiyolojisi. Ankara Üniversitesi Ziraat Fakültesi Yayınları: 242, Ders Kitabı: 81, 134 s.
- Kessler, A. and T. Baldwin, 2002. Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis. *Annual Review of Plant Biology*; ; 53,:229-328
- McGurl, B., G. Pearce, M. Orozco-Cardenas and C. A. Ryan, 1992. Structure, expression, and antisense inhibition of the systemin precursor gene. *Science* 255, 1570-1573.
- Painter, R. H., 1951. Insect Resistance in Crop Plants. New York, MacMillan. 520 s.
- Panda, N. and Khush, G. S., 1995. Host plant resistance to insects. CAB international Wallingford, Oxon. OX 10 8DE United Kingdom. pp 431.
- Pehlivan, E., 1978. Kültür Bitkilerinin Zararlı Böceklerle Karşı Dayanıklılığının Prensipleri. *Türk Bit. Kor. Derg.* 2 (1): 43-54.
- Ryan, C. A., 2000. The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes. *Biochem Biophys. Acta.* 1477, 112-121
- Schaller, F., 2001. Enzymes of the biosynthesis of octadecanoid-derived signalling molecules. *Journal of Experimental Botany* 52, 11-23.
- Smith C. M., 1989. Plant Resistance to Insects. A Wiley-Interscience Publication. Moscow. 286 s.
- Stintzi, A., H. Weber, P. Reymond, J. Browse, E. E. Farmer, 2001. Plant defense in the absence of jasmonic acid: The role of cyclopentenones. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98, 12837-12842
- Vick, B. A., D. C. Zimmerman, , 1984. Biosynthesis of jasmonic acid by several plant species. *Plant Physiol.* 75, 458–461.
- Walling L. L., 2000. The myriad plant responses to herbivores. *J. Plant. Growth Reg.* 19, 195-216.