



Geliş(Received) :09/10/2018
Kabul(Accepted) :27/06/2019

Derleme Makale/Review Article
Doi:10.30708mantar.468675

Bitki Patojeni Fungusların Evrimini Etkileyen Bazı Faktörler

Esra GÜL

Ankara University, Agriculture Faculty, Plant Protection Department
Orcid No: 0000-0002-8001-3412/ esragul@ankara.edu.tr

Öz: Fungusların tür sayısının 2.2 ile 3.8 milyon arasında olduğu tahmin edilmektedir. Bu çeşitliliğe rağmen günümüzde tanımlanmış tür sayısı sadece 120.000'dir. Günümüzde ökaryotik makro organizmalara ait olan bazı fosillerin fungus olabileceği düşünülmektedir. Ökaryotik mikrofosiller üzerinde yapılan çalışmalar ise bu fosillerin fungus olduğunu aynı zamanda fungusların tahmin edilenden daha antik canlılar olduğunu göstermiştir. Bu fosillerle günümüzdeki fungusların morfolojik farklılıklarının analiz edilmesi, genomların karşılaştırmalı analizleri ve filogenetik analizler fungusların evriminde etkili olan faktörlerin aydınlatılmasını sağlayacaktır. Aynı zamanda fungusların içerdiği enzimler ve bunları kodlayan genlerin filogenetik analizleri antik fungusların beslendikleri organizmalarla ilgili bilgi edinilmesini ve diğer organizmalarla ilişkilerinin belirlenmesi ya da tahmin edilmesinde kullanılabilir. Bu çalışmaların kombine bir şekilde yapılması fungusların evrimi hakkındaki bilgi birikiminin artmasını sağlayabilecektir. Bir patojenin evrimi üzerine birden fazla faktör etki edebilmektedir. Aynı zamanda, türlerde varyasyona neden olan bu faktörlerin etkisi patojene göre değişebilmektedir. Bu derleme bitki patojeni fungusların evriminde hangi faktörlerin etkili olduğuyla ilgili bilgi vermek amacıyla yazılmıştır. Bu faktörlerin ele alınması fungusların evrimsel süreçlerinin değerlendirilmesinde, bitki koruma açısından agresif ırkların oluşmasını engellemede ya da yavaşlatmada ve bu ırklarla mücadelede yol gösterici olabilir.

Anahtar kelimeler: Evrim, transpozon, poliploidi, hibridizasyon, rekombinasyon, yatay gen transferi.

Mechanisms Effecting Evolution of Plant Pathogenic Fungi

Abstract: The number of species of fungi is estimated to be between 2.2 and 3.8 millions. Despite this diversity, only 120,000 species have been identified currently. Today, some fossils belonging to eukaryotic macro organisms are thought to be fungi. Studies on eukaryotic microfossils have shown that these fossils are fungi, but also that the fungi are more ancient than expected. Analyzing the morphological differences between these fossils and the current fungi, comparative analysis of genomes and phylogenetic analyzes will provide an insight into the factors influencing the evolution of fungi. At the same time, the enzymes contained in the fungi and the phylogenetic analysis of the genes encoding them can be used to obtain information about the organisms they feed on, and to determine or predict their relationship with other organisms. Conducting these studies in a combined way will increase the knowledge about the evolution of fungi. More than one factor can influence the evolution of a pathogen. At the same time, the effect of these factors, which cause variation in species, may vary according to pathogen. This review is written to give information about which factors are effective in the evolution of plant pathogenic fungi. Consideration of these factors may be helpful in evaluating the evolutionary processes of fungi and to preventing or slowing down the formation of aggressive races and controlling of these races in terms of plant protection.

Key words: Evolution, transposon, polyploidy, hybridization, recombination, horizontal gene transfer.



Giriş

Fungi, *Chromista* ve *Rhizaria* alemleri bitkilerde patojen olan ökaryotik organizmaları içermektedir. International Commission on the Taxonomy of Fungi'ye göre bitkilerde patojen olan 48 *Fungi*, 3 *Chromista* ve 1 *Rhizaria* takımı bulunmaktadır (Anonymous, 2015). *Fungi* alemine ait olan gerçek funguslar 6 bölümde yer almaktadırlar (*Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Chytridiomycota*, *Glomeromycota*, *Microsporidia* ve *Zygomycota*) (Kirk ve ark., 2008). Fungusların tür sayısının 2.2 ile 3.8 milyon arasında olduğu tahmin edilmektedir. Günümüzde tanımlanmış tür sayısı ise sadece 120.000'dir (Hawksworth ve Lücking 2017).

Funguslar mikroskopik canlılar olmasına rağmen, son çalışmalara göre funguslar hayvanlarla ortak bir atayı paylaşmakta ve hayvanlarla evrim açısından birçok benzerlik göstermektedirler (Badouin ve ark., 2017). *Fungi* alemi yaklaşık 800-900 milyon yıl önce hayvanlarla ortak olan atasından ayrılmıştır. Günümüzde *Fungi* alemi yaşayan organizmaların en yaşlı ve en geniş gruplarından biri olarak kabul edilmektedir (Moore ve ark., 2011).

Fungusların taksonomisi yeni genotipik verilerin elde edilmesiyle değişmektedir. Örneğin türlerinin %60'ından fazlası bitkilerde patojen olan (Thines ve Kamoun, 2010) *Oomycetes* sınıfı artık *Fungi* alemi içerisinde değildir (Albertin ve Marullo, 2012). *Oomycetes* sınıfındaki patojenler artık *Chromista* alemi içerisinde yer almalarına rağmen, bitkileri enfekte etme şekilleri ve kamçılı gelişmeleri gibi özellikleriyle funguslara benzemektedirler (De Wilt, 2015).

Çok lokuslu filogeni çalışmaları sonucunda ilk dönem fungusların başlıca sucul ve zoosporik olabilecekleri, ve sporlarının hava yoluyla yayılmasının zayıf olduğu önerilmiştir (James ve ark., 2006). Daha sonraki dönemlerde fungal sporlardaki kamçıların kaybedildiği, sporların oluşmasında ve hava yoluyla yayılmasında yeni mekanizmaların meydana geldiği belirtilmektedir (James ve ark., 2006). Yani evrimsel süreç fungusların üreme ve yayılmasını kolaylaştırarak hayatta kalma kabiliyetlerinin artmasına neden olmuştur. Ayrıca funguslarda evrimsel süreç içerisinde kitince zengin sert bir hücre duvarı kazanılmış, ipliksi yapılar gelişmiş, saprofit ve patojenik yaşam tarzları edinilmiştir (Jones ve Richard, 2011).

Ascomycota ve *Basidiomycota* bölümlerini kapsayan *Dikarya* (James ve ark., 2006; Hibbett ve ark., 2007) alt alemi tanımlanmış fungus türlerinin yaklaşık %98'ini oluşturmaktadır (Szöllösi ve ark., 2015). Maya benzeri gelişim *Dikarya* alt aleminin erken ayrılan hatları arasında görülebilmektedir. Fungusların erken ayrılan hatlarında maya benzeri gelişim görülmesi nedeniyle *Dikarya* alt aleminde gözlenen maya benzeri gelişim

formunun, fungusların hayatta kalmasında avantaj sağlamış olabileceği düşünülmektedir (James ve ark., 2006).

Pektinler sadece *streptophyte* algleri, karasal bitkiler ve onların yakın akrabalarının hücre duvarlarında bulunan bir polisakkarittir. Pektin sentezi için gerekli genler de sadece karasal bitkiler ve gelişmiş *streptophyte* alglerinde tanımlanırken erken dönemde yer alan *streptophyte* alg türlerinde bulunmamaktadır. Fungusların pektinaz kodlayan genlerinin filogenetik analizlerine göre, ilk karasal fungusların atalarının tatlı sulardan karaya *streptophyte* algleri takip ettikleri ve enzim sistemlerini genişleterek karasal bitkilerle beslenmeye başladıkları tahmin edilmektedir (Chang ve ark., 2015).

Pektinaz kodlayan genlerin analizleri sonucunda, bitkilerle beslenen organizmalarda pektinazların iki katına çıktığı belirlenirken, basit şekerlerle beslenen *Dikarya* alemindeki mayaların pektinazlarının tamamını ya da çoğunu, hayvanları enfekte eden fungusların da pektinazları kaybettiği ortaya çıkmıştır (Chang ve ark., 2015). Bu yüzden pektik molekülleri parçalayan enzimler funguslarla karasal bitkiler arasındaki ilişkinin iyi bir göstergesidir (Chang ve ark., 2015). Bu enzimlerin genetik analizleri fungusların atasal besinleri dolayısıyla evrimi hakkında bilgi verebilmektedir. Çok erken funguslarda bitkileri parçalayabilen enzimlerin bulunması, fungusların en erken karasal bitkiler ile birlikte yaşadığı fikrini desteklemiştir (Chang ve ark., 2015).

Karasal fungusun ortak atasının yaşını tahmin etmek için 750 milyon yıldan daha yaşlı olmadığı tahmin edilen, hücre duvarında pektin bulunan *streptophyte* yaşı kullanılmıştır. Buna göre karasal fungusların karasal bitkilerden 100 milyon yıl önce ortaya çıktığı önerisi desteklenmiştir (Chang ve ark., 2015). Protein sekans analizleri de yeşil alg ve fungusların çoğu hattının karasal bitkilerden önce ortaya çıktığını desteklemektedir (Heckman ve ark., 2001).

Günümüzde bitki patojeni funguslar hem tarımsal hem de yabancı bitkiler üzerinde patojen olan organizmaların çok geniş ve heterojen bir grubunu içermektedir. Bu patojenler hem tarım alanlarında hem de depolarda ürün kayıplarına neden oldukları için ekonomik öneme sahiptirler (Lo Presti ve ark., 2015).

Günümüzde fungal hastalıklarla mücadelede dayanıklı çeşitler ve özellikle yoğun tarımın yapıldığı bazı bölgelerde hızlı ve etkili bir çözüm olduğu kabul edilen fungusitler yaygın olarak kullanılmaktadır. Patojenlerin yeni ırklarını oluşturması patojenlerin kontrolünde sürekli olarak yeni çeşitlerin ıslah edilmesine, funguslarda ilaç dayanıklılığı problemlerinin artması ise sürekli olarak yeni fungusitlerin geliştirilmesine neden olmaktadır. Özellikle yoğun ilaç kullanımının çevre ve insan sağlığı üzerindeki



etkilerini azaltmak için ve daha sürdürülebilir ya da entegre mücadele yöntemlerinin geliştirilmesine ihtiyaç duyulmaktadır.

Bu derlemede patojenlerin değişmesinde hangi faktörler ya da mekanizmaların etkili olduğu sorusu değerlendirilmiştir. Bazı patojenlerde ırk oluşumuna neden olan faktörler hakkında bilgi verilmiştir. Bitki patojeni fungusların evrimini etkileyen bu mekanizmaların göz önünde bulundurulmasının bitki koruma faaliyetleri açısından yeni ırkların/patotiplerin oluşmasını yavaşlatmada ya da engellemede ve sürdürülebilir mücadele yöntemlerinin geliştirilmesinde kullanılabileceği düşünülmektedir.

Bulgular

1.Fungus ya da fungus benzeri organizma fosilleri

Fungusların fungal yapıları iyi fosilleşemediği için ilk dönemlere ait fosil kayıtları zayıftır (Moore ve ark., 2011). Bitkiler ve hayvanlar var olmadan önce sığ deniz sularında birikmiş olan *Tappania* sp. nin fungus olup olmadığı bilinmemektedir (Berbee ve Taylor, 2010). Bilinen ökaryotik fosillerin en yaşlıları arasında olan bu fosilin etrafındaki anastomosis ipiklerinin fungal hif olabileceği önerilmiştir (Butterfield, 2005).

Fungus olabileceği düşünülen diğer bir fosil cinsi *Prototaxites*'dir. *Prototaxites* cinsine ait olan bazı fosiller 1 metreden daha fazla çapa ve 8.8 metre yüksekliğe ulaşabilmektedir (Huber, 2001). Bu boyutlarıyla o dönemde yaşayan karasal organizmaların en büyüğü olan bu canlıların, hem yaygınlık hem de çeşitlilik açısından ilk dönem karasal ekosisteminin ana parçası oldukları düşünülmektedir (Moore ve ark., 2011) (Şekil 1). Günümüzde *Prototaxites* üyelerinin ya liken ya da saprofit bir fungus olduğu düşünülmektedir. *Prototaxites* cinsi fosiller üzerinde yapılan incelemelerde, alglerde gözlenen filamentlerden farklı olan hifler ve saprofit funguslarda gözlenen sporofor bu canlının fungus olabileceğini göstermesine rağmen, fosillerde sporların bulunmaması nedeniyle sporofor yapısının şüpheli kaldığı belirtilmiştir (Selosse, 2002).

Son zamanlarda elektron ve ışık mikroskobuyla yürütülen çalışmalarda ise *Prototaxites taiti* türünde *Ascomycetes* sınıfındaki funguslarda görülen apotheciuma benzeyen hymenium tabakası ile askus, askosporlar ve parafiz gözlenmiştir. Bu fungusun *Taphrinomycotina* ve likenleri de içeren *Pezizomycotina* alt bölümünün özelliklerini taşıdığı belirtilmiştir. Günümüzde *Prototaxites* cinsinde yer alan yaklaşık 14 tür tanımlanmıştır (Honegger ve ark., 2017).



Şekil 1: Bilinen en büyük *Prototaxites* fosili (Huber, 2001).

Günümüzdeki funguslara benzeyen fosillerden en yaşlıları arasında *Glomeromycota* fosilleri (400-460 milyon yaşında) bulunmaktadır. Bu fosillerin yaşı vasküler bitkiler ortaya çıkmadan önce, karasal florada sadece yosun, liken ve siyonabakteriler bulunduğu zaman, bu fungusların var olduğunu göstermiştir (Moore ve ark., 2011).

Bu fungusların hem vasküler bitkilerden önce hem de erken vasküler bitki fosili dokularında tespit edilmiş olması, arbüsküler mikorizal fungusların karasal bitkilerin başarısında önemli bir role sahip olabileceğini göstermiştir (Redecker ve ark., 2000). Günümüzde *Glomeromycota* bölümündeki funguslar bitkilerle simbiyotik bir ilişki oluşturmaktadır.

Yaklaşık 1,010-890 milyon yıl yaşındaki mikrofosillerin (*Ourasphaira giraldae*) belirlenmesi ise fungusların daha yaşlı organizmalar olduğunu ortaya çıkarmıştır (Loron ve ark., 2019). Mikrofosillerin morfolojisi, hücre duvarının ultrastrüktürü ve kimyası (çift tabakalı hücre duvarının dış tabakasının kitin, glukan ve proteinlerden oluşması) fungus olduklarını göstermiştir. (Loron ve ark., 2019).

Günümüzde tespit edilmiş en yaşlı fungus fosilleri olmaları nedeniyle, bu mikrofosiller fungusların ve fungus, metazoa ve protistleri kapsayan Opisthokonta üst grubunun evrimi için yeni bir kalibrasyon noktası sağlamıştır (Loron ve ark., 2019). Ökaryotik canlıların ortaya çıktığı Proterozoic devirden daha fazla fungus ve ökaryot organizma fosillerinin keşfedilmesinin, ilk dönemlerdeki biyosfer evriminin aydınlatılmasına katkı sağlayacağı düşünülmektedir.

2. Evrimi etkileyen mekanizmalar

Bu derlemede funguslarda evrimi etkileyen mekanizmalar; Doğal seçim, birlikte evrimleşme, gen akışı, genetik sürüklenme, çevresel değişimler,



rekombinasyon, mutasyonlar, yatay gen transferi başlıkları altında değerlendirilecektir. Doğal seçim, genetik sürüklenme, göç ve mutasyonun patojen popülasyonlarının genetik yapısı ve çeşitliliği üzerine ana etkisi bulunmaktadır. Ancak bu faktörlerin nispi rolleri farklı patojen ve konukçular arasında, epidemiyolojik döngü aşamaları arasında, tarımsal ve doğal ekosistemlerde önemli derecede değişebilmektedir (Burdon ve Silk, 1997). Örneğin; genetik sürüklenme popülasyon içinde genotipik çeşitliliği azaltırken göç genotipik çeşitliliği arttırabilmektedir (Burdon ve Silk, 1997). Bazı durumlarda ise evrimi etkileyen bir faktör diğer faktörler üzerine aynı yönde etki ederek genetik çeşitliliğin artmasını sağlayabilmektedir. Örneğin; bazı patojenlerin yeni coğrafik alanlara yayılmasına neden olan iklim değişimi, patojenlerdeki konukçu değişimi, hibridizasyon ve yatay gen transferi olaylarını arttırabilmektedir (Santini ve Ghelardini, 2015).

Türlerde varyasyona neden olan bu faktörlerin etkisi patojene göre değişebilmektedir. Yeni bir türün oluşumunda hibridizasyon gibi tek bir faktör (Newcombe ve ark., 2000) etkili olduğu gibi, birden fazla faktör de etkili olabilmektedir (Fourie ve ark., 2009).

2. 1. Doğal seçim

Adaptif özelliklerin evriminden sorumlu olan bir süreç olan doğal seçim evrimsel değişimin ana mekanizmalarından biridir (Gregory, 2009).

Doğal seçimdeki temel nokta üreme başarısıdır (Freeman ve Herron, 2009). Belirli fenotipteki bireylerin hayatta kalarak daha fazla döl vermeleri sonucunda seçim meydana gelmektedir (Agrios, 2005). Doğal seçim patojenin kendisiyle ilgili, konukçu, vektör, çevre ve patojenin yaşam döngüsü gibi hemen her faktör tarafından etkilenmektedir (Agrios, 2005).

Tekdüze bir çevrede, seçilimin belirli genotiplerin lehine olması çeşitliliğin azalmasına neden olmaktadır ancak konukçu varyasyonunun önemli olduğu daha doğal koşullarda seçim çeşitliliği geliştirebilmektedir (Burdon ve Silk, 1997). Örneğin; bitki koruma açısından düşünüldüğünde üretim alanlarında dayanıklı çeşitlerin kullanılması patojen ırklarının bazılarının daha az görülmesine ya da yok olmasına neden olurken, konukçuyu enfekte edebilen patojen ırklarının daha hakim hale gelmesine neden olabilmektedir. Patojenin alternatif konukçu türleri ise genotipik çeşitliliğin artmasına neden olarak fungusların yeni patotiplerinin ortaya çıkmasına neden olabilmektedir (Burdon ve Silk, 1997).

2. 2. Konukçu-patojenin birlikte evrim geçirmesi

Birlikte evrimleşme hem bitki hem de patojenlerdeki popülasyon düzeyini ve genetik varyasyonu şekillendirmektedir (Möller ve Stukenbrock, 2017).

Başarılı bir enfeksiyon için üreme ve yayılmanın gerekli olması nedeniyle, konukçu bir patojenin evriminde oldukça önemlidir (Möller ve Stukenbrock, 2017).

Virulans gen/genleri içeren bir patojene karşı bitki yeni bir dayanıklılık geni elde ettiğinde, bitki patojenin bütün bireylerine ya da çoğu bireyine karşı dayanıklılık kazanmaktadır (Agrios, 2005). Ancak patojenin daha agresif olan yeni ırklarının ortaya çıkması bitkilerdeki dayanıklılığın kırılmasına neden olabilmektedir.

Bitki ve patojenleri arasındaki dayanıklılık genleri ve virulans genlerinin dinamiği "trench-warfare" ve "arms race" evriminin bir kombinasyonunu içermektedir (Möller ve Stukenbrock, 2017). Bitki ve patojenlerin birlikte evrimleşme dinamikleri doğada büyük ölçüde trench-warfare modelinde ortaya çıkarken, tarımsal alanlarda arms race modelinde oluşmaktadır (Brown ve Tellier, 2011).

Trench warfare modelinde efektör ve bitki hedef allelleri popülasyonda korunmaktadır. Doğal ekosistemlerde meydana gelen bu modelde konukçu-patojen arasındaki etkileşimi sağlayan efektör ve bitki hedef allellerinin çeşitliliği sabittir (Möller ve Stukenbrock, 2017).

Tarımsal ekosistemlerde görülen arms race dinamiğinde, özellikle patojenlerin evrimi doğal ekosistemlerden çok daha hızlı gerçekleşmektedir. Bu modelde hem konukçu hem de patojende sürekli yeni efektör ve bitki hedef allelleri gelişmektedir (Lo Presti ve ark., 2015). Arms race modelinde, konukçu bireylerin öneminin daha az olduğu, tarımsal ekosistemlerdeki patojenlerin evriminin ise doğal ekosistemlerden çok daha hızlı gerçekleştiği belirtilmektedir (Brown ve Tellier, 2011). Günümüzde patojenlerin dayanıklılık genlerini aşmaları ve virulansı yüksek olan yeni ırklarını oluşturmaları ürün kayıplarının artmasına neden olmaktadır. Birlikte evrimleşmenin tarımda istikrarsız hale gelmesinde, patojenin yeni oluşan ırklarını kontrol etmek için sürekli olarak yeni dayanıklılık genlerine sahip ticari çeşitlerin tarıma girmesinin etkili olabileceği belirtilmektedir (Brown ve Tellier 2011).

2. 2. 1. Efektörler

Efektörler genellikle bitkiyle temastan hemen sonra ifade edilen proteinler ya da biyosentetik enzimler tarafından kodlanan metabolitler olabilirler. Funguslar konukçu savunmasını baskılamak ve fungal istilayı başarmak için efektörler salgılamaktadır (Lo Presti ve ark., 2015).

Efektörler fungusun hücre duvarına yapışabilir, apoplasta yerleşebilir ya da bitki hücresine aktarılabilirler (Lo Presti ve ark., 2015). Bazı efektörler kloroplast ya da çekirdek gibi hücresel kısımlara da geçmektedir (Möller ve Stukenbrock 2017). *Phytophthora* cinsi fungusların



RXLR efektörleri ise enfeksiyon süresince haustoriumun olduğu bölgede birikmektedir (Gilroy ve ark., 2011). Efektör genlerin delesyonu efekteli dokudaki fungal biyokitlenin azalmasına, hastalık belirtilerinin azalmasına ve/veya bitkinin tepkisinin değişmesine neden olmaktadır (Lo Presti ve ark., 2015).

Patojenler ve efektörlerinin yeni konukçulara nasıl adapte olduğu ve özelleştiği hakkında çok az şey bilinmektedir (Dong ve ark., 2015). Yeni bir çevreye giriş yeni konukçuları kolonize ederek evrim geçirmede bitki patojenlerine büyük bir fırsat sunmaktadır (Santini ve Ghelardini, 2015). Modern tarım uygulamaları da yeni bitki hastalıklarının seleksiyonunu ve yayılmasını kolaylaştırabilmektedir (Daverdin ve ark., 2012).

2. 3. Gen akışı

Gen akışı coğrafik olarak ayrı bir popülasyondan diğerine bazı alellerin (genlerin) hareket etmesi sürecidir (Agrios, 2005). Bu süreç genlerin hareketiyle sonuçlanan bütün mekanizmaları kapsamaktadır (McDermott ve McDonald, 1993). Gen akışı sonucunda farklı popülasyonlar arasındaki genetik farklılıklar azalmaktadır (Agrios, 2005).

Çevresel, biyolojik ve genetik faktörler gen akışını etkilemektedir (Rogers ve Rogers, 1999). Patojenlerdeki gen akışına insanların tarımsal uygulamaları, kıtalar arası seyahatleri ve ticareti de önemli derecede etki edebilmektedir (Agrios, 2005).

Neslin tükenmesi ve yeniden kolonileşme süreci patojen popülasyonlarındaki gen akışının önemli bir kaynağı olabilmektedir. Lokal mutasyonlar lokal farklılıkları artırma eğiliminde iken gen akışı lokal farklılığı azaltma eğilimindedir. Bu durumda yeniden kolonileşmenin sonucunda popülasyonlar arasındaki farklılık azalmaktadır (McDermott ve McDonald, 1993).

Bitki patolojisinde gen akışı farklı popülasyonlar arasında virulent mutant alellerin hareketi ile ilgili olduğu için çok önemlidir. Bir patojende gen akışının yüksek olması patojen popülasyonunun ve patojenin yayıldığı coğrafik alanın boyutunda artışa neden olmaktadır. Bu nedenle yüksek düzeyde gen akışı gösteren patojenlerin genellikle genetik çeşitliliği daha yüksektir ve bu patojenler tarımsal açıdan çok daha etkili olmakta ve çok daha büyük tehdit oluşturmaktadır (Agrios, 2005).

Avustralya'da kara pas etmenindeki değişimler, gen akışının uzak mesafelerdeki patojen popülasyonlarında nasıl genotipik çeşitliliğe neden olabileceğini gösteren bir örnektir (Burdon ve Silk, 1997). Rüzgar yoluyla yayılan bir patojen olan kara pasın sporları okyanusları aşarak başka kıtalara taşınabilmektedir. Patojenin Afrika orijinli ırklarının sporları Hint okyanusunu aşarak Avustralya kıtasına ulaşabilmektedir. Afrika ve Avustralya popülasyonları

arasındaki genetik yakınlık gen akışının olduğunu göstermektedir (Burdon ve ark., 1982). Uzak mesafelere patojenin hava yoluyla taşınabiliyor olması patojenin virulansı yüksek olan yeni ırklarının dünyadaki diğer bölgelere yayılabileceğini göstermektedir.

Gen akışının belirlenmesinde, popülasyonlar moleküler markırlar kullanılarak karakterize edilmektedir. Bu şekilde nadir ya da özel allellerin hareketi belirlenebilmektedir (McDermott ve McDonald, 1993).

2. 3. 1. Hibridizasyon

Hibridizasyon aynı türlerin iki farklı tür ya da iki farklı bireyden genomların birleşmesidir. Hibrit türler eşeyli veya eşeysiz rekombinasyonla oluşabilmektedir (Stukenbrock, 2016). Bu durum yeni konukçu özelleşmesine sahip süperpatojenlerin ortaya çıkmasına neden olabilmektedir. Hem eşeyli hem de eşeysiz etkileşimleri içerebilen hibridizasyon, fungal genlerin karışmasına ve yatay gen transferine önemli derecede katkı sağlamaktadır (Aguileta ve ark., 2009; Möller ve Stukenbrock, 2017).

Aynı coğrafik alandaki funguslar genellikle türler arası hibridizasyona karşı güçlü genetik bariyerler (eşeyli ya da eşeysiz) göstermektedirler. Dobzhansky (1937)'e göre bu bariyerler muhtemelen ekolojik nişe optimal adaptasyonu sağlayan gen kombinasyonlarını korumaktadır. Türler arasında virüsler gibi zararlı genetik elementlerin yayılması bu bariyerler sayesinde önlenmektedir. Coğrafik olarak izole kalan funguslar arasında ise bu bariyerler olmayabilir ya da zayıf olabilir. Bu yüzden teoride, hibridizasyon büyük bir olasılıkla funguslar yeni coğrafik bölgelere yayıldıkları zaman gerçekleşmektedir (Brasier, 2000).

Göç ve gen akışının olmaması nedeniyle coğrafik olarak izole kalmış popülasyonlar, genetik olarak farklı olabildiği için varyasyonu başlatmada işlev görebilmektedirler. Bu süreç etkileşen türlerden birinde patojenisitede artışla ya da yeni bir bitki hastalığının ortaya çıkmasıyla bile sonuçlanabilmektedir (Santini ve Ghelardini, 2015).

Farklı bitki türlerine özelleşmiş patojen türleri arasındaki hibridizasyon tarıma yeni girmiş bitkilere karşı bir adaptasyon mekanizmasına neden olabilmektedir. Örneğin; külemeye dayanıklı hexaploid genomlu buğday ve çavdar bitkilerinin melezlenmesiyle elde edilen triticale bitkisi ticari olarak tarıma 1960 yılında girmiştir. 2001 yılında bu bitki üzerinde küleme etmeni gözlenmeye başlamıştır. *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Marchal ve *Blumeria graminis* f. sp. *secalis* Marchal'in hibridizasyonu, triticale'yi enfekte eden *Blumeria graminis* f. sp. *triticales* Wittm.'nin ortaya çıkmasına neden olmuştur. Bu örnek yeni bir konukçuya sıradışı bir şekilde hızlı adaptasyonu göstermektedir. Aynı zamanda dayanıklı çeşit elde



etmede kullanılacak bitkilerin seçilmesinde dikkatli olunması gerektiğini ortaya koymaktadır (Menardo ve ark., 2016). Diğer taraftan, hibrit patojenin hibrit çeşit dışında konukçu aralığını artırarak buğdayı da enfekte edebilmesi (Menardo ve ark., 2016), tarımsal açıdan ayrı bir problem olarak değerlendirilebilir.

Blumeria graminis f. sp. *triticales* Wittm.'nin hibridizasyonla ortaya çıkmasına triticales hibrit çeşidinin geliştirilmesi etki ettiği için, hibridizasyona dayalı birlikte evrimleşmenin *Blumeria graminis*' in evrimsel hikayesini oluşturabileceği düşünülmektedir (Menardo ve ark., 2016).

Benzer şekilde; *Melampsora x columbiana* Amerika'nın doğu bölgelerinde başlıca *Populus deltoides* Marshall'i enfekte eden *M. medusae* Thüm. ve ülkenin batı bölgelerindeki *P. trichocarpa* Hooker'ı enfekte eden *M. occidentalis* Jacks. arasındaki doğal hibridizasyon sonucu meydana gelmiştir (Newcombe ve ark., 2000).

Hibritler eğer fertil olurlarsa, ana türlerle rekabet edebilirler ve yeni bir konukçuyu kolonize etmesini sağlayacak özellikler kazanarak farklı bir yeni tür oluşturabilirler (Möller ve Stukenbrock, 2017). Türler arası hibritlerin, daha agresif olmaları ya da başka bir konukçuyu enfekte etme yeteneğine sahip olmaları durumunda hayatta kalmaları daha olasıdır (Brasier ve ark., 1999).

Bazı durumlarda ise hibritler bir türden diğerine genetik materyalin geçişinde köprü vazifesi gördükleri için geçici bir aşamayı temsil edebilmektedir (Möller ve Stukenbrock, 2017).

2. 3. 2. Yatay gen transferi

Yatay gen transferi (YGT) dikey olarak yani üreme yoluyla gen akışının olmadığı filogenetik olarak farklı organizmalar arasında genetik materyalin transfer edilmesini içermektedir (Sun ve ark., 2013).

Prokaryotlara göre ökaryotlarda daha az görülen YGT'nin fungal genomlarda evrime etkisi daha azdır. Ancak funguslardaki YGT'nin diğer ökaryotlara göre daha önemli bir evrimsel faktör olabileceği düşünülmektedir (Rosewich ve Kistler, 2000). Genom evrimi üzerine etkisi küçük olmasına rağmen YGT'nin fenotipik sonuçlarının önemli olabileceği ve fungusların bu sayede yeni ekolojik nişler oluşturabileceği düşünülmektedir (Soanes ve Richards, 2014).

YGT bitki patojenlerinin genom yapısını değiştirebilen ve virulansına katkı sağlayabilen bir mekanizmadır (Manning ve ark., 2013). Patojenisite ya da konukçu spesifikliğini değiştiren kromozomlar funguslar arasında transfer edilebilmektedir (Sun ve ark., 2013). YGT genleri yeni çevreye adaptasyonu hızlandırabilir, konukçu aralığının genişlemesine ya da değişmesine, yeni çevrelerde kolonize olmaya ya da daha önce ölümcül

olan koşullarda patojenin hayatta kalma yeteneğini kazanmasına neden olabilirler (Mitrevva ve ark., 2009).

Eğer genler aynı kromozom üzerinde ya da kümeler halindeyseler, bir YGT olayında birden fazla gen taşınabilmektedir (Van Der Does ve Rep, 2007). Genom sekansları, türler ve alemler arasında bile çoklu gen transferlerinin olduğunu göstermiştir. Alemler arası YGT, özellikle bakteriyel-fungal YGT fungal metabolizma, yayılma ve patojenisitenin evriminde önemli bir rol oynamaktadır. Bitki ve hayvanlardan funguslara gen transferinin ise önemli metabolik özelliklerin kazanılmasını sağlayabileceği düşünülmektedir (Sun ve ark., 2013).

Alemler arası YGT'ye örnek olarak *fungi* aleminden *chromista* alemine gen transferi verilebilir. Ökaryotik Cyt b genleri muhtemelen Alphaproteobacteria'daki antik bir prokaryotik genden köken almaktadır. *Chromista* alemindeki *Pseudoperonospora cubensis* (Berk. & Curtis) Rostovzev'in Cyt b genlerinin Hypocreales'deki bir fungusun horizontal olarak transfer edildiği kanıtlanmıştır (Yin ve ark., 2014).

Konukçu bitkiden fungusa YGT transferine örnek olarak *Hordeum vulgare* L.'den *Pyrenophora*'ya lösince zengin tekrar proteinlerini kodlayan genin transferi verilebilir. Bu proteinin transfer edilmesinin konukçu bitkiye enfeksiyonu kolaylaştırabileceği ifade edilmektedir (Sun ve ark., 2013).

Fungus türleri arasında da YGT meydana gelmektedir. Örneğin *Pyrenophora tritici-repentis* (Diedicke) Drechsler'e *Stagonospora nodorum* (Berk.) Castell. & Germano'dan konukçuya spesifik ToxA toksinini kodlayan genin YGT ile transfer edilmesi, patojenin buğdayı enfekte etme yeteneği kazanmasına neden olmuştur (Friesen ve ark., 2006).

Funguslarda YGT kromozom düzeyinde gen kümeleşmesi ve B- kromozomların kazanılması ve kaybedilmesi olmak üzere iki dinamikte bağlantılıdır (Soanes ve Richards, 2014).

2. 3. 2. 1. Gen kümeleşmesi ve B- kromozomlar

Gen kümeleşmesi funguslarda yaygındır ve kümedeki her bir gen enzim ya da düzenleyici kodlamaktadır (Soanes ve Richards, 2014).

B- kromozomlar; soya spesifik kromozomlar, koşula bağlı kromozomlar, accessory kromozomlar, ekstra kromozomlar, ek kromozomlar-yardımcı kromozomlar olarak da adlandırılmaktadır. Normal kromozomların aksine bu kromozomlarda düzensiz mitoz ve mayoz görülmektedir. Her zaman çiftler halinde görülmeyen bu kromozomlar mayoz sırasında karşı kutuplara ayrılmaktadırlar (Camacho ve ark., 2000). Birkaç fungus türünde ise B- kromozomların mitoz ve



mayoz süresince kaybolduğu görülmüştür (Möller ve Stukenbrock, 2017).

Sadece ökaryotik organizmalarda tespit edilmiş olan bu kromozomlar aynı patojenik türlerin bütün izolatlarında bulunmamaktadır. Tipik olarak tekrar eden DNA'ca zengindirler ve çekirdekteki genomlardan daha düşük gen yoğunluğuna sahiptirler. Bu kromozomlardaki genler çekirdekteki genomlara göre daha hızlı evrim geçirmektedir. Funguslarda B- kromozomlardaki genlerin çekirdekteki kromozomlar ya da yakından akraba türlerde bulunan genlerle homolojisi zayıftır (Croll ve Mcdonald, 2012).

Bu kromozomlar populasyonlar arasında virulans özellikleri başarılı bir şekilde transfer edebilmektedir. Çoğu patojenisiteye katkı sağlayan gen kümeleri içeren B- kromozomlar fungusun hayatta kalması için gerekli değildir ve yakından akraba türler ya da aynı türün ırkları arasında bile dağılımları farklılık göstermektedirler (Soanes ve Richards, 2014). Örneğin; *Alternaria alternata* (Fries) Keissler elma patotiplerinin alt kültüre alınması nedeniyle patojenisitesini kaybetmiş olan izolatlarında AM toksin üretiminden sorumlu genlerin (AMT geni) bulunduğu 1.1 Mb kromozom kaybı tespit edilmiştir (Johnson ve ark., 2001).

Farklı *Alternaria alternata* ırklarının konukçuya spesifik toksin üretiminden sorumlu genlerinin çoğu bu kromozomlar üzerindedir (Soanes ve Richards, 2014). *A. alternata*'nın çilek ve domates patotiplerinden protoplast birleştirmesiyle elde edilen sentetik bir hibrit ırkın hem çilek hem de domateste hastalığa neden olduğu belirlenmiştir. Bu iki patotip arasındaki B- kromozomların YGT'si bu duruma neden olmuştur. İki farklı patotip arasındaki hibrit bir ırkın atasal ırklardan türeyen B- kromozomlara sahip olması konukçu aralığını genişletmektedir (Akagi ve ark., 2009). Bu kromozomlar konukçu aralığının genişlemesine neden olabilen yeni virulans faktörlerinin edinilmesini de sağlayabilmektedirler (Croll ve Mcdonald, 2012). Bunun dışında, patojenisite için önemli olan efektör ve efektör uyaran transkripsiyon faktörlerini de kodlamaktadırlar (Möller ve Stukenbrock, 2017).

B- kromozomların *Nectria haematococca* (Anamorf: *Fusarium solani*) izolatlarının konukçu aralığının belirlenmesinde rolü bulunmaktadır. Bu kromozomlar yatay olarak hareket edebilirler ve *F. oxysporum* hatları arasında konukçu spesifikliğinin değişmesine aracılık edebilirler (Möller ve Stukenbrock, 2017).

Pyrenophora tritici-repentis'deki ToxA (konukçuya spesifik toksin) YGT'nin patojenisite üzerinde sahip olabileceği etkiyi göstermek için iyi bir örnektir. ToxA toksine hassas çeşitlerde hızlı hücre ölümünü uyaran bir

virulans faktörüdür. ToxA arpa patojeni *Pyrenophora teres* Drechsler'de rapor edilmiştir. Buğday patojeni *Stagonospora nodorum*'da ToxA geninin keşfedilmesi *S. nodorum*'dan *Pyrenophora tritici-repentis*'e ToxA'nın YGT ile aktarıldığına dair hipoteze sebep olmuştur (Manning ve ark., 2013).

Araştırmacılar transpozon elementlerin de ökaryotlarda yatay olarak hareket edebileceğini önermişlerdir. Transpozon elementleri patojen ve/veya ırkların virulansı üzerine etki ettiği gibi aynı zamanda genom büyüklüğünde ve varyasyonunda artışlara neden olarak türlerin birbirlerinden ayrılmasını sağlayabilmektedirler. Örneğin; üç *Fusarium* türünün karşılaştırmalı genom analizlerine göre, *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* (Fol) (60 megabaz), *F. verticillioides* (Fv) (42 Mb), ve, *F. graminearum* (Fg) (36 Mb) türlerinin genom büyüklüklerindeki farklılıklar transpozonlardan kaynaklanmaktadır. (Ma ve ark., 2010). Benzer bir şekilde, *Pseudocercospora musae* (83 Mb), *P. eumusae* (54 Mb) ve *P. fijiensis* (74 Mb) türlerinde genom büyüklüklerinde farklılıklar bulunmaktadır (Chang ve ark., 2010).

Transpozon içeren kromozomların transferinin aynı zamanda patojenisite üzerinde etkili olduğu belirlenmiştir. *Fusarium* cinsinde patojenisitenin altında yatan moleküler mekanizmayı açığa çıkarmak amacıyla yapılan çalışmada *Fusarium graminearum* Schwabe, *F. verticillioides* (Sacc.) Nirenberg ve *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* (Sacc.) W.C. Snyder & H.N. Hansen genomları karşılaştırılmıştır. *F. oxysporum* genomunun transpozonca zengin olduğu belirlenmiştir. Deneysel olarak, *F. oxysporum* ırkları arasında transpozon içeren kromozomun transfer edilmesinin non-patojen bir ırkı patojene dönüştürdüğü kanıtlanmıştır (Ma ve ark., 2010).

2. 4. Genetik sürüklenme

Rastgele bir süreç olan genetik sürüklenme daha çok küçük populasyonlarda önemlidir (Freeman ve Herron 2009). Küçük populasyonlarda hızlı gerçekleşen genetik sürüklenme altında her bir populasyon kendine özgü bir evrimsel yol izlemektedir (Freeman ve Herron 2009).

Küçük bir populasyonun ana populasyondan ayrılarak izole hale gelmesi durumunda, bu populasyon sınırlı bir gen havuzuna sahip olması nedeniyle zamanla ana populasyondan farklılaşmaktadır. Bu nedenle genetik sürüklenme küçük populasyonlarda daha etkilidir.

Genetik sürüklenme bir populasyondaki alel sıklığında değişime neden olmaktadır. Genetik sürüklenme evrime etki eden tek mekanizma olması durumunda, bir alel sabit hale gelirken, diğer aleller ise yok olacaktır. Aleller sabitlenmeye ya da yok olmaya doğru sürüklenince, populasyondaki heterozigotluk düşecektir (Freeman ve Herron, 2009).



Populasyon büyüklüğünün dışında çevresel faktörler ya da doğal afetler genetik sürüklenmeye etki edebilmektedir. Örneğin; bir çevreye bir ya da birkaç bireyin yayılmasıyla ya da bir populasyonu hemen hemen yok eden bir felaketten sonra bireylerin küçük bir seti baskın hale gelebilir. Böyle bir kurucu etkinin sonucunda populasyon orijinal olandan genetik olarak farklı olmaktadır (Moore ve ark., 2011).

Kestane kanseri hastalığına neden olan *Cryphonectria parasitica* etmenindeki genetik çeşitliliğin Asya kıtasına göre Kuzey Amerika'da çok düşük olması muhtemelen böyle bir kurucu etkinin yansımasıdır (Boddy, 2016).

2. 5. Çevresel değişimler

İklim değişimi bitki patojenlerinin evriminde etkili bir rol oynayabilmektedir. İklim değişimi nedeniyle konukçu ve patojenin coğrafik dağılımında, konukçu-patojen interaksiyonunun fizyolojisinde ve ürün kayıplarında değişimler ortaya çıkmaktadır (Coakley ve ark., 1999). İklim değişiminin etkisiyle patojenlerin coğrafik dağılımının genişlemesi izole kalmış patojenlerle diğer patojenlerin temas etmesine neden olabilmektedir. İki coğrafik olarak izole patojen ya da bir patojen ve bir saprofit arasındaki genetik değişimin yeni enzimlerin, toksinlerin ya da virulans bölgelerinin elde edilmesine ve ekstrem durumlarda süperpatojenin ortaya çıkmasına sebep olabileceği belirtilmektedir (Brasier, 1995).

Sadece tek bir enzim ya da toksin sisteminin elde edilmesinin patojenlerin virulansı üzerinde etkili olabileceği ve patojenlerin konukçusu olmayan bitkileri enfekte etmesini sağlayabileceği belirlenmiştir. Örneğin; bezelyenin patojeni olan *Nectria haematococca* Berk. & Broome'nın bazı genleri pisatin fitoaleksininin detoksifiye eden pisatin demetilase (pda) kodlamaktadır. Pda kodlayan genler mısırdaki patojen olan *Cochliobolus heterostrophus* Drechsler'a aktarıldığında, *Cochliobolus heterostrophus*'un bezelyeyi enfekte ettiği belirlenmiştir (Schäfer ve ark., 1989).

Ophiostoma novo-ulmi Brasier ise karaağaçlarda solgunluğa neden olan cerato-ulmin toksinini üretmektedir (Brasier, 1995). *O. novo-ulmi* cerato-ulmin geni yapay olarak *O. quercus* (Georgev.) Nannf.'a transfer edildiği zaman, *O. quercus* karaağacın solgunluk patojeni haline gelmiştir (Del sorbo ve ark., 2000).

Patojenin yeni konukçu populasyonları, yeni vektörler, yeni rakipler, farklı iklim gibi yeni biyotik ve abiyotik etkilere ani maruz kalması evrimini hızlandırabilmektedir (Santini ve Ghelardini, 2015).

Bir bölgeye yeni giren bitki patojenlerinin genellikle kısa hayat döngülerinde yayılma yetenekleri oldukça gelişmiştir. İklim değişiminin bu istilacı patojenlerin yayılmasını kolaylaştırdığı tahmin edilmektedir (Dukes ve

Mooney, 1999). Patojenin yeni bölgeye yerleşmesini patojenin hayatta kalma yeteneği, yeni çevrede konukçu fizyolojisi ve ekolojisindeki herhangi değişime de etkilemektedir (Coakley ve ark., 1999). Ayrıca patojenlerin yeni bir çevrede yeni yabancı konukçuları enfekte etmeleri bitki patojenlerinin evrimi için büyük bir fırsat sunmaktadır (Santini ve Ghelardini, 2015).

Düşük kış sıcaklığı patojen populasyonlarının azalmasında oldukça etkili iken iklim değişimi nedeniyle daha ılıman kış sıcaklıklarının yaşanması durumunda, patojenin kışlama başarısının ve hastalık şiddetinin artacağı, patojenin daha kuzey kesimlere ve daha yüksek rakımlara yayılabileceği tahmin edilmektedir (Santini ve Ghelardini, 2015).

İklim değişimine neden olan en önemli sera gazlarından olan CO₂'deki artış bitkilerin gelişimindeki değişimlere bağlı olarak patojen populasyonlarında değişimlere neden olabilmektedir. CO₂'deki artış patojenler tarafından enfekte edilebilecek bitki biyokütlesinde (sürgün, yaprak, çiçek ve meyve üretiminde) artışa, yapraktaki stoma yoğunluğunun azalmasına neden olacaktır. Bitkilerin daha fazla gelişmeleri daha fazla bitki artığının oluşmasına bu da nekrotrofik patojenlerin hayatta kalma olasılığının artmasına neden olabilecektir. Bitkilerin gelişme periyotlarının kısalması ve hızlı olgunlaşmaları biyotrofik patojenlerin enfeksiyon periyodunun azalmasına neden olurken, nekrotrofik patojen populasyonlarının artmasına neden olabilecektir. Stoma açıklığının azalması pas, külleme ve bazı nekrotroflar gibi stomayı istila eden patojenleri engelleyebilir. Kök biyokütlesindeki artış mikoriza ya da toprak patojenleri tarafından enfekte edilebilecek doku miktarını arttıracaktır (Ghini ve ark., 2008). Bazı durumlarda mikoriza ve bitkiler arasındaki simbiyotik ilişki bitkinin daha güçlü gelişmesini sağlayarak patojen kaynaklı zararların azalmasını sağlayabilir.

CO₂ konsantrasyonunun artmasının aynı zamanda patojenlerin populasyonu üzerine doğrudan etkisi bulunmaktadır. Örneğin; *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc. izolatlarının 700 ppm CO₂ konsantrasyonda populasyon boyutları ve verimliliğinin arttığı belirlenmiştir (Chakraborty ve Datta, 2003).

Ani çevresel değişimler ise patojenlerin mikroevrim geçirmelerine neden olabilmektedir. Özellikle *Ascomycota* bölümündeki fungusların ani çevresel değişim koşulları altında kaldıkları zaman mikroevrim geçirebildikleri belirtilmektedir (Brasier, 1995). Böyle koşulların süresiz seçilime (episodic selection'a) neden olduğu belirtilmektedir.

Süresiz seçilim basitçe tanımlanacak olursa bir türün populasyon yapısında önemli bir değişime sebep olabilecek herhangi bir ani çevresel bozulmanın etkisidir



(Brasier, 1995). Bu genetik bir tanımdan ziyade ekolojiktir. Kaynak ulaşılabilirliği ya da kalitesinde değişimler, yeni konukçu ya da vektörlere maruz kalmak, bir rekabetin olması, ani iklim değişimi süreksiz seçilime neden olabilmektedir (Brasier, 1995).

2. 6. Rekombinasyon

Bitki patojenlerindeki rekombinasyon ya eşeyli üreme ya da fungal hifler arasındaki anastomosis yoluyla çekirdek ve sitoplazmik materyalin değişebileceği somatik hibridizasyon süreciyle eşeysiz olarak meydana gelmektedir. Anastomosis aynı zamanda organeller, plazmitler, virüsler ve ekstra nükleer DNA'nın değişim olasılığını da arttırmaktadır (Burdon ve Silk, 1997). Rekombinasyon patojen populasyonundaki genetik çeşitliliği arttırabilmektedir. Ancak hem türler arasında hem de tür içinde rekombinasyonun önemi değişebilmektedir (Burdon ve Silk, 1997).

2. 6. 1. Eşeysiz rekombinasyon

Genetik varyasyon başlıca genetik olarak farklı bireyler arasında eşeyli üremeye gerçekleşmektedir. Ancak eşeysiz rekombinasyonunda funguslarda genetik çeşitliliğe neden olabileceği düşünülmektedir (Brasier, 2000). Örneğin; *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* Eriksson patojeni kompleks ırklar oluştururken farklı virulans genlerini biriktirmektedir. İrklar tanımlanmamış ırklardan mutasyon yoluyla ya da önceden var olan ya da sonradan ortaya çıkmış olan iki ırkın rekombinasyonu oluşabilmektedir (Liu ve ark., 2017). Somatik rekombinasyonun bu patojenin yeni ırklar oluşturmasını sağlayabileceği belirtilmektedir.

Eşeysiz üreme funguslarda bazı dezavantajlara neden olabilmektedir. Birincisi, eşeysiz üremenin baskın olduğu populasyonlarda çeşitlilik azalmaktadır (Burdon ve Silk, 1997). İkincisi, klonal populasyonlar bazen genomdaki yararlı mutasyonları rekombine edememektedirler. Üçüncüsü, zararlı mutasyonların geriye döndürülemez şekilde genomda birikmesine neden olabilmektedir (Möller ve Stukenbrock, 2017).

Heterokaryonlar eşeyli üreme ya da hifsel birleşme yoluyla meydana gelen iki ya da daha fazla genetik olarak farklı çekirdek içeren hücrelerdir. Genellikle benzer genotipe sahip ırklar arasında somatik birleşme ve heterokaryon oluşumu eşeyli üremeden bağımsız olarak meydana gelmektedir. Heterokaryosis yeteneğindeki bu ırklar vejetatif uyum grupları (vic) olarak adlandırılmaktadırlar.

Eğer farklı vic ırkları arasında uyumsuzluk varsa bu durumda anastomosis (hifsel birleşme) oluşmamaktadır. Vejetatif uyumsuzluk diğer hücrelere geçebilen çekirdek, mitokondri, plazmid ve virüslerden patojenleri koruyan bir savunma mekanizmasıdır (Agrios, 2005).

Vejetatif olarak uyumlu gruplar arasında virüslerin aktarılabilirdiği patojenlere örnek olarak *O. ulmi* (Buisman) Melin & Nannf. ve *Cryphonectria parasitica* (Murrill) M. E. Barr) verilebilir. *O. ulmi* (Buisman) Melin & Nannf. Avrupa'da yoğun epidemilere neden olduktan sonra beklenmedik bir şekilde yaygınlığı düşmüştür. Bu düşüşte patojen populasyonunda virüslerin yayılmasının etkili olabileceği düşünülmüştür. Yani virüslerin patojen populasyonunda yayılması virulansın kaybedilmesine neden olmuş olabilir. Avrupa'dan elde edilmiş *Ophiostoma ulmi* ve *O. novo-ulmi* izolatlarındaki virüsler karşılaştırıldığında bunların RNA sekanslarının çok yakın benzerlik göstermeleri nedeniyle *O. novo-ulmi* patojenindeki virüslerin de *O. ulmi*den transfer edilmiş olabileceği belirtilmiştir (Brasier, 2001).

Vejetatif olarak uyumlu ırklar arasında virüslerin aktarılması, patojenin virulansını düşürdüğü için biyolojik mücadele çalışmalarında kullanılabilir. Örneğin; kestane kanseri hastalığı etmeni (*Cryphonectria parasitica* (Murrill) M. E. Barr) virüs ile enfekte olduğunda virulansı azalarak hipovirulent ırka dönüşmektedir. Ancak bunun için virulent ırk ve hipovirulent ırk arasında uyumlu bir anastomosis gerçekleşmelidir. Eğer uyumsuz bir etkileşim meydana gelirse anastomosis gerçekleşmemekte ve virüs aktarılamamaktadır. Hipovirulans bu patojenin biyolojik kontrol çalışmalarında kullanılmaktadır (Milgroom ve Cortesi, 2004; Akıllı ve ark., 2011).

2. 6. 2. Paraseksüel rekombinasyon

Paraseksüel döngü eşeyli döngüyle hemen hemen aynı etkilere sahiptir (Moore ve ark., 2011). Paraseksüel rekombinasyonda mayoz olmadan bireyler arasında genetik materyal transferi gerçekleşmektedir (Stukenbrock, 2016). Paraseksüel döngü anastomosis ile başlamakta ve çok çekirdekli hücreler oluşmaktadır. (Schardl ve Craven, 2003). Eğer haploid çekirdekler birleşirse diploid heterozigot bir çekirdek oluşmaktadır. Mitoz bölünme aşamasında homolog kromozom segmentlerinin kazara eşleşmesinden dolayı nadiren crossing-over gerçekleşebilmektedir. Mitotik crossing-over ı takiben bir heterokaryondaki genetik olarak farklı haploid çekirdeklerin birleşmesi ve haploidizasyonun tamamlanması paraseksüel döngü olarak adlandırılmaktadır (Moore ve ark., 2011).

2. 6. 3. Eşeyli rekombinasyon

Eşeyli rekombinasyon ökaryotik organizmalarda genetik çeşitliliğe katkı yapmasına rağmen, bazı patojenlerde eşeyli üreme nadiren görülmektedir. Bazı organizmalarda ise eşeyli üreme tespit edilememiştir.

Fungusların eşeyli üremesi tipik olarak bir ya da daha fazla mating-tip bölgesi içeren küçük ribozomal



bölgeler tarafından düzenlenmektedir (Whittle ve Johannesson, 2011).

Funguslarda eşeyli olarak üreyen türler heterotallik (farklı tallus üzerinde erkek ve dişi üreme organları bulunmaktadır) ya da homotallik (aynı tallus üzerinde erkek ve dişi üreme organları bulunmaktadır) olabilmektedir.

Eşeyli üreme *Zymoseptoria pseudotritici* B. McDonald, Stukenbrock & Crous hibrit türünün ortaya çıkmasında ve evriminde, *P. graminis* f. sp. *tritici*'nin populasyon çeşitliliğinin artmasında etkili olmuştur (Stukenbrock ve ark., 2012). Aynı zamanda *O. novo-ulmi*, *C. parasitica* gibi önemli patojenlerdeki vejetatif uyumsuzluk tiplerinin sayısının artmasına neden olmaktadır. Örneğin; *C. parasitica* epidemileri başlangıçta 1 vejetatif uyumsuzluk tipi tarafından oluşturulurken, eşeyli üreme sonucunda hastalığa neden olan vejetatif uyumsuzluk tiplerinin sayısında artış meydana gelmiştir (Burdon ve Silk, 1997).

2. 7. Mutasyonlar

Mutasyon bir organizmanın genetik materyalinin ani ve kalıcı değişimidir. Mutasyonlar delesyon, inversiyon, insersiyon ya da transpozon elementler yoluyla meydana gelebilmektedir. Ortalama olarak her jenerasyonda bir milyonda bir mutasyon meydana gelmektedir (Agrios, 2005).

Mutasyonların etkisi üçe ayrılabilir. Birincisi, belirli mutasyona sahip olan bireylerde etkisi olmayabilir. İkincisi, mutasyonlar bireyin hayatta kalması ya da üremesini azaltabilir. Üçüncüsü mutasyonlar birey için yararlı olabilir ve bireyin uyum gücünü artırabilir (Möller ve Stukenbrock, 2017).

Mayoz sadece var olan alelleri yeni kombinasyonlar oluşturacak şekilde karıştırırken, mutasyon tamamen yeni aleller ve yeni genler vermektedir. Funguslarda sıklıkla görülen (Moore ve ark., 2011) gen duplikasyonları da olası en önemli yeni gen kaynağıdır (Freeman ve Herron, 2009).

Mutasyonlar evrim için genetik ham materyal sağladıkları için önemlidirler. Haploit genomların hızlı replikasyonu mutasyon yoluyla evrimi hızlandırabilir (Schardl ve Craven, 2003). Enzim kodlayan bir lokustaki mutasyon ise, enzimin değişmiş bir formunu üreten bir allele sonuçlanmaktadır (Agrios, 2005). Ekstranükleer DNA'da mutasyon meydana geldiği zaman, çoğu patojen daha önce gerçekleştiremediği (ya da gerçekleştirdiği) fizyolojik bir süreci gerçekleştirme yeteneği kazanmakta (ya da kaybetmektedir) (Agrios, 2005).

Mutasyonlar birçok patojen populasyonunda varyasyonun oluşmasına neden olduğu gibi yeni patotiplerin oluşmasına da neden olmaktadır. Örneğin *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Eriksson & Henning'nin yeni

patotiplerinin çoğu sadece bir ya da iki virulans genindeki mutasyonlar sayesinde oluşmuştur (Burdon ve Silk, 1997).

2. 7. 1. Poliploidi

Poliploidi kromozomların üç ya da daha fazla setine sahip olma durumudur. Poliploit organizmalar tetraploit (4n), heksaploit (6n), oktoploit (8n) veya daha fazla kromozom takımına sahip olabilirler. Poliploit populasyonlar genomlar duplike olduğunda ve çoğu kromozom zaman içinde yitirilmeden tutulduğunda meydana gelmektedir (Freeman ve Herron, 2009).

Hibridizasyonla yakından ilişkili bir süreç olan poliploidi mutasyonun özel bir sınıfını temsil etmektedir (Otto ve Whitton, 2000; Albertin ve Marullo, 2012).

Bitkiler, hayvanlar ve funguslar yanında, diğer ökaryotik taksonlarda evrimsel hikayeleri süresince bir ya da daha fazla poliploidizasyon olayı meydana gelmiştir (Albertin ve Marullo, 2012). Çok yıllık bitkiler ve böceklerde poliploidinin daha sık görülmesinin nedeni, yaşam sürelerinin yüksek olmasına bağlı olarak nadir olayların meydana gelme olasılığının da yüksek olmasından kaynaklanabilir (Otto ve Whitton, 2000).

Poliploidinin ökaryot evrimini şekillendiren önemli bir süreç olduğu düşünülmektedir (Wendel, 2000). Ancak funguslarda poliploidi nadiren görülmektedir. *Ascomycota* bölümündeki *Pezizomycotina* ve *Saccharomycotina* alt bölümlerinde, *Oomycetes* sınıfında yer alan *Phytophthora* cinsinde ve *Basidiomycota* bölümü içerisinde poliploid türler bulunmaktadır (Albertin ve Marullo, 2012).

2. 7. 2. Transpozonlar

Transpozonlar bir kromozom bölgesinden diğerine hareket edebilen tekrar eden genomik dizilerdir. Transpozonlar replikasyon şekillerine göre iki ana gruba ayrılmaktadır. DNA transpozonları bir RNA aracısı olmaksızın kes-yapıştır mekanizmasıyla doğrudan hareket ederken, retrotranspozonlar RNA aracılı kopyala-yapıştır mekanizmasıyla hareket etmektedir.

Ökaryotik genom evriminin ana oyuncularından olan transpozonlar (Bowen ve Jordan, 2002) genellikle fungus genomunun %20'sinden azını oluşturmaktadır (Aguileta ve ark., 2009). Eşeyli üreyen populasyonlarda, transpozonlar mayoz süresince aktarılabilirken eşeysiz üreyenlerde yeni transpozonların elde edilme olasılığı daha düşüktür.

Transpozon elementler bir konukçu hücresi genomunu istila ederek replike olmaktadır. Konukçu hücresine zarar verebilen fonksiyonel olarak önemli DNA'yı yerleştirebilmektedirler. Funguslar ise transpozon elementleri sessizleştirmek için genom savunma mekanizmalarına sahiptir. Bu genom savunma mekanizmaları, DNA metilasyonu, heterokromatin, tekrar



eden uyarılmış nokta mutasyonu (RIP) ve RNA interferans'dır (Möller ve Stukenbrock, 2017). Örneğin; RIP, mayozdan önce yeterli uzunluktaki DNA'nın benzer bölgelerinde sitozin bazını timine dönüştürmektedir (Hane ve ark., 2011). RIP mutasyonları genellikle sekansta stop kodonları oluşturmaktadır (Daverdin ve ark., 2012). Bu da transpozonların ifadesini engellemektedir.

Transpozon elementler muhtemelen patojen popülasyonlarında genetik çeşitliliğe katkı sağlayan faktörlerden birisidir. Genomdaki değişiklikler organizmalarda kompleks ırkların oluşmasına, ve çeşitli toksin genleri ve patojenisite faktörlerinin girişine, amplifikasyonuna ve çeşitlenmesine imkan sağlamaktadır. Aynı zamanda genomun daha esnek olmasını sağlayan transpozonlar, Raffaele ve Kamoun (2012) tarafından önerilen atla ya da öl modeli modeline göre, patojenlerin yeni konukçuları enfekte edebilmelerini sağlayabilmektedir (Manning ve ark., 2013).

Fungus genomundaki transpozon istilaları aynı zamanda bazı gen ailelerinde genişleme ve kromozom sayısı dahil genom yapısındaki önemli değişimler ile sonuçlanabilir. Patojenik funguslar yüksek derecede genom esnekliği ve değişken genom yapısı göstermektedirler. Genom esnekliğine katkı sağlayan olayların çoğu aynı zamanda patojen virulansının değişmesine de katkı sağlamaktadır (Manning ve ark., 2013). Genom esnekliğine neden olan transpozonlar patojenlerin virulans genlerini içerebilmektedir. Nitekim, bitki patojeni fungusların genom tabanlı çalışmaları, virulansla ilgili genlerin tipik olarak transpozon elementlerince zengin bölgeler ya da spesifik kromozomlar üzerinde konumlandığını göstermiştir (Möller ve Stukenbrock, 2017).

Yüksek derecede adaptasyon yeteneği olan esnek genomlar, genom boyutunun büyümesiyle sonuçlanabilen, genellikle nispeten yüksek miktarda tekrar eden DNA'ya sahiptirler. Bütün türler genişlemiş genomlara sahip olmamasına rağmen, kamçılı bitki patojenlerinin bir kısmı tekrar eden DNA ve önemli derecede artan genom boyutuyla karakterize edilmektedir (Dong ve ark., 2015).

Tartışma

Patojenlerin evrimine birden fazla faktör etki edebilmektedir. Örneğin, muz üretimini etkileyen en önemli hastalık olan (O'Donnell ve ark., 1998), Panama hastalığı ya da *Fusarium solgunluğu* hastalığına neden olan polifiletik orijinli *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*' (E.F. Smith) Snyder & Hansen'nin evriminde konukçu ile birlikte evrimleşme, yatay gen transferi ve eşeyli rekombinasyonun etkili olduğu belirtilmektedir (Fourie ve

ark., 2009). Bu nedenle patojenlerin evrimsel hikayesinin ortaya konulabilmesi için çok yönlü çalışmalara ihtiyaç duyulmaktadır. Filogenetik analizler, karşılaştırmalı genom analizleri, enzim ve protein analizleri gibi fungusların evrimsel süreçleri hakkında bilgi verebilecek yöntemlerin kombine edilmesi, fungus bölüm/takım/türlerinin evrimsel olarak farklılaşması hakkında yeni bilgilerin elde edilmesini sağlayabilmektedir.

Özellikle karşılaştırmalı genom analizleri patojenler ve patojen ırkları arasındaki farklılık ve benzerliklerin ortaya çıkarılmasını sağlamaktadır. Bu analizlerle fungus türlerinin genom büyüklükleri karşılaştırılabilen, patojenik ve nonpatojenik izolatların karşılaştırılması virulanslıkla ilgili bölgelerin tespit edilmesini sağlayabilmektedir. Aynı zamanda toksin üretiminden sorumlu olan genlerin kaybı nedeniyle patojenin avirulans olduğuna dair değerlendirmeler yapılabilmektedir.

Patojenlerin evrimi üzerine etki eden mekanizmalar yeni türlerin ortaya çıkmasına neden olabilmektedir. Hibridizasyon hibrit türlerin ortaya çıkmasına neden olurken, patojenlerin virulansı üzerine etki edebilen transpozonlar ise genom boyutunda ve varyasyonunda artışlara neden olarak yeni türlerin ortaya çıkmasını sağlayabilmektedir.

Bitki patojenlerinin evrimsel hikayesi tarımsal alanlardaki önemli patojenlerin hem tanınması hem de kontrol edilmesine yönelik önemli bilgiler sağlayabilmektedir. Araştırmacılara göre; patojen popülasyonundaki varyasyonun düzeyi ve evrimsel hikayesi hastalığın dayanıklılık genleri yoluyla kontrolü hakkında fikir verebilmektedir. Örneğin *F. oxysporum* f. sp. *ciceris* Matuo & K. Sato 'in monofiletik ya da polifiletik orijinli olup olmasının genetik dayanıklılık yoluyla hastalığın kontrol edilebilmesi üzerine doğrudan sonuçları bulunmaktadır (Jiménez-Gasco ve ark., 2004).

Patojenlerin evrimine etki eden mekanizmalar konukçu aralığı daha geniş olabilen yeni agresif ırkların ya da hibritlerin ortaya çıkmasına, genetik çeşitliliğin artmasına, vejetatif uyumsuzluk tiplerinin genişlemesine neden olabilmektedir. Bu durumlar da patojenlerin kontrolünü zorlaştırabilmektedir. Örneğin; kestane kanseri hastalığına neden olan *C. parasitica* patojeninin eşeyli üremesi sonucu genişleyen ve çeşitliliği, virüsün taşınmasını sınırlandırdığı için patojenin hipovirülent ırklarıyla yürütülen biyolojik mücadele çalışmalarının başarısını olumsuz yönde etkileyebilmektedir (Milgroom ve Cortesi, 2004). Agresif ırkların oluşması ise dayanıklılığın kırılması nedeniyle dayanıklı çeşitlerle mücadelenin etkisini azaltmaktadır.

Günümüzde dayanıklı çeşitlerin kullanılması bitki hastalıklarının kontrolündeki en pratik ve düşük maliyetli stratejilerden biri olarak kabul edilmektedir. Ancak,



patojen popülasyonundaki varyasyonun düzeyi hastalığın yönetiminde dayanıklı çeşitlerin etkinliğinin sınırlandırılmasına neden olabilmektedir. Diğer taraftan, hastalığa dayanıklı çeşitler elde etmek için araştırmacılar tarafından geliştirilmiş olan hibrit çeşitlerin konukçu aralığı daha geniş olan hibrit patojenin ortaya çıkmasına neden olabileceği ispatlanmıştır. Bu nedenle, dayanıklı çeşitler elde etmede kullanılacak bitkilerin seçilmesinde daha dikkatli olunması tavsiye edilmektedir (Menardo ve ark., 2016).

Dayanıklı bitki elde etmek için yürütülen ıslah çalışmaları sonucunda bitki hedef alellerinin çeşitlenmesi aynı zamanda patojendeki efektörlerin değişmesine ve çeşitlenmesine neden olmaktadır. Evrimsel mekanizmalardan birlikte evrimleşmenin etkili olduğu bu olayda tarımsal ekosistemlerde patojen daha hızlı ırk oluşturmaktadır. Bu durumun oluşmasında, hastalığın ırklarına karşı sürekli olarak yeni dayanıklı çeşitlerin geliştirilmesinin etkili olabileceği düşünülmektedir (Brown ve Tellier, 2011). Bu durumda hastalıkla mücadelede sadece dayanıklı çeşitlerin kullanılması hastalığın uzun vadeli kontrolünde etkili olmamakta ve patojenin virulansı yüksek olan yeni ırklarını oluşturmalarını sağlayabilmektedir. Ayrıca günümüzde fungusitlerin tek yönlü olarak ve yoğun olarak kullanılması nedeniyle fungusit dayanıklılığı problemleri artmaktadır. Bu nedenle hastalıkla mücadele entegre mücadele programlarının geliştirilmesi gerekmektedir. Ayrıca insanoğlunun patojenlerin evrimi üzerindeki etkilerini azaltmak amacıyla, dayanıklı çeşite karşı patojenin yeni ırk ya da hibrit tür oluşturma olasılığının araştırılması gerekmektedir. Patojenin evriminin yavaşlatılmasında alternatif mücadele yöntemlerinin de kullanılması tavsiye edilebilir. Örneğin patojenlerin virulans genleri ya da patojenin hayatıyetini etkileyen diğer genlerin hedef alınarak sessizleştirildiği RNA interferans yakın gelecekte hastalıkların mücadelesinde yaygın olarak kullanılabilir. Patojenlerin coğrafik olarak yer değiştirmesi insanoğlunun etkisiyle de muhtemelen oldukça artmış ve hızlanmıştır. Bu durumda izole kalmış patojenlerin birbirleriyle etkileşmesiyle gen akışının meydana gelmesi tarımsal açıdan risk oluşturabilecek patojen ırklarının yayılmasına neden olabilmektedir. Bu nedenle patojenlerin yeni bölgelere girerek yayılmasını ve ürün kayıplarının artmasını engellemek için gerekli önlemler

alınmalıdır. Özellikle karantinaya tabi olan patojenlerde ülkeye girişin ya da ülke içerisinde yayılmanın engellenmesi için gerekli olan eradikasyon tedbirlerinin uygulanması önemlidir.

Bazı patojenlerde yeni ırklar eşeyli üremenin gerçekleştiği ara konukçular üzerinde olmaktadır. Bu hastalıklarla mücadelede ara konukçuların ortadan kaldırılması patojenin hayat çemberinin kırılarak ilk enfeksiyonların oluşmasını engellemektedir. Aynı zamanda eşeyli üreme yoluyla patojenin yeni ırklarını oluşturmaları engellenmektedir. Örneğin; kara pasın (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) ara konukçusu olan *Berberis* bitkisinin olduğu Kayalık dağları doğusunda, 1930'dan beri yürütülen *Berberis* eradikasyon çalışmaları neticesinde kara pasın eşeyli üremesinin engellenmesi, bu alanda kara pasın patotip sayısının azalmasına neden olmuş ancak eradikasyon çalışmalarına rağmen patojen tamamen yok edilememiştir (Burdon ve Silk, 1997; Boddy, 2016). Patojenin tamamen yok edilememesi hava yoluyla patojenin sporlarının bölgeye ulaşmasından kaynaklanabilir.

Hava yoluyla uzak mesafelere yayılabilen bir patojen olması nedeniyle popülasyonlar arasında gen akışının oluşabilmesi, eşeyli üreme ve virulans genlerindeki mutasyonlar sonucunda yeni ırkların oluşması bu patojenin mücadelesini zorlaştırmaktadır. Bu nedenle hava yoluyla yayılabilen ırkların ülkeye girişini ve yeni ırk oluşumlarını takip edebilmek için rutin olarak ırk belirleme çalışmalarının gerçekleştirilmesi gerekmektedir.

Evrim yaşamın başlangıcından beri bütün yaşayan canlılarda olduğu gibi gelecekte de çeşitli mekanizmalarla patojenlerin gelişmesine, yeni koşullara adapte olmalarına, ya da yok olmalarına neden olabilecektir. Evrimin yaşamın başlangıcından beri devam eden bir süreç olduğu göz önünde bulundurulduğunda, günümüzde elde edilen bilgi birikimleri ışığında, fungusların hızlı bir şekilde evrim geçirerek yeni ırklarını oluşturmalarını ya da konukçu aralığı daha geniş olan hibrit türlerini oluşturmalarını engellemeye yönelik mücadele programlarının geliştirilebileceği düşünülmektedir.

Teşekkürler

Katkılarından dolayı Prof. Dr. Aziz KARAKAYA'ya teşekkür ederim.



Kaynaklar

- Agrios, G. (2005). *Plant Pathology (5th)*. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- Aguilera, G., Hood, M. E., Refre'gier, G. ve Giraud, T. (2009). Genome evolution in plant pathogenic and symbiotic fungi, In: *Advances in botanical research*. Kader, J. C. and Delseny, M. (eds), Elsevier, 49. 152-180, USA.
- Akilli, S., Katirciođlu, Y. Z. ve Maden, S. (2011). Biological control of chestnut canker, caused by *Cryphonectria parasitica*, by antagonistic organisms and hypovirulent isolates. *Turk. J. Agric. For.*, 35, 515-523.
- Albertin, W. ve Marullo, P. (2012). Polyploidy in fungi: evolution after whole-genome duplication. *Proc. Royal Soc.*, 279, 2497-2509.
- Anonymous. (2015). <http://www.fungaltaxonomy.org>.
- Badouin, H., Gladioux, P., Gouzy, J., Siguenza, S., Aguilera, G., Snirc, A., Le Prieur, S., Jeziorski, C., Branca, A. ve Giraud, T. (2017). Widespread selective sweeps throughout the genome of model plant pathogenic fungi and identification of effector candidates. *Mol. Ecol.*, 26, 2041-2062.
- Berbee, M. L. ve Taylor, J. W. (2010). Dating the molecular clock in fungi-how close are we?. *Fungal. Biol. Rev.*, 24, 1-16.
- Brasier, C. M., Cooke, D. E. L. ve Duncan, J. M. (1999). Origin of a new *Phytophthora* pathogen through interspecific hybridization. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 96 (10) 5878-5883.
- Boddy, L. (2016). *Genetics – Variation, Sexuality, and Evolution in The Fungi (Third Edition)*, 99-139 Academic Press.
- Bowen, N. J. ve Jordan, I. K. (2002). Transposable elements and the evolution of eukaryotic complexity. *Curr. Issu. Mol. Biol.*, 4, 65-76.
- Brasier, C. (2000). The rise of the hybrid fungi. *Nature*, 405 (6783), 134-135.
- Brasier, C. M. (2001). Rapid evolution of introduced plant pathogens via interspecific hybridization. *BioSci.*, 51 (2) 123-133.
- Brown, J. K. M. ve Tellier, A. (2011). Plant-parasite coevolution: bridging the gap between genetics and ecology. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 49, 345-67.
- Boddy, L. (2016). *Genetics – Variation, Sexuality, and Evolution*, In: *The Fungi (Third Edition)*, 99-139, Elsevier Academic Press.
- Burdon, J. J., Marshall, D. R., Luig, N. H. ve Gow, D. J. S. (1982). Isozyme Studies on the Origin and Evolution of *Puccinia graminis f. sp. tritici* in Australia. *Aust. J. Biol. Sci.*, 35, 231-8.
- Burdon, J. J. ve Silk, J. (1997). Sources and patterns of diversity in plant-pathogenic fungi. *Phytopathol.*, 87 (7) 664-669.
- Camacho, J. P. M., Sharbel, T. F. ve Beukeboom, L. W. (2000). B-chromosome evolution. *Trans. Royal Soc. B*, 355, 163-178.
- Chakraborty, S. ve Datta, S. (2003). How will plant pathogens adapt to host plant resistance at elevated CO₂ under a changing climate?. *New Phytol.*, 159, 733-742.
- Chang, Y., Wang, S., Sekimoto, S., Aerts, A. L., Choi, C., Clum, A., LaButti, K. M., Lindquist, E. A., Ngan, C. Y., Ohm, R. A., Salamov, A. A., Grigoriev, I. V., Spatafora, J. W. ve Berbee, M. L. (2015). Phylogenomic analyses indicate that early fungi evolved digesting cell walls of algal ancestors of land plants. *Genome. Biol. Evol.*, 7 (6) 1590-1601.
- Chang, T. C., Salvucci, A., Crous, P. W. ve Stergiopoulos, I. (2016). Comparative Genomics of the Sigatoka Disease Complex on Banana Suggests a Link between Parallel Evolutionary Changes in *Pseudocercospora fijiensis* and *Pseudocercospora eumusae* and Increased Virulence on the Banana Host. *PLoS Genet.*, 12 (8) : e1005904.
- Croll, D. ve McDonald, B. A. (2012). The accessory genome as a cradle for adaptive evolution in pathogens. *Plos Pathogens*, 8 (4).
- Coakley, S. M., Scherm, H. ve Chakraborty, S. (1999). Climate change ve plant disease management. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 37, 399-426.
- Daverdin, G., Rouxel, T., Gout, L., Aubertot, J. N., Fudal, I., Meyer, M., Parlange, F., Carpezat, J. ve Balesdent M. H. (2012). Genome structure ve reproductive behaviour influence the evolutionary potential of a fungal phytopathogen. *Plos Pathogens*, 8 (11) 1-15.
- Del Sorbo, G., Scala, F., Parella, G., Lorito, M., Comparini, C., Ruocco, M. ve Scala, A. (2000). Functional expression of the gene *cu*, encoding the phytotoxic hydrophobin cerato-ulmin, enables *Ophiostoma quercus*, a nonpathogen on elm, to cause symptoms of Dutch elm disease. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 13, 43-53.
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species* (Columbia Univ. Press, New York).
- Dong, S., Raffaele, S. ve Kamoun S. (2015). The two-speed genomes of filamentous pathogens: waltz with plants. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 35, 57-65.
- Dukes, J. S. ve Mooney, H. A. (1999). Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution*, 14(4), 135–139.
- Freeman, S. ve Herron, J. C. (2009). *Evrimsel Analiz*. Palme, 838.
- Friesen, T. L., Stukenbrock, E. H., Liu, Z., Meinhardt, S., Ling, H., Faris, J. D., Rasmussen, J. B., Solomon, P. S., McDonald, B. A. ve Oliver, R. P. (2006). Emergence of a new disease as a result of interspecific virulence gene transfer. *Nat. Genet.*, 38: 953-956.
- Fourie, G., Steenkamp, E. T., Gordon, T. R. ve Viljoen, A. (2009). Evolutionary relationships among the *Fusarium oxysporum* f. sp. *ubense* vegetative compatibility groups. *Appl. Environm. Microbiol.*, 75 (14) 4770-4781.
- Ghini, R., Hamada, E. ve Bettiol, W. (2008). Climate change and plant diseases. *Sci. Agri*, 65, 98-107.



- Gilroy, E. M., Breen, S., Whisson, S. C., Squires, J., Hein, I., Kaczmarek, M., Turnbull, D., Boevink, P. C., Lokossou, A., Cano, L. M., Morales, J., Avrova, A. O., Pritchard, L., Randall, E., Lees, A., Govers, F., van West, P., Kamoun, S., Vleeshouwers, V. G., Cooke, D. E. ve Birch P. R. (2011). Presence/absence, differential expression and sequence polymorphisms between PiAVR2 and PiAVR2-like in *Phytophthora infestans* determine virulence on R2 plants. *New Phytologist*, 191 (3) 763-776.
- Gregory, T. R. (2009). Understanding Natural Selection: Essential Concepts and Common Misconceptions. *Evo. Edu. Outreach*, 2, 156-175.
- Hane, J. K., Williams, A. H. ve Oliver, R. P. (2011). Genomic and comparative analysis of the class dothideomycetes, In: *Evolution of Fungi and Fungal-Like Organisms (The Mycota 14)*, Esser, K. (eds), Springer, 205-226.
- Hawksworth, D. L. (2012). Global species numbers of fungi: Are tropical studies ve molecular approaches contributing to a more robust estimate?. *Biodivers. Conserv.*, 21, 2425-2433.
- Hawksworth, D. L. ve Lücking, R. (2017). Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbiol Spectrum* 5(4): FUNK-0052-2016.
- Heckman, D. S., Geiser, D. M., Eidell, B. R., Stauffer, R. L., Kardos, N. L. ve Hedges, S. B. (2001). Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science*, 293, 1129-1133.
- Hibbett, D. S., Binder, M., Bischoff, J. F., Blackwell, M., Cannon, P. F., Eriksson, O. E., Huhndorf, S., James, T., Kirk, P. M., Lücking, R., Thorsten, L. H., Lutzoni, F., Matheny, P. B., McLaughlin, D. J., Powell, M. J., Redhead, S., Schoch, C. L., Spatafora, J. W., Stalpers, J. A., Vilgalys, R., Aime, M. C., Aptroot, A., Bauer, R., Begerow, D., Benny, G. L., Castlebury, L. A., Crous, P. W., Dai, Y. C., Gams, W., Geiser, D. M., Griffith, G. W., Gueidan, C., Hawksworth, D. L., Hestmark, G., Hosaka, K., Humber, R. A., Hyde, K. D., Ironside, J. E., Kõljalg, U., Kurtzman, C. P., Larsson, K. H., Lichtwardt, R., Longcore, J., Miadlikowska, J., Miller, A., Moncalvo, J. M., Mozley-Standridge, S., Oberwinkler, F., Parmasto, E., Reeb, V., Rogers, J. D., Roux, C., Ryvarden, L., Sampaio, J. P., Schüssler, A., Sugiyama, J., Thorn, R. G., Tibell, L., Untereine, W. A., Walker, C., Wang, Z., Weir, A., Weiss, M., White, M. M., Winka, K., Yao, Y. J. ve Zhang, N. (2007). A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Myc. Res.*, 111, 509-547.
- Honegger, R., Edwards, D., Axe, L. ve Strullu-Derrien, C. (2017). Fertile Prototaxites taiti: a basal ascomycete with inoperculate, polysporous asci lacking croziers. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 373.
- Hueber, F. M. (2001). Rotted wood-alga-fungus: the history and life of Prototaxites Dawson 1859. *Review of Palaeobotany and palynology*, 116, 123-158.
- James, T. Y., Kauff, F., Schoch, C. L., Matheny, P. B., Hofstetter, V., Cox, C., Celio, G., Gueidan, C., Fraker, E., Mialikowska, J., Lumbsch, H. T., Rauhut, A., Reeb, V., Arnold, E. A., Amtoft, A., Stajich, J. E., Hosaka, K., Sung, G-H., Johnson, D., O'Rourke, B., Crockett, M., Binder, M., Curtis, J. M., Slot, J. C., Wang, Z., Wilson, A. W., Schu"ßler, A., Longcore, J. E., O'Donnell, K., Mozley-Stveridge, S., Porter, D., Letcher, P. M., Powell, M. J., Taylor, J. W., White, M. M., Griffith, G. W., Davies, D. R., Humber, R. A., Morton, J., Sugiyama, J., Rossman, A. Y., Rogers, J. D., Pfister, D. H., Hewitt, D., Hansen, K., Hambleton, S., Shoemaker, R. A., Kohlmeyer, J., Volkmann-Kohlmeyer, B., Spotts, R. A., Serdani, M., Crous, P. W., Hughes, K. W., Matsuura, K., Langer, E., Langer, G., Untereiner, W. A., Lücking, R., Bue"del, B., Geiser, D. M., Aptroot, A., Diederich, P., Schmitt, I., Schultz, M., Yahr, R., Hibbett, D. S., Lutzoni, F., McLaughlin, D., Spatafora, J. ve Vilgalys, R. (2006). Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. *Nature*, 443, 818-822.
- Jiménez-Gasco, M. M., Navas-Cortés, J. A. ve Jiménez-Díaz, R. M. (2004). The *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris*/Cicer arietinum pathosystem: a case study of the evolution of plant-pathogenic fungi into races and pathotypes. *Int Microbiol.*, 7 (2) 95-104.
- Johnson, L. J., Johnson, R. D., Akamatsu, H., Salamiah, A., Otani, H., Kohmoto, K. ve Kodama, M. (2001). Spontaneous loss of a conditionally dispensable chromosome from the *Alternaria alternata* apple pathotype leads to loss of toxin production and pathogenicity. *Currents Genetics*, 40 (1), 65-72.
- Jones, M. D. M. ve Richards, T. A. (2011). Environmental DNA analysis and the expansion of the fungal tree of life, In: *Evolution of Fungi and Fungal-Like Organisms (The Mycota 14)*, Esser, K. (eds), Springer, 37-50, Heidelberg, Germany.
- Kirk, P. M., Cannon P. F., Minter, D. W. ve Stalpers J. A., (eds). (2008). *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi 10th edition*. Cromwell Press, Trowbridge, CABI Europe-UK.
- Liu, T., Wan, A., Liu, D. ve Chen, X. (2017). Changes of races and virulence genes in *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, the wheat stripe rust pathogen, in the United States from 1968 to 2009. *Plant Dis.*, 101(8) 1522-1532.
- Lo Presti, L., Lanver, D., Schweizer, G., Tanaka, S., Liang, L., Tollot, M., Zuccaro, A., Reissmann, S. ve Kahmann, R. (2015). Fungal effectors ve plant susceptibility. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 66, 513-545.
- Loron, C. C., François, C., Rainbird, R. H., Turner, E. C., Borensztajn, S. ve Javaux, E. J. (2019). Early fungi from the Proterozoic era in Arctic Canada. *Nature*, <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1217-0>.
- Ma, L. J., Van Der Does, H. C., Borkovich, K. A., Coleman, J. J., Daboussi, M. J., Di Pietro, A., Dufresne, M., Freitag, M., Grabherr, M., Henrissat, B., Houterman, P. M., Kang, S., Shim, W. B., Woloshuk, C., Xie, X., Xu, J. R., Antoniw, J., Baker, S. E., Bluhm, B. H., Breakspear, A., Brown, D. W., Butchko, R. A. E., Chapman, S., Coulson, R., Coutinho, P. M., Danchin, E. G. J., Diener, A., Gale, L. R., Gardiner, D. M., Goff, S., Kosack, K. E. H., Hilburn, K., Van, A. H.,



- Jonkers, W., Kazan, K., Kodira, C. D., Koehrsen, M., Kumar, L., Lee, Y. H., Li, L., Manners, J. M., Saavedra, D. M., Mukherjee, M., Park, G., Park, J., Park, S. Y., Proctor, R. H., Regev, A., Roldan, M. C. R., Sain, D., Sakthikumar, S., Sykes, S., Schwartz, D. C., Turgeon, B. G., Wapinski, I., Yoder, O., Young, S., Zeng, Q., Zhou, S., Galagan, J., Cuomo, C. A., Kistler, H. C. ve Rep, M. (2010). Comparative genomics reveals mobile pathogenicity chromosomes in *Fusarium*. *Nature*, 464, 367-373.
- Manning, V. A. ve Pveelova, I. (2013). Comparative genomics of a plant-pathogenic fungus, *Pyrenophora tritici-repentis*, reveals transduplication ve the impact of repeat elements on pathogenicity ve population divergence. *G3 (Bethesda)*, 3 (1) 41-63.
- Menardo, F., Praz, C. R., Wyder, S., Ben-David, R., Bourras, S., Matsumae, H., McNally, K. E., Parlange, F., Riba, A., Roffler, S., Schaefer, L. K., Shimizu, K. K., Valenti, L., Zbinden, H., Wicker, T. ve Keller, B. (2016). Hybridization of powdery mildew strains gives rise to pathogens on novel agricultural crop species. *Nature Genetics*, 48(2) 201-205.
- Milgroom, M. G. ve Cortesi, P. (2004). Biological control of chestnut blight with hypovirulence: a critical analysis. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 42, 311-338.
- Mitreva, M., Smant, G. ve Helder, J., (2009). Role of horizontal gene transfer in the evolution of plant parasitism among nematodes. *Met. Mol. Biol.*, 532, 517-535.
- Moore, D., Robson, G. D. ve Trinci, A. P. J. (2011). *21st century guidebook to fungi*, Cambridge University Press, UK.
- Möller, M. ve Stukenbrock, E. H. (2017). Evolution ve genome architecture in fungal plant pathogens. *Nature Rev. MicroBiol.*, 15(12) 756-771.
- Newcombe, G., Stirling, B., Mcdonald, S. ve Bradshaw, H. D. (2000). *Melampsora ×columbiana*, a natural hybrid of *M. medusae* and *M. occidentalis*. *Myc. Res.*, 104 (3) 261-274.
- Otto, S. P. ve Whitton, J., (2000). Polyploid incidence and evolution. *Annu. Rev. Genets*, 34, 401-437.
- Raffaele, S. ve Kamoun, S. (2012). Genome evolution in filamentous plant pathogens: why bigger can be better. *Nature Rev. MicroBiol.*, 10(6), 417-430.
- Redecker, D., Morton, J. B. ve Bruns, T. D. (2000). Ancestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales). *Mol. PhyloGenet. Evol.*, 14 (2) 276-284.
- Rogers, S. O. ve Rogers, M. A. M. (1999). Gene flow in fungi. Worrall J. J. (Eds.), In: *Structure and dynamics of fungal populations*, Kluwer Academic Publishers, 97-121 Boston.
- Rosewich, U. L. ve Kistler H. C. (2000). Role of horizontal gene transfer in the evolution of fungi. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 38, 325-363.
- Santini, A. ve Ghelardini, L. (2015). Plant pathogen evolution ve climate change. *CAB Reviews*, 10 (035) 1-8.
- Selosse, M. A. (2002). Prototaxites: a 400 myr old giant fossil, a saprophytic holobasidiomycete, or a lichen? *Mycol. Res.*, 106 (6), 641-644.
- Schäfer, W., Straney, D., Ciuffetti, L., Van Etten, H. D. ve Yoder, O. C. (1989). One enzyme makes a fungal pathogen, but not a saprophyte, virulent on a new host plant. *Science*, 246, 247-249.
- Schardl, C. L. ve Craven, K. D. (2003). Interspecific hybridization in plant-associated fungi and oomycetes: a review. *Mol. Eco.*, 12 (11), 2861-2873.
- Soanes, D. ve Richards, T. A. (2014). Horizontal gene transfer in eukaryotic plant pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 52, 583-614.
- Stukenbrock, E. H., Christiansen, F. B., Hansen, T. T., Dutheil, J. Y. ve Schierup, M. H. (2012). Fusion of two divergent fungal individuals led to the recent emergence of a unique widespread pathogen species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109 (27), 10954-9.
- Stukenbrock, E. H. (2016). *The Role of Hybridization in the Evolution and Emergence of New Fungal Plant Pathogens. Phytopathology*, 106 (2), 104-12.
- Sun, B. F., Xiao, J. H., He, S., Liu, L., Murphy, R. W. ve Huang, D. W. (2013). Multiple interkingdom horizontal gene transfers in *Pyrenophora* and closely related species and their contributions to phytopathogenic lifestyles. *Plos One*, 8 (3), 1-11.
- Szöllösi, G. J., Davín, A. A., Tannier, E., Daubin, V. ve Boussau, B. (2015). Genome-scale phylogenetic analysis finds extensive gene transfer among fungi. *Philo. Trans. Royal Soc. B Biolo. Sci.*, 370 (1678) 1-11.
- Tellier, A., Moreno-Gámez, S. ve Stephan, W. (2014). Speed of adaptation and genomic footprints of host-parasite coevolution under arms race and trench warfare dynamics. *Evolution*, 68 (8), 2211-24.
- Thines, M. ve Kamoun, S. (2010). Oomycete-plant coevolution: recent advances and future prospects. *Curr. Opi. Plant Biol.*, 13, 427-433.
- Whittle, C. A. ve Johannesson, H. (2011). Evolution of mating-type loci and mating-type chromosomes in model species of filamentous ascomycetes, In: *Evolution of fungi and fungal-like organisms* (The Mycota 14), Esser, K. (eds), Springer, 277-288, Heidelberg, Germany.
- Van Der Does, H. C. ve Rep, M. (2007). Virulence genes ve the evolution of host specificity in plant-pathogenic fungi. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 20 (10), 1175-1182.
- Yin, L. F., Wang, F., Zhang, Y., Kuang, H., Schnabel, G., Li, G. ve Luo, C. X. (2014). Evolutionary analysis revealed the yatay transfer of the Cyt b gene from Fungi to Chromista. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 76, 155-161.