

Derleme (Review)

Bitki virüslerinin vektörlerle taşınmasına moleküler yaklaşımlar

Molecular approach to transmission of plant viruses by vectors

Ayşe ÇANDAR^{1*}

Mustafa GÜMÜŞ¹

Summary

Considerable numbers of viruses that cause the significant economic losses on plant are transmitted by vectors from one host to another, and many of them are specifically transmitted on the basis of vector genus or species. Unraveling virus transmission mechanisms by vectors is essential in respect to develop novel control strategies against plant viruses which aren't controlled by any active method. In this study that has been compiled from various scientific investigations based on this idea, determinants of virus transmission specificity have been explained molecularly after virus transmission types were mentioned considering vector groups briefly. In this context, capsid protein (CP) and helper component (HC) strategies managing non-circulative transmission by insects have been explained and viruses transmitted by insects in a non-circulative manner have been categorized. Furthermore, molecular determinants of transmission specificity in a circulative manner by insects have been exhibited. In addition to all, determinants of transmission specificity by nematode vectors have been examined in depth.

Key words: Virus, insect, nematod, fungus, transmission specificity.

Özet

Bitkilerde önemli ekonomik kayıplara neden olan virüslerin dikkate değer bir kısmı, bir konukçudan diğerine vektörlerle taşınmaktadır ve bu virüslerin birçoğu taşıdığı vektöre cins veya tür bazında özelleşmektedir. Virüslerin vektörlerle taşınma mekanizmalarının bilinmesi, aktif mücadele yöntemleriyle yeterince kontrol altına alınamayan virüslere karşı yeni mücadele yöntemlerinin geliştirilmesi bakımından oldukça anlamlı olmaktadır. Bu düşünceden hareketle çeşitli bilimsel araştırmalardan derlenen bu çalışmada, vektör gruplarına göre virüslerin vektörlerle taşınma şekillerine kısaca değinildikten sonra, virüsün vektöre özelleşmesini belirleyen faktörler moleküler olarak açıklanmıştır. Bu kapsamda böceklerle nonsirkülatif olarak taşınmayı yöneten kılıf protein (CP) ve yardımcı komponent (HC) stratejileri açıklanarak bu taşınma stratejilerine uygun olarak taşınan virüsler kategorize edilmiştir. Ayrıca böcek vektörlerle sirkülatif taşınmanın vektöre özelleşmesi için gerekli vektör ve virüs bileşenlerinin moleküler yapısı ortaya konmuştur. Bunlara ek olarak nematodlarla taşınmanın vektöre özelleşmesini belirleyen faktörler ayrıntılarıyla incelenmiştir.

Anahtar sözcükler: Virüs, böcek, nematod, fungus, vektöre özelleşme

¹ Ege Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Bölümü, 35100, Bornova, İzmir

* Sorumlu yazar (Corresponding author) e-mail: aysecandar88@gmail.com

Alınış (Received): 21.09.2012

Kabul edilmiş (Accepted): 12.10.2012

Giriş

Bitki virüsleri, birçok bitki türünde (tahıllar, bahçe bitkileri, süs bitkileri vb.) kalite ve kantite yönünden önemli ekonomik kayıplara neden olmaktadır. Örneğin, süs bitkileri ve sebzelerde sadece *Tomato spotted wilt virus* (TSWV) (Bunyaviridae; *Tospovirus*) 1 milyar doların üzerinde bir kayıptan sorumlu olup, TSWV, tripsler tarafından taşınmaktadır ve 84 familyaya ait binden fazla sayıda bitki türünü enfekte edebildiği için bitki virüsleri arasında en geniş konukçu dizinine sahip olan virüstür (Parella et al., 2003). Benzer şekilde ektoparazitik nematod *Xiphinema index* Thorne & Allen (Dorylaimida: Xiphinematidae) ile taşınan *Grapevine fanleaf virus* (GFLV) (Comoviridae; *Nepovirus*), Fransa'da bulunan asmalarda 1 milyar dolarlık kayıplara neden olmaktadır (Andret-Link & Fuchs, 2005). Ayrıca, *Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV) (Geminiviridae: *Bigeminivirus*)'nün vektörü olan ve tropikal, subtropikal ve kurak Akdeniz iklimine sahip bazı bölgelerde coğrafi yayılım gösteren *Bemisia tabaci* Gennadius (Hemiptera: Aleyrodidae)'nin konukçu dizisindeki bitki sayısında meydana gelen hızlı bir artış nedeniyle son zamanlarda bu virüsün enfeksiyonu artış göstermiştir (Pico et al., 1996). Bunlara ek olarak, 1930'larda Arjantin ve Brezilya'da turuncğil endüstrisinin neredeyse tamamının yıkımının nedeni *Citrus tristeza virus* (CTV) (Clostroviridae: *Closterovirus*)'nü taşıyan *Toxoptera citricidus* Kirkaldy (Hemiptera: Aphididae) adlı yaprak bitine bağlı olmuştur. Bu yaprak biti, son yıllarda Portekiz ve İspanya'da da Akdeniz turuncğil üretimini tehdit etmektedir (Racchah & Fereres, 2009).

Görüldüğü gibi, bitki virüs hastalıkları dünya genelinde bitkileri ve ürünlerini hastalandırmak suretiyle önemli verim kayıplarına neden olmaktadır. Bu verim kayıplarının ortaya çıkmasında ise virüsün bitkiden bitkiye taşınması ve taşınma şekli büyük önem taşımaktadır. Virüslere karşı etkili kontrol yöntemlerinin geliştirilememesinin bir nedeni de virüslerin bir konukçudan diğerine geçişi konusunda yeterli bilginin bulunmamasından kaynaklanmaktadır.

Bitki virüsleri enfeksiyon döngüsü boyunca iki evreyi geçirmek zorundadır. İlk olarak virüsler, hücrel sistemleri kontrolleri altına alarak kendilerini konukçu hücre içinde çoğaltmak (replikasyon); bitkilerde enfeksiyonun başladığı noktalarda kolonize olmak için komşu hücrelere geçmek (kısa mesafeli taşınma) ve vasküler sisteme geçerek diğer doku ve organlara geçmek (uzun mesafeli taşınma) zorundadır. İkinci olarak virüsler, yeni konukçulara yayılmak ve bunu yapmak için de hücrelere giriş sırasında hücrel bariyerleri geçmek zorundadır. Bir çok virüsün yeni konukçulara geçmesi için gerekli olan hücrel bariyerleri geçme işlemi vektör organizmalar tarafından yönetilmektedir (Matthews, 1991). Bitki virüslerinin bitkiden bitkiye yayılması aşı, tohum ve yumrular veya artropodlar, nematodlar, funguslar ve plasmodiophorid gibi vektörler tarafından gerçekleştirilmektedir (Racchah & Fereres, 2009).

Açıklanan bu nedenlerden dolayı, bitki virüslerinin vektörlerle taşınması konusunda yapılan çalışmalar oldukça önemlidir. Özellikle son yıllarda vektörlerle taşınmanın moleküler yapısı ve taşınmanın vektöre özelleşmesi konusunda yapılan araştırmalar ilgi çekici ve virüslerle mücadele konusunda umut vericidir. Taşınabilirliği belirleyen viral faktörlere ilişkin birçok bulgu mevcuttur, fakat taşınmanın vektöre özelleşmesi için gerekli viral belirleyiciler konusunda henüz bilgiler sınırlıdır. Kılıf proteini (CP) veya türevleri (Readthrough CP ve yardımcı CP) ve yardımcı komponent (HC) ve taşınma faktörünü içeren yapısal olmayan proteinler, taşınmanın özelleşmesi için gerekli belirleyicilerdir. Bu makale, bilinen tüm bu belirleyici faktörlere dair yapılmış araştırmaların genel bir derlemesi niteliğindedir.

Bitki virüslerini taşıyan vektörler

Bitki virüs vektörleri taksonomik olarak çok çeşitlidir ve vektörler arasında artropodlar, nematodlar, funguslar ve plasmodiophoridler bulunmaktadır. Birçok bitki virüsünü taşıyan artropod vektörler, yaprak

bitleri, beyazsinekler, yaprakpireleri, tripsler, kınkanatlılar, unlubitler, *Miridae* familyası üyesi böcekler ve akarlardır ve saptanan 200 vektör türünden daha fazlasını oluşturması yönüyle en yaygın vektör grubu yaprak bitleridir. Şimdiye kadar kaydedilen vektörlerle taşınan yaklaşık 550 virüs türünün yarısından fazlası yaprak bitleri (% 55), % 11'i yaprakpireleri, % 11'i kınkanatlılar, % 9'u beyazsinekler, % 7'si nematodlar, % 5'i fungus ve plasmoforidler ve geriye kalan % 2'si tripsler, *Miridae* familyası üyesi böcekler, akarlar veya unlubitler ile taşınmaktadır (Andret-Link & Fuchs, 2005). Bitki virüsleri bu vektörlerle alınma, vektör vücudunda tutulma ve latent periyot sürelerine bağımlı olarak Çizelge 1'de de görüldüğü gibi farklı taşınma şekilleriyle nakledilmektedir.

Çizelge 1. Bitki Virüslerinin Vektörleri ve Taşınma Şekilleri (Andret-Link & Fuchs, 2005)

Vektör	Nonsirkülatif		Sirkülatif (Persistent)	
	Nonpersistent	Semipersistent	Nonpropagatif	Propagatif
Yaprak bitleri	<i>Alfavirus</i> <i>Carlavirus</i> <i>Cucumovirus</i> <i>Fabavirus</i> <i>Macluravirus</i> <i>Potyvirus</i>	<i>Caulimovirus</i> <i>Closterovirus</i> <i>Sequivirus</i> <i>Trichovirus</i> <i>Waikavirus</i>	<i>Enamovirus</i> <i>Luteovirus</i> <i>Nanovirus</i> <i>Polerovirus</i> <i>Umbravirus</i>	<i>Cytorhabdovirus</i> <i>Nucleorhabdovirus</i>
Kınkanatlılar	<i>Machlomovirus</i>		<i>Bromovirus</i> (?) <i>Carmovirus</i> (?) <i>Comovirus</i> (?) <i>Sobemovirus</i> (?) <i>Tymovirus</i> (?)	
Fungus		<i>Carmovirus</i> <i>Necrovirus</i> <i>Tombusvirus</i>		<i>Benyvirus</i> <i>Bymovirus</i> <i>Furovirus</i> <i>Varicosavirus</i>
Yaprakpireleri		<i>Badnavirus</i> <i>Waikavirus</i>	<i>Curtovirus</i> <i>Mastrevirus</i>	<i>Cytorhabdovirus</i> <i>Fijivirus</i> <i>Marafivirus</i> <i>Nucleorhabdovirus</i> <i>Oryzavirus</i> <i>Phytoreovirus</i> <i>Tenuivirus</i> <i>Phytoreovirus</i> <i>Phytoreovirus</i>
Unlubitler		<i>Ampelovirus</i> <i>Badnavirus</i> <i>Trichovirus</i> <i>Vitivirus</i>		
Miridler			<i>Sobemovirus</i>	
Akarlar		<i>Trichovirus</i>	<i>Rymovirus</i>	
Nematodlar		<i>Nepovirus</i> <i>Tobravirus</i> <i>Sadwavirus</i>		
Plasmo- diophorid		<i>Aureusvirus</i> <i>Dianthovirus</i> <i>Ophiovirus</i> <i>Varicosavirus</i>		
Thrips	<i>Machlomovirus</i>			<i>Tospovirus</i>
Beyazsinekler		<i>Crinivirus</i> <i>Ipomovirus</i>	<i>Begomovirus</i>	

Bitki virüslerinin vektörlerle taşınma şekilleri

Yaklaşık olarak 150 yıl önce yani virüslerin keşfinden önceki yıllarda *Yellow fever virus* (Flaviviridae; *Flavivirus*)'nün insanlarda meydana getirdiği sarı humma hastalığının sivrisineklerle taşındığı bildirilmiştir. Pirinç bitkilerinde küçülmeye neden olan *Rice dwarf virus* (RDV) (Reoviridae; *Phytoreovirus*)'nün yaprakpireleriyle taşınması 1895 yılında bildirilmesine rağmen, bu durum sarı humma hastalığının sivrisineklerle taşındığının bulunmasından kısa bir süre sonra kanıtlanmıştır. Daha sonraki 10 yıl içinde ise bitki ve hayvan virüslerinin birçok arthropod vektörü olduğu saptanmıştır (Gray & Banerjee, 1999). Virüs taşıdığı belirlenen vektörlerin sayısı arttıkça taşınma şekillerinin sınıflandırılması ihtiyacı doğmuştur.

1930'larda Watson ve Roberts, virüslerin böceklerle taşınma biçimlerine açıklık getirmiştir. Bu taşınma biçimlerine göre virüsler için ayırıcı ana prensip, vektör içinde virüsün tutulma süresi olmuştur. Watson ve Roberts (1939), esasen iki adet taşınma şekli keşfetmiştir. Bunlar, virüsün vektör içinde kısa bir süre tutulduğu non-persistent ve virüsün vektör içinde uzun süre (çoğunlukla yaşamı boyunca) tutulduğu persistent şeklindeki taşınmadır. Bununla birlikte bazı virüsler vektörlerinde, süre bakımından bu iki taşınma şeklinin ortasında bir tutulma göstermektedir. Bu tip virüslere ise Sylvester (1956), semipersistent ismini vermiştir. (Racchah & Fereres, 2009). Sonuç olarak bilim adamları, 1950'lerde virüsün vektörün vücuduna alınması ve vücutta kalma sürelerine göre taşınma şekillerini non-persistent, semipersistent ve persistent olmak üzere üç kategoriye ayırmışlardır (Blanc, 2008).

1970'lerin sonunda ise bugün hala geçerli olan bir sınıflandırma yapılmıştır. Bu sınıflandırmaya göre non-persistent ve semipersistent virüsler nonsirkülatif, persistent virüsler ise sirkülatif olarak kategorize edilmiştir (Blanc, 2008). Virüs sadece hücre zarını geçmek kaydıyla vücut boşluğu veya fungal hücreler içinde internal olarak taşınıyorsa bu taşınma sirkülatif taşınma olarak adlandırılmaktadır. Buna karşın non-sirkülatif virüsler, vektör hücrelerine geçmemektedir ve bu virüsler ya vektör yüzeyinde (bazı funguslardaki gibi) ya da vektör ağız parçaları veya ön bağırsağının kütikül yapısındaki iç yüzeyinde (bazı arthropod ve nematodlardaki gibi) eksternal olarak taşınmaktadır (Gray & Banerjee, 1999). Daha sonraları ise sirkülatif virüsler de, vektörün içinde çoğalanlara propagatif, taşındığı vektörün içinde çoğalmayanlara nonpropagatif denmesi suretiyle ikiye ayrılmıştır.

Bitki virüsü-vektör etkileşiminin karakteristikleri

Bir virüsün bir vektörle taşınması genellikle özelleşmenin bazı dereceleriyle karakterize edilmektedir. Taşınmanın özelleşmesi konusu birçok vektör ve virüs için önemli bir özelliktir. Taşınmanın özelleşmesi, bir bitki virüsü ve bir veya birkaç vektör arasında spesifik bir ilişkinin kurulması olarak tanımlanmaktadır. Örneğin, yaprak bitleriyle taşınan bir virüs nematodlarla veya diğer arthropod vektörlerle, yaprakpireleriyle taşınan bir virüs de kinkanlı vektörlerle taşınmamaktadır. Bir vektörün yalnızca bir virüsü veya serolojik olarak farklı virüs irklarını taşıması ve bu virüs veya virüs irkının tek bir vektöre sahip olması durumu taşınmanın özelleşmesi konusuna olağanüstü bir örnektir (Andret-Link & Fuchs, 2005). Bazı potyvirusler 30'dan fazla yaprak biti türüyle (Jeger et al., 2004) taşınırken, GFLV'nün tek bir nematod türü *X. index* ile doğal olarak taşınması özelleşmenin farklı derecelerine örnek olarak verilebilmektedir (Andret-Link et al., 2004). Ayrıca, *Pisma quadratum* Fieber (Hemiptera: Piesmatidae) sadece *Beet leaf curl virus* (BLCV) (Rhabdoviridae; *Nucleorhabdovirus*)'nü taşırken, beyazsinek *B. tabaci* çeşitli genus ve familyalardan birçok virüsü taşıyabilmektedir. Tobraviruslerin sadece trichodrid nematodlar tarafından taşınmasına karşılık, closterovirusler yaprak bitleri, unlubitler veya beyazsinekler ile taşınmaktadır. Taşınmanın özelleşmesi, bir virion veya bir viral protein motif arasındaki bir tanıma olayı ve vektördeki bir tutunma bölgesinin içerdiği birkaç özellik ile açıklanmaktadır (Brown & Weischer, 1998).

Bitki virüslerinin böcek vektörlerle taşınması

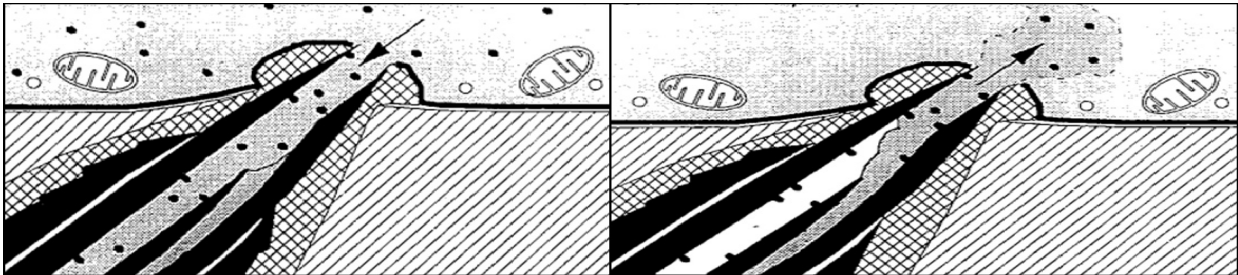
Bitki virüslerinin böcek vektörleri, *Insecta* sınıfının 32 takımının 7'sinde bulunmaktadır. Vektörlerin büyük bir çoğunluğu, sokucu-emici ağız parçasına sahip böceklerin bulunduğu iki takım olan *Tysanoptera* ve *Hemiptera* takımlarında yer almaktadır. Vektör türlerinin çok azı ise diğer ısırıcı-çiğneyici ağız yapısına sahip 5 takımın üyeleridir. Bu takımlar; *Orthoptera*, *Dermaptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera* ve *Diptera*'dir. Görünüşe göre, *Hemiptera* takımına bağlı böceklerin vektör olarak başarılı bir rol oynamasında birincil etken, beslenme organlarıdır (Racchah & Fereres, 2009).

Böcek vektörlerle taşınan virüsler ise taşınma şekillerine göre nonsirkülatif ve sirkülatif olmak üzere ikiye ayrılmaktadır.

1. Nonsirkülatif taşınma

Daha önce de değinildiği gibi, virüs vektör hücre zarını geçmeden ya vektör yüzeyinde (bazı funguslardaki gibi) ya da vektör ağız parçaları veya ön bağırsağının kütikul yapısındaki iç yüzeyinde (bazı arthropod ve nematodlardaki gibi) eksternal olarak taşıyorsa bu taşınma non-sirkülatif taşınma olarak adlandırılmaktadır (Gray & Banerjee, 1999).

Nonpersistent ve semipersistent virüslerin her ikisi de nonsirkülatif olarak taşınmaktadır, çünkü bu taşınma şekillerine sahip virüsler vektör vücudunun içine alınmamaktadır. Diğer bir deyişle, virüs homeocoel (vektör vücut boşluğu)'e girmemekte veya hiçbir vektör hücre zarından geçiş yapmamaktadır (Andret-Link & Fuchs, 2005). Bu iki grup, taşınma şekli yönünden aynı özellikleri taşımakla birlikte bazı özellikleri bakımından birbirinden ayrılmaktadır. Örneğin, semipersistent virüsler genellikle vektörün ön bağırsağıyla olan ilişkiye eğilimlidir ve burada birkaç gün veya hafta (bazı durumlarda aylar yıllar) tutulmaktadır. Beslenme sırasında virüsün stabil bir şekilde bağlandığının ve bağlanma bölgeleri doyuruluncaya kadar biriktiğinin ileri sürüldüğü vücuda alınma olayı artarken virüsün taşınma etkinliği de artmaktadır. Bunun aksine, nonpersistent virüslerin taşınması vektör stiletleriyle ilişkilidir (Şekil 1) ve bu virüsler sadece birkaç saat tutulmakta ve beslenme araştırmaları boyunca kolayca yok olmaktadır. Ayrıca, beslenme boyunca vücuda alınma durumu artarken taşınma etkinliği de hızla yükselmektedir (Gray & Banerjee, 1999). Ağız parçaları ve ön bağırsağı kaplayan astarı içeren derinin deri değiştirme sürecinde atılmasından sonra vücuda alınmış virüsler kaybedilmektedir (Andret-Link & Fuchs, 2005). Ayrıca, non-sirkülatif virüsler latent periyot göstermemektedir (Lopez-Moya, 2002). Vektörün hastalıklı bitkide beslenmesi sırasında alınan ve vektör ön bağırsağının astarına veya vektör stiletinin iç yüzeyine tutunan virüs, vektörün sağlıklı bitkide beslenmesi sırasında salgıladığı tükürük vasıtasıyla sağlıklı bitkiye taşınmakta ve böylece taşınma işlemi tamamlanmaktadır (Şekil 1).



Şekil 1. Bitki virüslerinin vektörün beslenmesi sırasında hastalıklı bitkiden alınması (sol) ve salgıladığı tükürük ile sağlıklı bitkiye taşınması (sağ) (Gray & Banerjee, 1999).

Çizelge 1'de görüldüğü gibi, nonpersistent taşınma şekline sahip yaprak bitleriyle taşınan *Alfavirus*, *Carlavirus*, *Cucumovirus*, *Fabavirus*, *Macluravirus*, *Potyvirus*; kınkanatlı böceklerle ve tripslerle taşınan

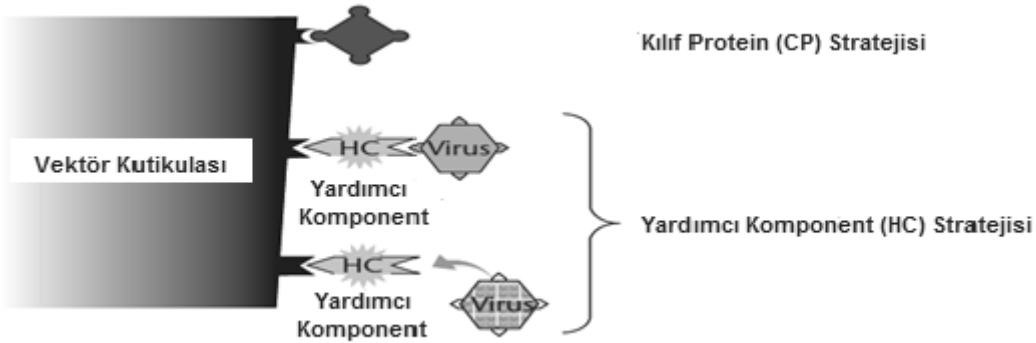
Machlomovirus genusları ve semipersistent taşıma şekline sahip, afitlerle taşınan *Caulimovirus*, *Closterovirus*, *Sequivirus*, *Trichovirus*, *Waikavirus*; yaprak pireleriyle taşınan *Badnavirus* ve *Waikavirus*; unlu bitlerle taşınan *Ampelovirus*, *Badnavirus*, *Trichovirus*, *Vitivirus* ve beyazsineklerle taşınan *Crinivirus*, *Ipomovirus* genusları non-sirkülatif olarak taşınmaktadır.

Virüslerin vektörlerle non-sirkülatif olarak taşınması için iki ana strateji tanımlanmıştır. Bunlar, kılıf protein (CP) stratejisi ve yardımcı komponent (HC) stratejisidir. Kılıf protein stratejisinde virüsler sadece kılıf proteine bağımlı olarak taşınmakta iken, yardımcı komponent stratejisinde taşıma hem kılıf proteine hemde yardımcı komponente bağlı olmaktadır (Pirone & Blanc, 1996).

a. Kılıf protein (CP) stratejisi

Cucumovirus, *Alfamovirus* ve *Carlavirus* genusu üyeleri bu stratejiye göre taşınmaktadır (Blanc, 2008). Bu stratejiye en iyi örnek yaprak bitleriyle taşınan *Cucumovirus*'lardır. Cucumovirüslerin kılıf protein domainleri (kılıf proteini kodlayan gen bölgeleri), vektörün ağız parçalarında bulunan bilinmeyen tutunma bölgelerini doğrudan tanımaktadır (Uzest et al., 2007) (Şekil 2). Bu doğrudan tanıma sayesinde farklı *Cucumber mosaic virus* (CMV) (Bromoviridae; *Cucumovirus*) ırkları farklı yaprak biti türleriyle farklı etkinliğe sahip olarak taşınmaktadır (Perry et al., 1994).

Sekans (gen dizilimi) karşılaştırma ve rekombinasyon deneyleri, yaprak bitleriyle taşınmayı etkileyen CMV'nün CP'inde olan modifikasyonları açıklamaya yardımcı olmuştur. CP'deki iki domain taşıma işleminde gerekli amino asitleri içermektedir (Shintaku, 1991). Tanımlanan bu domainlerden biri semptomatolojide rol oynarken, ikincisi vektörlerle taşınabilen tüm izolatlarda bulunan ve vektörlerle taşınamayan izolatlardaki Cys (Sistein) veya Phe (Fenilalanin)'in yerini alan korunmuş bir Tyr (Tirozin) kalıntısı içermektedir (Perry et al., 1994). İlginç bir şekilde CMV'nün farklı yaprak biti türleriyle taşınmasından farklı CP motifleri sorumludur. CP'in 129,162 ve 168 konumundaki amino asitler *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) ile taşınmanın etkinliği açısından kritik iken, 25, 129, 162, 168 ve 214 konumlarındaki amino asitler, *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera: Aphididae) ile taşınmanın etkinliği açısından önemlidir (Andret-Link & Fuchs, 2005).



Şekil 2. Non-sirkülatif taşınmada virüs-vektör ilişkileri için farklı stratejilerin saptanmasıyla oluşturulmuş model (Raccah & Fereres, 2009).

b. Yardımcı komponent (HC) stratejisi

Yardımcı komponent (HC)'ler ilk olarak 1970'lerde *Potato virus C* (PVC) (Potyviridae; *Potyvirus*)'nün yaprak bitleriyle taşınmasının, sadece bitkiler *Potato virus Y* (PVY) (Potyviridae; *Potyvirus*) ile enfekteli olduğunda gerçekleşebildiğini kaydeden Kassanis ve Govier (1971a) tarafından keşfedilmiştir. Ayrıca, yaprak bitleri öncelikli olarak PVY ile enfekte olmuş bir bitki üzerinde beslendikten sonra sağlıklı

bitkilere PVC'nü taşıyabilmiş ve bu bitkileri tek tek enfekte edebilmiştir. Bu olay, bitkilerde PVY enfeksiyonu üzerine üretilen bir faktörün daha sonra PVC'nün yaprak bitleri ile taşınımını yönetmesiyle sonuçlanmıştır. Kassanis ve Govier (1971b) tarafından yapılmış diğer bir çalışma, bu faktörün PVY virüs partikülünün kendisi olmadığını, bunun HC'yi dizayn etmiş olan yapısal olmayan bir protein olduğunu düşünmüş ve daha sonra da bu faktörün kodlanmış bir virüsün yapısal olmayan proteini olduğunu göstermiştir (Thornbury et al., 1983).

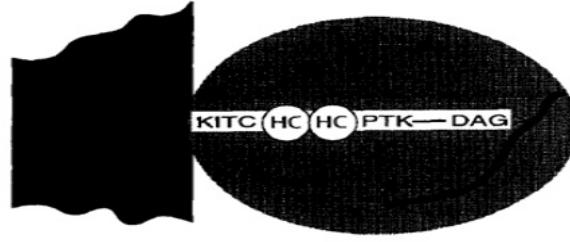
Wang et al. (1998) virüs taşınmasının vektöre özelleşmesinin HC ile düzenlendiğine dair doğrudan kanıtlar sağlamıştır. Enfekteli bitkilerden *Turnip mosaic virus* (TuMV) (Potyviridae; *Potyvirus*)'nü taşıyıp *Tobacco etch virus* (TEV) (Potyviridae; *Potyvirus*)'nü taşımayan *Lipaphis erysimi* Kalténbach (Hemiptera: Aphididae), TuMV'nün HC'i ile birlikte saflaştırıldığında TEV için etkili bir vektör özelliği kazanmıştır. Ayrıca, taşınma virüslerin stiletlerde tutunmasıyla oldukça alakalı bir şekilde gerçekleşmiştir (Mandahar, 1999).

Yardımcı stratejisine en iyi örnekler *Potyvirus* ve *Caulimovirus* genuslarının üyelerinde bulunmaktadır. Köprü hipotezi olarak adlandırılan bir model HC'in hareket şeklini açıklamak için yaygın bir şekilde kabul edilmektedir ve bu hipotez iki tip etkileşimi birbirine bağlama yeteneğinde moleküller yapıdaki yapısal olmayan proteinleri ortaya koymaktadır; bunlardan biri virüsün CP'i, diğeri vektörün ağız parçalarındaki varsayımsal bir reseptördür. Böylece, virüsün vektörün içinde tutunmasına izin veren tersinir bir moleküler köprü yaratmaktadır (Şekil 2). Köprü hipotezi, taşınabilirliğin yitirilmesinin ya onu işlevsiz hale getiren HC'deki bir mutasyondan ya da HC-CP etkileşimini ortadan kaldıran CP'deki bozukluklardan kaynaklandığı anlamına gelmektedir. (Froissart et al., 2002).

1.1. Non-sirkülatif virüslerin böcek vektörlerine özelleşmesi

Nonsirkülatif virüslerin böcek vektörlerine özelleşmesi ve bu özelleşmeyi belirleyen moleküler faktörler konusunu, nonpersistent virüslerin böcek vektörlerine özelleşmesini belirleyen faktörler ve semipersistent virüslerin böcek vektörlerine özelleşmesini belirleyen faktörler olmak üzere iki bölümde ele almak mümkündür. Bu iki kategoriye birçok virus genusu örnek olarak verilebilmektedir. Fakat tüm virus genuslarının vektörüne özelleşmeleri ile ilgili ayrıntılı bilgi olmadığı için ve kategorisindeki virüslerin taşınmasını temsil etmesi bakımından bu bölümde non-persistent virüslerden *Potyvirus*'lerin, semipersistent virüslerden *Caulimovirus*'lerin böcek vektörlerine özelleşmesini belirleyen faktörler üzerinde durulmuştur.

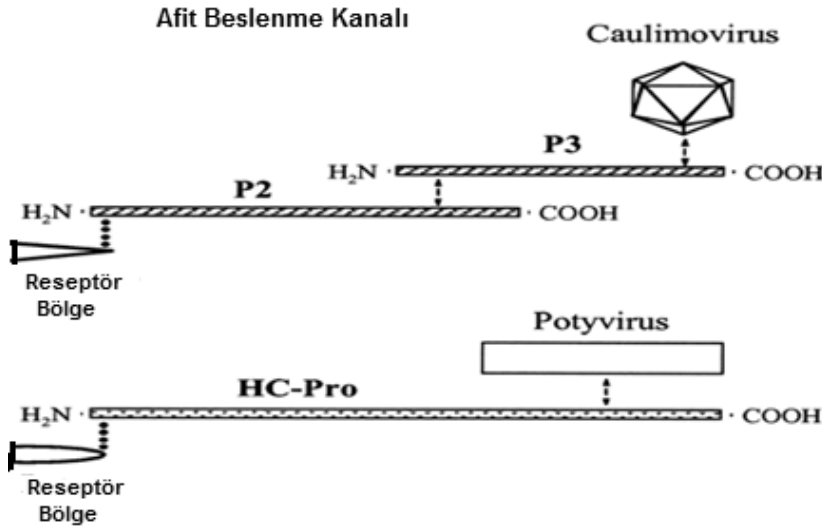
Bir potyvirusün yaprak bitleriyle taşınmasını belirleyen faktörleri tanımlamak için yaprak bitleriyle taşınabilen ve taşınamayan virüs ırklarının CP'lerinin amino asit bölgeleri karşılaştırılmıştır. Bu karşılaştırma sonucunda, potyviruslerin taşınmasında CP'de bulunan Asp-Ala-Gly (Aspartik asit-Alanin-Glisin) (DAG), Lys-Ile-Thr-Cys (Lizin-Izolösin-Treonin-Sistein) (KITC) ve Pro-Thr-Lys (Prolin-Treonin-Lizin) (PTK) amino asit bölgelerinin rol oynadığı (Şekil 3) ve yaprak bitleriyle taşınamayan ırklarda bu amino asit bölgelerinde bazı mutasyonların olduğu ortaya koyulmuştur. (Racchah & Fereres, 2009). Örneğin, *Zucchini yellow mosaic virus* (ZYMV) (Potyviridae; *Potyvirus*)'nün yaprak bitiyle taşınabilen bir ırkının DAG amino asit bölgesinde meydana gelen Gly (Glisin) amino asidinin Glu (glutamik asit) amino asidine dönüşmesini sağlayan bir mutasyon sonucu ZYMV ırkı yaprak bitiyle taşınmaz hale gelmiştir. Aynı şekilde *Tobacco vein mottling virus* (Potyviridae; *Potyvirus*) (TVMV)'nün yardımcı komponent proteaz (HC-Pro) kısmında yer alan ve yaprak bitinin ağız parçasındaki kütikulaya bağlanmayı sağlayan KITC amino asit bölgesindeki Lys (Lizin)'den Glu (Glutamik asit)'e olan bir mutasyon sonucunda HC aktivitesinin kaybolduğu ve TVMV'nün yaprak bitleriyle taşınma yeteneğini kaybettiği yapılan bir araştırma ile ortaya koyulmuştur (Racchah & Fereres, 2009).



Şekil 3. Nonpersistent Virüslerin Vektöre Özelleşmesini Belirleyen Aminoasit Bölgeleri (Pirone & Perry, 2002)

Benzer şekilde, HC'in merkez bölgesinde konumlanmış bir domain olan PTK motifi, ZYMV'nün bağlanması için gerekli olmaktadır (Mandahar, 1999).

Yapılan mutasyon çalışmalarından da anlaşılacağı üzere, potyviruslerin böcek vektörlerine özelleşmesini bazı amino asit motifleri yönetmektedir. Diğer yandan, virüsün afidin besin kanalına (syilet) tutunması yardımcı komponent stratejisine göre, virüsün CP'nin ve vektör styletinde bulunan özel bağlanma bölgesinin HC-Pro'ya bağlanması sonucunda HC-Pro'nun taşınmada köprü görevi görmesiyle gerçekleşmektedir (Şekil 4).



Şekil 4. Potyvirus ve Caulimovirus genusu üyesi virüslerin afid sindirim kanalına tutunma şekilleri (Leh et al., 2001).

Caulimovirüsler ise yardımcıya bağımlı taşınma stratejisini benimsemiştir, fakat taşınmanın potyviruslerden daha karmaşık bir yapısı vardır. Örneğin, *Cauliflower mosaic virus* (CaMV) (Caulimoviridae; *Caulimovirus*), P2 ve P3 olmak üzere iki adet virüs tarafından kodlanmış yapısal olmayan proteine gereksinim duymaktadır. P3 viriona bağlanırken P2'nin afide bağlanmasıyla bir P2-P3-virion kompleksi şekillenmektedir (Şekil 4). İlginç bir şekilde afidler, enfekte olmuş mezofil hücrelerinden ilk P2'yi almakta ve P3-virion kompleksleri sonradan diğer mezofil ve floem hücrelerinden alınmaktadır (Drucker et al., 2002). Bu durum P2-P3-virion kompleksinin sadece vektör sindirim kanalında meydana gelebildiğini göstermesi açısından önemlidir. Ayrıca HC motifi, P2'nin N-ucunun 6 konumunda saptanan özel vektör tanıma olayıyla meydana gelen P2-P3 kompleksidir. Öte yandan herhangi bir aminoasitte görülen tek bir mutasyon dahi, CaMV'nün vektörlerle taşınma spektrumunu kendiliğinden değiştirmektedir (Moreno et al., 2005).

2. Sirkülatif taşınma

Sirkülatif virüsler (yani persistent olarak taşınan virüsler) taşınmak için vektör içinde translokasyona gereksinim duymaktadırlar. Bu virüslerin çoğu, bitkilerin vasküler dokularında bulunmakta ve bazıları mekanik olarak taşınmamaktadır. Bu virüslerin yaygın bir özelliği de vektörün vücuduna alınmasından sonra latent bir periyoda ihtiyaç duymalarıdır (Lopez-Moya, 2002). Ayrıca, bu virüsler, vektörlerin homocoel (vücut boşluğu)'i içinde bulunmakta ve deri değiştirmeye kaybedilmemektedir (Andret-Link & Fuchs, 2005).

Sirkülatif virüslerin taşınma döngüsü; (a) virüsün enfekteli bitkilerden beslenme yoluyla vektörün ağız boşluğu ve arka veya orta bağırsak (rektum)'lara alınımı, (b) virüsün vektörün midesine geçişi, (c) lagün (haemocoel) veya diğer dokularda tutulma (birikme), (d) virüsün tükürük bezlerine geçiş ve sonra, (e) konukçu bitkilerin iç dokularına (çoğunlukla floem) maksiller stiletlerdeki tükürük kanalları vasıtasıyla geçişi olmak üzere beş evrede gerçekleşir. Sokucu-emici yapıya sahip olan afit stiletlerinin, floeme ulaşmak için hücrelerin arasına sokulup bitki özsuynunun alınmasıyla, virüs alınımı da gerçekleşir. Sonra virüs, mide duvarındaki boşluktan lagüne geçmektedir. Sirkülatif bir virüsün mideye doğru özel ve aktif taşınması, epitel hücreleri tarafından tanındığında meydana gelmektedir. Virüs partikülleri, hemolenfte (haemocoelde bulunan vücut sıvısı) birkaç hafta tutulmaktadır. Hemolenfte virüsün hayatta kalması symbioninin varlığına bağlıdır (Racchah & Fereres, 2009).

Çizelge 1'de görüldüğü gibi birçok virüs genusu vektörleriyle sirkülatif yolla taşınmaktadır. Sirkülatif taşınma, daha önce de değinildiği gibi non-propagatif ve propagatif olmak üzere ikiye ayrılmaktadır. Her iki taşınmada (non-propagatif ve propagatif) da virüs hemolenfte ulaşmak ve sonra buradan beslenme sırasında tükürük bezlerine geçmek için vektörün sindirim kanalındaki bariyerleri geçmek zorunda olmasına rağmen, non-propagatif taşınma virüs vektör içinde çoğalmadığı zaman meydana gelmektedir. Propagatif taşınmada ise, virüs sirkülasyonu boyunca vektörün hücreleri içinde replike olabilmektedir; böylece virüs hem bitki hemde böcek paraziti olmaktadır. Bazı durumlarda, virüs vektörün yeni döllerine bile trasovaryal olarak geçebilmektedir (Lopez-Moya, 2002).

2.1. Sirkülatif virüslerin böcek vektörlerine özelleşmesi

Sirkülatif virüslerin böcek vektörlerine özelleşmesini belirleyen faktörler propagatif ve non-propagatif virüslerin böcek vektörlerine özelleşmesini belirleyen faktörler olmak üzere iki gruba ayrılmaktadır. Kınkanatlı böceklerin virüsleri taşıma mekanizmasının farklı olması nedeniyle ise bu grup böceklerle taşınan virüslerin ayrı bir bölümde ele alınması daha doğru olmaktadır.

2.1.1. Non-propagatif virüslerin böcek vektörlerine özelleşmesi

Begomovirus (*Geminiviridae*), *Bromovirus* (*Bromoviridae*), *Carmovirus* (*Tombusviridae*), *Comovirus* (*Comoviridae*), *Curtovirus* (*Geminiviridae*), *Enamovirus* (*Luteoviridae*), *Luteovirus* (*Luteoviridae*), *Mastrevirus* (*Geminiviridae*), *Nanovirus* (familyası belirlenmemiş), *Polerovirus* (*Luteoviridae*), *Rymovirus* (*Potyviridae*), *Sobemovirus* (familyası belirlenmemiş), *Tymovirus* (*Tymoviridae*) ve *Umbravirus* (familyası belirlenmemiş) (Çizelge 1) genuslarının üyeleri, böcek vektörler ile sirkülatif (persistent) nonpropagatif yolla taşınmaktadır. Bunlardan luteovirüslerin yaprak bitleriyle taşınması üzerine yapılmış çokça çalışma olduğu için sirkülatif non-propagatif taşınmanın vektöre özelleşmesi konusu bu genus sayesinde aydınlatılmıştır.

Luteovirüsler, büyük olasılıkla konukçularının floeminde sınırlı olduklarından dolayı mekanik olarak taşınmamaktadırlar ve bu virüslerin vektörleriyle ilişkileri çokça araştırılmıştır (Lopez-Moya, 2002). Bu araştırmalar sonucunda luteovirüs sirkülasyonunda üç spesifik bariyerin varlığı kanıtlanmıştır: birincisi, endositoz ile bağırsağa girişi düzenlemekte (Gildow, 1993); ikincisi, yardımcı tükürük bezleri (ASG'ler)'nin bazal laminası (ana zarı) ile virüsün selektif ilişkisini düzenlemekte (Gildow & Gray, 1994); üçüncüsü ise ASG'lerin plasmalemmalarıyla olan penetrasyonu düzenlemektedir (Peiffer et al., 1997). Kısaca virüs

taşınmak için vektörün bağırsak epitelyumunu ve AGS'lerin plasmalemmasını geçmek zorundadır (Andret-Link & Fuchs, 2005). ASG bazal laminası, virüs bağlanmasını önleyerek veya penetrasyonu geciktirerek kesin bir bariyer görevi görebiliyorken, plasmalemma selektif olarak tanıma, bağlanma ve endositozu düzenlemektedir (Lopez-Moya, 2002).

Luteovirüslerin genom ifadesi, iki kapsid protein üretmeye dayalı bir readthrough (okuma) stratejisini içermektedir (Jolly & Mayo, 1994). Yani kısaca, luteovirüs partikülleri iki tip kapsomerden oluşmaktadır. En etkili olan CP'dir (22-24 kDa). CP ORF'unun C-ucunun ifadesi sonucu üretilen diğer kapsomer ise read-through (RT) proteindir (55-58 kDa) (Racchah & Fereres, 2009). Yapılan çalışmalarda sözü edilen RT proteinin luteovirüs taşınmasının afide özelleşmesinde önemli bir faktör olduğu ortaya konulmuştur. Örneğin, *Beet western yellows virus* (BWYV) (Luteoviridae; *Polerovirus*)'nün RT proteini içermeyen mutantları, ASG' de saptanamamış ve yaprak bitleriyle taşınamamıştır. RT, virüsün yardımcı tükürük bezlerine geçişini sağlamanın yanında virüsün arkabağırsak bariyerlerinden geçmesi için de sinyali sağlamaktadır (Racchah & Fereres, 2009).

Luteovirüs taşınmasında diğer önemli bir bulgu ise, virüs taşınma işleminin vektörde bulunan endosimbiont bakterilerle ilişkili olmasıdır (van den Heuvel et al., 1994). Simbiyonin maddesiyle etkileşimi yani *Burchnera* GroEL (bakterilerde bulunan moleküler bir şaperon)'ine bağlanma özelliğini RT proteini göstermektedir. RT komponentinin N-ucu parçasının, afit vektörlerde şaperon gibi rol oynayan bakteriyel endosimbiont *Buchnera*'nın GroEL homoloğu olan simbiyoninin spesifik bir domaini ile etkileşime girdiği kaydedilmiştir. Fakat bu etkileşim hem vektör olan böceklerde hem de vektör olmayan böceklerde olduğu için vektöre özelleşmede görev almamakta, sadece taşınma olayının anlaşılması bakımından önem taşımaktadır (Andret-Link & Fuchs, 2005). Asıl vektöre özelleşmeyi yöneten faktör RT proteindir.

2.1.2. Kınkanatlı böceklerle taşınan non-propagatif virüslerin vektörlerine özelleşmesi

Bitki virüslerinin kınkanatlı vektörleri, dört familya içinde yer almaktadır (Chrysomellidae, Coccinellidae, Curculionidae ve Meloidae). Kın kanatlı böcek kaynaklı virüsler (*Bromovirus*, *Carmovirus*, *Comovirus*, *Sobemovirus*, *Tymovirus* genusu üyeleri), nadir bir taşınma şekline sahiptir. Virüs kınkanatlı böceğin regurgitantında (böceğin bitki dokularından özsuyu kolayca almak için salgıladığı salgı) taşınmakta ve vektör içinde latent periyot geçirmemektedir. Regurgitant komponentlerinin, kınkanatlı böceklerle taşınamayan virüs partiküllerini selektif olarak inaktive ettiği tahmin edilmektedir (Racchah & Fereres, 2009). Yapılan bir çalışmada, taşınmanın selektifliği regurgitanttaki enzimatik aktiviteyle (ribonükleazlar) ilişkili bulunmuştur (Gergerich et al., 1986).

2.1.3. Propagatif virüslerin böcek vektörlerine özelleşmesi

Cytorhabdovirus (Rhabdoviridae), *Fijivirus* (Reoviridae), *Marafivirus* (Tymoviridae), *Nucleorhabdovirus* (Rhabdoviridae), *Oryzavirus* (Reoviridae), *Phytoreovirus* (Reoviridae), *Tenuivirus* (familyası belirlenmemiş) ve *Tospovirus* (Bunyaviridae) genuslarına üye virüsler, vektörlerle sirkülatif propagatif şekilde taşınmaktadırlar (Çizelge 1). Bu genuslar en az 60 farklı virüs türünü temsil etmektedir. Bu kategorideki vektörler, tripsler, yaprak bitleri, yaprakpireleri ve beyazsinekleri içermektedir (Andret-Link & Fuchs, 2005).

Propagatif virüslerin böcek vektörlerine özelleşmesine en iyi örnek *Tospovirus* genusuna ait virüslerdir. On dört adet trips türünün (*Frankliniella occidentalis* Pergande, *F. schultzei* Trybom, *F. fusca* Hinds, *F. intonsa* Trybom, *F. bispinosa* Morgan, *F. zucchini* Nakahara & Monteiro, *F. gemina* Bagnall, *F. cephalica* Crawford, *Thrips tabaci* Lindeman, *T. palmi* Karny, *T. setosus* Moulton, *Scirtothrips dorsalis* Hood, *Ceratothripoides claratris* Shumsher, *Dictyothrips betae* Uzel (Thysanoptera: Thripidae)) tospovirüsleri taşıdığı kaydedilmiştir (Riley et al., 2011). Bunlardan *F. occidentalis*, 800'den fazla bitki türünü enfekte etme yeteneğine sahip ve oldukça büyük ekonomik kayıplara neden olan TSWV'nü taşımamasından dolayı en önemli vektördür (Lopez-Moya, 2002). Virüs larva tarafından bir kez alındığında

vektör içinde çoğalabilmektedir ve virüs larvanın pupa ve ergin çıkış dönemi boyunca tutulmaktadır (Ullman et al., 1993). Larvalar, daha yavaş olduklarından dolayı deneysel koşullarda oldukça hareketli erginler ile karşılaştırıldığında, daha iyi taşıyıcılarıdır. Bu nedenlerden dolayı larva dönemi epidemiyoloji açısından oldukça önemlidir ve dikkat edilmesi gerekmektedir (Wijkamp & Peters, 1993). Virüs *F. occidentalis* larvalarında orta bağırsak epitel hücrelerine geçmekte iken, erginlerde bu geçişe ortabağırsak bariyerleri izin vermemektedir (Ullman et al., 1993).

Tripslerle tospovirüs taşınması oldukça spesifiktir. *T. tabaci* TSWV ve *Iris yellow spot virus* (IYSV) (Bunyaviridae; *Tospovirus*)'lerinin birçok izolatını taşımakta (Cortes et al., 1998), fakat *Tomato chlorotic spot virus* (TCSV) (Bunyaviridae; *Tospovirus*) ve *Groundnut ringspot virus* (GRSV) (Bunyaviridae; *Tospovirus*)'nü taşımamaktadır (Wijkamp et al., 1995). Ayrıca, *F. occidentalis* birçok tospovirüsü taşımaya rağmen, IYSV'ni taşımamaktadır (Nagata & Almeida, 1999). Viral protein ve potansiyel bir reseptör arasında bir etkileşimi gerektiren taşınmanın özelleşmesi olayı için tüm kanıtlar, trips ve TSWV arasındaki ilişki sayesinde sağlanmaktadır. *F.occidentalis*'ten elde edilen 50 kDa'luk bir ortabağırsak proteininin, TSWV'ün GP1 ve GP2 yapısal glikoproteinlerine selektif olarak bağlandığı gel overlay ve immunoprecipitation assay yöntemi ile gözlenmektedir. Aksine TSWV'ü taşımayan ilgili bir trips türünden elde edilen ortabağırsak proteini, TSWV glikoproteinlerine bağlanmamaktadır (Medeiros et al., 2000). Konuyla ilgili başka bir çalışmada ise yaprakpirelerinin, dıştaki CP'lerin P2 ve P8 komponentlerinin, vektörün enfeksiyonu ve virüsün taşınması için çok önemli görevi olan reseptör virion bağlanma bölgelerine uygun olmasından dolayı *Rice dwarf virus* (RDV)'nü taşıdığı ortaya koyulmuştur (Omura & Yan, 1999).

Bitki virüslerinin nematod vektörlerle taşınması

Xiphinema index'in GFLV'ün vektörü olarak Kaliforniya'da (Hewitt et al., 1958) saptanmasından bu yana, ekonomik kayıplara neden olan birçok virüsün ektoparazitik toprak kaynaklı nematodlarla taşındığı saptanmıştır (Dijkstra & Khan, 2002). Bitkilerde zarar yapan nematodlardan yalnızca *Dorylamida* takımı virüs vektörü olarak görev yapmaktadır. *Dorylamida* takımından 2 familya (*Longidoridae* ve *Trichodoridae*)'ya ait 4 cins (*Trichodorus*, *Paratrachodorus*, *Xiphinema*, *Longidorus*) virüs vektörü türleri içermektedir. *Longidoridae* familyasına bağlı nematodlar Nepovirus cinsine ait virüsleri, *Trichodoridae* familyasına bağlı nematodlar ise Tobravirus cinsine ait virüsleri taşımaktadır (Şevik & Akyazı, 2008).

Virüsler, nematodun bir dahaki beslenmesine bağlı olarak nematod tarafından birkaç haftadan bir yılı aşan sürelerle kadar tutulmakta, bununla birlikte deri değiştirmeye kaybedilmektedir. Ayrıca nematod ile taşınan virüsler arasında vektöre özelleşme hayli gelişmiştir (Mandahar, 1999).

Nematodlarla başarılı bir virüs taşınması için virüs patiküllerinin enfekte olmuş bir bitkiden beslenme yoluyla alınması gerekmektedir. Beslenmeden sonra, ilk önce patiküllerin vektörde tutunması ve sonra da duyarlı bir bitki hücresine girebilmesi için tutunma bölgesinden ayrılması gerekmektedir. Nematodlarla taşınma böceklerle semipersistent taşınmaya benzemektedir (Dijkstra & Khan, 2002).

Nematodla taşınabilen ve taşınamayan virüslerin her ikisi de aynı nematod türlerinin üyeleri tarafından alındığı için virüsün beslenmeyle alınması, spesifik bir işlem değildir (Harrison et al., 1974). Buna karşın taşınma için yeterli miktarda virüsün vektör vücuduna alınması için nematod, en kısa sürede kaynak bitkiye geçmiş olmalıdır. Bu vücuda geçiş süresi birkaç dakikadan 24 saate kadar değişmektedir. Beslenmeyle alınan virüs partiküllerinden çoğu bağırsaklara geçmekte fakat burda tutunmamaktadır (Dijkstra & Khan, 2002).

Nepovirus ve *Tobravirus* genusu üyesi virüslerin nematodlarla taşınma mekanizması vektöre özelleşmeyi belirleyen faktörler açısından birbirinden farklıdır. Bu nedenle bu virüslerin nematodlarla taşınma mekanizmaları iki başlık altında açıklanacaktır.

1. Tobravirüslerin nematodlarla taşınma mekanizması ve taşınmanın vektöre özelleşmesi

Çubuk şeklinde ve nematodlarla taşınan virüslere *Tobravirus* adı verilmektedir. Bu guruba ait virüsler, iki cinse dahil nematod (*Trichodorus* ve *Paratrichodorus*) türleriyle taşınmaktadır (Şevik & Akyazı, 2008).

Bu cinslerin içerisinde bulunan nematodların vücut uzunluğu 0.5-2 mm kadardır. Genellikle çubuk şeklindeki virüslerin nakledilmesinde rol oynarlar. Bu nematodlar onchiostylet olarak isimlendirilen hafif kavisli 20-80 µm uzunluğunda stylet'e sahiptirler. Bitkilerin kılcal köklerinin epidermis hücrelerinde beslenirler. Beslenme neticesinde bitki köklerinde nekroza neden olurken, bazen de bodurlaşmaya sebep olurlar. Bu nematodlarla taşınan virüslere örnek; *Tobacco rattle virus* (TRV), *Pea early-browning virus* (PEBV) ve *Pepper ringspot virus* (PepRV) (Virgaviridae)'dür. TRV ve PEBV oldukça geniş konukçu çevresine sahip ve Dünya'da yaygın olarak bulunurken, PepRV şu ana kadar sadece Güney Amerika'da belirlenmiştir (Macfarlane, 2003).

Trichodorus ve *Paratrichodorus* cinsine ait nematodlar köklerden 15 dakikalık bir beslenme sonucu virüsleri bünyesine alırlar. Fakat bu aldıkları virüsü etkili bir biçimde taşıyabilmesi için uzun bir beslenme periyoduna ihtiyaç duymaktadırlar. Bu süre 48 saate kadar çıktığı zaman taşınma etkinliği de o oranda artmaktadır. Vektör nematodlar, virüsü aylarca hatta yıllarca bünyesinde kaybetmeden taşıyabilmektedir. Örneğin; TRV, nematod tarafından bir kez toprağa bulaştırıldıktan sonra uzun yıllar topraktan arındırılmayabilir. Taylor ve Robertson (1970), Avrupa ve Amerika'da tanımlanmış çoğu *Trichodorus* türlerinin TRV'nü taşıdığını belirtmiştir. Virüsler uzun bir süre nematod bünyesinde kalabilmektedir. Örneğin, *Paratrichodorus pachydermus* Seinhorst (Triplonchida: Trichodoridae) nematodu toprakta 2 yıl kaldıktan sonra bile TRV'nü taşıyabilmektedir. Hatta virüsü birkaç ürün periyodu süresince taşıyabilmektedir (Macfarlane, 2003).

Nematod bünyesinde virüsün kalabilmesi için, vektörün ösafagusu ile virüs partiküllerinin yüzey yapısı arasındaki interaksiyonun ve spesifik bir tanınmanın olması gerekmektedir. Bu yüzden belli başlı tobnavirus izolatları sadece belli başlı nematod türleriyle taşınmaktadır (Şevik & Akyazı, 2008). Örneğin, TRV PpK20 izolatı *P. pachydermus* ile taşınırken, *Trichodorus primitivus* de Man (Triplonchida: Trichodoridae) türüyle taşınmaz. Yine *P. pachydermus* bazı TRV izolatlarını (PpK20, PpB1, PpW1) taşırken, bazı TRV izolatlarını (TvC47, TpE1) taşıyamamaktadır (Brown et al., 1989). TRV izolatlarının farklı taşınmasında RNA 2 sekans kombinasyonu önemli rol oynamaktadır. TRV PpK20 izolatının RNA 2 üzerinden 3 gen (Kapsid protein=CP, 2b, 2c) kodlanır. Bunlardan taşınmada 2b geni rol oynamaktadır (Vassilakos et al., 2001).

Yeast two-hybrid assay sistemi kullanılarak TRV PpK20 izolatının 2b proteininin virüs kılıf proteininin C-ucu parçasıyla etkileşime girdiği gösterilmiştir (Visser & Bol, 1999). Bu bulgu, tobnavirus 2b proteininin virüs partikülleri ve vektör nematodun ağız parçası içindeki yüzey yapılarına bağlanmada köprü görevi gördüğünü desteklemiştir. Bu konuda birçok çalışma yapılmıştır. Bu çalışmalara göre, nematodlar tarafından taşınamayan TRV PLB izolatının RNA-2'si sadece 16 kDa'luk ilave bir proteini kodlarken nemotodla taşınabilen TRV PpK20 izolatının RNA-2'si, 29.4 ve 32.8 kDa'luk iki proteini kodlamaktadır. PpK20'nin RNA-2'sinin infekte edici özellikteki cDNA klonları kullanılarak yapılan mutasyonel analiz, 32.8 kDa'luk proteini kodlayan ORF (açık okuma çerçevesi)'ta geniş bir kısmın çıkarılmasının nemotodla taşınmayı etkilemediği halde, 29.4 kDa'luk proteini kodlayan açık okuma çerçevesi (ORF)'nin etkilenmesinin nematodla taşınmayı ortadan kaldırdığını göstermiştir (Mandahar, 1999).

2. Nepovirüslerin nematodlarla taşınma mekanizması ve taşınmanın vektöre özelleşmesi

Nematodlarla taşınan polihedral (küresel) şekilli virüslere Nepovirus adı verilmektedir. Bu virüsleri 2 cinse (*Xiphinema* ve *Longidorus*) ait nematod türleri taşımaktadır. *Xiphinema* ve *Longidorus* cinslerine ait nematod türleri, diğer türlere göre daha uzun vücut yapısına sahiptir. *Trichodorus*' ların aksine stylet'ler

bu türlerde oldukça uzundur ve yaklaşık 60-250 µm arasında uzunluğa sahiptir. Bu nedenle beslenme esnasında bitki dokularının iletim demetlerine kadar ulaşabilirler ve bitki özsuynunu emerek beslenirler. Yine bu türler de bitki köklerinde nekrozlara sebep olurlar. *Xiphinema*'lar virüsleri osepagus'larının ve stylet'lerinin lümenindeki epiderma'da taşırlar (Şevik & Akyazı, 2008).

Xiphinema türlerinin taşıdığı virüslerin kalıcılığı *Longidorus* türleriyle taşınan virüslere göre daha uzundur. Örneğin; GFLV'nün vektörü *X. index* 15 dk.'lık beslenme süresi sonunda enfekteli bitkilerden virüsü alabilir ve aynı sürede sağlıklı bitkilere bulaştırabilir. Bu tür virüsü uzun süre taşıyabilmektedir. GFLV, vektörü olan *X. index*'in vücudunda 9 ay taşınabilmektedir (Anonymous, 2008).

Nepovirüsler için GFLV'nde görüldüğü gibi, CP taşınmanın özelleşmesini belirleyen tek faktör olarak görülmektedir. Nematodların beslenme kanalının duvarlarındaki spesifik bölgelerde virionların tutunması, taşınmanın özelleşmesini açıklayabilmıştır (Andret-Link & Fuchs, 2005).

GFLV RNA 2 polipeptidini 2A (26 kDa), 2B (38 kDa) ve 2C (56 kDa) olarak bilinen üç proteinden oluşmaktadır. 2A protein, RNA 2'nin replikasyonu için gerekmede ve nükleusa yakın bir yerde konumlanmış RNA 1 kaynaklı replikasyon protein kompleksiyle ilişkilendirilebilmektedir (Gaire et al., 1999). 2B proteini, virüs partiküllerinin hücre duvarını geçmesi ve hücreler arasında taşınması için gerekli, tübüllerde bulunan virüs hareket proteini (MP)'dir. 2C proteini ise virüs CP'dir. Taşınma deneyleri, başka bir nepovirüs olan *Arabidopsis mosaic virus* (ArMV) (Secoviridae; *Nepovirus*)'den elde edilen analog proteinlerle GFLV RNA 2 kodlanmış proteinlerinin sistematik olarak yerdeğiştirmesiyle elde edilen hibritler kullanılarak yürütülmüştür. Bu iki virüs aynı genom organizasyonuna sahip ve serolojik olarak akraba olmasına karşın, ArMV *Xiphinema diversicaudatum* Micoletzky (Dorylaimida: Xiphinematidae) tarafından taşınırken GFLV *X. index* ile taşınmaktadır. Sadece GFLV proteininden elde edilen C-ucunun sonundaki 9 aminoasidi içeren bir 2B proteini ve GFLV CP'ini taşıyan GFLV, sistemik enfeksiyona neden olurken, bu iki virüsten elde edilen üç genin tüm kombinasyonlarını testlemek mümkün olmamıştır (Belin et al., 1999). Buna karşın ya ArMV 2A ya da 2B (+ GFLV C-ucu) proteinlerini veya 2A ve 2B (+ GFLV C-ucu) proteinlerinin her ikisini de kodlayan GFLV, sistemik enfeksiyon için yeterli olmuş ve sözü geçen recombinant virüslerin hepsi *X. index* ile taşınırken ArMV taşınmamıştır. Böylece, GFLV'nün 2A ve 2B proteinlerinin yerdeğiştirmesi, taşınmayı önleyememiş ve nepovirüslerin taşınmasının özelleşmesinde CP'nin tek belirleyici faktör olduğunu kanıtlamıştır (MacFarlain, 2003).

Sonuç

Bir konukçudan diğerine vektörlerle taşınma, bitki virüslerinin biyolojik döngüleri içinde yaşamlarını idame ettirmelerini garantiye alması ve hayatta kalmalarını sağlaması açısından önemli bir adımdır. Bitki virüslerinin çoğu (%88) bir konukçudan diğerine taşınmada arthropod vektörleri araç olarak kullanılmaktadır. Vektörlerle taşınan diğer virüsler (%12) ise, fungus, plasmidiophorid ve nematod vektörlerle taşınmaktadır (Andret-Link & Fuchs, 2005).

Son on yılda virüs-vektör ilişkileri konusunda biyolojik, biyokimyasal ve moleküler çalışmalar oldukça artmıştır. Yapılan bu çalışmalar, bitki virüsleri arasında taşınma mekanizmalarının genom tipi, partikül morfolojisi ve viral proteinin ifadesine bağlı olmaksızın dikkate değer bir şekilde farklı olduğunu göstermiştir. Taşınma genellikle virüslerin vektörlerine özelleşmesinin derecesiyle karakterize edilmiş ve birçok bulgu, virüslerin vektörlerine özelleşmesinin ancak spesifik bir ligand-reseptör etkileşimiyle mümkün olabileceğini ortaya koymuştur. Ancak tüm bu çalışmalara rağmen vektöre özelleşme için gerekli viral özellikler ile ilgili bilgiler sınırlıdır. Öte yandan CP, bu proteinin türevi olan RT veya virüs tarafından kodlanan ikinci bir CP gibi protein yapısındaki faktörler ve HC gibi yapısal olmayan proteinlerin virüslerin vektörlerine özelleşmesini yöneten faktörler olduğu kanıtlanmıştır. Virüslerin bağlandığı vektör reseptörlerinin, moleküler taşınmanın özelleşmesinde aldığı görevler konusunda ise oldukça az bilgi mevcuttur. Bu nedenle bu vektör reseptörlerinin aldığı görevlerin aydınlatılması ihtiyacı doğmaktadır.

Bitki virüsleri ve vektörleri arasında var olan biyolojik ve moleküler etkileşimlerin taşınmanın özelleşmesindeki görevlerinin anlaşılması, virüslerle mücadelede yeni ve özgün kontrol yöntemlerinin ortaya koyulması açısından da oldukça önemli bir konudur. Bitki virüslerine karşı bilinen kontrol yöntemleri genellikle virüsten doğan kayıpları mümkün olduğunca en aza indirmek için virüsü üretim materyali veya alanından uzaklaştırmak ve vektörlerinin yayılmasını önlemekle sınırlı kalmaktadır. Vektörlerin kimyasallarla kontrol altına alınmasıyla bitki virüslerinin yayılması önlenememesine karşın, vektörlerin bu kimyasal maddelerden etkilenme oranlarındaki değişiklikler veya kimyasal uygulamalarında yapılan hatalardan dolayı ortaya çıkan dayanıklılık ve çevre problemleri gibi sorunlar bu yöntemin kullanımında büyük engeller olarak karşımıza çıkmaktadır. Diğer yandan virüslerle mücadelede gen susturma, vektörlerin genetik manüplasyonu, transgenik bitkilerde taşınmanın engellenmesi için gerekli rekombinant proteinlerin ifadesi gibi yeni, etkili ve çevre dostu yöntemlerin ortaya konulması, ancak virüslerin vektörlerine özelleşmesinin anlaşılmasıyla mümkündür.

Yararlanılan Kaynaklar

- Andret-Link, P., C. Schmitt-Keichinger, G. Demangeat, V. Komar, & M. Fuchs, 2004. The specific transmission of *Grapevine fanleaf virus* by its nematod vector *Xiphinema index* is solely determined by the viral coat protein. *Virology*, 320: 12-22.
- Andret-Link, P. & M. Fuchs, 2005. Transmission specificity of plant viruses by vectors. *Journal of Plant Pathology*, 87 (3): 153-165.
- Anonymous, 2008. Vectors of plant viruses. (Web sayfası: <http://plpnemweb.ucdavis.edu/nemaplex/Plntpara/pltvirus.htm>), (Erişim tarihi: Mart 2012).
- Berlin, C., C. Schmitt, G. Demangeat, V. Komar, L. Pinck & M. Fuchs, 2001. Involvement of RNA2-encoded proteins in the specific transmission of *Grapevine fanleaf virus* by its nematode vector *Xiphinema index*. *Virology*, 291: 161-171.
- Blanc, S., 2008. "Vector Transmission of Plant Viruses p. 10-18". In: Desk Encyclopedia of Plant and Fungal Virology (Eds: Brian W. J. Mahy & Marc H. V. van Regenmortel). Academic Press, San Diego, 613 pp.
- Brown, D. J. F., A. T. Ploeg & D. J. Robinson, 1989. The association between serotypes of tobnaviruses and *Trichodorus* and *Paratrichodorus* species. *EPPO Bulletin*, 19: 611-617.
- Brown, D. J. F., & B. Weischer, 1998. Specificity and complementarity in the transmission of plant viruses by parasitic nematodes: an annotated terminology. *Fundamental Applied Nematology*, 21: 1-11.
- Cortes, I., C. Livieratos, A. Derks, D. Peters & R. Kormelink, 1998. Molecular and serological characterization of *Iris yellow spot virus*, a new and distinct tospovirus species. *Phytopathology*, 88: 1276-1301.
- Dijkstra, J. & A. J. Khan, 2002. "Characteristic Features of Virus Transmission by Nematodes p. 63-75". In: Plant Viruses as Molecular Pathogens (Eds: Jawaid A. Khan & Jeanne Dijkstra). The Haworth Press, Inc., Binghamton, 537 pp.
- Drucker, M., R. Froissart, E. Hebrard, M. Uzest, M. Revellac, P. Esperandieu, J. C. Mani, M. Pugniere, F. Roquet, A. Fereres & S. Blanc, 2002. Intracellular distribution of viral gene products regulates a complex mechanism of *Cauliflower mosaic virus* acquisition by its aphid vector. *Proceedings of the National Academy of Science*, 99 (4): 2422-2427.
- Foissart, R., Y. Michalakakis & S. Blanc, 2002. Helper component-transcomplementation in the vector transmission of plant viruses. *Phytopathology*, 92 (6): 576-579.
- Gaire, F., C. Schmitt, C. Stissi-Garaud, L. Pinck & C. Ritzenthaler, 1999. Protein 2A of *Grapevine fanleaf nepovirus* is implicated in RNA2 replication and colocalises to the replication site. *Virology*, 264: 25-36.
- Gergerich, R. C., H. A. Scott & J. P. Fulton, 1986. Evidence that ribonucleases in beetle regurgitant determine the transmission of plant viruses. *Journal of General Virology*, 67: 367-370.
- Gildow, F. E., 1993. Evidence for receptor-mediated endocytosis regulating luteovirus acquisition by aphids. *Phytopathology*, 83: 270-277.

- Gildow, F. E. & S. M. Gray, 1994. The aphid salivary gland basal lamina as a selective barrier associated with vector-specific transmission of *Barley yellow dwarf luteovirus*. *Phytopathology*, 83: 1293-1302.
- Gray, S. M. & N. Banerjee, 1999. Mechanisms of arthropod transmission of plant and animal viruses. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 63 (1): 128-148.
- Harrison, B. D., W. M. Robertson & C. E. Taylor, 1974. Specificity of retention and transmission by nematodes. *Journal of Nematology*, 6: 155-164.
- Hewitt, W. B., D. J. Raski & A. C. Goheen, 1958. Nematode vector of soil-borne fan leaf virus of grapevine. *Phytopathology*, 48: 586-595.
- Jeger, M. J., F. van den Bosch & L. V. Madden, 2004. Epidemiology of insect-transmitted plant viruses: modelling disease dynamics and control interventions. *Physiological Entomology*, 29: 291-304.
- Jolly, C. A. & M. A. Mayo, 1994. Changes in the amino acid sequence of the coat protein readthrough domain of *Potato leafroll luteovirus* affect the formation of an epitope and aphid transmission. *Virology*, 201: 182-185.
- Kassanis, B. & D.A. Govier, 1971a. New evidence on the mechanism of transmission of potato C and potato aucuba mosaic viruses. *Journal of General Virology*, 10: 99-101.
- Kassanis, B. & D.A. Govier, 1971b. The role of the helper virus in aphid transmission of potato aucuba mosaic virus and potato virus C. *Journal of General Virology*, 13: 221-228.
- Leh, V., E. Jacquot, A. Geldereich, M. Haas, S. Blanc, M. Keller & P. Yot, 2001. Interaction between the open reading frame III product and the coat protein is required for transmission of *Cauliflower mosaic virus* by aphids. *Journal of Virology*, 75 (1): 100-106.
- Lopez-Moya, J. J., 2002. "Genes Involved in Insect-Mediated Transmission of Plant Viruses p. 31-61". In: *Plant Viruses as Molecular Pathogens* (Eds: Jawaid A. Khan & Jeanne Dijkstra). The Haworth Press, Inc., Binghamton, 537 pp.
- MacFarlane, S. A., 2003. Molecular determinants of the transmission of plant viruses by nematodes. *Molecular Plant Pathology* 4: 211-215.
- Mandahar, C. L., 1999. *Molecular Biology of Plant Viruses*. Kluwer Academic Publishers- Botany Department Panjab University, India, 320 pp.
- Matthews, R. E. F., 1991. *Plant Virology* (Third Edition). Academic Press, San Diego, 1037 pp.
- Moreno, A., L. Palacios, S. Blanc & A. Fereres, 2005. Intracellular salivation is the mechanisms involved in the inoculation of *Cauliflower mosaic virus* by its major vectors *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*. *Annals of the Entomological Society of America*, 98: 763-769.
- Nagata, T. & C. L. Almeida, 1999. The identification of the vector species of *Iris yellow spot tospovirus* occurring on onion in Brazil. *Plant Disease*, 83: 399.
- Omura, T. & J. Yan, 1999. Role of outer capsid proteins in transmission of *Phytoreovirus* by insect vectors. *Advances in Virus Research* 54: 15-43.
- Parrella, G., P. Gognalons, W.K. Gebre-Selassie, G. Vovlas & G. Marchoux, 2003. An update of the host range of *Tomato spotted wilt virus*. *Journal of Plant Pathology*, 85 (4, Special issue): 227-264.
- Peiffer, M. L., F. E. Gildow & S. M. Gray, 1997. Two distinct mechanisms regulate luteovirus transmission efficiency and specificity at the aphid salivary gland. *Journal of General Virology*, 78: 495-503.
- Perry, K. L., L. Zhang, M. H. Shintaku & P. Palukaitis, 1994. Mapping determinants in CMV for transmission by *Aphis gossypii*. *Virology*, 205: 591-595.
- Pico, B., M. J. Diez & F. Nuez, 1996. Viral diseases causing the greatest economic losses to the tomato crop. II. The *Tomato yellow leaf curl virus*- a review. *Scientia Horticulturae*, 67: 151-196.
- Pirone, T. P., & S. Blanc, 1996. Helper-dependent vector transmission of plant viruses. *Annual Review of Phytopathology*, 34: 227-247.
- Pirone, T. P. & K. L. Perry, 2002. "Aphids: Non-Persistent Transmission p. 1-20". In: *Advances in Botanical Research* Vol. 36 (Ed: R. T. Plumb). Academic Press, San Diego, 221 pp.
- Racchah, B. & A. Fereres, 2009. "Plant Virus Transmission by Insects p. 1-9". In: *Encyclopedia of Life Science (ELS)*. Racchah, B. (Ed.). John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, UK.

- Riley, D. G., S. V. Joseph, R. Srinivasan & S. Duffie, 2011. Thrips vector of tospoviruses. *Journal of Integrated Pest Management*, 1 (2): 1-10.
- Shintaku, M. H., 1991. Coat protein gene sequences of two *Cucumber mosaic virus* strains reveal a single amino acid change correlating with chlorosis induction. *Journal of General Virology*, 72: 2587-2589.
- Sylvester, E.S., 1956. Aphid transmission of nonpersistent plant viruses with special reference to the *Brassica nigra* virus by the green peach aphid. *Hilgardia*, 23: 53-98.
- Şevik, M. A. & F. Akyazı, 2008. Bitki patojeni virüslerin bitki paraziti nematodlarla taşınması. *Batı Akdeniz Tarımsal Araştırma Enstitüsü Derim Dergisi*, 25 (2): 1-12.
- Taylor, C. E. & W. M. Robertson, 1970. Location of tobacco rattle virus in the nematode vector, *Trichodorus pachydermus* Seinhorst. *Journal of General Virology*, 6: 179-182.
- Thornbury, D. W. & T. P. Pirone, 1983. Helper components of two potyviruses are serologically distinct. *Virology*, 125: 487-490.
- Ullman, D. E., T. L. German, J. L. Sherwood, D. M. Westcot & F. A. Cantone, 1993. Tospovirus replication in insect vector cells: Immunocytochemical evidence that the nonstructural protein encoded by the S RNA of *Tomato spotted wilt tospovirus* is present in thrips vector cells. *Phytopathology*, 83: 456-463.
- Uzest, M., D. Gargani, M. Drucker, E. Hébrard, E. Garzo, T. Candresse, A. Fereres & S. Blanc, 2007. A protein key to plant virus transmission at the tip of the insect vector stylet. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 (46): 17959-17964.
- Van den Heuvel, J. F. J. M., M. Verbeek & F. van der Wilk, 1994. Endosymbiotic bacteria associated with circulative transmission of *Potato leafroll virus* by *Myzus persicae*. *Journal of General Virology*, 75: 2559-2565.
- Vassilakos, N., E. K. Vellios, E. C. Brown, D. J. F. Brown & S. A. Macfarlane, 2001. Tobravirus 2b protein acts in trans to facilitate transmission by nematodes. *Virology*, 279: 478-487.
- Visser, P. B. & J. F. Bol, 1999. Nonstructural proteins of Tobacco rattle virus which have a role in nematode-transmission: Expression pattern and interaction with viral coat protein. *Journal of General Virology*, 80: 3273-3280.
- Wang, R. Y., G. Powell, J. Hardie & T. P. Pirone, 1998. Role of the helper component in vector-specific transmission of potyviruses. *Journal of General Virology*, 79: 1519-1524.
- Watson, M.A. & F.M. Roberts, 1939. A comparison of the transmission of *Hyoscyamus virus* 3, potato virus Y and cucumber virus 1 by the vectors *Myzus persicae* (Sulz.), *M. circumflexus* (Buckton), and *Macrosiphum gei* (Koch). *Proceeding of the Society of London, Series B* 127: 543-576.
- Wijkamp, I. & D. Peters, 1993. Determination of the median latent period of two tospoviruses in *Frankliniella occidentalis*, using a novel leaf disk assay. *Phytopathology*, 83: 986-991.
- Wijkamp, I., N. Almarza & D. Peters, 1995. "Median Latent Period and Transmission of Tospoviruses Vectedored by Thrips p. 153-156". In: *Thrips Biology and Management Vol. 276* (Eds: Bruce L. Parker, Margaret Skinner & Trevor Lewis). NATO ASI Series, Plenum Press, New York, 652 pp.