

PAPER DETAILS

TITLE: Mikovirüslerin *Rhizoctonia solani* Kühn ve diğer bazı bitki patojenlerinde kullanım olanakları

AUTHORS: Meltem AVAN

PAGES: 134-147

ORIGINAL PDF URL: <http://ofd.artvin.edu.tr/tr/download/article-file/1432989>

Mikovirüslerin *Rhizoctonia solani* Kühn ve diğer bazı bitki patojenlerinde kullanım olanakları

The usage of mycoviruses in *Rhizoctonia solani* Kühn and some plant pathogens

Meltem AVAN 

Ankara Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma, Dışkapı, ANKARA

Eser Bilgi / Article Info

Derleme makale / Review article

DOI: 10.17474/artvinofd.836419

Sorumlu yazar / Corresponding author

Meltem AVAN

e-mail: meltem_avn@hotmail.com

Geliş tarihi / Received

05.12.2020

Düzeltilme tarihi / Received in revised form

04.01.2021

Kabul Tarihi / Accepted

05.01.2021

Elektronik erişim / Online available

12.05.2021

Anahtar kelimeler:

Mikovirüsler

dsRNA

Hipovirulenslik

Biyolojik kontrol

Rhizoctonia solani

Keywords:

Mycovirus

dsRNA

Hypovirulence

Biological control

Rhizoctonia solani

Özet

Bitki patojeni fungusların da yer aldığı birçok organizmada yaygın olarak bulunan mikovirüsler, biyolojik mücadelede alternatif bir kullanım olanağı sağlayan obligat parazitlerdir. Çoğunluğu biyolojik ajan olarak mikoviral dsRNA genomuna sahip olmakla birlikte, DNA genomlarına sahip olanları da bulunmaktadır. Mikovirüsler, fungus hücrelerinde hücre birleşmesi yoluyla, hücre bölünmesi ve eşeyli, eşeysiz spor formları ile yayılış göstermektedir. Enfekte ettikleri funguslarda bazı morfolojik ve fizyolojik farklılıklara sebebiyet vermekte, virülensi artırma ve azaltma yönünde etkide bulunmaktadır. Bu derlemede mikovirüslerin *Rhizoctonia solani* ve diğer bazı funguslara karşı etkileri ve virülensi azaltma etkisinden yola çıkarak, bitki hastalıklarıyla biyolojik mücadelede kullanım olanakları araştırılmıştır.

Abstract

Mycoviruses, which are commonly found in many organisms including plant pathogenic fungi, are obligate parasites that provide an alternative use in biological control. Although the majority have a mycoviral dsRNA genome as biological agent, there are also those with DNA genomes. Mycoviruses are spread in fungus cells through cell fusion, cell division and sexual and asexual spore forms. In fungus infected by mycoviruses, they cause some morphological and physiological differences and have an effect on increasing and decreasing virulence. In this review, it was aimed to give information on the effects of mycoviruses against some fungi, including *Rhizoctonia solani*, and their use in biological control against plant diseases, based on the effect of reducing virulence.

GİRİŞ

Mikovirüs, fungus hücrelerinde çoğalma yeteneğine sahip olan, çoğu herhangi bir simptome sebep vermeden (latent enfeksiyon) konukçularında enfeksiyon yapabilen, enfekte ettiği hücrelerde hücreler arası ve hücre içinde yayılış gösterebilen obligat parazitlerdir. Mikovirüsler, 25-50 nm çapı olan partikül büyüklükleri ile oldukça heterojen bir grup olup partikül ağırlıkları da 6-13X10⁶ Da kadardır. Partikül yapıları çoğunlukla yuvarlak şekillidir fakat değişik şekilli yapılarda da bulunabilmektedirler. Mikovirüs partiküllerinin çoğunluğunda bir adet kapsid proteini bulunmaktadır ve bunun molekül ağırlığı da 25-130X10⁶ kDa kadardır. Bazılarında ise birden çok kapsid proteini bulunabilmektedir. *Aspergillus foetidus*'da enfeksiyon yapan *Aspergillus flavus* virus S (AfV-S)'de

birden çok kapsid polipeptidi bulunabilmektedir (Hollingsworth 1982, Ghabrial 1998).

Mikovirüsler, enfeksiyon yapmayan, endojen veya kalıtsal virüsler olarak da tanımlanmıştır (Lemke ve ark. 1979, Bruenn ve ark. 1993). Endojen ve kalıtsal virüs terimleri, mikovirüslerin bir DNA kopyasını, konukçularının DNA'larına entegre etme yeteneğine sahip olduklarını gösterir. Mikovirüsler segmentli veya segmentsiz çift zincirli RNA (dsRNA) genomu içermektedir. Bununla birlikte, bazıları tek sarmallı RNA (ssRNA) veya çift sarmallı DNA (dsDNA) genomlarına da sahip olabilmektedir (Jiang ve ark. 2013, Van Regenmortel ve ark. 2000). Mikovirüslerin büyük bir kısmı dsRNA (çift sarmallı RNA) genoma sahiptir. dsRNA virüslerinin birçoğunun, konukçularında hastalık oluşturma yeteneğinde azalış ya da artışa neden olduğu araştırmalar sonucunda ortaya

koyulmuştur (McCabe ve ark. 1999, Ahn ve Lee 2001). Bitki patojeni funguslardan *Cryphonectria parasitica*, *Rhizoctonia solani*, *Gaeumannomyces graminis*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Ustilago maydis*, *Pyricularia oryzae*, *Helminthosporium victoriae*, *H. maydis*, *Ceratocystis ulmi*, *Endothia parasitica*, *Nectria radicicola* olmak üzere pek çok fungusta da dsRNA içeren virüs partiküllerine rastlanmıştır (Hollings 1982).

Mikovirüsün partiküllerde kapsidlendiği (Buck 1986, Go ve ark. 1992), sitoplazmada (Ahn ve Lee 2001, Hansen ve ark. 1985) veya mitokondrilerde ise kapsidlenmemiş formlar şeklinde bulunduğu (Hong ve ark. 1998; Lakshmann 1998) bildirilmiştir. Bugüne kadar yalnızca 5 adet pozitif anlamlı ssRNA (tek sarmallı RNA) içeren mikovirüs tespit edilmiştir. Bunlardan ikisi de *Botrytis cinerea*'da *Botrytis virus F* (BVF) (Robin ve ark. 2001) ve bir diğeri de *Botrytis virus X* (BVX)'dir (Howitt ve ark. 2006).

Mikovirüslerin konukçulardaki etkisini araştırmak için, mikovirüsü virüssüz bir izolata aktarmak ya da virüs bulaşmış olanı arındırarak virüssüz hale getirmek oldukça önemlidir (Kotta-Loizou ve Coutts 2017).

Bu derlemenin amacı, ülkemizde de henüz çok fazla bilinmeyen fakat gün geçtikçe ilgi uyandıran mikovirüslerin, biyolojik kontrol amaçlı kullanılmasının, mücadelesi mümkün ya da yeterli seviyede olmayan fungal hastalık etmenleri açısından alternatif bir yönetim biçimi olarak değerlendirilmesinin oldukça önemli olduğuna dikkat çekmektir.

MİKOVİRÜSLER

Mikovirüslerin Taksonomisi

Virüslerin sınıflandırılmasında virionların morfolojik yapısı, viral genomun doğası, viral protein yapısı, sayısı ve çoğaltma stratejileri ayırt edici özellikler olarak kullanılmaktadır (Van Regenmortel ve ark. 2000). Virüs genomları, diğer dsRNA genomlarına göre farklı tipte nükleik asit içermektedir. Viral genomlar, tek veya çift sarmallı DNA ya da RNA'dan oluşmaktadır. ssRNA virüsleri, sarmal yapının direk

kodlanıp kodlanmamasına göre negatif ve pozitif gruplara ayrılmaktadır.

Mikovirüsler çoğunlukla fungusun sitoplazmasında, bazıları da konukçu mitokondrisinde çoğalmaktadır (Göker ve ark. 2011). Günümüzde funguslarda enfeksiyon yapan RNA virüsleri genom segment sayıları, kapsid yapıları ve nükleotid dizilerine göre Barnaviridae, Chrysoviridae, Hypoviridae, Metaviridae, Narnaviridae, Partitiviridae, Totiviridae ve Pseudoviridae olmak üzere 8 familya ve 1 cins (Rhizidiovirus) altında incelenmektedir (Van Regenmortel ve ark. 2000, Ghabrial 2001, Büchen-Osmond 2004). Mikovirüsler, en yaygın olarak da, Narvaviridae, Totiviridae ve Partitiviridae virüs familyalarında bulunmaktadır (Van Regenmortel ve ark. 2000). Bunlar arasından, Totiviridae ve Partitiviridae familyasında yer alanlar ise, konukçularında latent enfeksiyona sebebiyet vermektedirler.

En son raporlara göre, 250'den fazla mikovirüs dizisi NCBI (Ulusal Biyoteknoloji Bilgi Merkezi) veritabanında kaydedilmiştir (Xie ve ark. 2014, Abbas 2016).

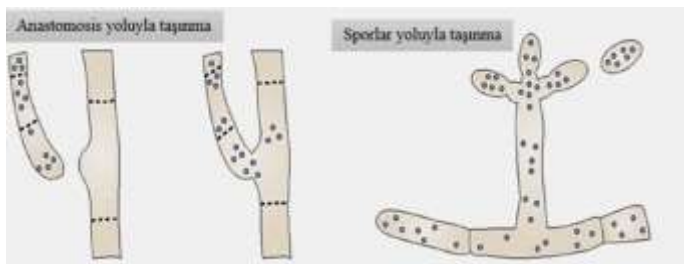
Mikovirüslerin Funguslarla Taşınması

Funguslarda dahil olmak üzere bir çok organizme virüslerin hücre duvarından girişine izin vermezler. Virüsler de bu engeli aşmak için vektörleri aracı olarak kullanır. Fungal virüslerde virüs partikülü hücre içine direk giriş yapmadığı takdirde, sadece hücreler arasında taşınmaktadır. RNA mikovirüsleri hücre dışı taşınamazlar çünkü hücre dışı taşınma için gerekli hareket proteinleri yoktur. Mikovirüslerin de büyük bir kısmı hücre dışı taşınmayla fungal enfeksiyonları başlatma yeteneğine sahip değildir. İstisnai bir örnek olan *S. sclerotiorum*'un virüs bulunmayan protoplastını, bozulmamış hifini ve hifsel parçalarını hücre dışına enfekte eden *S. sclerotiorum* hipovirulence-associated DNA virus 1 (SsHADV-1)'de bulunan saf viral partiküller sebep olmuştur (Yu ve ark. 2013).

Fungusların anastomosis özelliği, mikovirüslerin hücre içinde taşınması bakımından önemlidir. Fakat bakteri virüslerinde durum biraz daha farklılık göstermektedir. Virüs burada bakteri hücresinin dışında tutunmakta, içerisindeki materyali bakteriye aktarmakta, viral kılıfını da hücre dışında bırakmaktadır.

Mikovirüslerin funguslarla taşınması hifsel birleşme (anastomosis) ve izolatlar arasındaki uyuma bağlı olarak (yatay taşınma) veya sporulasyon ile (dikey taşınma) gerçekleşmektedir. Fungusların anastomosis grup özelliği, mikovirüslerin hücre içinde taşınması bakımından önemlidir (Munoz-Adalia ve ark. 2016).

Hücre içerisindeki taşınmada iki yol bulunmaktadır: Bunlardan ilki dikey, diğeri yatay taşınmadır (Wang ve ark. 2017). Mikovirüslerin yatay taşınmasında, fungusun vejetatif uyum grup (VCGs) çeşitliliği oldukça önemlidir. Eğer vejetatif olarak uyumsuzluk bulunuyor ise mikovirüslerin taşınımı engellenir, hifsel birleşme engellenir ve dolayısıyla viral taşınma da sınırlanmaktadır. Bu durum özellikle *Cryphonectria parasitica* izolatlarında detaylıca incelenmiştir. Vejetatif uyum gruplarının arasındaki gen transferinde ve beraberinde virüs transferi başarılı bir şekilde gerçekleşmiştir (Liu ve Milgroom 1996). Mikovirüslerin taşınmasında genetik benzerlik taşıyan hiflerin birleşmesinin önemli olduğu tespit edilmiştir (Sonnenberg ve Van Griensven 1991, Sonnenberg ve ark. 1995). Dikey taşınma da, eşeysiz ve eşeyli spor formları yoluyla meydana gelmektedir. Birçok mikovirüs eşeysiz sporlarla taşınmada daha da başarılıdır. Buna rağmen fungal virüsler eşeyli sporlarda da kolonize olabilmek özelliği taşımakta, konukçuyu enfekte edebilme yeteneği bulunmaktadır (Chun ve Lee 1997). Mikovirüsler hücre dışı bir yoldan enfeksiyon yapmaz. Enfeksiyon öncelikle anastomosis (hifsel füzyon) sırasında veya spor oluşumu sırasında sitoplazmik değişimi içeren hücre içi yollarla olmaktadır (Şekil 1).



Şekil 1. Anastomosis ve sporlar yoluyla taşınma (Nuss, 2005)

Mikovirüslerin Etki Mekanizması

Fungal virüslerin çoğu belirti meydana getirmeden enfeksiyon yapabilmektedirler. Enfekte ettikleri fungusların gelişimlerini yavaşlatmaya, virülensliğini azaltmasına ya da artırmaya (Deng ve ark. 2007), toksin salgılanmasına (Magliani ve ark. 1997), sitolojik bozukluklar oluşmasına (Newhouse ve ark. 1983), büyümede azalmaya (Boland 1992), sporulasyonda azalmaya (Bottacin ve ark. 1994), pigmentasyonda azalmaya (Anagnostakis ve Day 1979) ve enzimatik aktivitelerde değişikliklere (Rigling ve van Alfen 1993) neden olarak, bazı morfolojik ve fizyolojik farklılıklara da yol açabilmektedirler.

Hipovirulenslik bitki patojeni fungusların hastalık yapma yeteneğini azalması durumudur ve bitki fungal hastalıklarının biyolojik kontrolünde en sık kullanılan etki mekanizmasıdır. Mekanizma hala çok iyi anlaşılmış değildir fakat farklı araştırmacılar tarafından çeşitli hipotezler ortaya atılmıştır. Bu hipotezlerden bazıları sinyal iletim yolları ile ilgili iken bir diğeri ise fungusların mikovirüslere karşı antiviral yanıtı veya RNA susturulmasıdır. Virüs sağlıklı hücreleri enfekte ettiği zaman, çeşitli proteinler viral RNA segmentlerini üreterek yanıtı başlatmaktadır (Nuss 2011).

Cryphonectria parasitica'da enfeksiyon yapan chestnut blight hypovirus gibi bazı mikovirüsler de konukçularının patojenitesini (hipovirulans) azaltabilmektedir (Milgroom ve Cortesi 2004).

Rhizoctonia solani ve Mikovirüslerin İlişkileri

Rhizoctonia solani Kühn [teleomorph: *Thanatephorus cucumeris* (Frank) Donk], dünya çapında oldukça fazla konukçusu olan özellikle çeşitli sebze ve tarla bitkileri, süs bitkileri ve birçok farklı ağaç türlerinde ekonomik kayıplara sebep olabilen mücadelesi oldukça zor, toprak kaynaklı bir bitki patojendir (Zheng ve ark. 2013).

R. solani enfeksiyonunun oluşması, uygun bir konukçu kökünde, fungusun miselinin veya sklerotilerinin meydana gelmesi ile olur. Sklerotiler uygun koşullarda tekrar çimlenip enfeksiyon oluşturabilme yeteneğine sahiptirler (Kouzai ve ark. 2018). Fungus kök üzerinde

çoğalarak orada enfeksiyon pedleri adı verilen T-şeklinde yapılar üretmektedir, bu pedler bitki hücre duvarını sindirebilen enzimler üretmektedir böylelikle fungus, bitkinin kök dokusu içerisine girerek hücreler arası ve hücre içi boşluklarında kolonize olmaktadır. Burada fungus gelişirken, bitkinin tüm hücrel rezervlerini kendi gelişimi için kullanır ve bitkinin tüm hücrelerini, iletim demetlerini işgal ederek onun kurutup ölmesine neden olmaktadır (Agrios 2005, Kouzai ve ark. 2018).

R. solani ile mücadelede, fungusun geniş konukçu aralığına sahip oluşu, toprak kaynaklı ve saprofitik özelliği oluşu nedeniyle; ürün rotasyonu, kimyasal fungusit kullanımı gibi yöntemler etkisiz kalmıştır. *R. solani*, konidi üretmediği için (aseksüel spor) toprakta her yerde bulunmasına rağmen uzun mesafelere yayılma yeteneği sınırlıdır (Huang ve ark. 2012, Bartholomäus ve ark. 2016). Bu nedenle, fungusit kullanımını azaltarak, patojenle mücadelede daha çevreci başka alternatifler bulmak zorunlu hale gelmiştir (Hamid ve ark. 2018). Bunların yanı sıra *R. solani* hala bazıları sınıflandırılmamış birçok virüse de ev sahipliği yapmaktadır (Jian ve ark. 1997, Zhong ve ark. 2015, Andika ve ark. 2017).

İlk mikovirüs, yenilebilir mantar türü olan *Agaricus bisporus*'ta (takım: Basidiomycota) 1962 yılında bulunmuştur (Son ve ark. 2015). O zamanlardan beri mikovirüsler Basidiomycota, Ascomycota, Chytridiomycota, Deuteromycota ve Zygomycota gibi tüm büyük fungus taksonlarında bulunmuştur (Li ve ark. 2018). Bu zamana kadar tespit edilmiş olan tüm mikovirüslerin sadece bir kısmının tanımlandığı ve bilinmeyen mikovirüsleri tanımlamak için de yeni nesil sekanslama (NGS) tekniklerinin kullanıldığı düşünülmektedir (Bartholomäus ve ark. 2016). ssRNA ve DNA virüsleri de rapor edildiği halde bildirilen mikovirüslerin çoğunda dsRNA genomları vardır (Li ve ark. 2018).

Önceki çalışmalar, dsRNA'ların *R. solani* AG-2 ila AG-13'ün doğal popülasyonlarında oldukça yaygın olarak görülebileceğini göstermiştir (Bharathan ve ark. 2005). Dolaylı kanıtlar, 3.6-kbp (M2) ve 6.4-kbp (M1)

dsRNA'ların, *R. solani* AG-3'te virülansın azalması veya artışı ile ilişkili olduğunu göstermiştir (Jian ve ark. 1997).

Ayrıca çalışmalar kinik asidin hipovirülanslığı tetiklediğini ve *R. solani*'de hipovirülansla ilişkili bir dsRNA'nın ekspresyonuna neden olabileceğini göstermiştir (Liu ve ark. 2003).

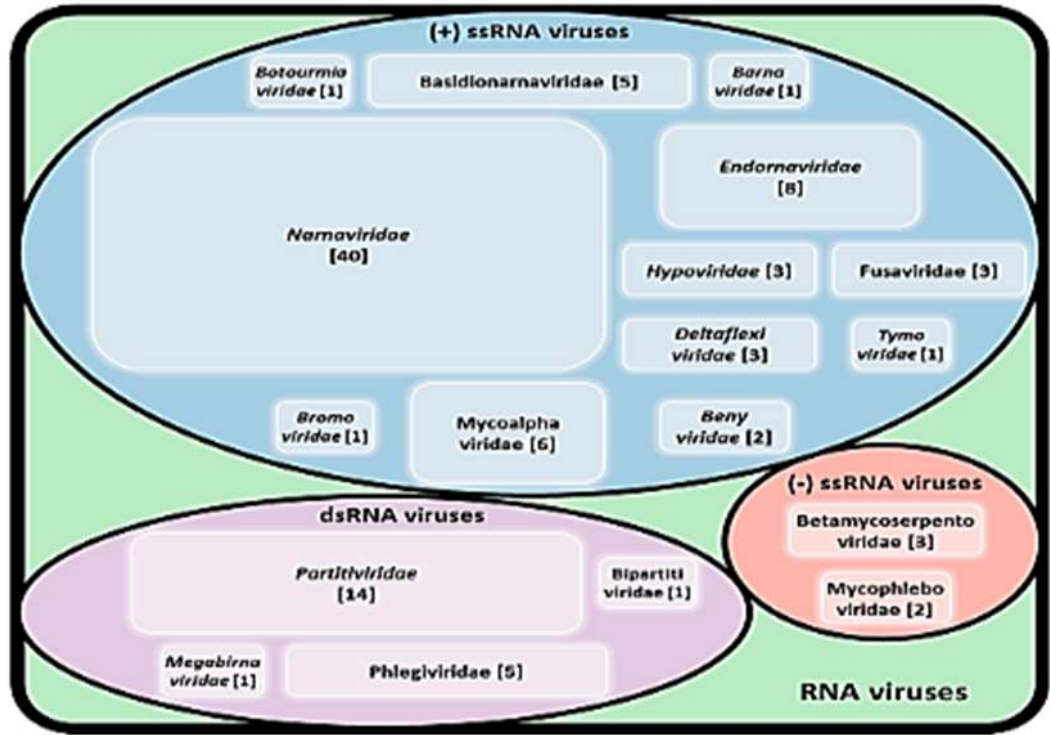
***Rhizoctonia solani*'yi Enfekte Eden Virüslerin Çeşitliliği**

R. solani'yi enfekte ettiği bildirilen virüslerin bazıları Barnaviridae, Botourmiaviridae, Deltaflexiviridae, Endornaviridae, Hypoviridae, Megabirnaviridae, Narnaviridae ve Partitiviridae gibi mikovirüs ailelerine aitken, diğerleri de Bunyavirales, Serpentovirales ve Tymovirales takımına ait üyelerden oluşmaktadır (Picarelli ve ark. 2019, Velasco ve ark. 2019, Nerva ve ark. 2019, Lin ve ark. 2019) (Şekil 2).

Andika ve ark. (2017) yapmış olduğu çalışmalarında hiyaran mozaik virüsünün *R. solani*'de biriktiğini ve çoğaldığını ifade etmişlerdir.

Rhizoctonia solani'nin çeşitli dsRNA elementleri için ortak bir konukçu olduğu gösterilmiştir (Bharathan ve ark. 2005). Örneğin, *R. solani*'de bulunan bazı dsRNA türleri, *R. solani*'nin hipovirülansı veya hipervirülansı ile ilişkilendirilmiştir. Çeltiği enfekte eden *R. solani* için, *R. solani* dsRNA virüsü 1 ve *R. solani* partitivirüs 2 adlı iki mikovirüs bildirilmiştir (Zheng ve ark. 2013, 2014).

R. solani'de tek ve karışık enfeksiyonlarda mikovirüsler tespit edilmiştir: Bunlar *Rhizoctonia solani* virüsü 717 (Betapartitivirus), *Rhizoctonia solani* RNA virüsü HN008, *Rhizoctonia solani* dsRNA virüsü 1, *Rhizoctonia solani* partitivirüs 2 ve *Rhizoctonia solani* virüsü 717 (Betapartitivirus), *Rhizoctonia solani* RNA virüsü HN008, *Rhizoctonia solani* dsRNA virüsü 1, *Rhizoctonia solani* partitivirüs 2 ve *Rhizoctonia solani* flexivirus gibi mikovirüslerdir (Zhong ve ark. 2015, Bartholomäus ve ark. 2016). Önerilen ailelerin üyeleri ve sınıflandırılmamış RNA elemanları ile birlikte dsRNA, (+) ssRNA ve (-) ssRNA barındıran yerleşik ailelerin üyeleri dahil olmak üzere *R. solani* izolatlarında yaklaşık 100 virüs bulunmuştur (Li ve ark. 2018) (Şekil 2).



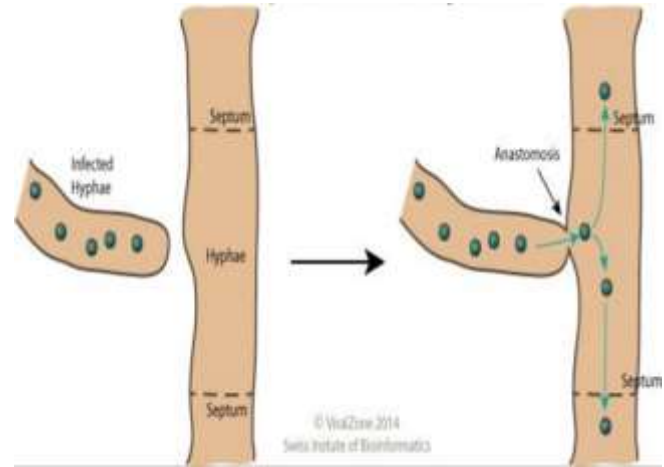
Şekil 2. *Rhizoctonia solani*'yi enfekte eden virüs aileleri (Abdoulaye ve ark. 2019)

Bugüne kadar, çok sayıda farklı virüsün çeltikten izole edilen *R. solani* AG-1-IA'yı enfekte ettiği bildirilmiştir. Bunlar, 2013 yılında *Rhizoctonia solani* dsRNA virüsü 1 (RsRV1) (Zheng ve ark. 2013), 2014 yılında *Rhizoctonia solani* partitivirüs 2 (RsPV2) (Zheng ve ark. 2014), 2015 yılında *Rhizoctonia solani* RNA virüsü 2 (RsRV2-HN008) (Zhong ve ark. 2015) ve *Rhizoctonia solani* dsRNA virüsü 3 (RsRV3) (Zhang ve ark. 2018b), *Rhizoctonia solani* partitivirüs 3-8 (sırasıyla RsPV3-8) (Liu ve ark. 2018, Lyu ve ark. 2018, Chen ve ark. 2019) ve *Rhizoctonia solani* endornavirüs 1 (RsEV1) (Zheng ve ark. 2019)'dir.

***Rhizoctonia solani*'yi Enfekte Eden Virüslerin Bulaşması**

Fungal hastalıkların azalmasını sağlamak amacıyla hedeflenen biyolojik kontrol yaklaşımında, mikovirüsün bulaşması oldukça önemli bir süreçtir. Özellikle mikovirüsün istenemeyen konukçularda yayılımını önlemek için konukçu aralığının kısıtlanması ve hedeflenen konukçu içinde bulunması ve yayılması mikovirüsün potansiyel bir biyolojik kontrol ajanı olarak kabul edilmesi için gerekli kriterlerdendir (Feau ve ark. 2014). İki esas bulaşma yolu vardır; Bunlardan biri hifsel anastomosis (Şekil 3) ve heterokaryozis ile yatay bulaşma,

diğeri ise sporulasyonla dikey bulaşmadır (Brusini ve ark. 2013). Biyolojik kontrolün etkinliği ve başarısı mikovirüs bulaşma yöntemine bağlı olarak değişebilir.



Şekil 3. Anastomosis yoluyla mikovirüs enfeksiyonu (<http://viralzone.expasy.org/>)

Virüs Enfeksiyonunun *Rhizoctonia solani* Üzerindeki Etkileri

Mikovirüs enfeksiyonları genellikle semptom göstermez ve araştırmalar da hastalıkla biyolojik mücadele de potansiyel hipovirülensliğe odaklanmaktadır. Bunun en iyi

örneği de, Avrupa'da kestanelerde bitki patojeni olan *Cryphonectria parasitica*'yı başarıyla kontrol etmek için kullanılan *Cryphonectria hypovirüs 1*'dir (CHV1) (Feau ve ark. 2014). Bunun yanı sıra dünya çapında yıkıcı bir hastalığın etken maddesi olan *Rosellinia necatrix*'ten izole edilen, *Rosellinia necatrix* megabirnavirus 1 (RnMBV1) oldukça önemli bir mikovirüstür. RnMBV1, Megabirnaviridae familyasına aittir, iki bölümlü bir genomu vardır ve potansiyel bir virokontrol ajanıdır. Konukçu virülansını ve misel büyümesini önemli ölçüde azaltarak, hipovirülans sağlamaktadır (Chiba ve ark. 2009,

Davison 2017). Konukçu büyüme hızında ve virülansında azalma, sporülasyonda zayıflama ve basidiospore çimlenmesinde azaltılmalar gibi esas etkilere sahiptirler (Moleleki ve ark. 2003, Ihrmark ve ark. 2004).

Fungal Virüslerin Diğer Bitki Patojeni Funguslarda Kullanım Olanakları

Günümüzde, çok çeşitli taksonomik gruplardan fungus hipovirulensini sağlayan birçok sayıda mikovirüs bildirilmektedir (Çizelge 1).

Çizelge 1. Fitopatogenik funguslarda hipovirülenslikle ilişkili mikovirüsler (García-Pedrajas ve ark. 2019). Fungal virüslerin bazı önemli bitki patojeni funguslardaki kullanımları şu şekilde sıralanmıştır:

Mikovirüs/Kaynak fungus	Fungal konukçularda fenotipik etkiler ^a	Kaynaklar ^b
Familiya: Hypoviridae, kapsüllenmemiş ve tek bölmeli (+) ssRNA genom		
CHV1 ^c / <i>Cryphonectria parasitica</i>	Strain CHV1/EP713: güçlü hipovirülens ^d , azalmış gelişme ve pigmentasyon, önemli ölçüde azaltmış konidi oluşumu. Strain CHV1/Euro7: orta hipovirülens ^d , azalmış konidasyon ve pigmentasyon. Strain CHV1/EP721: orta hipovirülens ^d , azalmış konidi oluşumu ve pigmentasyon.	Hilman ve Suzuki 2004, Lin ve ark. 2007
CHV2/ <i>Cryphonectria parasitica</i>	Strain CHV2/NB58: güçlü hipovirülens ^e , fungus üzerinde belirgin zayıflatıcı etki, yavaş gelişme, kahverengi izolatlar, ince miselyum, azalmış konidi oluşumu.	Hilman ve Suzuki 2004, Smart ve ark. 1999
CHV3/ <i>Cryphonectria parasitica</i>	Strain CHV3/GH2: güçlü hipovirülens ^e , koloniler genellikle loblu kenar boşlukları görülür, normal sporulasyon, turuncu pigment oluşumu.	Hilman ve Suzuki 2004, Smart ve ark. 1999
SsHV1/ <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Güçlü hipovirülens ^e , normal olmayan koloni morfolojisi, gelişmiş pigmentasyon, fenotipik değişiklikler	Xie ve ark. 2011
SsHV2/ <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Strain SsHV2/5472: hipovirülens ^e Strain SsHV2/SX247: hipovirülens ^f , azalmış gelişme, normal olmayan koloni morfolojisi Strain SsHV2L (SsHV'nin potansiyel rekombinant ve bilinmeyen hipovirüs): hipovirülens ^d , skleroti oluşumunda gecikme.	Hu ve ark. 2014, Khalifa ve Pearson 2014, Marzano ve ark. 2015
FgHV2/ <i>Fusarium graminearum</i>	Hipovirülens ^e , azalmış gelişme ve konidi oluşumu, azalmış DON üretimi	Li ve ark. 2015
AsHV1 ^c / <i>Alternaria alternata</i>	Hipovirülens ^{e,f} , azalmış gelişme	Li ve ark. 2019
Familiya Alphaflexiviridae: kapsüllenmiş ve teksegmentli (+) ssRNA genom		
SsDRV ^g / <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Hipovirülens ^{e,f} , azalmış gelişme, normal olmayan koloni morfolojisi	Xie ve ark. 2006
Familiya Botybirnaviridae: kapsüllenmiş ve ikisegmentli dsRNA genom		
SsBRV2/ <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Hipovirülens ^h , azalmış gelişme, skleroti yokluğu	Ran ve ark. 2016
BpRV1/ <i>Botrytis porri</i>	Hipovirülens ^h , azalmış gelişme	Wu ve ark. 2012
BmBRV1-BdEW220(<i>Bipolaris maydis</i> botybirnavirus 1'in straini)/ <i>Botryosphaeria dothidea</i>	Hipovirülens ^{e,f} , azalmış gelişme, normal olmayan koloni morfolojisi	Zhai ve ark. 2019

Çizelge 1. Fitopatogenik funguslarda hipovirülenslikle ilişkili mikovirüsler (García-Pedrajas ve ark. 2019) (devamı)

Familiya Chrysoviridae: kapsüllenmiş ve çoksegmentli dsRNA genom		
FgV-ch9/ <i>Fusarium graminearum</i>	Hipovirülens ^h , azalmış gelişme ve konidi oluşumu, azalmış perithesyum oluşumu	Darissa ve ark. 2012
BdCV1/ <i>Botryosphaeria dothidea</i>	Hipovirülens ^{e,f} , azalmış gelişme	Wang ve ark. 2014
FodV1/ <i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>dianthi</i>	Hipovirülens ^f , azalmış gelişme ve konidi oluşumu,	Lemus-Minor ve ark. 2018-2019, Torres-Trenas ve ark. 2019
MoCV1-A/ <i>Magnaporthe oryzae</i>	Hipovirülens ^f , enfeksiyon konukçu ırk dönüşümünü teşvik eder	Aihara ve ark. 2018
Familiya Endornaviridae: kapsüllenmemiş ve tek bölmeli (+) ssRNA genom		
HmEV1-670/ <i>Helicobasidium mompa</i>	Hipovirülens ^{e,f} , gelişmede değişiklik raporu yok	Ikeda ve ark. 2003, Osaki ve ark. 2006
RsEV1/ <i>Rhizoctonia solani</i>	Hipovirülens ^f , ince miselyum, küçük skleroti, koyu pigmentasyon	Zheng ve ark. 2019
SmEV1/ <i>Sclerotinia minor</i>	Hipovirülens ^f , azalmış gelişme ve skleroti üretimi	Yang ve ark. 2018
Familiya Megabirnaviridae: kapsüllenmiş ve çoksegmentli dsRNA genom		
RnMBV1 ^c / <i>Roselinia necatrix</i>	Güçlü hipovirülens ^h , azalmış gelişme. Yeniden organize olan bir varyant, hipovirülensliği teşvik eden özelliğini kaybetti.	Chiba ve ark. 2009, Kanematsu ve ark. 2014
RnMBV2/ <i>Roselinia necatrix</i>	Hipovirülens ^h , azalmış gelişme ve partitivirüs RnPV1 ile enfekte edildiğinde düzensiz koloni morfolojisi	Sasaki ve ark. 2016
Familiya Narnaviridae: kapsüllenmemiş ve teksegmentli (+) ssRNA genom		
BcMV1/ <i>Botrytis cinerea</i>	Hipovirülens ^{e,f} , azalmış gelişme, büyük ölçüde azalmış konidi üretimi, skleroti yokluğu	Wu ve ark. 2007, 2010
SsMV1/ <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Hipovirülens ^f , azalmış gelişme ve azalmış skleroti üretimi	Xu ve ark. 2015
Familiya Partiviridae: kapsüllenmiş ve ikisegmentli dsRNA genomu		
SsPV1 ^c / <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Hipovirülens ^{f,h} , azalmış gelişme ve azalmış skleroti üretimi, hif uçlarında sitoplazma sızıntıları	Xiao ve ark. 2014
SsPV2/ <i>Rhizoctonia solani</i>	Hipovirülens ^h , azalmış gelişme	Zheng ve ark. 2014
HetPV13-an1/ <i>Heterobasidion annosum</i>	Hipovirülens ^{e,f} , azalmış gelişme ve azalmış hif dallanması	Vainio ve ark. 2018
BcPV2/ <i>Botrytis cinerea</i>	Hipovirülens ^f , konidi ve skleroti yokluğu	Kamaruzzaman ve ark. 2019
Familiya Reoviridae: kapsüllenmiş ve çoksegmentli dsRNA genomu		
RnMYRV-3(W370) ^c / <i>Roselinia necatrix</i>	Hipovirülens ^{e,f,h} , azalmış gelişme, virus transfekte edilmiş strainler, farklı gelişme oranları nedeniyle mozaik koloniler gösterir.	Kanematsu ve ark. 2004, Sasaki ve ark. 2007, Wei ve ark. 2003
Familiya Totiviridae: kapsüllenmiş ve teksegmentli dsRNA genom		
HmTV1-17/ <i>Helicobasidium mompa</i>	Hipovirülens ^f , gelişme üzerindeki etkiler bildirilmedi.	Suzaki ve ark. 2005
HvV190S/ <i>Helminthosporium victoriae</i>	Hipovirülens ^h , azalmış gelişme, bol beyaz havai miselyum, sektör oluşturan koloniler	Xie ve ark. 2016
PdV1/ <i>Penicillium digitatum</i>	Hipovirülens ^{e,h} , azalmış gelişme	Niu ve ark. 2016
dsRNA ve (+) ssRNA mikovirüsler bilinen bir familyaya atanmamıştır		
FgV1 ^c / <i>Fusarium boothii</i> (=F. <i>graminearum</i> strain DK21)	Hipovirülens ^f , azalmış gelişme ve azalan pigmentasyon, trikotesen mikotoksin üretiminde azalma	Cho ve ark. 2013
BcRV1, tek parçalı dsRNA virus/ <i>Botrytis cinerea</i>	Hipovirülens ^f , azalmış gelişme	Yu ve ark. 2015
BdRV1, dsRNA virus 5 segment genom/ <i>Botryosphaeria dothidea</i>	Hipovirülens ^f , azalmış gelişme, sektörlü koloni kenarları, piknidyum yokluğu	Zhai ve ark. 2016
Familiya Mymonaviridae, kapsüllenmiş ve teksegment (-) ssRNA genom		
SsNSRV-1/ <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Hipovirülens ^h , azalmış gelişme, skleroti yokluğu	Liu ve ark. 2014
DNA mikovirüsleri: kapsüllenmiş ve teksegmentli dairesel ssDNA genom		
SsHADV-1/ <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Hipovirülens ⁱ , azalmış gelişme, küçük skleroti, normal olmayan koloni morfolojisi	Yu ve ark. 2010

^aViral strainlerin farklı fenotipik etkileri iyi kuruldukları durumda gösterilirler.^bTüm ayrıntılara sahip referans listesi^cMikovirüsler yapay transfeksiyon üzerine heterolog konukçularda hipovirülansı teşvik ettiği bulundu.^dGeçiş yapan cDNA klonlarının kullanılmasıyla doğrulanan virülans üzerindeki etkisi^eVirus enfeksiyonunun meydana gelmesiyle doğrulanan virülans üzerine etkisi^fVirüssüz izolatlarla hifsel anastomosis tarafından bulaşma ile doğrulanan virülans üzerine etkisi^gSsDRV'nin rapor edilen genom dizisi bir kapsid proteini kodlamaz.^hVirüs partikülleri ile protoplastın transfeksiyonu ile doğrulanan virülans üzerine etkisiⁱMikovirüs tarafından hücre dışı iletim yeteneği ile doğrulanan virülans üzerine etkisi

Fungal virüslerin bazı önemli bitki patojeni funguslardaki kullanımları şu şekilde sıralanmıştır:

Cryphonectria parasitica

Kestane kanseri etmeni olan *Cryphonectria parasitica* birçok mikovirüse konukçuluk yapmış, kestane yetiştiriciliği yapılan yerlerde sıkça görülen bir fungustur. Kestane kanseri etmeni bitkiye yara yolu ile giriş yapmakta, kabuk altında gelişmekte ve sürgün, dal ve gövdede kambiyumun ölmesine neden olmaktadır. Sonuçta da gövdede değişik büyüklüklerde kanserlere sebebiyet vermektedir (Anagnostakis 1987, Guerin ve ark. 2001). Kuzey yarım kürede farklı Birçok bölgede *Cryphonectria* hipovirus 1-4 (CHV-1, CHV-2, CHV-3 ve CHV-4) tespit edilmiştir (Shapira ve ark. 1991, Smart ve ark. 1999). Bu virüsler içerisinde en çok bilineni CHV-1'dir. Virüsler, sitoplazmasına girdiği enfekteli funguslardan, diğer enfekteli olmayan funguslara hifsel kaynaşma yoluyla girerek bulaşmayı sağlamaktadırlar (Griffin ve ark. 2004). Virüsün enfekte ettiği fungusta miselyal gelişimde ve sporulasyonda azalmaya neden olmakla birlikte, koloni morfolojisinde ve renginde farklılaşmaya (Peever ve ark. 2000) neden olarak fungusun gelişimini baskılamaktadır. Mikovirüsle enfekteli bu fungusun hastalık yapma yeteneğini düşürerek gövdede geçici kanserlere yol açmasına sebep olur ve ağacın yaşamına devam etmesini sağlar.

Eşeyli sporlarla taşınan Mycoreovirus 1 (MyRV-1) (Reoviridae) kestane kanserinde tanılanan bir hipovirulent streyndir (Deng ve ark. 2007). Mycoreovirus 2 (MyRV-2) ve *Cryphonectria* mitovirus 1 (CpMV-1) ise Reoviridae ve Narnaviridae familyasına aittirler (Hillman ve Suzuki 2004). Türkiye'de de kestane kanserine karşı biyolojik mücadele çalışmaları hipovirulent izolatların kullanılmasıyla hala devam etmektedir. (Akıllı ve ark. 2012, Erincik ve ark. 2018).

***Fusarium* spp.**

Fusarium spp. tarla, bahçe, süs, orman ürünlerinde önemli hasarlara neden olan fitopatonejik bir fungus türüdür (Sharma ve ark. 2018). Birçok *Fusarium* türü mikovirüsler için konukçu görevi görür. Yapılan çalışmalar sonucunda tespiti yapılan *Fusarium graminearum*,

Fusarium solani, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium poae*, *Fusarium boothii* ve *Fusarium virguliforme* türlerinde mikovirüslerin tespit edilmiştir (Cho ve ark. 2013, Marvelli ve ark. 2014). Bu *Fusarium* türlerine ait virüslerin çoğunun Partitiviridae, Totiviridae veya Chrysoviridae familyasına ait olduğu, 11 adet mikovirüs tanılandığı ve bunlar arasından en çok FgV1 virüsünün hipovirulent etki gösterdiği tespit edilmiştir (Cho ve ark. 2013, Wang ve ark. 2013).

Son zamanlarda yapılan çalışmalara göre *Fusarium*'dan izole edilen mikovirüslere örnek verilecek olursa; Chrysoviridae familyasına ait üç üyenin, *F. graminearum* strain China 9'dan *Fusarium graminearum* virus-ch9 (FgV-ch9) (Darissa ve ark. 2011, 2012), *F. graminearum* strain 98-8-6'dan *Fusarium graminearum* virus 2 (FgV2) (Chu ve ark. 2004, Yu ve ark. 2011) ve *F. oxysporum* f. sp. *dianthi* strain 116'dan *Fusarium oxysporum* f. sp. *dianthi* mycovirus 1 (FodV1) (Lemus-Minor ve ark. 2015) izole edilmiştir.

Megabirnaviridae familyasından *Fusarium pseudograminearum* strain FC136-2A'dan *Fusarium pseudograminearum* megabirnavirus 1 (FpgMBV1) izole edilmiştir (Zhang ve ark. 2018a).

Partitiviridae familyasından üç üye *Fusarium solani* f. sp. *rohiniae* strain SUF704'den *Fusarium solani* virus 1 (FsV1; synonym, FusoV) (Nogawa ve ark. 1996), *Fusarium poae* strain A-11'den *Fusarium poae* virus 1 (FpV1; synonym, FuPO-1) (Compel ve ark. 1999) ve *Fusarium solani* f. sp. *pisii*'den *Fusarium solani* partitivirus 2 (FsPV2) (Osaki ve ark. 2015) izole edilmiştir.

Totiviridae familyası Victorivirus cinsine aiy bir üyeden *Fusarium asiaticum* strain F16176 izole edilmiştir ve *Fusarium asiaticum* victorivirus 1 (FaVV1) olarak isimlendirilmiştir (Li ve ark. 2019).

Alternaviridae familyasından iki üyede, *F. graminearum* strain AH11'den *Fusarium graminearum* alternavirus 1 (FgAV1) (He ve ark. 2018) ve *F. incarnatum* strain LY003-07'den *Fusarium incarnatum* alternavirus 1 (FiAV1) izole edilmiştir (Zhang ve ark. 2019).

Fusagraviridae familyasından beş üyede, *Fusarium poae* strain SX63'den *Fusarium poae* dsRNA virus 2 (FpV2) ve *Fusarium poae* dsRNA virus 3 (FpV3) (Wang ve ark. 2016a), *Fusarium virguliforme*'den *Fusarium virguliforme* dsRNA mycovirus 1 (FvV1) ve *Fusarium virguliforme* dsRNA mycovirus 2 (FvV2) (Marvelli ve ark. 2014), *F. graminearum* strain DK3'den *Fusarium graminearum* virus 3 (FgV3) (Yu ve ark. 2009) izole edilmiştir.

Azaltılmış fungal virülansının iyi örneği CHV1 / *C. parasitica*'dır (Dawe ve Nuss 2013). Alphahypovirus cinsinin yeni bir hipovirüsü olan FgHV2, miselyal büyümede azalma, konidi üretimi ve DON (Deoxynivalenol) konsantrasyonunda azalmalara neden olarak fungusun fenotipinde zararlanmalara neden olmaktadır (Li ve ark. 2015).

Yeni Fusariviridae familyasının bir üyesi olan FgV1'in *F. graminearum*'un virülansını azalttığı, miselyal büyümeyi geciktirdiği, pigmentasyonu artırdığı ve mikotoksin üretimini azalttığı bildirilmiştir (Chu ve ark. 2002).

Crysoviridae familyasının bir üyesi olan FgV-ch9, yüksek ve orta miktarlarda bulunan dsRNA seviyelerinde *F. graminearum*'un hipovirülansı ve buğday ve mısırdaki miselyum büyüme hızı ve konidi kapasitesinde azalmalar, anormal koloni morfolojisi, düzensiz sitoplazma ve virülansda azalmaya neden olur (Darissa ve ark. 2012). Chrysoviridae ailesinin bir üyesi olan FodV1, fungusun virülansında ve vejetatif gelişiminde önemli fenotipik değişikliklere neden olur (Lemus-Minor ve ark. 2018).

Rosellinia necatrix

Rosellinia necatrix, özellikle meyve ağaçlarında ve asmalarda beyaz kök çürüklüğüne neden olan toprak kaynaklı fitopatojenik bir fungustur (Kanadani ve ark. 1998, Eguchi ve ark. 2009).

R. necatrix'te partitivirüs, mycoreovirus, megabirnavirus ve yeni bir quadrivirus gibi çeşitli mikovirüsler tanımlanmıştır (Wei ve ark. 2004, Sasaki ve ark. 2005, Chiba ve ark. 2009, Lin ve ark. 2012). Arakawa ve ark. (2002) *R. necatrix* izolatlarında çeşitli mikovirüs benzeri dsRNA'lar tespit edilmiştir ve dsRNA'ların çeşitliliği sadece

farklı miselyal uyum grupları (MCG) (mycelial compatibility groups) arasında değil, aynı zamanda MCG'lar içinde de görülmüştür. Yapılan çalışmalara göre *R. necatrix*'in yaklaşık % 20'sini RNA virüsleri içermektedir (Ikeda ve ark. 2004).

R. necatrix'in beş familyaya ait Partitiviridae (Chiba ve ark. 2013a, Sasaki ve ark. 2005), Quadriviridae (Lin ve ark. 2012), Reoviridae (Wei ve ark. 2003), Totiviridae (Chiba ve ark. 2013b) ve Megabirnaviridae (Chiba ve ark. 2009)'nin mikovirüslere konukçuluk yaptığı bulunmuştur.

Birçok fungal virüsün dsRNA genomları vardır ve fungal konukçuda çoğalmaları sırasında konukçu fenotipleri üzerinde bariz bir etkisi bulunmamıştır (Ghabrial ve Suzuki 2009). RnMBV'nin konukçu fungusun virülansını azalttığı açıkça gösterilmiştir (Hillman ve ark. 2004b, Sasaki ve ark. 2006, Kanematsu ve ark. 2010). W1015, W370T1 ve W97'nin RnMBV1 ile enfeksiyonu şiddetli virülans azalmasına neden olmaktadır (Chiba ve ark. 2009).

dsRNA mikovirüsleri olan *Rosellinia necatrix* megabirnavirus 1 (RnMBV1) ve *Rosellinia necatrix* partitivirus 2 (RnPV2)'nin hipovirulenslik ile bağlantılı olduğu keşfedilmiştir (Xie ve Jiang, 2014). Bu mikovirüsler miseliyal gelişimi yavaşlatmakta, patojenisiteyi azaltmakta ve fungus morfolojisinde değişikliklere neden olmaktadır (Yaegashi ve ark. 2012).

Sclerotinia sclerotiorum

Sclerotinia sclerotiorum, 450'den fazla bitki türünü enfekte eden ve birçok üründe verim kayıplarına sebep olan ekonomik açıdan önemli bir patojendir (Boland ve Hall 1994, Bolton ve ark. 2006).

Hipovirülansla ilişkili *S. sclerotiorum*'u enfekte eden mikovirüsler, kolza tohumu kök çürüklüğünü kontrol etmede alternatif bir araç olarak gösterilmektedir fakat bu durumda uygun virüslerin seçimi oldukça önemli olmaktadır. RNA veya DNA genomuna sahip bazı mikovirüsler *S. sclerotiorum*'da tespit edilmiştir (Liu ve ark. 2009, Liu ve ark. 2010, Xie ve ark. 2006, Yu ve ark. 2010, Zhang ve ark. 2009) ve *S. sclerotiorum*'un birçok mikovirüs için uygun bir fungus olduğu düşünülmektedir.

Sclerotinia sclerotiorum'da dsRNA ile ilişkili hipovirülans ilk olarak strain 91 ile (Boland 1992) ve sonra strain Ep-1PN (Li ve ark. 1999b) ile rapor edilmiştir. dsRNA ile ilişkili hipovirülans kanıtı, *Sclerotinia minor* ve *Sclerotinia homoeocarpa*'nın da dahil olduğu (Melzer ve Boland 1996, Zhou ve Boland 1997) diğer *Sclerotinia* spp. ile bildirilmiştir. Strain Ep-1PN önce hastalıklı patlıcan üzerinde bir sklerotiumdan (*Solanum melongena*) izole edilmiştir ve konukçularına hipovirulenttir ve gelişme hızında azalma ve anormal koloni morfolojisi ile karakterize edilen fenotipinde zayıflama görülmüştür (Jiang ve ark. 1998, Li ve ark. 1996).

ssRNA, dsRNA ve ssDNA gibi pek çok mikovirüs genomu *Sclerotinia sclerotiorum*'da tanımlanmıştır. Patojeni enfekte eden *S. sclerotiorum* hipovirulence associated DNA virus 1 (SsHADV-1) hipovirulenslik gösteren ilk keşfedilen DNA mikovirüsü olmuştur (Yu ve ark. 2010).

Ophiostoma novo-ulmi

Ophiostoma ulmi ve *Ophiostoma novo-ulmi* karaağaçlarda hastalık ve ölüme neden olan patojenlerdir. Bu funguslarda mikovirüslerin bulunduğunu gösteren d-factor sitoplazmik iletim ajanları olarak tanımlanır. D-factor dsRNA virüs partikülü olarak karakterize edilmiştir. D-factor, kabuk böceklerinin beslenmesi ile meydana gelen yaralarda bulunan fungal etmenin gelişmesinde zayıflamalara neden olmaktadır. Ayrıca d-factor virüs partikülü ile enfekteli fungal izolatlarda, fungus gelişimini yavaşlattığı, konidilerin canlı kalma sürelerini azalttığı ve spor sayılarında düşüşe sebebiyet verdiği tespit edilmiştir. Bunun yanı sıra cerato-ulmin toksin salınımını azalttığı da saptanmıştır (Sutherland ve Brasier 1995). *O. novo-ulmi* izolatlarında farklı büyüklüklerde Birçok dsRNA genomu tespit edilmiştir. Yapılan çalışmalarla birlikte fungusun virulensliği üzerinde etkili olan 3 partikül saptanmıştır. *O. novo-ulmi*'de enfeksiyona neden olan dsRNA mitokondride tespit edilmiş ve mitokondriyal cytochrome c-oxidase düzeyini etkileyerek fungusta solunum kaybına neden olduğu bildirilmiştir (Rogers ve ark. 1987).

SONUÇ

Mikovirüsler pek çok bitki patojeni fungus ve fungus benzeri organizmaları enfekte etmekte ve enfekte ettiği patojenin fenotipinde değişimlere neden olduğu gibi patojenin virulensliğinde de farklılıklar oluşmasına neden olmaktadır. Mikovirüslerin büyük bir kısmı dsRNA genomuna sahiptirler ve enfekte ettikleri konukçularda çoğunlukla belirti meydana getirmediğinden tespit edilmelerinde sıkıntılar yaşanmaktadır. Fakat günümüzde, nükleik asit temelli metotların gelişmesi ile virüsü tespit etmek mümkün hale gelmiştir. Birçok çalışma, mikovirüslerin funguslar üzerindeki hastalık yapma yeteneğini düşüren dsRNA partikülleri etkisini ortaya koymak yönünde olmuştur. Bu çalışmalar virüsle enfekteli fungusların biyolojik mücadelede kullanılabilme olanakları üzerinde yoğunlaştırılmıştır. Fitopatogenik funguslardaki virüslerin varlığının belirlenmesi üzerine devam etmekte olan çalışmalar, yeni mikovirüslerin tespit edilmesine ve mücadelede kullanımına olanak sağlayacaktır. Hastalıklarla mücadelede öncelikli olarak biyolojik mücadele yöntemlerinden faydalanılarak, doğaya ve çevreye verilecek zararın en düşük düzeyde tutulması gerekmektedir. Bunun için de bir kaç patojen haricinde ülkemizde henüz çok fazla bilinmeyen mikovirüslerin diğer hastalık etmenlerinin kontrolünde de kullanılma olanaklarının araştırılması biyolojik mücadelede katkılar sağlayacaktır. Mikovirüsler üzerinde gelecekteki araştırmaların, mikovirüs-konukçu etkileşimlerinin moleküler mekanizmalarına ve mikovirüslerin bulaşma mekanizmalarının daha iyi anlaşılmasına odaklanması gerekmektedir. Etkili mikovirüs tespiti NGS (Next-Generation Sequencing) teknolojisine dayanır. NGS daha önce bulunmamış mikovirüslerin belirlenmesinde, konukçu virüs etkileşimlerinin bilinmeyen yönlerinin moleküler açıdan netleştirilmesinde oldukça önemli katkılar sağlamaktadır. Mikovirüs iletimini kolaylaştıran spesifik vektörler henüz bulunmamaktadır. Fakat bu henüz belirlenmemiş böcek vektörlerinin mikovirüs iletiminde önemli bir rol oynayabileceğine ve bunların tanımlanmasının oldukça önemli olduğu düşünülmektedir.

KAYNAKLAR

- Abbas A (2016) A review paper on mycoviruses. *Journal of Plant Pathology and Microbiology*, 7: 12.
- Abdoulaye AH, Foda MF, Kotta-Loizou I (2019) Viruses infecting the plant pathogenic fungus *Rhizoctonia solani*. *Viruses*, 11(12): 1113.
- Ahn IP, Lee YH (2001) A viral double-stranded RNA up regulates the fungal virulence of *Nectria radicola*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 14: 496-507.
- Agrios GN (2005) *Plant Pathology*, 5th ed.; Department of Plant Pathology, University of Florida: Gainesville, FL, USA.
- Akıllı S, Ulubaş-Serçe Ç, Katırcıoğlu YZ, Maden S, Rigling D (2012) Characterization of hypovirulent isolates of the chestnut blight fungus, *Cryphonectria parasitica* from the Marmara and Black Sea regions of Turkey. *European Journal of Plant Pathology*, 135(2): 323-334.
- Anagnostakis SL (1987) Chestnut Blight: The Classical problem of an Introduced Pathogen. *Mycologia*, 79: 23-37.
- Anagnostakis SL, Day PR (1979) Hypovirulence conversion in *Endothia parasitica*. *Phytopathology*, 69: 1226-1229.
- Andika IB, Wei S, Cao C, Salaipeth L, Kondo H, Sun L (2017). Phytopathogenic fungus hosts a plant virus: A naturally occurring cross-kingdom viral infection. *Proceedings of The National Academy Of Sciences USA*, 114: 12267-12272.
- Arakawa M, Nakamura H, Uetake Y, Matsumoto N (2002) Presence and distribution of double- stranded RNA elements in the white root rot fungus *Rosellinia necatrix*. *Mycoscience*, 43: 21-26.
- Bartholomäus A, Wibberg D, Winkler A, Pühler A, Schlüter A, Varrelmann M (2016) Deep sequencing analysis reveals the mycoviral diversity of the virome of an avirulent isolate of *Rhizoctonia solani* AG-2-2 IV. 11, e0165965.
- Bharathan N, Saso Gudipati HL, Bharathan S, Whited K (2005) *Plant Pathology*, 54: 196.
- Boland GJ (1992) Hypovirulence and double-stranded RNA in *Sclerotinia sclerotiorum*. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 14: 10-17.
- Bruenn JA (1993) *Nucleic Acids Res* 21, 5667±5669.
- Brusini J, Robin C (2013) Mycovirus transmission revisited by in situ pairings of vegetatively incompatible isolates of *Cryphonectria parasitica*. *Journal of Virological Methods*, 187: 435-442.
- Boland GJ (1992) Hypovirulence and double stranded RNA in *Sclerotinia sclerotiorum*. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 14: 10-17.
- Boland GJ, Hall R (1994) Index of plant hosts of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 16(2): 93-108.
- Bolton M, Thomma BP, Nelson BD (2006) *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary: biology and molecular traits of a cosmopolitan pathogen. *Molecular Plant Pathology*, 7(1): 1-16.
- Bottacin AM, Levesque CA, Punja ZK (1994) Characterization of dsRNA in *Chalara elegans* and effects on growth and virulence. *Phytopathology*, 84: 303-312.
- Buck KW (1986) Fungal virology: An overview. In: *Fungal Virology* (Ed.: K.W. Buck), CRC Press, Boca Raton, FL, 1-85.
- Büchen-Osmond A (2004) ICTVdb Index of viruses. Available from URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/ICTVdb/Ictv/index.htm> [Erişim: 04.01.2020].
- Chen Y, Gai XT, Chen RX, Li CX, Zhao GK, Xia ZY, Zou CM, Zhong J (2019). Characterization of three novel betapartitviruses co-infecting the phytopathogenic fungus *Rhizoctonia solani*. *Virus Research*, 270: 197649.
- Chiba S, Salaipeth L, Lin YH, Sasaki A, Kanematsu S, Suzuki NA (2009) Novel bipartite double-stranded RNA mycovirus from the white root rot fungus *Rosellinia necatrix*: Molecular and biological characterization, taxonomic considerations, and potential for biological control. *Journal of Virology*, 83: 12801-12812.
- Chiba S, Lin YH, Kondo H, Kanematsu S, Suzuki N (2013) Effects of defective-interfering RNA on symptom induction by, and replication of, a novel Partitivirus from a phytopathogenic fungus *Rosellinia necatrix*. *Journal of Virology*, 87: 2330- 2341.
- Chiba S, Lin YH, Kondo H, Kanematsu S, Suzuki N (2013) A novel victorivirus from a phytopathogenic fungus, *Rosellinia necatrix*, is infectious as particles and targeted by RNA silencing. *Journal of Virology*, 87: 6727-6738.
- Cho WK, Lee KM, Yu J, Son M, Kim KH (2013) Insight into mycoviruses infecting *Fusarium* species. *Advances in Virus Research*, 86: 273-288.
- Chu YM, Jeon JJ, Yea SJ, Kim YH, Yun SH, Lee YW, et al. (2002) Double-stranded RNA mycovirus from *Fusarium graminearum*. *Applied and Environmental Microbiology*, 68: 2529-2534.
- Chu YM, Lim WS, Yea SJ, Cho JD, Lee YW, Kim KH (2004) Complexity of dsRNA mycovirus isolated from *Fusarium graminearum*. *Virus Genes*, 28: 135-143.
- Chun SJ, Lee YH (1997) Inheritance of dsRNAs in the rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. *FEMS microbiology letters*, 148(2): 159-162.
- Compel P, Papp I, Bibo M, Fekete C, Hornok L (1999) Genetic interrelationships and genome organization of double-stranded RNA elements of *Fusarium poae*. *Virus Genes*, 18: 49-56.
- Darissa O, Willingmann P, Schafer W, Adam G (2011) A novel double-stranded RNA mycovirus from *Fusarium graminearum*: nucleic acid sequence and genomic structure. *Archives of Virology*, 156: 647-658.
- Darissa O, Adam G, Schäfer W (2012) A dsRNA mycovirus causes hypovirulence of *Fusarium graminearum* to wheat and maize. *European Journal of Plant Pathology*, 134(1): 181-189.
- Davison AJ (2017) *Journal of General Virology*—Introduction to 'ICTV Virus Taxonomy Profiles'. *Journal of General Virology*, 98: 1.
- Dawe AL, Nuss DL (2013) Hypovirus molecular biology: from Koch's postulates to host self- recognition genes that restrict virus transmission. *Advances in Virus Research*, 86: 109- 147.
- Deng F, Allen TD, Hillman BI, Nuss DL (2007) Comparative analysis of alterations in host phenotype and transcript accumulation following hypovirus and mycoreovirus infections of the chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica*. *Eukaryotic Cell*, 6(8): 1286-1298.
- Erincik Ö, Mersin E, Açıkgöz S (2018) *Cryphonectria parasitica*'nın hipovirulent strainlerinin fenol ve kloroform içermeyen dsRNA analiz yöntemi ile belirlenmesi ve *Cryphonectria hypovirus 1*'in RT-PCR ile Tanımlanması. *Adnan Menderes Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 15(2): 25-32.
- Eguchi N, Kondo K, Yamagishi N (2009) Bait twig method for soil detection of *Rosellinia necatrix*, causal agent of white root rot of Japanese pear and apple, at an early stage of tree infection. *Journal of General Plant Pathology*, 75: 325-330.
- Fau N, Dutech C, Brusini J, Rigling D, Robin C (2014) Multiple introductions and recombination in *Cryphonectria hypovirus 1*: Perspective for a sustainable biological control of chestnut blight. *Evolutionary Applications*, 7: 580-596.
- García-Pedrajas MD, Cañizares MC, Sarmiento-Villamil JL, Jacquat AG, Dambolena JS (2019). Mycoviruses in biological control: From basic research to field implementation. *Phytopathology*, 109(11): 1828-1839.
- Ghabrial SA (1998) Origin, adaptation and evolutionary of fungal viruses. *Virus Genes*, 16: 119-131.
- Ghabrial SA (2001) Fungal viruses. In: Maloy, O. & Murray, T., (Eds.), *Encyclopedia of plant pathology*. John Wiley & Sons, New York, pp. 478-483.

- Ghabrial SA (2009) Suzuki N. Viruses of plant pathogenic fungi. The Annual Review of Phytopathology, 47: 353-384.
- Go SJ, Cha DY, Wessels JGH (1992) Symptoms of virus infected oyster mushroom, *Pleurotus florida*. The Korean Journal of Mycology, 20: 229-233.
- Göker M, Scheuner C, Klenk HP, Stielow JB, Menzel W (2011) Codivergence of mycoviruses with their hosts. PLoS One, 6(7), e22252.
- Griffin GJ, Robbins N, Hogan EP, Farias-Santopietro G (2004) Nucleotide sequence identification of Cryphonectria hypovirus 1 infecting *Cryphonectria parasitica* on grafted American chestnut trees 12–18 years after inoculation with a hypovirulent strain mixture. Forest Pathology, 34(1): 33-46.
- Guerin L, Froidefond G, Xu M (2001) Seasonal patterns of dispersal of ascospores of *Cryphonectria parasitica* (Chestnut blight). Plant Pathology, 50: 717-724.
- Hamid M, Xie J, Wu S, Maria S, Zheng D, Assane HA, Wang Q, Cheng J, Fu Y, Jiang DA (2018) Novel Deltaflexivirus that Infects the Plant Fungal Pathogen, *Sclerotinia sclerotiorum*, Can Be Transmitted Among Host Vegetative Incompatible Strains. Viruses, 10: 295.
- Hansen DR, van Alfen NK, Gillies K, Powell WA (1985) Naked dsRNA associated with hypovirulence of *Endothia parasitica* is packaged in fungal vesicles. Journal of General Virology, 66: 2605-2614.
- Hillman BI, Suzuki N (2004a) Viruses of the chestnut blight fungus, *Cryphonectria parasitica*. Advances in Virus Research, 63: 423-472.
- Hillman BI, Supryani S, Kondo H, Suzuki N (2004b) A reovirus of the fungus *Cryphonectria parasitica* that is infectious as particles and related to the Coltivirus genus of animal pathogens, Journal of Virology, 78: 892-898.
- Hollings M (1982) Mycoviruses and plant pathology. Plant Disease, 66: 1106-1112.
- Hong Y, Cole TE, Brasier CM, Buck KW (1998) Evolutionary relationships among putative RNAdependent RNA polymerases encoded by a mitochondrial virus-like RNA in the Dutch elm disease fungus, *Ophiostoma novo-ulmi*, by other viruses and virus-like RNAs and by the Arabidopsis mitochondrial genome. Virology, 246: 158-169.
- Howitt RL, Beever RE, Pearson MN, Forster RL (2006). Genome characterization of a flexuous rod-shaped mycovirus, Botrytis virus X, reveals high amino acid identity to genes from plant 'potex-like'viruses. Archives of Virology, 151: 563-79.
- Huang X, Zhang N, Yong X, Yang X, Shen Q (2012) Biocontrol of *Rhizoctonia solani* damping-off disease in cucumber with *Bacillus pumilus* SQR-N43. Microbiological Research, 167: 135–143.
- Ihrmark K, Stenström E, Stenlid J (2004) Double-stranded RNA transmission through basidiospores of *Heterobasidion annosum*. Mycological Research, 108: 149–153.
- Ikeda K, Nakamura H, Arakawa M, Matsumoto N (2004) Diversity and vertical transmission of double-stranded RNA elements in root rot pathogens of trees, *Helicobasidium mompa* and *Rosellinia necatrix*. Mycological Research, 108: 626-634.
- Jian J, Lakshman DK, Tavantzis SM (1997). Association of distinct double-stranded RNAs with enhanced or diminished virulence in *Rhizoctonia solani* infecting potato. Molecular plant-microbe interactions, 10(8), 1002-1009.
- Jiang D, Li G, Fu Y, Yi X, Wang D (1998) Transmissible hypovirulent element in isolate Ep- 1PN of *Sclerotinia sclerotiorum*. Chinese Science Bulletin, 43: 779–781.
- Jiang D, Fu Y, Ghabrial SA (2013) Mycoviruses: Chapter eight—viruses of the plant pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*. Advances in Virus Research, 86: 215– 248.
- Kanadani G, Date H, Nasu H (1998) Effect of Fluazinam soil drench on white root rot of grapevine. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 64: 139–141.
- Kanematsu S, Arakawa M, Oikawa Y, Onoue M, Osaki H, Nakamura H, Ikeda K, KugaUetake Y, Nitta H, Sasaki A, Suzuki K, Yoshida K, Matsumoto N (2004) A reovirus cases hypovirulence of *Rosellinia necatrix*. Phytopathology, 94: 561-568.
- Kotta-Loizou I, Coutts RH (2017) Mycoviruses in Aspergillius: A comprehensive review. Frontiers in Microbiology, 8: 1699.
- Kouzai Y, Kimura M, Watanabe M, Kusunoki K, Osaka D, Suzuki T, Matsui H, Yamamoto M, Ichinose Y, Toyoda K (2018). Salicylic acid-dependent immunity contributes to resistance against *Rhizoctonia solani*, a necrotrophic fungal agent of sheath blight, in rice and *Brachypodium distachyon*. New Phytologist, 217: 771–783.
- Kwon SJ, Cho SY, Lee KM, Yu J, Son M, Kim KH (2009) Proteomic analysis of fungal host factors differentially expressed by *Fusarium graminearum* infected with *Fusarium graminearum* virus-DK21. Virus Research, 144(1-2): 96-106.
- Lakshman DK, Jian J, Tavantzis SM (1998) A doublestranded RNA element from a hypovirulent strain of *Rhizoctonia solani* occurs in DNA from and is genetically related to the pentafunctional AROM protein of the shikimate pathway. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 95: 6425-6429.
- Lemke PA, Molitoris HP, Hollings M, Wood HA (1979) Fungal Viruses. Springer- Verlag, Berlin, pp. 2±7.
- Lemus-Minor CG, Canizares MC, Garcia-Pedrajas MD, Perez-Artes E (2015) Complete genome sequence of a novel dsRNA mycovirus isolated from the phytopathogenic fungus *Fusarium oxysporum* f. sp. *dianthi*. Archives of Virolog, 160: 2375–2379.
- Lemus-Minor CG, Cañizares-Nolasco C, Mdd GP, Pérez-Artés E (2018) *Fusarium oxysporum* f. sp. *dianthi* virus 1 accumulation is correlated with changes in virulence and other phenotypic traits of its fungal host. Phytopathology, 108: 957–963.
- Li G, Wang D, Huang HC Zhou Q (1996) Polymorphisms of *Sclerotinia sclerotiorum* isolated from eggplant in Jiamusi, Heilongjiang Province. Zhi Wu Bing Li Xue Bao, 26: 237–242.
- Li G, Jiang D, Wang D, Zhu B, Rimmer R (1999b) Doublestranded RNAs associated with the hypovirulence of *Sclerotinia sclerotiorum* strain Ep-1PN. Progress in Natural Science, 9: 836–841.
- Li P, Zhang H, Chen X, Qiu D, Guo L (2015) Molecular characterization of a novel hypovirus from the plant pathogenic fungus *Fusarium graminearum*. Virology, 481: 151–160.
- Li Z, Chen L, Meiling Z, Mei Y, Erxun Z (2018) Diversity of dsRNA viruses infecting rice sheath blight fungus *Rhizoctonia solani* AG-1 IA. Rice Science, 25: 57–60.
- Li W, Xia Y, Zhang H, Zhang X, Chen H (2019) A Victorivirus from *Fusarium asiaticum*, the pathogen of Fusarium head blight in China. Archives of Virolog, 164: 313–316.
- Lin YH, Chiba S, Tani A, Kondo H, Sasaki A, Kanematsu S, Suzuki N (2012) A novel quadripartite dsRNA virus isolated from a phytopathogenic filamentous fungus, *Rosellinia necatrix*. Virology, 426: 42–50.
- Lin YH, Fujita M, Chiba S, Hyodo K, Andika IB, Suzuki N, Kondo H (2019) Two novel fungal negative-strand RNA viruses related to mymonaviruses and phenuiviruses in the shiitake mushroom (*Lentinula edodes*). Virology, 533: 125–136.
- Liu YC, Milgroom MG (1996) Correlation between hypovirus transmission and the number of vegetative incompatibility (vic) genes different among isolates from a natural population of *Cryphonectria parasitica*. Phytopathology, 86: 79–86.
- Liu C, Lakeshman DK, Tavantzis SM (2003) Quinic acid induces hypovirulence and expression of a hypovirulence-associated double-strand RNA in *Rhizoctonia solani*. Current Genetics, 43: 103–111.
- Liu H, Fu Y, Jiang D, Li G, Xie J, Cheng J, Peng Y, Ghabrial SA, Yi X (2010) Widespread horizontal gene transfer from double-stranded RNA

- viruses to eukaryotic nuclear genomes J. Virology, 84(22): 11876-11887.
- Liu C, Zeng M, Zhang M, Shu C, Zhou E (2018) Complete nucleotide sequence of a partitivirus from *Rhizoctonia solani* AG-1 IA strain C24. Viruses, 10: 703.
- Lyu R, Zhang Y, Tang Q, Li Y, Cheng J, Fu Y, Chen T, Jiang D, Xie J (2018) Two alphapartitiviruses co-infecting a single isolate of the plant pathogenic fungus *Rhizoctonia solani*. Archives of Virology, 163: 515–520.
- Magliani W, Conti S, Gerloni M, Bertolotti D, Polonelli L (1997) Yeast killer systems. Clinical Microbiology Reviews, 10: 369-400.
- Marvelli RA, Hobbs HA, Li S, McCoppin NK, Domier LL, Hartman GL, Eastburn DM (2014) Identification of novel double-stranded RNA mycoviruses of *Fusarium virguliforme* and evidence of their effects on virulence. Archives of Virology, 159(2): 349-352.
- McCabe PM, Pfeiffer P, Van Alfen NK (1999) The influence of dsRNA viruses on the biology of plant pathogenic fungi. Trends Microbiology, 7: 377–81.
- Melzer MS, Boland GJ (1996) Transmissible hypovirulence in *Sclerotinia minor*. Canadian Journal of Plant Pathology, 18: 19–28.
- Milgroom MG, Cortesi P (2004) Biological control of chestnut blight with hypovirulence: A critical analysis. Annual Review of Phytopathology, 42: 311-338.
- Moleleki N, van Heerden SW, Wingfield MJ, Wingfield BD, Preisig O (2003) Transfection of *Diaporthe perijuncta* with *Diaporthe* RNA virus. Applied and Environmental Microbiology, 69: 3952–3956.
- Muñoz-Adalia EJ, Fernández MM, Díez JJ (2016) The use of mycoviruses in the control of forest diseases. Biocontrol Science and Technology, 26 (5): 577-604.
- Nerva L, Forgia M, Ciuffo M, Chitarra W, Chiapello M, Vallino M, Varese G, Turina M (2019) The mycovirome of a fungal collection from the sea cucumber *Holothuria polii*. Virus Research, 273: 197737.
- Newhouse JR, Hoch HC, MacDonald WL (1983) The ultra structure of *Endothia parasitica* comparison of a virulent with a hypovirulent isolate. Canadian Journal of Botany, 61: 389-399.
- Nogawa M, Kageyama T, Nakatani AG, Shimosaka M, Okazaki M (1996) Cloning and characterization of mycovirus double-stranded RNA from the plant pathogenic fungus, *Fusarium solani* f. sp. *robiniae*. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 60: 784–788.
- Nuss DL (2005) Hypovirulence: mycoviruses at the fungal–plant interface. Nature Reviews Microbiology, 3(8): 632-642.
- Nuss DL (2011) Mycoviruses, RNA silencing, and viral RNA recombination. Advances in Virus Research, 80: 25-48.
- Osaki H, Sasaki A, Nomiya K, Sekiguchi H, Tomioka K, Takehara T (2015) Isolation and characterization of two mitoviruses and a putative alphapartitivirus from *Fusarium* spp. Virus Genes, 50: 466–473.
- Peever TL, Liu YC, Cortesi P, Milgroom MG (2000) Variation in tolerance and virulence in the chestnut blight fungus-hypovirus interaction. Applied and Environmental Microbiology, 66(11): 4863-4869.
- Picarelli MAS, Forgia M, Rivas EB, Nerva L, Chiapello M, Turina M, Colariccio A (2019) Extreme diversity of mycoviruses present in isolates of *Rhizoctonia solani* AG2-2 LP from *Zoysia japonica* from Brazil. Frontiers in Cellular and Infection Microbiology, 9: 244.
- Rigling D, van Alfen NK (1993) Extra- and intracellular laccase of the chestnut blight fungus, *Cryphonectria parasitica*. Applied and Environmental Microbiology, 59: 3634-3639.
- Robin C, Heiniger U (2001) Chestnut blight in Europe: Diversity of *Cryphonectria parasitica*, hypovirulence and biocontrol. Forest Snow and Land scape Research, 76: 361–367.
- Rogers HJ, Buck KW, Brasier CM (1987) A mitochondrial target for double-stranded RNA in diseased isolates of the fungus that causes Dutch elm disease. Nature, 329 (6139): 558.
- Sasaki A, Miyanishi M, Ozaki K, Onoue M, Yoshida K (2005) Molecular characterization of a partitivirus from the plant pathogenic ascomycete *Rosellinia necatrix*. Archives of Virology, 150: 1069–1083.
- Sasaki A, Kanematsu S, Onoue M, Oyama Y, Yoshida K (2006) Infection of *Rosellinia necatrix* with purified viral particles of a member of Partitiviridae (RnPV1-W8). Archives of Virology, 151: 697-707.
- Shapira R, Choi GH, Nuss DL (1991) Virus-like genetic organization and expression strategy for a double-stranded RNA genetic element associated with biological control of chestnut blight. The EMBO Journal, 10(4): 731-739.
- Sharma M, Guleria S, Singh K, Chauhan A, Kulshrestha S (2018) Mycovirus associated hypovirulence, a potential method for biological control of *Fusarium* species. Virus disease, 29: 134–140.
- Smart CD, Yuan W, Foglia R, Nuss DL, Fulbright DW, Hillman BI (1999) *Cryphonectria hypovirus 3*, a virus species in the family Hypoviridae with a single open reading frame. Virology, 265(1): 66–73.
- Son M, Yu J, Kim KH (2015) Five questions about mycoviruses. PLOS Pathogens, 11: e1005172.
- Sonnenberg ASM, Van Griensven LJD (1991) Evidence for transmission of La France disease in *Agaricus bisporus* by dsRNA. In: Genetics and breeding of *Agaricus*: proceedings of the first international seminar on mushroom science, Mushroom Experimental Station, Horst, the Netherlands. Ed. by Van Griensven, L. J.L.D. Pudoc. Wageningen, the Netherlands. pp. 109-113.
- Sonnenberg ASM, van Kempen IPJ, van Griensven LJD (1995) Detection of *Agaricus bisporus* viral dsRNAs in pure cultures, spawn and spawn-run compost by RT-PCR. In: *Mushroom Science*, 14 (Eds.: T.J. Elliott. A.A. Balkema), Rotterdam, the Netherlands, 587-594.
- Sutherland ML, Brasier CM (1995) Effect of d-factors on in vitro cerato-ulmin production by the Dutch elm disease pathogen *Ophiostoma novo-ulmi*. Mycological Research, 99(10): 1211-1217.
- Van Regenmortel MH, Fauquet CM, Bishop DHL, Carstens EB, Estes MK, Lemon SM, Aniloff J, Mayo MA, McGeoch DJ, Pringle CR, Wickner RB (2000) Virus taxonomy, classification and nomenclature of viruses. Seventh Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses, Academic Press, San Diego, USA, 1162 pp.
- Velasco L, Arjona-Girona I, Cretazzo E, López-Herrera C (2019) Viromes in Xylariaceae fungi infecting avocado in Spain. Virology, 532: 11–21.
- Xie J, Jiang D (2014) New insights into mycoviruses and exploration for the biological control of crop fungal diseases. Annual Review of Phytopathology, 52: 45-68.
- Yaegashi H, Nakamura H, Sawahata T, Sasaki A, Iwanami Y, Ito T, Kanematsu S (2012) Appearance of mycovirus-like double-stranded RNAs in the white root rot fungus, *Rosellinia necatrix*, in an apple orchard. FEMS Microbiology Ecology, 83(1): 49-62.
- Yu J, Kwon SJ, Lee KM, Son M, Kim KH (2009) Complete nucleotide sequence of double-stranded RNA viruses from *Fusarium graminearum* strain DK3. Archives of Virology, 154: 1855–1858.
- Yu X, Li B, Fu Y, Jiang D, Ghabrial SA, Li G, Peng Y, Xie J, Cheng J, Huang J, Yi X (2010) A geminivirus-related DNA mycovirus that confers hypovirulence to a plant pathogenic fungus. Proceedings of the National Academy of Sciences, 107(18): 8387-8392.
- Yu JS, Lee KM, Son MI, Kim KH (2011) Molecular characterization of *Fusarium graminearum* virus 2 Isolated from *Fusarium graminearum* strain 98-8-60. Plant Pathology, 27: 285–290.
- Yu X, Li B, Fu Y, Xie J, Cheng J, Ghabrial SA, Li G, Yi X, Jiang D (2013) Extracellular transmission of a DNA mycovirus and its use as a natural fungicide. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(4): 1452-1457.

- Wang S, Kondo H, Liu L, Guo L, Qiu D (2013) A novel virus in the family Hypoviridae from the plant pathogenic fungus *Fusarium graminearum*. *Virus Research*, 174 (1-2): 69-77.
- Wang L, Zhang J, Zhang H, Qiu D, Guo L (2016a) Two novel relative double-stranded RNA mycoviruses infecting *Fusarium poae* strain SX63. *International Journal of Molecular Sciences*, 17: E641.
- Wang S, Ongena M, Qiu D, Guo L (2017) Fungal viruses: Promising fundamental research and biological control agents of fungi. *SM Virology*, 2(1): 1011.
- Wei CZ, Osaki H, Iwanami T, Matsumoto N, Ohtsu Y (2003) Molecular characterization of dsRNA segments 2 and 5 and electron microscopy of a novel reovirus from a hypovirulent isolate, W370, of the plant pathogen *Rosellinia necatrix*. *Journal of General Virology*, 84: 2431-2437.
- Wei CZ, Osaki H, Iwanami T, Matsumoto N, Ohtsu Y (2004) Complete nucleotide sequences of genome segments 1 and 3 of *Rosellinia* anti-rot virus in the family Reoviridae. *Archives of Virology*, 149: 773-777.
- Zhang L, Fu Y, Xie J, Jiang D, Li G, Yi X (2009) A novel virus that infecting hypovirulent strain XG36-1 of plant fungal pathogen *Sclerotinia sclerotiorum*. *Virology*, 6: 96.
- Zhang X, Gao F, Zhang F, Xie Y, Zhou L, Yuan H, et al. (2018a) The complete genomic sequence of a novel megabirnavirus from *Fusarium pseudograminearum*, the causal agent of wheat crown rot. *Archives of Virology*, 163: 3173-3175.
- Zhang M, Zheng L, Liu C, Shu C, Zhou E (2018b) Characterization of a novel dsRNA mycovirus isolated from strain A105 of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA. *Archives of Virology*, 163: 427-430.
- Zhang X, Xie Y, Zhang F, Sun H, Zhai Y, Zhang S, et al. (2019) Complete genome sequence of an altarnavirus from the phytopathogenic fungus *Fusarium incarnatum*. *Archives of Virology*, 164: 923-925.
- Zheng L, Liu H, Zhang M, Cao X, Zhou E (2013) The complete genomic sequence of a novel mycovirus from *Rhizoctonia solani* AG-1 IA strain B275. *Archives of Virology*, 158: 1609-1612.
- Zheng L, Zhang M, Chen Q, Zhu M, Zhou EA (2014) Novel mycovirus closely related to viruses in the genus Alphapartitivirus confers hypovirulence in the phytopathogenic fungus *Rhizoctonia solani*. *Virology*, 456: 220-226.
- Zheng L, Shu C, Zhang M, Yang M, Zhou E (2019). Molecular Characterization of a Novel Endornavirus Conferring Hypovirulence in Rice Sheath Blight Fungus *Rhizoctonia solani* AG-1 IA Strain GD-2. *Viruses*, 11, 178.
- Zhong J, Chen CY, Gao BD (2015). Genome sequence of a novel mycovirus of *Rhizoctonia solani*, a plant pathogenic fungus. *Virus Genes*, 51, 167-170.
- Zhou T, Boland, GJ (1997). Hypovirulence and double stranded RNAs in *Sclerotinia homoeocarpa*. *Phytopathology*, 87, 147-153.