

BİTKİ PATOJENİ BAKTERİLERDE SALGI SİSTEMLERİ

Hasan Murat AKSOY* Çiğdem KARA
Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, Samsun
*hmaksoy@omu.edu.tr

Geliş Tarihi:18.08.2011

Kabul Tarihi: 23.12.2011

ÖZET: Bitki patojeni gram negatif ve pozitif bakteriler bitkilerde hastalığa neden olan efektör proteinlere sahiptir. Bu proteinleri özel bakteriyel salgı sistemleri aracılığıyla bitki hücreyi içerisine aktarırlar. Bitki patojeni bakteriler, hücre dışı protein salgılamasını kendi türüne özgü protein taşıma sistemi ile gerçekleştirir. Bazı dizisi analizine göre bitki ve hayvan patojeni bakterilerin sahip oldukları hücre dışı salgı sistemleri büyük ölçüde benzerlik göstermektedir. Bu benzerliklere göre bakterilerdeki salgı sistemlerini Gram negatif bakterilerde; Tip I, Tip II, Tip III, Tip IV ve Tip V olmak üzere 5 grupta, Gram pozitif bakterilerde; Tip I, Tip II ve Tip V olmak üzere 3 grupta toplamak mümkündür. Gram negatif bitki patojeni bakterilerin çoğu Tip III Salgı sistemine sahiptir. Bu salgı sistemi hrp (aşırı duyarlılık ve hastalık oluşturma) genleri tarafından kodlanır ve bu genler, hassas bitkilerde hastalık oluşturma, dayanıklı bitkilerde ise aşırı duyarlılık için gereklidir
Anahtar kelimeler: Bitki patojeni bakteriler, salgı sistemleri, efektör proteinler

SECRETION SYSTEMS IN PLANT PATHOGENIC BACTERIA

ABSTRACT: Plant pathogenic gram-negative ve positive bacteria that cause disease in plants have effector proteins. These proteins pass into the plant cell via special bacterial secretion systems. Plant pathogenic bacteria implement extracellular secretion by their own protein transport systems. The base sequence analyses have shown that extracellular secretion systems in plant ve animal pathogenic bacteria are to a large extent similar. According to these similarities, secretion systems in gram negative bacteria can be classified into five groups: Type I, Type II, Type III, Type IV ve Type V, whereas gram-positive bacteria have three groups: Type I, Type II ve Type V. Most of plant pathogenic gram-negative bacteria have type III secretion system. This secretion system is encoded by hrp (for hypersensitive response ve pathogenicity) genes, which are so named because they are required for bacteria in order to cause disease in susceptible plants ve to elicit the hypersensitive response in resistant plants.

Key Words: Plant pathogenic bacteria, secretion systems, effector proteins.

1. GİRİŞ

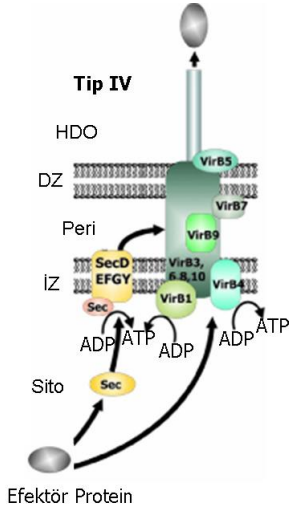
Bakteri hücresi; kendini koruma (toksinler/enzimler ve virülens faktörleri salgılaması yoluyla), hücre taşıma faaliyetleri (moleküllerin hücre yüzeyinden, hücre duvarından ve hücre zarından taşınması) ve iletişim amacıyla salgı salgılar.

Gram pozitif bakteriler; sitoplazmik zar ve kalın bir hücre duvarına sahiptir. Buna karşın Gram negatif bakteriler; sitoplazmik zar veya iç zar ve dış zar olmak üzere ikili zar sistemine sahip olup, bu iki zar arasında peptidoglikan ve periplazmik boşluk bulunmaktadır. Gram pozitif ve Gram negatif bakterilerin salgıladıkları proteinler, iç zarın salgı yolu (Sec yolu) adı verilen aynı sistemle geçerler ki bu sisteme aynı zamanda genel salgı yolu adı verilir. Bununla birlikte bazı türlerin spesifik proteinleri iç zarın geçerken tvn arjinin taşıma (Tat) yolunu veya sinyal tanıma molekül sistemini (SRP) kullanır (Economou, 1999; Herskovits ve ark., 2000; Driessen, 2001; Eichler ve Moll, 2001; Mori ve Ho, 2001; Robinson ve Bolhuis, 2001). İç zarın geçen proteinlerin hücre dışı ortama taşınmalarında Gram pozitif ve negatif bakterilerde farklı yollar kullanılır. Gram pozitif bakterilerde proteinler, iç zarın geçtikten sonra ya doğrudan hücre dışı ortama salınırlar ya da hücre

duvarındaki peptid bağlama sistemlerinden birinin etkisi ile hücre duvarına bağlanırlar (Cossart ve Jonquieres, 2000; Mazmanian ve ark., 2001). Buna karşın Gram negatif bakterilerde proteinler, iç zarın periplazmik boşluk içerisine geçerler. Periplazmik boşluktaki proteinlerin hücre dışı ortama geçmesine dış zar engel olduğu için salgıladıkları proteinlerin dış zarın geçmesini sağlayan özel salgı yolu sistemleri oluştururlar. Bazı özel salgı sistemleri ise; salgı yolu (Sec) sisteminden bağımsız, iç ve dış zar arasında geçişi sağlayan geçici bir bağlantı sistemini meydana getirir.

Bitki ve hayvan patojeni bakteriler, hücre dışı protein salgılamasını kendi türüne özgü protein taşıma sistemi ile gerçekleştirir. Bazı dizisi analizine göre bitki ve hayvan patojeni bakterilerin sahip oldukları hücre dışı salgı sistemleri büyük ölçüde benzerlik göstermektedir. Bu benzerliklere göre bakterilerdeki salgı sistemlerini Gram negatif bakterilerde; Tip I, Tip II, Tip III, Tip IV ve Tip V olmak üzere 5 grupta, Gram pozitif bakterilerde; Tip I, Tip II ve Tip V olmak üzere 3 grupta toplamak mümkündür. Bu sistemlerde salgılanan proteinlerin taşınması; Gram negatif bakterilerde; iç zar, periplazmik boşluk ve dış zar yolu ile, Gram pozitif bakterilerde; iç zar ve hücre duvarı yolu ile olmaktadır (Şekil 1).

VirB11 proteinlerinin birleşmesi sonucu VirB / D4 isimli T4 salgı sistemi meydana gelir (Çizelge 1).



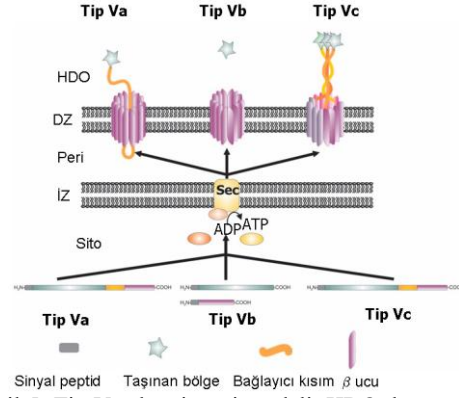
Şekil 4. Tip IV salgı sistemi modeli: Bu sistemde salgılanan efektör protein, genellikle Vir salgı yolunu kullanarak hücre dışı ortama salgılanır. Fakat bazı durumlarda ise sitoplazmik şaperona bağlı olarak Sec yolu veya Vir salgı yolunu kullanarak da hücre dışı ortama salgılanabilirler. Kısaltmalar: HDO, hücre dışı ortam; DZ, dış zar; Peri, periplazma; İZ, iç zar; Sito, sitoplazma.

Çizelge 1. Tip IV salgı sistemine sahip bakteriyel türler

Bakteriyel türler	T4S sistemi	Hedef/ Etkisi	Hücredeki
Konjugasyon			
<i>Escherichia coli</i> F plasmid (IncF)	Tra	Genetik değişim	
<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	VirB	Taçlı gal değişim	
DNA alımı / aktarımı			
<i>Helicobacter pylori</i>	ComB	DNA alımı	
<i>Neisseria gonorrhoeae</i>	Tra	DNA aktarımı	
Efektör Aktarımı			
<i>Agrobacterium tumefaciens</i> VirB	VirB	Taçlı gal	
<i>Helicobacter pylori</i>	Cag	Midede gastrit / ülser	
<i>Xylella fastidiosa</i>	VirB	Yaprak yanıklığı	
		Turunçgillerde sararma	

2.4. Tip V Salgı Sistemi (T5SS)

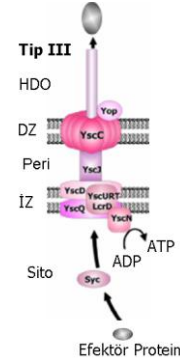
Bu sistem belki de en basit salgı sistemidir. Taşıyıcı proteinler sitoplazmada sentezlenerek sitoplazmik zar da bulunan Sec yolundan geçerler. Sec sistemi sayesinde dış zardaki por proteini kanalıyla hücre dışı ortama salgılanırlar (Henderson ve ark., 2004) (Şekil 5).



Şekil 5. Tip V salgı sistemi modeli: HDO, hücre dışı ortam; DZ, dış zar; Peri, periplazma; İZ, iç zar; Sito, sitoplazma.

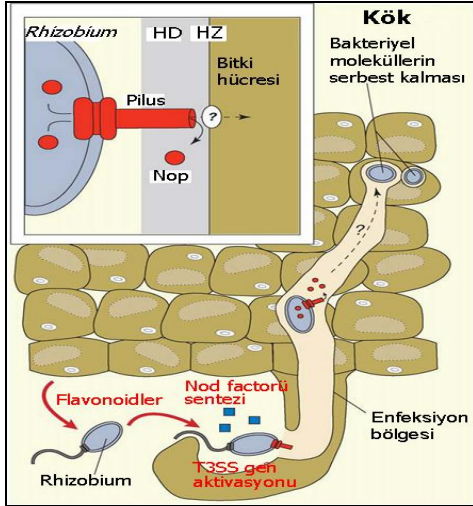
2.5. Tip III Salgı Sistemi (T3SS)

Bu sistem, bitki ve hayvan patojeni bakteriler ile simbiyotik olarak yaşayan Gram negatif bakterilerde bulunur. Bakteri hücresi, konukçu hücreye temas ettiği zaman taşıyıcı proteinler ve T3SS şaperonlar aktif hale geçer. Bu taşıyıcı yapılar, pili adı verilen protein özelliğindeki yapı içerisinde efektör proteinleri konukçu hücre içine aktarır (Şekil 6). Bu sistem, 20 farklı yapıdaki kompleks proteinlerden meydana gelmiştir (Henderson ve ark., 2004; Büttner ve Bonas, 2006).



Şekil 6. Tip III salgı sistemi modeli: HDO, hücre dışı ortam; DZ, dış zar; Peri, periplazma; İZ, iç zar; Sito, sitoplazma.

Bakterilerin ökaryotik hücrelerle simbiyotik ya da parazitik ilişkileri, bakteriler tarafından salgılanan proteinlerle kontrol edilir. Tip III salgı sisteminin patojenik bakterilerde bulunan bir sistem olduğu düşünülürken, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium japonicum* ve *Mesorhizobium loti* gibi simbiyotik yaşama sahip bakterilerin de bu sisteme sahip olduğu belirlenmiştir. Bu bakteriler, baklagillerde azotu bağlayıcı nodüllerin oluşumuna neden olurlar (Marie ve ark., 2001). *Rhizobium* türlerinde nodül oluşumu, Tip III salgı genlerinin meydana getirdiği hücre dışına salgılanan nodulasyon proteinleri (Nop) ile olmaktadır. Nop proteinlerinin bitki hücresi içerisinde aktif olduğu tespit edilmiştir (Şekil 7). Ancak bu proteinlerin bitki hücresi içine ne şekilde taşındığı henüz belirlenmemiştir (Bartsev ve ark., 2004).

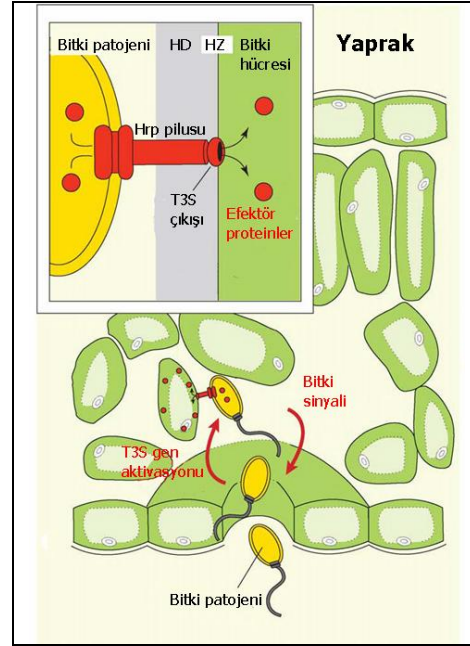


Şekil 7. Tip III salgı sisteminin kök hücrelerinin rhizobial enfeksiyonu sırasındaki modeli: Bakteriyel nodül faktörleri (lipokito oligosakkaritler)'nin sentezlenmesi ve rhizobial enfeksiyonun olması için bitki köklerinden içerisinde flavonoidlerin de olduğu moleküller salgılanır. Rhizobial enfeksiyon sonucu saçak köklerde kıvrılmalar meydana gelir ve bakteri hücrelerinin salgıladığı moleküller bitki hücrelerinin sıvısı içerisinde serbest halde kalırlar. Salgılanan bu bakteriyel moleküller azotu fikse edecek nodüllerin oluşumunu teşvik ederler. Bakteriyel hücreler enfeksiyon bölgesinde lokalize olarak kalırlar. Kısaltmalar: HD, hücre duvarı, HZ, hücre zarı.

Rhizobium türlerinde Tip III salgı sisteminin aktif veya inaktif olma durumuna paralel olarak nodül oluşumu sayısında artış veya azalış meydana gelmektedir.

Simbiyotik ilişkide olduğu gibi, bitki ve hayvanlarda patojen olan Gram negatif bakterilerin konukçu bitkilerle ilişkisinde de Tip III salgı sistemi çok önemli bir yer tutar. Tip III salgı sisteminin bulunduğu hayvan patojenlerinden *Yersinia*, *Shigella*, *Salmonella*'da ve bitki patojenlerinden *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Ralstonia*, *Erwinia* ve *Pantoea* cinslerine ait bakteri türlerinde çok sayıda model çalışmaları yapılmaktadır (He ve ark., 2004). Bu sistemde bitki patojeni bakteriler, bitki hücreleri ile temas ettiği zaman iki hücre arasında T3SS efektörleri olarak bilinen ve farklı bakteriyel protein gruplarından oluşan moleküller, aşırı duyarlılık ve hastalık gelişiminden sorumlu (hypersensitive response ve pathogenicity - *hrp*) olan gen grubu tarafından kodlanarak, Tip III salgı sistemi yoluyla bitki hücreleri içerisine doğrudan salgılanır veya taşınır (Şekil 8).

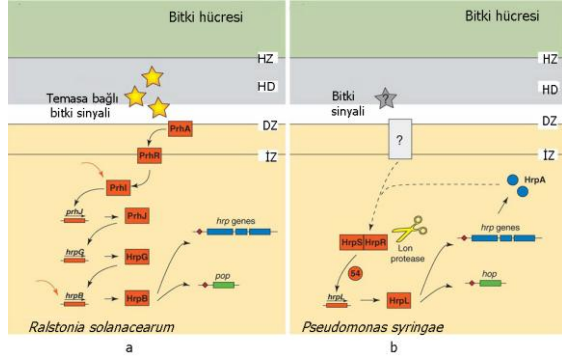
Bu sisteme sahip olmayan mutant bitki patojeni bakteriler ise bitki dokularında veya hücrelerinde koloni oluşturma veya yayılma faaliyetlerinde bulunurken, hastalık oluşturmazlar. Bu nedenle T3S sistemi, hastalık oluşturmada çok önemli bir belirleyici faktördür (Mudgett, 2005).



Şekil 8. Tip III salgı sisteminin bitki patojeni bakterinin yaprak enfeksiyonu sırasındaki modeli: Etmen bitkiye stoma gibi doğal açıklıklardan girer hücreler arasında çoğalmaya başlar. Bilinmeyen bir bitki sinyalinin etkisi ile bakteri hücreleri T3S sistemini oluşturması için uyarılmış olur. Oluşan T3S sistemi aracılığıyla efektör proteinler bitki hücrelerine salgılanır.

2.5.1. Tip III salgı sistemine ait genlerin düzenlenmesi

Bitki patojeni bakterilerde T3S sistemi bir kromozomal plazmid tarafından kodlanırlar. Örneğin, *Ralstonia solanacearum*'da *hrp* gen grubu, bir mega plazmid tarafından kodlanır. Bitki patojeni bakterilerde; *hrp* gen grubunun kodlanmasına neden olan etkene, gen grubunun görev alanına ve gen grubunun baz dizisindeki benzerliklerine bakılarak *hrp* gen grubu iki grup altında toplanabilir. I. Grupta *Pseudomonas syringae*'nin patojenik varyeteleri ile *Erwinia* ve *Pantoea* türleri, II. grupta ise *R. solanacearum* ve *Xanthomonas* türleri yer alır. Her iki grupta da *hrp* geni bitkilerin hücreleri tarafından uyarılır. Örneğin, *Ralstonia solanacearum*, bitki hücrelerine temas ettiği zaman bitkinin hücre duvarında bir sinyal meydana gelir. Meydana gelen bu sinyal, bakterinin dış membran proteini tarafından algılanır algılanmaz *hrp* genini aktif hale geçirir. Bununla birlikte *R. solanacearum*, *Erwinia amylovora* ve *X. campestris* pv. *vesicatoria*'nın mutantlarında, *hrp* genini aktif hale geçirecek bir düzenlenme söz konusu değildir (Jin ve ark., 2001; Büttner ve Bonas, 2006) (Şekil 9).



Şekil 9. Bitki patojeni bakterilerde *hrp* gen grubunun düzenlenmesi modeli: a) Bakteri hücresinin bitki hücreğine temas ettiği zaman bitki hücresinde meydana gelen sinyal, alıcı olarak görev yapan dış zar proteini - PrhA'ya iletilir. Daha sonra sinyal iletimi; birbirini takip edecek şekilde ardışık olarak iç zar proteini - PrhR'ye ve sinyal aktarıcıları - PrhI, PrhJ, HrpG ve HrpB'ye iletilir. Kırmızı oklar, PrhI proteini ve *hrpB* geninin aktif hale gelmesinde ilave etkenlerin rolünü göstermektedir. HrpB, promotör olan *hrpII*'ye bağlanarak (kırmızı kutucuk şeklinde gösterilmiştir) içerisinde *hrp* ve efektör genlerin de olduğu genom üzerindeki büyük bir kısmı aktif hale getirmiş olur. b) *Pseudomonas syringae* türlerinde *hrp* geninin kodlanması; bitkide bilinmeyen bir etkiyle meydana gelen sinyal; HrpR, HrpS ve HrpL proteinlerinin aktive olmasına neden olur. HrpR ve HrpS etkileşimi sonucu sigma faktörü 54'ü aktive ederek *hrpL* geninin oluşmasına, bu gen de HrpL'nin aktif hale gelmesine neden olur. HrpL, *hrp* ve *hop* genlerinin promotör bölgesi (kırmızı kare ile gösterilmiştir)ne bağlanarak içerisinde *hrp* ve efektör genleri kapsayan yapıyı harekete geçirir. *hrp* ve efektör genler pilus proteini HrpA'nın ve efektör proteinlerin meydana gelmesinde rol oynar. Lon proteaz enzimi ise HrpR'nin yeniden sentezlenmesini sağlamakla görevlidir. Kısaltmalar: HZ, hücre zarı, HD, hücre duvarı, DZ, dış zar, İZ, iç zar.

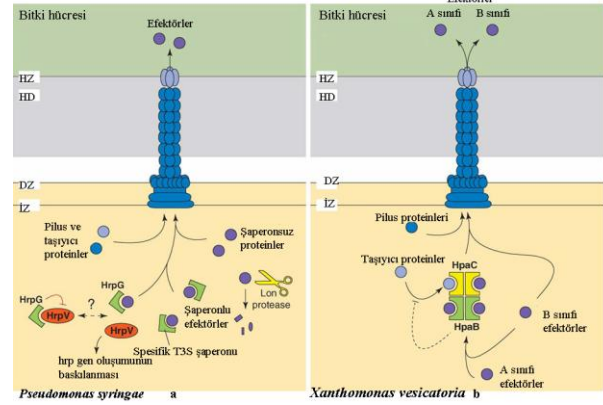
2.5.2. Tip III Salgı Sinyalleri

Tip III'e bağlı protein salgı ve aktarımını kontrol eden mekanizma hakkında az şey bilinmektedir. Bir sinyal etkileşimi ile T3S için meydana gelen oluşur. Ayrıca bitki hücresi içerisinde sinyal oluşumuna neden olan tip III efektör proteinleri, 50 – 100 adetlik amino asit dizisine sahiptir. Efektör proteinler, pilusun oluşumu sırasında salgılanır (Schechter, ve ark., 2004).

2.5.3. Tip III salgı şaperonları

Bitki ve hayvan patojeni bakterilerde T3S proteinlerin salgılanması ve bitki hücresi içerisinde etkinliği, sadece protein sinyallerine bağlı değildir, aynı zamanda bu proteinlerin bağlandıkları spesifik sitoplazmik şaperonlara da bağlıdır. T3S şaperonları tipik olarak küçük, leucine'ce zengin ve bağlandıkları moleküllere özelleşmiş proteinlerdir. Birkaç gruba ayrılabilirler: IA sınıfı şaperonları bir veya birkaç homolog efektörle etkileşimde bulunurken, IB sınıfı şaperonları geniş bir efektör protein grubuna

bağlanabilir (Şekil 10). Genellikle şaperonun efektörüyle bağlanma şekli çoğu zaman ayındır (Losada ve Hutcheson, 2005). Bitki patojeni bakterilerdeki birçok T3S şaperonu *Erwinia amylovora* ve *Pseudomonas syringae* türlerinde belirlenmiştir ve bu şaperonların kendisine ait spesifik bir veya birkaç efektör proteini bulunmaktadır (Büttner ve Bonas, 2006) (Çizelge 2).



Şekil 10. Genel ve spesifik T3S şaperonların aktiviteleri: a) *Pseudomonas syringae*'nin efektör proteininin taşınma modeli; T3SS, Hrp pilus ve taşıyıcı proteinleri oluşturur. Bu proteinler, efektör proteinleri bitki hücresi içerisine aktarmada rol oynar. Bazı proteinlerin etkili bir şekilde taşınması; Lon proteaz enziminin parçalamasından koruyan spesifik T3S şaperonlarına bağlanmasına bağlıdır. Bazı efektörler kendine özelleşmiş şaperonlara sahip değildir. Örneğin; HrpG, sitoplazma içerisinde *hrp* gen oluşumunu engelleyen HrpV'ye bağlanmasıyla onun aktivitesini baskı altına alan düzenleyici bir T3S şaperonudur. HrpG'nin HrpV'ye bağlanmaması durumunda ise HrpV'nin, *hrp* geninin oluşumunu baskı altına almasına neden olur. b) *Xanthomonas vesicatoria*'nın efektör proteininin taşınması modeli; T3SS, iki sınıfa ait efektör proteinleri bitki hücresinde salgılar: A sınıfı efektörlerin taşınması; HpaC ve genel T3S şaperonu HpaB'den oluşan kompleks bir hetero oligomerik protein kompleksinin varlığına bağlıdır. Efektörlerin taşınmasında kilit rol oynadığı tespit edilen HpaB ve HpaC şaperonları, A ve B sınıfı efektörlere bağlanmama durumunda bile A ve B sınıfı efektörleri bitki hücresi içerisine taşıyıcılar. Kesikli çizgi, taşıyıcı proteinlerin taşınmasını HpaB şaperonu tarafından engellendiğini göstermektedir. Bununla birlikte HpaB'nin taşıyıcı proteinleri doğrudan etkileyip etkilemediği bilinmemektedir. Buna karşın HpaB'nin bitki hücresinde aktarımda efektör proteinlere avantaj sağlamak amacıyla taşıyıcı proteinleri engellediği düşünülmektedir. Bunun sonucu olarak bitki hücresi içerisinde taşıyıcı proteinlerin yayılması dolaylı olarak engellenmiş olmaktadır. Kısaltmalar: HZ, hücre zarı; HD, hücre duvarı; DZ, dış zar; İZ, iç zar

Çizelge 2. Bitki patojeni bakterilerden elde edilen 3S şaperonları

Etmen	Şaperon	Etkileşim Etketörü	Sınıflandırma	Bağlanma Bölgesi (aminoasit yerleşimi)	Salgı katkısı	Stabilitesi
<i>E. amylovora</i>	DsB/F	DspA/E	IA	ND*	+	+
	ShcA	HopPsyA	IA	1-166	+	+
<i>P. syringae</i>	ShcB1	HopPsyB1	IA	ND	ND	+
<i>pv. syringae</i>	HrpG	HrpV	ND	ND	-	-
	AvrF	AvrE	IA	ND	ND	ND
		HopS1	IA	ND	+	ND
	ShcS1	HopO1-1	IA	111-175	+	-
		HopO1-2		ND	ND	ND
		HopS1	IA	ND	ND	ND
	ShcS2	HopS2		ND	ND	ND
		HopO1-1		111-175	+	+
<i>P. syringae</i>		HopO1-2		ND	ND	ND
<i>pv. tomato</i>	ShcO1	HopS1	IA	ND	+	+
		HopS2		ND	ND	ND
		HopO1-1		111-175	+	+
		HopO1-2		ND	ND	ND
	ShcF	HopF	IA	ND	-	+
	ShcV	HopPtoV	IA	76-125	+	+
	ShcM	HopPtoM	IA	100-400	+	+
		AvrBs1	IB	ND	+	-
<i>X. vesicatoria</i>	HpaB	AvrBs3		ND	+	-
		XopF1				
		XopJ				

*ND, tanımlanmamış, HrpG düzenleyici T3S şaperonu. HrpGnin bir tip III salgı proteiniyle etkileşimi bilinmiyor. ShcS1, ShcS2 ve ShcS3 homolog şaperonlardır. HpaB nin homologları, Xanthomonad türlerinde, *R. solanacearum* ve *Burkholderia pseudomallei*'de bulunmaktadır. HrpV, T3S sistemi tarafından salgılanmamaktadır. ShcS1 ve ShcO1, amino asit seviyesi bakımından önemli derecede sekans homolojisi (benzerliği) göstermeyen farklı efektör proteinlere bağlanmasına karşın IA sınıfı şaperonları olarak bilinir. Bununla birlikte her iki şaperon da (ShcS1 ve ShcO1) IA sınıfı şaperonlarla benzer ikincil yapılar içerir. Çünkü ShcS1, ShcS2 ve ShcO1 etkileşimde bulunduğu partnerinin ortamında kodlveği için IA sınıfı içinde gruplandırılır (Parsot ve ark., 2003).

3. SONUÇ

Son 15 yıldaki araştırmalar, bitki patojeni bakterilerin sahip olduğu kompleks salgı sistemlerinin oluşumundan, düzenlenmesinden ve aktivesinden sorumlu olan genlerin belirlenmesine yardımcı olmuştur. Bununla birlikte temel konu; bakterilerin salgı sistemleri ve efektör proteinlerin oluşması için ilk uyarı mekanizmasının bilinmesine ihtiyaç duyulmaktadır. Ayrıca tip üç salgı sistemindeki şaperon aktivitesinin analizi ve şaperonların bu salgı sistemindeki hiyerarşiye olan muhtemel katkısı gelecekteki araştırmaların odak noktasını oluşturacaktır. Bunu yanında mutasyon çalışmaları ve kantitatif protein – protein ilişki analizleri, tip üç salgı sisteminin türlere göre spesifik kontrol mekanizmasının anlaşılmasına yardımcı olacağı düşünülmektedir.

4. KAYNAKLAR

- Bartsev, A.V., Deakin, W.J., Boukli, N.M., McAlvin, C.B., Stacey, G., Malnoe, P., Broughton, W.J., Staehelin, C., 2004. NopL, an effector protein of *Rhizobium* sp. NGR234, thwarts activation of plant defense reactions. *Plant Physiol.*, 134:871-879.
- Bouley, J., Condemine, G., Shevchik, V.E., 2001. The PDZ domain of OutC ve the N-terminal region of OutD

determine the secretion specificity of the type II out pathway of *Erwinia chrysanthemi*. *J. Mol. Biol.*, 308: 205–219.

- Burns, D.L., 2003. Type IV transporters of pathogenic bacteria. *Curr. Opin. Microbiol.* 6:29–34.
- Christie, P.J., Vogel, J.P., 2000. Bacterial type IV secretion: conjugation systems adapted to deliver effector molecules to host cells. *Trends Microbiol.*, 8:354–360.
- Cossart, P., Jonquieres, R., 2000. Sortase, a universal target for therapeutic agents against gram - positive bacteria? *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 97: 5013–5015.
- Büttner, D., Bonas, U., 2006. Who comes first? How plant pathogenic bacteria orchestrate type III secretion. *Current Opinion in Microbiology*, 9:193–200.
- Driessen, A.J., 2001. SecB, a molecular chaperone with two faces. *Trends Microbiol.* 9:193–196.
- Economou, A., 1999. Following the leader: bacterial protein export through the Sec pathway. *Trends Microbiol.* 7:315–320.
- Eichler, J., Moll, R., 2001. The signal recognition particle of Archaea. *Trends Microbiol.* 9:130–136.
- Ghigo, J.M., Wveersman, C., 1992. Cloning, nucleotide sequence ve characterization of the gene encoding the *Erwinia chrysanthemi* B374 PrtA metalloprotease: a third metalloprotease secreted via a C-terminal secretion signal. *Mol. Gen. Genet.* 236:135–144.
- Jin, Q., Hu, W., Brown, G.M., Hart, P., Jones, A.L., He, S.Y., 2001. Visualization of secreted Hrp ve Avr proteins along the Hrp pilus during type III secretion in *Erwinia amylovora* ve *Pseudomonas syringae*. *Molecular Microbiol.*, 40(5), 1129-1139.

- He, S.Y., Nomura, K., Whittam, T.S., 2004. Type III protein secretion mechanism in mammalian ve plant pathogens. *Biochim. Biophys. Acta*, 1694:181-206.
- Henderson, I.R., Navarro-Garcia, F., Desvaux, M., Fernveez, R.C., Ala'Aldeen, D., 2004. Type V Protein Secretion Pathway: the Autotransporter Story. *Microbiology Mol. Biol. R.*, 68(4): 692-744.
- Herskovits, A.A., Bochkareva, E.S., Bibi, E., 2000. New prospects in studying the bacterial signal recognition particle pathway. *Mol. Microbiol.*, 38: 927-939.
- Lindeberg, M., Salmond, G.P., Collmer, A., 1996. Complementation of deletion mutations in a cloned functional cluster of *Erwinia chrysanthemi* out genes with *Erwinia carotovora* out homologues reveals OutC ve OutD as cveidate gatekeepers of species-specific secretion of proteins via the type II pathway. *Mol. Microbiol.* 20: 175-190.
- Losada, L.C., Hutcheson, S.W., 2005. Type III secretion chaperones of *Pseudomonas syringae* protect effectors from Lonassociated degradation. *Mol. Microbiol.* 55: 41-953.
- Marie, C., Broughton, W.J., Deakin, W.J., 2001. Rhizobium type III secretion systems: legume charmers or alarmers? *Curr. Opin. Plant Biol.*, 4:336-342.
- Mazmanian, S.K., Ton-That, H., Schneewind, O., 2001. Sortase-catalysed anchoring of surface proteins to the cell wall of *Staphylococcus aureus*. *Mol. Microbiol.* 40:1049-1057.
- Mori, H., Ho, K., 2001. The Sec protein-translocation pathway. *Trends Microbiol.*, 9: 494-500.
- Mudgett, M.B., 2005. New Insights to the Function of Phytopathogenic Bacterial Type III Effectors in Plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 56:509-31.
- Parsot, C., Hamiaux, C., Page, A.L., 2003. The various ve varying roles of specific chaperones in type III secretion systems. *Curr Opin Microbiol* 2003, 6: 7-14.
- Possot, O.M., Gerard-Vincent, M., Pugsley, A.P., 1999. Membrane association ve multimerization of secreton component *pulC*. *J. Bacteriol.*, 181: 4004 - 4011.
- Robinson, C., Bolhuis, A., 2001. Protein targeting by the twin - arginine translocation pathway. *Nat. Rev. Mol. Cell. Biol.* 2: 350-356.
- Schechter, L.M., Roberts, K.A., Jamir, Y., Alfano, J.R., Collmer, A., 2004. *Pseudomonas syringae* type III secretion system targeting signals ve novel effectors studied with a Cya translocation reporter. *J. Bacteriol.*, 186: 543-555.