

**Derleme (Review)**

## Bitkilerde nematodlara dayanıklılık

Gökhan AYDINLI<sup>1\*</sup>

Sevilhan MENNAN<sup>2</sup>

### Summary

#### Plant resistance to nematodes

Resistance is defined defence mechanism that is protected plants from diseases and pests. Plants are determined resistant to nematode does not allow nematode reproduction. It is highly important to improving and using of resistant plant for especially root-knot and cyst nematodes. Resistance terminology for nematology, nematode resistance genes, resistance mechanism and resistant crops are reviewed in this study.

**Key words:** Resistance, nematode management, nematode resistance genes

**Anahtar sözcükler:** Dayanıklılık, nematodlarla mücadele, nematoda dayanıklı genler

### Giriş

Bitkiler kendilerini hastalık ve zararlılardan koruyabilmek için değişik savunma mekanizmaları geliştirmişlerdir. Bu mekanizmalardan biri olan dayanıklılık, bitkinin hastalık etmeni ve zararlıların saldırılarını engelleyebilme, ortadan kaldırabilme veya azaltabilme yeteneği olarak tanımlanmıştır (Wingard, 1953). Entomologlar için “dayanıklı” bitki, zararlının aynı populasyonundan daha az etkilenendir (Painter, 1951). Genel olarak nematoda dayanıklı bitki ise dayanıklı olmayana kıyasla nematodun üremesini engelleyebildir (Cook & Evans, 1987; Trudgill, 1991; Barker, 1993) (Şekil 1).

Bu çalışmada, bitki paraziti nematodlara dayanıklılığın oluşumu, genel mekanizmaları ile nematodlarla mücadelede dayanıklılığın yeri ve önemi özetlenerek derlenmiştir.

### Dayanıklılık Oluşumu ve Tipleri

Bitkilerde nematodlara dayanıklılık mekanizması, iki grup içerisinde sınıflandırılır; önceden oluşmuş dayanıklılık (Preformed resistance) ve uyarılabilir dayanıklılık (Inducible resistance) (Keen, 1999; Anwar & Javed, 2007). Bazı kaynaklarda, bitkilerde görülen dayanıklılık reaksiyonu enfeksiyon öncesi dayanıklılık (Preinfectious resistance) ve enfeksiyon sonrası dayanıklılık (Postinfectious resistance) olarak da sınıflandırılmaktadır (Huang, 1985).

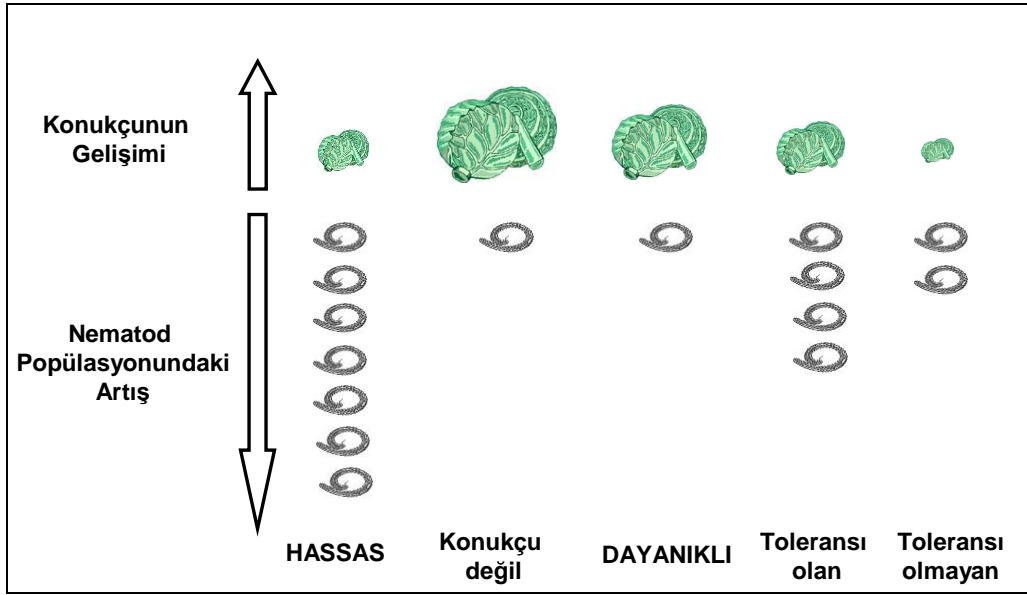
<sup>1</sup> Bozok Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Bölümü, 66200, Yozgat

<sup>2</sup> Ondokuz Mayıs Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Bölümü, 55139, Samsun

\* Sorumlu yazar (Corresponding author) e-mail: gokhan.aydinli@bozok.edu.tr

Alınış (Received): 20.08.2010

Kabul ediliş (Accepted): 07.10.2010



Şekil 1. Bitki gelişimi ve nematod popülasyonunun değişiminin dayanıklılıkla ilişkisi (McKenry & Roberts, 1985'e atfen, Roberts, 1990).

### Önceden Oluşmuş Dayanıklılık Mekanizması (Preformed Resistance)

Bitkilerin kalıtımından dolayı sahip olduğu yapısal, morfolojik ve kimyasal faktörleri içerir ve "pasif dayanıklılık" olarak da bilinir (Hammerschmidt, 2007). Nematodların beslenme davranışı patojenlere benzediğinden, beslenmeleri için bitki içine girmeleri veya canlı bitki hücrelerine temas etmeleri gereklidir. Bitkilerin yapısal ve morfolojik özellikleri (mumsu tabak, ligninleşme vb.) fiziksel engelleri oluşturur (Tör, 1998). Bu engeller, nematod stiletinin doku içerisine girişi sırasında salgıladığı enzimler tarafından etkisizleştirildiğinde dayanıklılık oluşmaz (Anwar & Javed, 2007). Bu itibarla dayanıklılığın oluşumunda, bitkilerin sahip olduğu kimyasal bileşiklerin etkisi oldukça fazladır. Bitkilerin doğal olarak içerdiği steroid, terpenoid ve karmaşık yapıları fenollerden bazıları nematodlar için toksik iken bazıları ise doğrudan toksik olmayıp başlangıçta çekici ve ardından toksiktir. Örneğin, *Brassica* bitkilerinin vakuolinde bulunan glikosinatlar, hücre içerisindeki mirosinaz enzimi ile etkileşerek hidrolize olur ve bazı nematod türlerine toksik olan izotiyosinyanatları üretir (Rask et al., 2000; Chitwood, 2002). Örneğin, hidrolize olmuş glikosinolatlardan olan gluconasturtiin, glucotropaeolin, glucoerusin ve sinigrin *Meloidogyne incognita* Chitwood 1949 (Tylenchida: Heteroderidae)'ya karşı toksiktir. Doğal olarak bu bileşiklere sahip bitkiler de böylece, bitki paraziti nematodlara karşı dayanıklıdır (Lazzeri et al., 2004).

### Uyarılabilir Dayanıklılık Mekanizması (Inducible Resistance)

Genler tarafından oluşturulan bu dayanıklılık mekanizması, zararlının saldırısından sonra aktifleştiğinden, "aktif dayanıklılık" olarak da bilinir (Hammerschmidt, 2007). Dayanıklılık tepkisi, "belirleyici evre (determinative phase)" ve "etkileyici evre (expressive phase)" olarak iki aşamada gerçekleşir. Bitki hücre molekülünün nematodu tanıması, belirleyici evredir. Bu evre, dayanıklılığı oluşturacak sinyaller ile başlar, gen aktivitesi veya inaktivitesi, m-RNA sentezi ve son olarak da DNA transkripsiyonu ile sona erer. Dayanıklılık ile ilgili kimyasalların sentezlenmesi sonucu oluşan biyokimyasal değişiklikler ise, etkileyici evre olarak bilinir. Bu değişiklikler nematodun büyüme, gelişme veya üremesini engeller (Anwar & Javed, 2007).

Uyarılabilir dayanıklılığın bir başka yolu da hipersensitif reaksiyondur. Bu tip reaksiyonda, nematodun bitkide oluşturduğu beslenme alanındaki dokular, bitki tarafından nekrotik alana dönüştürüldüğünden besinsiz kalan nematod ölür (Williamson & Hussey, 1996).

Uyarılabilir dayanıklılık mekanizması, kullanılan sinyal yollarına ve teşvik edici ajana bağlı olarak iki şekilde ifade edilmektedir. Bunlar; sistemik kazanılmış dayanıklılık (SAR) ve uyarılmış sistemik dayanıklılık (ISR)'tir. SAR, patojenler tarafından tetiklenmekte ve salisilik asit sinyal yolunu kullanmaktadır (Molinari & Loffredo, 2006). ISR ise bitki gelişimini teşvik eden rizobakterlerin köklerde kolonizasyonu ile oluşur ve sinyal yolu olarak jasmonik asit ve etileni kullanır. Her ikisi de geniş spektrumlu dayanıklılık sağlamaktadır (Hammerschmidt, 2007). Bitkinin kök bölgesine uygulanan rizosfer bakterilerin patates kist nematodu gibi değişik türler için dayanıklılığı uyardığını belirten pek çok çalışma mevcuttur (Hasky-Gunther et al., 1998; Reitz et al., 2001; Siddiqui & Shaukat, 2004). Ayrıca, bazı doğal veya sentetik kimyasalların da bitkilerde dayanıklılığı uyardığı bilinmektedir (Çizelge 1). Bu kimyasallar, bitkide savunma genlerini uyarmak için bitkinin kök, gövde, yaprak gibi değişik kısımlarına, belirli dozlarda püskürtme veya enjeksiyon şeklinde uygulanabilmektedir.

Çizelge 1. Değişik bitkilerde, nematodlara dayanıklılığı uyardığı saptanan kimyasallar

Kimyasal	Nematod türü	Bitki	Kaynak
Hidroksilüre	<i>Meloidogyne javanica</i>	Domates	Glazer & Orion (1985)
DL-β-Amino- <i>n</i> -butrik asit	<i>Meloidogyne javanica</i>	Domates	Oka et al. (1999a)
DL-β-Amino- <i>n</i> -butrik asit	<i>Heterodera avenae</i> , <i>Heterodera latipons</i>	Arpa, buğday	Oka et al. (1999b)
Acibenzolar	<i>Heterodera trifolii</i>	Ak üçgül	Kempster et al. (2001)
Salisilik asit	<i>Heterodera trifolii</i>	Ak üçgül	Kempster et al. (2001)
Acibenzolar	<i>Meloidogyne javanica</i> , <i>Meloidogyne arenaria</i>	Asma	Owen et al. (2002)
Salisilik asit	<i>Meloidogyne incognita</i>	Börülce	Nandi et al. (2002)
Metil jasmonat	<i>Heterodera avenae</i> , <i>Pratylenchus neglectus</i>	Yulaf	Soriano et al. (2004)
Jasmonik asit	<i>Meloidogyne javanica</i>	Domates	Cooper et al. (2005)
Acibenzolar	<i>Meloidogyne javanica</i> , <i>Rotylenchulus reniformis</i>	Ananas	Chinnasri et al. (2006)
DL-β-Amino- <i>n</i> -butrik asit	<i>Meloidogyne javanica</i>	Ananas	Chinnasri et al. (2006)
Riboflavin	<i>Meloidogyne javanica</i>	Ananas	Chinnasri et al. (2006)
Silikon	<i>Meloidogyne exigua</i>	Kahve	Silva et al. (2010)

Uyarılmış dayanıklılığın oluşumunu tetikleyen diğer bir yol ise, nematodun virulent olmayan başka tür veya ırkının bitkilere önceden bulaştırılmasıdır (Ibrahim & Lewis, 1986; Ogallo & McClure, 1995). Bazı araştırmacılar, bu durumu domatesteki tütün mozaik virüsü, turunçgil tristeza virüsü gibi viral hastalıkların kontrolünde yaygın olarak kullanılan "çapraz-korumaya" benzetmiştir (Ogallo & McClure, 1995).

### Nematoda Dayanımlı Bitki R Genleri ve Mücadelede Kullanımları

Dayanımlılık, genel olarak genler tarafından kontrol edilir ve bitkilerde dayanıklılığı sağlayan her bir gene karşı, zararlı veya patojende virülensliği kontrol eden bir gen bulunur (gene-karşı-gen hipotezi) (Tör, 1998; Davis et al., 2000; Williamson & Gleason, 2003; Fuller et al., 2008). Bitkilerde nematoda dayanıklılığın ortaya çıkabilmesi için, nematodun *avr* gen ürünlerinin, konukçudaki *R* geni proteini tarafından tanınması gereklidir (Bird & Kaloshian, 2003). *R* proteinleri, nematodun konukçuda neden olduğu değişiklikleri tanıyarak savunma tepkisi gösterir (Cabrera Poch et al., 2006). Bitkinin sahip olduğu özel dayanıklı gen(ler), avirulent nematodların üreyememesini engellerken, virulent nematodlar üremeyi sürdürebilir (Roberts, 2002). Bitki paraziti nematodlarda *avr* genleri henüz kesin olarak belirlenememişse de *Mi* geni taşıyan domates bitkilerindeki avirulent nematodlarda, virulent nematodlarda bulunmayan MAP-1 (*Meloidogyne Avurilens Protein-1*) adlı peptid tespit edilmiştir. MAP-1'in, avirulent ilişkinin erken dönemlerinde rol alabileceği düşünülmektedir (Castagnone-Sereno, 2002). Gelecekte, nematodlarının gen dizilimlerinin tanımlanması *avr* genlerinin tespit edilmesine de olanak sağlayacaktır (Fuller et al., 2008).

Bitkilerden izole edilmiş nematoda dayanıklı gen (Nem-*R*) sayısı son derece az olup, bunların tamamı kalıcı endoparazit nematodlara karşı dayanıklılığı sağlamaktadır. Günümüze değin, bitkileri nematodlara dayanıklı kılan haritalanan ve klonlanan genler Çizelge 2'de verilmiştir (Williamson ve Kumar, 2006; Thomas & Cottage, 2006; Fuller et al., 2008).

Çizelge 2. Nematodlara dayanıklılık için klonlanmış ve haritalanmış bitki genleri

Gen	Nematod türü	Dayanıklılık Kaynağı	Kaynak
<u>Klonlanan</u>			
<i>Hs1<sup>pro-1</sup></i>	<i>Heterodera schachtii</i>	<i>Beta procumbens</i>	Cai et al. (1997)
<i>Mi-1</i>	<i>Meloidogyne incognita</i> , <i>Meloidogyne javanica</i> , <i>Meloidogyne arenaria</i>	Domates	Milligan et al. (1998)
<i>Gpa2</i>	<i>Globodera pallida</i>	Patates	Van der Vossen et al. (2000)
<i>Rhg1, Rhg4</i>	<i>Heterodera glycines</i>	Soya Fasulyesi	Hauge et al. (2001), Lightfoot & Meksem (2002)
<i>Hero A</i>	<i>Globodera pallida</i> , <i>Globodera rostochiensis</i>	Domates	Ernst et al. (2002)
<i>Gro1-4</i>	<i>Globodera rostochiensis</i>	Patates	Paal et al. (2004)
<u>Haritalanan</u>			
<i>Rmc1</i>	<i>Meloidogyne chitwoodi</i> , <i>Meloidogyne fallax</i> , <i>Meloidogyne hapla</i>	Patates	Roupe van der Voort et al. (1999)
<i>Me3</i>	<i>Meloidogyne arenaria</i> , <i>Meloidogyne javanica</i> , <i>Meloidogyne incognita</i> , <i>Meloidogyne hapla</i>	Biber	Dijan-Caporalino et al. (2001)
<i>Hsa-1<sup>0g</sup></i>	<i>Heterodera sacchari</i>	Çeltik	Lorieux et al. (2003)
<i>Cre1, Cre3</i>	<i>Heterodera avenae</i>	Buğday	de Majnik et al. (2003)
<i>Mi-9</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	Domates	Ammiraju et al. (2003)
<i>Ma</i>	<i>Meloidogyne pp.</i>	Erik	Claverie et al. (2004)
<i>H1</i>	<i>Gobodera</i> . <i>rostochiensis</i> Ro1, Ro4	Patates	Bakker et al. (2004)
<i>Mi-3</i>	<i>Meloidogyne incognita</i> , <i>Meloidogyne javanica</i> , <i>Meloidogyne arenaria</i>	Domates	Yaghoobi et al. (2005)

Genler tarafından sağlanan dayanıklılık, tek gen ve çoklu gen dayanıklılığı olarak 2 ana grupta da incelenebilir. Tek, dominant genlerin ıslah programlarında seçilip kullanılması kolay olduğundan bu genler klonlanabilir ve transgenik bitki oluşturulabilir. Bu itibarla gelecekte tek gen sistemlerinin yaygınlaşacağı bilinse de, dayanıklılığı kırabilecek nematod populasyonlarının ortaya çıkabileceği unutulmamalıdır. Çok genli dayanıklılığın ise klasik ıslah metotlarıyla belirlenip, seçilmesi ve aktarılması daha zorsa da, çok sayıda mekanizmayı içerdiğinden kırılabilmesi de çok zordur. Bu nedenle uzun vadede tarımsal uygulamalarda yaygınlaşacağı düşünülmektedir.

Nematodlara dayanıklılıkla ilgili önemli ilk başarı Bailey (1941) tarafından yabani tür *Lycopersicon peruvianum* L.'da saptanan tek dominant *Mi* geninin *Lycopersicon esculentum* Mill'a melezleme yoluyla aktarılmasıdır (Smith, 1944). Böylece *Mi* genine sahip domateslerde, *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* Chitwood ve *M. arenaria* Chitwood (Tylenchida: Heteroderidae)'ya karşı dayanıklılık sağlanmıştır (Williamson, 1999). *Mi* genini taşıyan bitkiler, *Macrosiphum euphorbia* Thomas (Homoptera: Aphididae) ve *Bemisia tabaci* Gennadius (Homoptera: Aphididae)'e de dayanıklıdır (Goggin et al., 2001; Nombela et al., 2003).

*Mi* geni, 6. kromozomun kısa kolu üzerindedir. Bu kromozom haritalanmış, *Mi* genine bağlı birçok markör tanımlanmış ve klonlanarak dizilimi belirlenmiştir. *Mi* geni, asit fosfat-1 kodlayan *Aps-1* geni ile sıkı ilişki içerisindedir ve *Aps-1*; bu genin bitkilere aktarımını kolaylaştırmıştır. *Mi* adayları genleri belirlemek için DNA sekans analizi uygulanmış ve birbirine % 95 benzeyen *Mi-1.1* ve *Mi-1.2* genleri saptanmış ve hassas domates bitkilerine dayanıklılık kazandırmak için aktarılmıştır. Bu genler daha önce klonlanan dayanıklılık genlerine çok benzeyen proteinleri kodlamaktadır (Williamson et al., 1994; Milligan et al., 1998). *Mi* geni tarafından sağlanan dayanıklılığın 28°C'nin üzerindeki sıcaklıklarda etkinliğini kaybetmesi ve dayanıklılığı kıran virulent populasyonların ortaya çıkması nedeniyle yeni dayanıklılık kaynaklarına ihtiyaç duyulmuştur. *L. peruvianum* hatları arasında yapılan çaprazlamalarda *Mi*'den farklı özelliklere sahip genler (*Mi-2*'den *Mi-9*'e kadar) belirlenmiştir. Bu genlerden bazıları (*Mi-2*, *Mi-4*, *Mi-5*, *Mi-6*, *Mi-9*) yüksek sıcaklıklarda (32°C) dayanıklılık sağlarken, bazıları da (*Mi-3*, *Mi-7*, *Mi-8*) virulent populasyonlara karşı dayanıklılık sağlayabilmektedir (Williamson, 1998; Wu et al., 2009).

Biberde *Capsicum frutescens* L. 'Santanka XS' hattında *M. incognita acrita*'ya dayanıklı dominant gen *N*'nin belirlenmesi 1950'li yılların başında gerçekleşmiştir (Hare, 1956). Biberdeki, *N* geni *M. incognita*, *M. arenaria* ırk 1 ve 2 ile *M. javanica*'ya karşı yüksek sıcaklıklarda (32°C) bile dayanıklıdır (Thies & Fery, 2000; 2002). Biberde bu üç nematoda dayanıklılıktan sorumlu en az beş gen (*Me1-Me5*) saptanmış olup (Hendy et al., 1985), *Me1* geninin *Me-3*'den daha iyi dayanıklılık sağladığı tespit edilmiştir (Castagnone-Sereno et al., 2001). Domatesteki dayanıklılığı kırabilen virulent kök-ur nematodu izolatları hakkında oldukça fazla bilgi mevcut olmasına karşın biberde dayanıklılığın kırılması hakkında çok az bilgi mevcuttur.

Pamukta *M. incognita*'ya dayanıklılık 20. yüzyılın başlarından beri araştırılmaktadır. Clevevilt 6 x Yabani Mexico Jack Jones F9 dölünden elde edilen dayanıklı çeşit (Auburn 623 RNR), ticari olarak istenen özellikleri taşımadığından iyi ürün potansiyeline sahip 9 germplasm hattı daha elde edilmiştir (Shepherd et al., 1996). Ancak, bu dayanıklılık kaynağı, yaygın olarak yetiştirilen pamuk çeşitlerine henüz aktarılamamıştır. 1990'lı yıllarda, *M. incognita*'ya dayanıklı, üç pamuk çeşidi (Acala NemX, Stoneville LA887 ve Paymaster 1560) tespit edilmiş olup Acala NemX'de, *M. incognita*'ya dayanıklılık sağlayan gen, *rkn1*'dir (Wang et al., 2006a,b).

Yerfıstığının en önemli zararlılarından olan *M. arenaria*'ya dayanıklı ilk çeşit (COAN) 1999 yılında elde edilmiş olup, dayanıklılık tek dominant genle sağlanır (Simpson & Starr, 2001; Bendazu & Starr, 2003). Yerfıstığındaki son çalışmalar nematoda dayanıklılığı, domates lekeli solgunluk virüsüne (TSWV) ve *Sclerotinia*'ya dayanıklılıkla birleştirmek ve yerfıstığı sanayinin istediği yüksek Oleik/Linoleik yağ asidi oranına sahip çeşitler geliştirmektedir (Starr & Simpson, 2006).

ABD ve Avrupa'da patates alanlarında *M. chitwoodi* Golden et al., *M. fallax* Karssen (Tylenchida: Heteroderidae) ve *M. hapla* Chitwood (Tylenchida: Heteroderidae) çok önemli zararlara neden olmaktadır. Günümüzde kullanılan patates çeşitlerinde bu nematodlara dayanıklılık mevcut değilken; yabani *Solanum* türlerinde dayanıklılığın kaynağı belirlenmiştir (Gomez et al., 1983; Brown et al, 1996; Janssen et al., 1996; Janssen et al, 1997a,b; Hussey & Janssen, 2002). Aynı bitkide, kist nematodları *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) Behrens ve *G. pallida* (Stone) Behrens (Tylenchida: Heteroderidae)'ya dayanıklılık ilk olarak 1954'de Ellenby tarafından bildirilmiştir. *G. rostochiensis*'e dayanıklı patates çeşitleri, Avrupa'da birkaç ülkede kullanılmaktadır. Halen Hollanda'da taze tüketim için kullanılanların yaklaşık % 55'i ve nişastalık patatesin % 99'u patates kist nematodunun bir veya daha fazla ırkına dayanıklıdır. İngiltere'de *G. rostochiensis* ırk Ro1'e dayanıklı *H1* geni taşıyan patatesler % 45 oranında yetiştirilmektedir. *H1* geni tarafından sağlanan dayanıklılık oldukça etkilidir. Ayrıca 40 yıldır kullanılmasına rağmen *G. rostochiensis* populasyonlarında dayanıklılığı kıran ırk çok azdır. Ancak, *H1* geninin kullanımıyla, bu gen ile kontrol edilemeyen *G. pallida* yaygınlaşmıştır. *G. rostochiensis*'e dayanıklılık, 1970'lerin sonlarında *G. pallida* görülene kadar etkili olmuştur. *G. pallida*'ya dayanıklılık, *Solanum vernei* Bitter & Wittm'de bulunan *Pa2* ve *Pa3* dayanıklılık genleri ile sağlanmaktadır (Starr & Roberts, 2004).

Soya fasulyesinde, *Heterodera glycines* Ichinohe 1952 (Tylenchida: Heteroderidae)'e dayanıklılık ilk olarak 1957 yılında kaydedilmiştir (Ross & Brim, 1957). Dayanıklılığın kalıtımı ile ilgili 3 resesif gen (*rhg1*, *rhg2* ve *rhg3*) (Caldwell et al., 1960) ve dominant-*Rhg4* tespit edilmiştir (Matson & Williams, 1965). Dayanıklılık, populasyonun virulensliği ile ilgili olup, *H. glycines*'in ırk sayısının fazla olması bir dezavantajdır (Riggs & Schmitt, 1988).

Kist nematodlarına dayanıklı tahıl çeşitleri, Avustralya, İngiltere ve İskandinav ülkelerinde yaygın olarak kullanılmaktadır. Genotiplerdeki dayanıklılık, belirli ırklara özel olup, populasyonlar arasında bile farklılıklar mevcuttur. Farklı orijinlerden elde edilen genotiplerden, arpa'da *Rha* genleri (*Rha1*, *Rha2*, *Rha3*), yulafta 1-3 major genler ile minor genler ve buğday'da *Cre* genleri (*Cre1*, *Cre2*, *Cre3*) tahıl kist nematodlarının farklı ırklarına (*Ha1*, *Ha2*, *Ha3* vb.) karşı dayanıklılık göstermektedir (Cook ve Noel, 2002). Avustralya'da ticari olarak kullanılan buğday çeşitlerindeki dayanıklı genlerden *Cre1*, ekmeçlik buğday AUS10894'den (O'Brien et al., 1980), *Cre3* ve *Cre4* genleri ise diploid buğday *Aegilops tauschii* Coss.'den elde edilmiştir (Eastwood et al., 1991).

Şeker pancarının en önemli zararlılarından *Heterodera schachtii* Schmidt (Tylenchida: Heteroderidae)'ye dayanıklılık için ilk uygun hibritler, yabancı tür *Beta procumbens* Lineu ve *Beta vulgaris* L.'in çaprazlanması ile elde edilmiştir (Savitsky, 1975). Fransa'da 1996 yılında *H. schachtii*'ye dayanıklı şekerpancarları "Evasion" ve "Nemakill" piyasaya sürülmüştür. Almanya'da 1998 yılında "Nematop" çeşidinin kist nematoduna dayanıklı olduğu tespit edilmiştir (Schlang, 1999). Avrupa'da şeker pancarı kist nematodunun kontrolü için dayanıklı çeşitlerin kullanımı son yıllarda artmıştır (Muller, 1999). Nematodlara dayanıklılık sağlamak için klonlanan ilk gen olan *Hs1<sup>pro-1</sup>* şekerpancarı kist nematoduna karşı, şekerpancarı bitkisinden klonlanmıştır (Cai et al., 1997). Bu genin kodladığı protein (282 aminoasitli) bilinen diğer bitki genlerine benzerlik göstermezken (Gheysen ve Jones, 2006); klonlanan diğer Nem-*R* genleri (*Mi-1*, *Hero A*, *Gpa2* ve *Gro1-4*) bitki genlerinin ana yapısına benzemektedir (Jung et al., 1998; Atkinson et al., 2003; Williamson & Kumar, 2006).

### Bitkide Nematoda Dayanıklılığı Etkileyen Faktörler

Bitki paraziti nematodlara dayanıklılık genel olarak çevresel faktörler ile nematodun türüne bağlıdır. Nematod türü yüksek seviyede genetik çeşitliliğe sahipse, dayanıklılığı kıran populasyonlar oluşturabilir (Roberts, 1995; Kaloshian et al., 1996). Virulent bir nematod populasyonunun bulunduğu alanda, sürekli olarak dayanıklı çeşitlerin yetiştirilmesi genetik polimorfizme neden olmaktadır (Meher et al., 2009). Son yıllarda kök-ur nematodlarına karşı kullanılan dayanıklı domates çeşitlerinde *Mi* genini kıran (*Mi*-virulent) populasyonların oluştuğu bildirilmektedir (Castagnone et al., 1996; Eddaoudi et al., 1997; Castagnone-Sereno, 2002; Hussey & Janssen, 2002; Abad et al., 2003; Bird et al., 2009). Bu nedenle, kök-ur nematodu populasyonlarının virulentliği de moleküler tekniklerle yoğun şekilde araştırılmaktadır (Semblat et al., 1998; Cortada et al., 2008). Virulent populasyon oluşumunu azaltmak için çapraz dayanıklılık sağlayan ilave genler kullanılarak, dayanıklılığın sürekliliği sağlanmalıdır. Örneğin, bürülcede kök-ur nematodlarına dayanıklılık sağlayan *Rk* genine, *rk3* geninin eklenmesiyle uzun süreli dayanıklılık sağlanabilmiştir (Ehlers et al., 2000).

Dayanıklılığını etkileyen en önemli çevre faktörü sıcaklık olup, özellikle tek gen dayanıklılığı gösteren bitkilerde dayanıklılık, sıcaklıkla etkinliğini yitirebilmektedir. Sıcaklığın dayanıklılığa etkisi üzerine en klasik örnek, domatesteki *Mi* geninin 28°C'nin üzerinde etkinliğini kaybetmesidir (Ammati et al., 1986). Bu yüzden domates ıslahında en önemli hedef, dayanıklılığının sıcaklıkla ortadan kalkmasına engel olmaktır (Roberts, 2002). Fasulyede kök-ur nematoduna karşı dayanıklılık sağlayan *Me2* geni 26°C'de dominant iken, 28°C'de dominantlığı azalmaktadır (Omweaga & Roberts, 1992). Havuçtaki son çalışmalar kök-ur nematoduna dayanıklılığın heterozigot şartlarda dominantlığını kaybetme eğiliminde olduğudur (Simon et al., 2000), buna rağmen heterozigot dayanıklılık, havuçta kök-ur nematodunun gal oluşumunu

engellemede oldukça etkilidir (Roberts, 2002). Yüksek sıcaklık, bitkide strese neden olup hücre nekrozlarından sorumlu olan kimyasalların üretimini azaltırken; nematod aktivitesi için optimum seviye olduğundan, nematodun gelişimi olumlu yönde etkilenir (Canto-Saenz, 1985).

Dayanıklılığı etkileyen faktörlerden biri de bitkinin yaşıdır. Nematodlar özellikle bitkilerin fide döneminde daha kolay beslenip üreyebildiğinden, bu evreler hassas olarak nitelendirilir (Canto-Saenz, 1985).

### Dayanıklılığın Ekonomik Önemi

Dayanıklı bitkilerin kullanımı, zarar eşiği üzerindeki nematod popülasyonlarında bile ürün alınabilmesine olanak sağlamaktadır. Genellikle nematodla bulaşık alanlarda dayanıklı çeşitlerin verimi, hassas çeşitlerden fazladır (Çizelge 3). Dayanıklı çeşit seçiminin bitki paraziti nematod ile mücadelede kullanımı, mücadele masraflarına kıyasla son derece ekonomiktir (Roberts, 1982; Boerma & Hussey, 1992; Jung & Wyss, 1999).

Çizelge 3. Nematodla bulaşık ve bulaşık olmayan tarlalarda, bitki-paraziti nematodlara dayanıklı ve hassas çeşitlerin verimi (Starr et al., 2002)

Bitki	Nematod türü	Ürün verimi			
		Bulaşık		Bulaşık olmayan	
		Hassas	Dayanıklı	Hassas	Dayanıklı
Soya	<i>Heterodera glycines</i>	2141 kg/ha	2908 kg/ha	3170 kg/ha	3177 kg/ha
Yerfıstığı	<i>Meloidogyne arenaria</i>	914 kg/ha	3771 kg/ha	4678 kg/ha	5155 kg/ha
Tütün	<i>Meloidogyne incognita</i>	301 g/parsel	407 g/parsel	504 g/parsel	477 g/parsel
Pamuk	<i>Meloidogyne incognita</i>	530 kg/ha	1100 kg/ha	-	-

### Sonuç

Nematodlarla mücadelede kullanılan kimyasalların olumsuz etkileri, alternatif mücadele yöntemleri üzerindeki çalışmaların yoğunlaşmasına neden olmuştur. Bu yöntemlerin başında gelen dayanıklı çeşitlerin kullanımı, özel uygulama teknolojisi veya ekipmanı gerektirmemesi, tohum girdilerinin hassas çeşitlere yakın değerde olması, nematod üremesini uzun süre baskı altında tutması ve rotasyon süresini kısaltması gibi nedenlerle son derece avantajlı ve ekonomiktir. Bitki ve nematod arasındaki ilişkilerin iyi anlaşılması sonucu, dayanıklılık ve hassasiyeti kontrol eden genler tespit edilerek, hassasiyet ile ilgili olanların etkilerinin ortadan kaldırılması, dayanıklılık ile ilgililerin aktarılması gibi mücadeleye yönelik çalışmalar da artmıştır (Engler et al., 2005). Son yıllarda gelişen moleküler teknikler, nematod ve bitki arasındaki ilişkinin daha iyi anlaşılmasını sağladığından, dayanıklı bitki geliştirme amacıyla yeni biyoteknolojik uygulamaların kullanımı da mümkün hale gelmiştir. Nematodların beslenmesini engelleyen protein inhibitörleri ve RNAi (RNA interferans) uygulaması ile nematodlara dayanıklı transgenik bitkiler geliştirilmeye çalışılmaktadır (Fuller et al., 2008; Dalzell et al., 2010). Bu itibarla, moleküler ve biyokimyasal tekniklerin de ilerlemesi ve yaygınlaşması, nematodlara dayanıklı genotiplerin belirlenmesine ve kullanılmasına ivme kazandıracaktır.

### Özet

Dayanıklılık, bitkilerin hastalık ve zararlılardan kendilerini koruyabilmek amacıyla oluşan savunma mekanizmalarından olup, bitki paraziti nematodlara dayanıklı bitkiler, nematodun üremesine izin vermeyenler olarak tanımlanır. Bitki zararlısı nematodlar ile mücadele amacıyla dayanıklı çeşitlerin geliştirilmesi ve kullanımı son derece önemli olup, çalışmalar genellikle kök ur ve kist nematodlarında yoğunlaşmıştır. Bu çalışmada, nematolojide dayanıklılıkla ilgili kullanılan terimler, nematoda dayanıklı bitki genleri, dayanıklılığın oluşumu ve mekanizmaları, günümüze değin geliştirilen nematoda dayanıklı çeşitler ile ilgili yapılan çalışmalar derlenerek verilmiştir.

## Yararlanılan Kaynaklar

- Abad, P., B. Favery, M. N. Rosso & P. Castagnone-Sereno, 2003. Root-knot nematode parasitism and host response: molecular basis of a sophisticated interaction. **Molecular Plant Pathology**, **4**: 217-224.
- Ammati, M., I. J. Thomason & H. E. McKiney, 1986. Retention of resistance to *Meloidogyne incognita* in *Lycopersicon genotypes* at high soil temperature. **Journal of Nematology**, **18**: 491-495.
- Ammiraju, J. S., J. C. Veremis, X. Huang, P. A. Roberts & I. Kaloshian, 2003. The heat-stable root-knot nematode resistance gene *Mi-9* from *Lycopersicon peruvianum* is localized on the short arm of chromosome 6. **Theoretical and Applied Genetics**, **106**: 478-484.
- Anwar, S. A. & N. Javed, 2007. Induced resistance in plants by nematodes. **Pakistan Journal of Nematology**, **25**: 79-85.
- Atkinson, H. J., P. E. Urwin & M. J. McPherson, 2003. Engineering plants for nematode resistance. **Annual Review of Phytopathology**, **41**: 615-639.
- Bailey, D. M., 1941. The seedling method for root-knot nematode resistance. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, **38**: 573-575.
- Bakker, E., U. Achenbach, J. Bakker, J. Van Vliet, J. Peleman, B. Segers, S. Van der Heijden, P. Van der Linde, R. Graveland, R. Hutten, H. Van Eck, E. Coppoolse, E. Van der Vossen, J. Bakker & A. Goverse, 2004. A high-resolution map of the *H1* locus harbouring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. **Theoretical and Applied Genetics**, **109**: 146-152.
- Barker, K. R., 1993. Resistance/tolerance and related concepts/terminology in plant nematology. **Plant Disease**, **77**: 111-113.
- Bendazu, I. F. & J. L. Starr, 2003. Mechanism of resistance to *Meloidogyne arenaria* in the peanut cultivar COAN. **Journal of Nematology**, **35**: 115-118.
- Bird, D. M. & I. Kaloshian, 2003. Are roots special? Nematodes have their say. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, **62**: 115-123.
- Bird, D. M., V. M. Williamson, P. Abad, J. McCarter, E. G. J. Danchin, P. Castagnone-Sereno & C. H. Opperman, 2009. The genomes of root-knot nematodes. **Annual Review of Phytopathology**, **47**: 333-351.
- Boerma, H. R. & R. S. Hussey, 1992. Breeding plants for resistance to nematodes. **Journal of Nematology**, **24**: 242-252.
- Brown, C. R., C. P. Yang, H. Mojtahedi & G. S. Santo, 1996. RFLP analysis of resistance to Columbia root-knot nematode derived from *S. bulbocastanum* in a BC<sub>2</sub> population. **Theoretical and Applied Genetics**, **92**: 572-576.
- Cabrera Poch, H. L., R. H. M. Lopez & K. Kanyuka, 2006. Functionality of resistance gene *Hero*, which controls plant root-infecting potato cyst nematodes, in leaves of tomato. **Plant, Cell & Environment**, **29**: 1372-1378.
- Cai, D., N. Kleine, S. Kifle, H. J. Harloff, N. N. Sandal, K. A. Marcker, R. M. Klein-Lankhorst, E. M. J., Salentinj, W. Lange, W. J. Stiekema, U. Wyss, F. M. W. Grundler & C. Jung, 1997. Positional cloning of a gene for nematode resistance in sugarbeet. **Science**, **275**: 832-834.
- Caldwell, B.E., C. A. Brim & J. P. Ross, 1960. Inheritance of resistance to soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*. **Agronomy Journal**, **52**: 635-636.
- Canto-Saenz, M., 1985. "The Nature of Resistance to *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White, 1919) Chitwood, 1949, 225-231". In: An Advanced Treatise on *Meloidogyne*, Vol. I. Biology and Control (Eds. J. N. Sasser & C. C. Carter). North Carolina State University Graphics, Raleigh, North Carolina, 422 pp.
- Castagnone-Sereno, P., M. Bongiovanni, A. Palloix & A. Dalmasso, 1996. Selection for *Meloidogyne incognita* virulence against resistance genes from tomato and pepper and specificity of the virulence/resistance determinants. **European Journal of Plant Pathology**, **102**, 585-590.
- Castagnone-Sereno, P., M. Bongiovanni & C. Djian-Caporalino, 2001. New data on the specificity of the root-knot nematode resistance genes *Me1* and *Me3* in pepper. **Plant Breeding**, **120**: 429-433.
- Castagnone-Sereno, P., 2002. Genetic variability of nematodes: a threat to the durability of plant resistance genes? **Euphytica**, **124**: 193-199.
- Chitwood, D. J., 2002. Phytochemical based strategies for nematode control. **Annual Review of Phytopathology**, **40**: 221-249.



- Chinnasri, B., B. S. Sipes & D. P. Schmitt, 2006. Effects of inducers of systemic acquired resistance on reproduction of *Meloidogyne javanica* and *Rotylenchulus reniformis* in pineapple. **Journal of Nematology**, **38**: 319-325.
- Claverie, M., E. Dirlewanger, N. Bosselut, A. C. Lecouls, R. Voisin, M. Kleinhentz, B. Lafargue, M. Caboche, B. Chalhoub & D. Esmenjaud, 2004. High-resolution mapping and chromosome landing at the root-knot nematode resistance locus Ma from Myrobalan plum using a large-insert BAC DNA library. **Theoretical and Applied Genetics**, **109**: 1318–1325.
- Cook, R. & K. Evans, 1987. "Resistance and Tolerance, 179-231". In: Principles and Practice of Nematode Control in Crops (Eds. R. H. Brown & B. R. Kerry). Academic Press, New York, 447 pp.
- Cook, R. & G. R. Noel, 2002. "Cyst Nematodes: *Globodera* and *Heterodera* Species, 71-105". In: Plant Resistance to Parasitic Nematodes (Eds. J. L. Starr, R. Cook & J. Bridge). CAB International, Oxon, UK, 272 pp.
- Cooper, W. R., L. Jia & L. Goggin, 2005. Effects of jasmonate-induced defenses on root-knot nematode infection of resistant and susceptible tomato cultivars. **Journal of Chemical Ecology**, **31**: 1953-1967.
- Cortada, L., F. J. Sorribas, C. Ornat, I. Kaloshian & S. Verdejo-Lucas, 2008. Variability in infection and reproduction of *Meloidogyne javanica* on tomato rootstocks with the *Mi* resistance gene. **Plant Pathology**, **57**: 1125-1135.
- Dalzell, J. J., S. McMaster, C. C. Fleming & A. G. Maule, 2010. Short interfering RNA-mediated gene silencing in *Globodera pallida* and *Meloidogyne incognita* infective stage juveniles. **International Journal for Parasitology**, **40**: 91-100.
- Davis, E. L., R. S. Hussey, T. J. Baum, J. Bakker, A. Schots, M. N. Rosso & P. Abad, 2000. Nematode parasitism genes. **Annual Review of Phytopathology**, **38**: 365-396.
- Djian-Caporalino, C., L. Pijarowski, A. Fazari, M. Samson, L. Gaveau, C. O'Byrne, V. Lefebvre, C. Caranta, A. Palloix & P. Abad, 2001. High-resolution genetic mapping of the pepper (*Capsicum annuum* L.) resistance loci *Me3* and *Me4* conferring heat-stable resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). **Theoretical and Applied Genetics**, **103**: 592–600.
- Eastwood, R. F., E. S. Lagudah, R. Appels, M. Hannah & J. F. Kollmorgen, 1991. *Triticum tauschii*: a novel source of resistance to cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*). **Australian Journal of Agricultural Research**, **42**: 69-77.
- Eddaoudi, M., M. Ammati & H. Rammah, 1997. Identification of resistance breaking populations of *Meloidogyne* on tomatoes in Morocco and their effect on new sources of resistance. **Fundamental and Applied Nematology**, **20**: 285-289.
- Ehlers, J.D., W. C. Matthews, A. E. Hall & P. A. Roberts, 2000. Inheritance of a broad-based form of root-knot nematode resistance in cowpea. **Crop Science**, **40**: 611-618.
- Ellenby, C., 1954. Tuber forming species and varieties of the genus *Solanum* tested for resistance to the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. **Euphytica**, **3**: 195-202.
- Engler, J. de A., B. Farvery, G. Engler & P. Abad., 2005. Loss of susceptibility as an alternative for nematode resistance. **Current Opinion in Biotechnology**, **16**: 112-117.
- Ernst, K., A. Kumar, D. Kriseleit, D. U. Klos, M. S. Phillips & M. W. Ganai, 2002. The broad-spectrum potato cyst nematode resistance gene (Hero) from tomato is the only member of a large gene family of NBS-LRR genes with an unusual amino acid repeat in the LRR region. **The Plant Journal**, **31**: 127-136.
- Fuller, V. L., C. J. Lilley & P. E. Urwin, 2008. Nematode resistance. **New Phytologist**, **180**: 27-44.
- Gheysen, G. & J. T. Jones, 2006. "Molecular Aspect of Plant-Nematode Interactions, 234-254". In: Plant Nematology (Eds. R. Perry & M. Moens). CABI, Wallingford, UK, 447pp.
- Glazer, I. & D. Orion, 1985. An induced resistance effect of hydroxyurea on plants infected by *Meloidogyne javanica*. **Journal of Nematology**, **17**: 21-24.
- Goggin F. L., V. M. Williamson, D. E. Ullman, 2001. Variability in the response of *Macrosiphum euphorbiae* and *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) to the tomato resistance gene. **Environmental Entomology**, **30**: 101-106.
- Gomez, P. L., R. L. Plaisted & B. B. Brodie, 1983. Inheritance of resistance to *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* and *M. arenaria* in potatoes. **American Potato Journal**, **60**: 339- 351.
- Hammerschmidt, R., 2007. "Introduction: Definitions and Some History, 1-9". Induced Resistance for Plant Defence: A Sustainable Approach to Crop Protection (Eds. D. Walters, A. Newton & G. D. Lyon). Blackwell Publishing, UK, 258 pp.

- Hare, W. W., 1956. Comparative resistance of seven pepper varieties to five root-knot nematodes. **Phytopathology**, **46**: 669-672.
- Hasky-Gunther, K., S. Hoffmann & R. A. Sikora, 1998. Resistance against the potato cyst nematode *Globodera pallida* systemically induced by the rhizobacteria *Agrobacterium radiobacter* (G12) and *Bacillus sphaericus* (B43). **Fundamental & Applied Nematology**, **21**: 511–517.
- Hauge, B.M., Wang, M.L., Parsons, J.D., Parnell, L.D., 2001. Nucleic acid molecules and other molecules associated with soybean cyst nematode resistance. Monsanto. U.S.P. No.20030005491.
- Hendy, H., A. Dalmaso & M. C. Cardin, 1985. Differences in resistant *Capsicum annuum* attacked by different *Meloidogyne* species. **Nematologica**, **31**: 72-78.
- Huang, J. S., 1985. "Mechanisms of Resistance to Root-knot Nematodes, 165-174". In: An Advanced Treatise on *Meloidogyne*, Vol. I. Biology and Control (Eds. J. N. Sasser & C. C. Carter). North Carolina State University Graphics, Raleigh, North Carolina, 422 pp.
- Hussey, R. S. & G. J. W. Janssen, 2002. "Root-knot Nematodes: *Meloidogyne* Species, 43-70". In: Plant Resistance to Parasitic Nematodes (Eds. J. L. Starr, R. Cook & J. Bidge). CABI Publishing, CAB International, Wallingford, UK, 272 pp.
- Ibrahim, I. K. A. & S. A. Lewis, 1986. Interrelationships of *Meloidogyne arenaria* and *M. incognita* on tolerant soybean. **Journal of Nematology**, **18**: 106-111.
- Janssen, G. J. W., B. Verkerk-Bakker, A. V. Norel & R. Janssen, 1996. Resistance to *M. hapla*, *M. fallax* and *M. chitwoodi* in wild tuber-bearing *Solanum* spp. **Euphytica**, **92**: 287-294.
- Janssen, G. J. W., A. V. Norel, R. Janssen & J. Hoogendoorn, 1997a. Dominant and additive resistance to the root-knot nematodes *Meloidogyne chitwoodi* and *M. fallax* in central American *Solanum* species. **Theoretical and Applied Genetics**, **94**: 692-700.
- Janssen, G. J. W., A. V. Norel, B. Verkerk-Bakker & R. Janssen, 1997b. Intra- and interspecific variation of root-knot nematodes, *Meloidogyne* spp. for resistance from wild tuber-bearing *Solanum* spp. **Fundamental & Applied Nematology**, **20**: 449-457.
- Jung, C., D. Cai & M. Kleine, 1998. Engineering nematode resistance in crop species. **Trends Plant Science**, **3**: 266-271.
- Jung, C. & U. Wyss, 1999. New approaches to control plant parasitic nematodes. **Applied Microbiology and Biotechnology**, **51**: 439-446.
- Kaloshian, I., V. M. Williamson, G. Miyao, D. A. Lawn & B. B. Westerdal, 1996. "Resistance-breaking" nematodes identified in California tomatoes. **California Agriculture**, **50**: 18-19.
- Keen, N., 1999. "Mechanisms of pest resistance in plants, 33-36". Proceeding of A Workshop on Ecological Effects of Pest Resistance Genes in Managed Ecosystems (31 January-3 February, 1999, Bethesda, Maryland, USA), 131 pp.
- Kempster, V. N., K. A. Davies & E. S. Scott, 2001. Chemical and biological induction of resistance to the clover cyst nematode (*Heterodera trifolii*) in white clover (*Trifolium repens*). **Nematology**, **3**: 35-43.
- Lazzeri, L., G. Curto, O. Leoni & E. Dallavalle, 2004. Effects of glucosinolates and their enzymatic hydrolysis products via myrosinase on the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White) Chitw. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, **52**: 6703-6707.
- Lightfoot, D. & K. Meksem, 2002. Isolated polynucleotides and polypeptides relating to loci underlying resistance to soybean cyst nematode and soybean sudden death syndrome and methods employing same. University of Illinois. U.S.P. No: 20020144310.
- Lorieux, M., G. Reversat, S. X. Garsia Diaz, C. Denance, N. Jouvenet, Y. Orioux, N. Bourger, A. Pando-Bahuon & A. Ghesquiere, 2003. Linkage mapping of *Hsa-1(Og)*, a resistance gene of African rice to the cyst nematode, *Heterodera sacchari*. **Theoretical and Applied Genetics**, **107**: 691–696.
- Majnik, J. de, F. C. Ogonnaya, O. Moullet & E. S. Lagudah, 2003. The *cre1* and *cre3* nematode resistance genes are located at homeologous loci in the wheat genome. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, **16**: 1129–1134.
- Matson, A. L. & L. F. Williams, 1965. Evidence of a fourth gene for resistance to the soybean cyst nematode. **Crop Science**, **5**: 477.

- Meher, H. C., V. T. Gajbhiye, G. Chawla & G. Singh, 2009. Virulence development and genetic polymorphism in *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White) Chitwood after prolonged exposure to sublethal concentrations of nematicides and continuous growing of resistant tomato cultivars. **Pest Management Science**, **65**: 1201–1207
- Milligan, S. B., J. Bodeau, J. Yaghoobi, I. Kaloshian, P. Zabel & V. M. Williamson, 1998. The root-knot resistance gene *Mi* from tomato is a member of the leucine zipper, nucleotide binding, leucine rich repeat family of plant genes. **Plant Cell**, **10**: 1307-1319.
- Molinari, S. & E. Loffredo, 2006. The role of salicylic acid in defense response of tomato to root-knot nematodes. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, **68**: 69-78.
- Muller, J., 1999. The economic importance of *Heterodera schachtii* in Europe. **Helminthologia**, **36**: 205–213.
- Nandi, B., N. C. Sukual, N. Banerjee, S. Sengupta, P. Das & P. S. Babu, 2002. Salicylic acid enhances resistance in cowpea against *Meloidogyne incognita*. **Phytopathologia Mediterranea**, **41**: 39-44.
- Nombela, G., V. M. Williamson & M. Muniz, 2003. The root-knot nematode resistance gene *Mi.1.2* of tomato irresponsible for resistance against the whitefly *Bemisia tabaci*. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, **16**: 645-649.
- O'Brien P. C., J. M. Fisher & A. J. Rathjen, 1980. Inheritance of resistance in two wheat cultivars to an Australian population of *Heterodera avenae*. **Nematologica**, **26**: 69-74.
- Ogallo, J. L. & M. A. McClure, 1995. Induced resistance to *Meloidogyne hapla* by other *Meloidogyne* species on tomato and pyrethrum plants. **Journal of Nematology**, **27**: 441-447.
- Oka, Y., Y. Cohen & Y. Spiegel, 1999a. Local and systemic induced resistance to the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* in tomato by DL- $\beta$ -Amino-*n*-butric acid. **Phytopathology**, **89**: 1138-1143.
- Oka, Y., Y. Cohen & Y. Spiegel, 1999b. Induced resistance to plant-parasitic nematodes in plant by beta-aminobutyric acid. **Journal of Nematology**, **31**: 561.
- Omwega, C. O. & P. A. Roberts, 1992. Inheritance of resistance to *Meloidogyne* spp. in common bean and the genetic basis of its sensitivity to temperature. **Theoretical and Applied Genetics**, **83**: 720-726.
- Owen, K. J., C. D. Gren & B. J. Deverall, 2002. A benzothiadiazole applied to foliage reduces development and egg deposition by *Meloidogyne* spp., in glasshouse-grown grapevine roots. **Australasian Plant Pathology**, **31**: 47-53.
- Paal, J., H. Henselewski, J. Muth, K. Meksem, C. M. Menendez, F. Salamini, A. Ballvora & J. Gebhardt, 2004. Molecular cloning of the potato Gro 1-4 gene conferring resistance to pathotype Ro1 of the root cyst nematode *Globodera rostochiensis*, based on a candidate gene approach. **Plant Journal**, **38**: 285-297.
- Painter, R. H., 1951. Insect Resistance in Crop Plants. The MacMillan Company, New York, 520 pp.
- Rask, L., E. Andreasson, B. Ekbom, S. Eriksson, B. Pontoppidan & J. Meijer, 2000. Myrosinase: gene family evolution and herbivore defense in Brassicaceae. **Plant Molecular Biology**, **42**: 93-113.
- Reitz, M., S. Hoffmann-Hergarten, J. Hallmann & R. A. Sikora, 2001. Induction of systemic resistance in potato by rhizobacterium *Rhizobium etli* strain G12 is not associated with accumulation of pathogenesis-related proteins and enhanced lignin biosynthesis. **Z. PflKrankh. PflSchutz.**, **108**: 11–20.
- Riggs, R. D. & D. P. Schmitt, 1988. Complete characterization of the race scheme for *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, **20**: 392-395.
- Roberts, P. A., 1982. Plant resistance in nematode pest management. **Journal of Nematology**, **14**: 24-33.
- Roberts, P. A., 1990. "Resistance to Nematodes: Definitions, Concepts and Consequences, 1-16". In: Methods For Evaluating Plant Species For Resistance to Plant-Parasitic Nematodes (Eds. J. L. Starr). The Society of Nematologists, Hyattsville, Maryland, 86 pp.
- Roberts, P. A., 1995. Conceptual and practical aspects of variability in root-knot nematodes related to host plant resistance. **Annual Review of Phytopathology**, **33**: 199-221.
- Roberts, P. A., 2002. "Concepts and Consequences of Resistance, 23-41". In: Plant Resistance to Parasitic Nematodes (Eds. J. L. Starr, R. Cook & J. Bridge). CAB International, Oxon, UK, 272 pp.
- Ross, J. P. & C. A. Brim, 1957. Resistance of soybean cyst nematode as determined by a double row method. **Plant Disease Reporter**, **41**: 923-924.

- Roupe, Van der Voort, J. N. A. M., G. J. W. Janssen, H. Overmars, P. M. Van Zandvoort, A. Van Norel, O. E. Scholten, R. Janssen & J. Bakker, 1999. Development of a PCR-based selection assay for root-knot nematode resistance (*Rmc1*) by a comparative analysis of the *Solanum bulbocastanum* and *S. tuberosum* genome. **Euphytica**, **106**: 187–195.
- Savitsky, H., 1975. Hybridization between *Beta vulgaris* and *Beta procumbens* and transmission of nematode (*Heterodera schachtii*) resistance to sugar beet. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, **17**: 197–209.
- Schlang, J., 1999. Keine Chance für Nematoden. **DLZ-Agrarmagazin**, **50**: 62–65.
- Semlat, J. P., E. Wajnberg, A. Dalmasso, P. Abad & P. Castagnone-Sereno, 1998. High-resolution DNA fingerprinting of parthenogenetic root-knot nematodes using AFLP analysis. **Molecular Ecology**, **7**: 119-125.
- Shepherd, R. L., J. C. McCarty, J. N. Jenkins & W. L. Parrot, 1996. Registration of nine cotton germplasm lines resistance to root-knot nematode. **Crop Science**, **36**: 820.
- Siddiqui, I. A. & S. S. Shaukat, 2004. Systemic resistance in tomato induced by biocontrol bacteria against the root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* is independent of salicylic acid production. **Journal of Phytopathology**, **152**: 48-54.
- Silva, R. V., R. D. L. Oliveira, K. J. T. Nascimento & F. A. Rodrigues, 2010. Biochemical responses of coffee resistance against *Meloidogyne exigue* mediated by silicon. **Plant Pathology**, Doi: 10.1111/j.1365-3059.2009.02228.x (Accepted for publication online).
- Simon, P. W., W. C. Matthews & P. A. Roberts, 2000. Evidence for a simply inherited dominant resistance to *Meloidogyne javanica* in carrot. **Theoretical and Applied Genetics**, **100**: 735-742.
- Simpson, C. E. & J. L. Starr, 2001. Registration of 'COAN' Peanut. **Crop Science**, **41**: 918.
- Smith, P. G., 1944. Embryo culture of a tomato species hybrid. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, **44**: 413-416.
- Soriano, I. R., R. E. Asenstorfer, O. Schmidt & I. T. Riley, 2004. Inducible flavone in oats (*Avena sativa*) is a novel defense against plant-parasitic nematodes. **Phytopathology**, **94**: 1207-1214.
- Starr, J. L., J. Bridge & R. Cook, 2002. "Resistance to Plant-Parasitic Nematodes: History, Current Use and Future Potential, 1-22". In: Plant Resistance to Parasitic Nematodes (Eds. J. L. Starr, R. Cook & J. Bridge). CAB International, Oxon, UK, 272 pp.
- Starr, J. L. & P. A. Roberts, 2004. "Resistance to Plant-Parasitic Nematodes, 879-907". In: Nematology: Advances and Perspectives, Vol. II. Nematode Management and Utilization (Eds. Z. X. Chen, S. Y. Chen & D. W. Dickson). Tsinghua University Press and CABI Publishing, Wallingford, Oxon, UK, 1254 pp.
- Starr, J. L. & C. E. Simpson, 2006. Improving the utility of nematode resistance in groundnut. Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences Ghent University, 71/3a, 647-651.
- Thies, J. A. & R. L. Fery, 2000. Characterization of resistance conferred by *N* gene to *Meloidogyne arenaria* races 1 and 2, *M. hapla*, and *M. javanica*. **J. Am. Soc. Hort. Sci.**, **125**: 71-75.
- Thies, J. A. & R. L. Fery, 2002. Heat stability of resistance to southern root-knot nematode in bell pepper genotypes homozygous and heterozygous for the *N* gene. **J. Am. Soc. Hort. Sci.**, **127**: 371-375.
- Thomas, C. & A. Cottage, 2006. "Genetic Engineering for Resistance, 255-272". In: Plant Nematology (Eds. R. Perry & M. Moens). CABI, Wallingford, UK, 447 pp.
- Tör, M., 1998. Bitkilerdeki moleküler konukçu-patojen ilişkilerdeki son gelişmeler. **Turkish Journal of Biology**, **22**: 271-278.
- Trudgill, D. L., 1991. Resistance to and tolerance of plant parasitic nematodes in plants. **Annual Review of Phytopathology**, **29**: 167-192.
- Van der Vossen, E. A. G., J. Van der Voort, K. Kanyuka, A. Bendahmane, A. Sandbrink, D. C. Baulcombe, J. Bakker, W. J. Stiekema & R. M. Klein-Lankhorst, 2000. Homologues of a single resistance-gene cluster in potato confer resistance to distinct pathogens: a virus and a nematode. **Plant Journal**, **23**: 567-576.
- Wang, C., M. Ulloa & P. A. Roberts, 2006a. Identification and mapping of microsatellite markers linked to a root-knot nematode resistance gene (*rkn1*) in Acala NemX cotton (*Gossypium hirsutum* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, **112**: 770-777.

- Wang, C., W. C. Matthews & P. A. Roberts, 2006b. Phenotypic expression of rkn1-mediated *Meloidogyne incognita* resistance in *Gossypium hirsutum* populations. **Journal of Nematology**, **38**: 250-257.
- Williamson, V. M., J. -Y. Ho, F. F. Wu, N. Miller & I. Kaloshian, 1994. A PCR-based marker tightly linked to the nematode resistance gene, Mi, in tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, **87**: 757-763.
- Williamson, V. M. & R. S. Hussey, 1996. Nematode pathogenesis and resistance in plants. **Plant Cell**, **8**: 1735-1745.
- Williamson, V. M., 1998. Root-knot nematode resistance genes in tomato and their potential for future use. **Annual Review of Phytopathology**, **36**: 277-293.
- Williamson, V. M., 1999. Plant nematode resistance genes. **Current Opinion in Plant Biology**, **2**: 327-331.
- Williamson, V. M. & C. A. Gleason, 2003. Plant-nematode interactions. **Current Opinion in Plant Biology**, **6**: 327-333.
- Williamson, V. M. & A. Kumar, 2006. Nematode resistance in plants: the battle underground. **Trends Genetic**, **22**: 396-403.
- Wingard, S. A., 1953. The nature of resistance to disease. The Yearbook of Agriculture. Washington, D.C.: US Department of Agriculture, 165-173.
- Wu, W., H. Shen & W. Yang, 2009. Sources for heat-stable resistance to southern root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in *Solanum lycopersicum*. **Agricultural Sciences in China**, **8** (6): 697-702.
- Yaghoobi, J., J. L. Yates & V. M. Williamson, 2005. Fine mapping of the nematode resistance gene *Mi-3* in *Solanum peruvianum* and construction of a *S. lycopersicum* DNA contig spanning the locus. **Molecular Genetic Genomics**, **274**: 60-69.