



Nematoda Dayanıklılık Sağlayan Genlerin Etkinliği ve Sürekliliğinde Ürün Yönetim Stratejileri

Fatma Gül GÖZE ÖZDEMİR*¹ Gülsüm UYSAL¹

¹Süleyman Demirel Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, 32260, Isparta, Türkiye

*Sorumlu Yazar:

E-posta:fatmagoze@sdu.edu.tr

Geliş Tarihi : 25 Mayıs 2018

Kabul Tarihi: 23 Ekim 2018

Özet

Konukçu dayanıklılığının kullanımında ana zorluk, özellikle tek dayanıklılık geninin olması ve nematodların bu genlerin etkisini kırarak üremeyi sağlamalarıdır. Özellikle devamlı monokültür tarımın yapıldığı yerlerde virüsent nematod popülasyonları rapor edilmiştir. Uzun süre dayanıklılığın korunması da kültivasyon, çevre koşulları ile patojenin yeni mutasyonlar ve rekombinant generatlarının oluşmasına bağlıdır. Son araştırmalar ürün yönetimindeki stratejilerin dayanıklılık kaynaklarında dayanıklılığın süresini etkilediğini göstermektedir. Mücadelede doğru stratejiler ile virüsent popülasyon oluşumları engellenebileceği gibi böyle popülasyonların bulunduğu alanlarda nematod zararı en aza da indirilebilmektedir. Tek gen dayanıklılığı alternatifleri diğer genlerin kullanımı, ya da çapraz dayanıklılık sağlayan ilave genler kullanılarak dayanıklılığın sürekliliği sağlanmaktadır. Bu çalışmada nematod dayanıklılığı, dayanıklılık ıslahında dikkat edilmesi gerekenler, nematodlarda virülenslik, dayanıklı çeşit kullanımında ürün yönetimi ve virülenslik kontrolü ele alınacaktır.

Anahtar Kelimeler: Dayanıklılık, mücadele yöntemleri, nematod, virülenslik

Product Management Strategies of Nematode Resistant Genes Efficiency and Durability

Abstract

The main difficulty with the use of hostile resistance is that it is the single resistance gene in particular and nematodes break through the effects of these genes. Virulent nematode populations have been reported, particularly at sites where monoculture farming has been continuously carried out. Preservation of long-term durability also depends on cultivation, environmental conditions and the formation of new mutations and recombinant generations of the pathogen. Recent research shows that the strategies in product management affect durability in sources of resistance. Strategies against virulent populations can be prevented, and nematode damage can be reduced in areas where such populations are present. The continuity of durability is achieved by using additional genes that are alternative to single gene resistance, or by using additional genes that provide cross-resistance. This study will focus on nematode resistance, durability improvement, virulence in nematodes, product management and virulence in the use of resistant varieties.

Keywords: Resistance, control methods, nematode, virulence

GİRİŞ

Yetiştirilen sebzelerin verim ve kalitesini olumsuz yönde etkileyen en önemli toprak kökenli zararlılardan bir tanesi bitki paraziti nematodlardır ve bitkilerin köklerinde stiletlerini doku içerisine batırarak buradan bitki özsuyunu emerler. Nematod türüne ve yoğunluğuna bağlı olarak bitkilerde gelişme geriliği, solgunluk ve verimde azalmaya neden olurlar. Endoparazit, yarı-endoparazit ve ektoparazit olarak beslenirler [68]. En zararlı grup endoparazit beslenen nematodlardır. Nematodların neden olduğu küresel ürün kaybı 80 milyar dolar olarak bildirilmektedir [41]. Farklı araştırmacılar ise bitki paraziti nematodlardan dolayı global olarak her yıl 125 milyar dolar ürün kaybı tahmin etmektedir [9, 26]. Bitki paraziti nematodlardan kök-ur ve kist nematodları ekonomik anlamda ciddi kayıplardan sorumludur. Bloak et al., Kök-ur nematodları'nın yıllık 80 milyar Euro'dan fazla kayıba neden olduklarını ve kimyasal nematisitlerin yasaklanması ile nematod problemlerinin dolayısıyla da zararın arttığını belirtmektedirler [10]. İngiltere'de 2010 yılında *Globodera rostochiensis* ve *G. pallida*'nın neden olduğu parasal kayıp yıllık tahmini 70 milyon dolar olarak bildirilmiştir [30].

Nematod ile bulaşık olan bölgelerde mücadele oldukça zordur ve bu zararlının yönetiminde en iyi opsiyon dayanıklı bitki kullanmaktır. Dayanıklı çeşit kullanımı diğer mücade-

le metotları ile uyumlu ve üretime çevresel başlangıç sağlar [73]. Dayanıklı çeşit seçiminin bitki paraziti nematod ile mücadelede kullanımı, kimyasal mücadele masraflarına kıyasla son derece ekonomiktir [49]. Özellikle kök-ur nematodu yönetiminde dayanıklılık güçlü bir araçtır. Kök-ur nematodlarının yaygın dağılımı ve ürünlerde yıkıcı zararlar meydana getirmeleri mücadelede dayanıklı bitki kullanımını meşrulaştırır. Kist nematodlarına karşı dayanıklılık buğday, patates, soya fasülyesi ve şekerpancarı gibi bitkilerde yaygın bir şekilde kullanılmasına rağmen, kist nematodlarının çok sayıda ırkı olması dayanıklılıkta major problemler ortaya çıkarmaktadır.

Nematodlara karşı dayanıklılık ıslahı çalışmaları uzun zaman almakta ve yüksek maliyetler gerektirmektedir. Örneğin; yerfıstığında *M. arenaria* dayanıklılığı için ilk çaprazlamalara 1970 yılında başlanmış, dayanıklı germplasm koleksiyonlarının tanımlanması ise 1987 'de olmuştur [56]. İlk nematoda dayanıklı yerfıstığı çeşidi de 2001 yılında piyasaya girmiştir [70]. Boerma and Hussey, yeni dayanıklı bir kültürün geliştirilmesi için 10 yıldan fazla bir sürenin gerektiğini ve screen programında her yıl 20000 genotipte ilişkili olduğu parasitik organizma ile reaksiyonuna bakıldığını bildirmektedirler [13]. Amerika Birleşik Devletleri'nde dayanıklı ürün kültürlerinin gelişimi için fayda-maliyet oranı harcanan her 1 \$ için 300 \$ olarak tahmin edilmiştir [12]. ABD'de soya fasülyesinde

Heterodera glycines'e karşı dayanıklılık sağlayan Forrest kültürü geliştirmek için yaklaşık 1 milyon dolar maliyet harcanırken, Güneydoğu Eyaletlerinde 6 yıllık dönemde bu kültürün kullanılmasıyla soyada 401 milyon dolar verim kaybı engellenmiştir [14]. *Meloidogyne incognita* ile bulaşık domates serasında dayanıklı çeşit kullanarak metil bromid kullanılarak sağlanan faydanın daha üstünde bir kazanç 100 US \$ / ha (E 8000/ ha) elde edilmiştir [72]. *Heterodera avenae* Avrupa'da buğdayda yıllık 3 milyon sterlin, Avustralya'da ise 72 milyon Avustralya doları ürün kaybına neden olmaktadır [82, 15]. Avustralya'da kayıpların az olmasının nedeni dayanıklı ve tolerant çeşit kullanımıdır [57].

Dayanıklı çeşit piyasaya sürülmeden önce nematolojistlerin yaptıkları screen programları da dayanıklılık yönetimi açısından büyük önem taşımaktadır. İslah hatları genellikle doğal bulaşık alanlarında değerlendirilmelerine rağmen, alanda bulunan nematodla benzeşmezlik, mevsimsel kısıtlamalar ve polispesifik nematod kominiterleri bu yaklaşımın dezavantajlarıdır. Seralarda testleme işlemlerinde steril topraklar kullanılmakta, sonradan nematod inokulasyonları yapılmaktadır. Ancak doğal bulaşık topraklardaki nematod inokulum kaynağı değişiktir ve toprak diğer nematodlar da dahil olmak üzere farklı organizmalarla ilişki içerisindedir. İslah hatlarının değerlendirilmesinde nematolojistlerin yine belirli bir inokulasyon değeri kullanmadıkları da görülmektedir. Germplasmaların screen edilmesinde nematodun türü ve inokulasyonun durumu (larva, yumurta, yumurta paketi) önemlidir. Hareketsiz endoparazit nematodlarda kolaylıkla elde edilebilir olması açısından yumurta tercih edilir. İnokulasyon için nematod izolatının seçimi herhangi bir screen çalışmasının en önemli bir parçasıdır. Saldırgan bir nematod izolatının kullanımı yüksek düzeyde dayanıklılığa sahip genotiplerin tespiti için önemlidir. Buna ek olarak, farklı coğrafi bölgelerden izolatların karışımı ile ıslah hatlarının taranması geniş alanlarda geniş dayanıklılık tanımlanmasına izin vermektedir [46]. Nematod izolatının kültürlenmesinin yapılması ve devamlılığında dikkatli olunması hastalık oluşturma ve saldırganlık bakımından önemlidir. Nematod inokulumlarında nematod saldırganlığı ve sağlığının düzenli olarak izlenmesi gerekir. Çevresel koşullar bir serada değişiklik gösterebilir ve bir tarama testinde sonuçları önemli ölçüde etkileyebilir. İlk sera screeninden sonra, seçilen ıslah hatları nematodla bulaşık çeşitli alanlarda taranmalıdır.

Kültür Bitkilerinde Nematod Dayanıklılığı

Nematod dayanıklılığı nematod üremesine olan etkisi ile tanımlanır. Dayanıklı bitki hassas bitki genotipinden daha az nematod üremesine izin verir ya da hiç nematod üremez [28]. Yabani ekotipler nematoda dayanıklı domates, patates ve tütün geliştirmede başarılı bir şekilde kullanılmaktadır. Birçok bitkide nematodlara dayanıklılık sağlayan genler tespit edilmiştir. Hareketsiz endoparazit nematod gruplarına (kist ve kök-ur nematodları) karşı olan dayanıklılık ıslah programlarının önceliğindedir ve farklı kültür bitkilerinde dayanıklılık ıslah programları uygulanmaktadır [85, 37]. Nematodlara dayanıklılıkla ilgili ilk başarı Bailey (1941) tarafından yabani tür *Solanum peruvianum* L.'da saptanan tek dominant *Mi* geninin *Solanum esculentum* Mill'a melezleme yoluyla aktararak [5, 71], *Mi* genine sahip domateslerde, *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* ve *M. arenaria*'ya karşı dayanıklılık sağlanmasıdır [84].

Genellikle genlerin çoğunda dayanıklılık ifadesi

nematod enfeksiyon bölgelerinde lokal hipersensitif reaksiyon (HR) olarak karakterize edilmektedir. Hipersensitif reaksiyon hızlı bir hücre ölümü olarak tanımlanmaktadır. Bu şekilde nematodlar ölü hücrelere hapsolmakta enfeksiyon bölgesinden bitkinin diğer bölgelerine yayılmaları engellenmiş olmaktadır [21]. *Meloidogyne* türlerine karşı dayanıklılık tepkisi hipersensitif reaksiyon olarak bilinmekte ve bu durum kök büyümesini olumsuz anlamda etkilememektedir [86]. Kahve bitkisinde dayanıklılık sağlayan *Mex-1* geni *M. exigua*'ya karşı güçlü hipersensitif reaksiyon oluşturmada ve köklerde gallenmeyi önemli ölçüde azaltmaktadır [4]. Dayanıklı biberde *Me7* geni hızlı hipersensitif reaksiyonla *M. arenaria* larvalarının kökte hareketini engellemektedir. Domateste *Mi-1* geninin dayanıklılık cevabı penetrasyonda ya da larvalar kökte hareket ederken görülmezken, larvalar beslenme hücreleri oluşturmaya başlarken meydana gelmektedir [43]. Börülcede dayanıklılık sağlayan *Rk* geni'nin *M. incognita* 'ya savunma cevabı reaktif oksijen türevi (ROS) molekülleri oluşturarak meydana geldiği tespit edilmiş ve bu moleküllerin nematodların ergin olmadan ölmelerine neden olduğu, birkaç larvadan ergin dişi meydana gelse bile yumurta paketi oluşturmadığı görülmüştür [30]. Hipersensitif reaksiyonun oluştuğu zaman dilimi nematod patojenitesi açısından önemlidir. Kök-ur nematodlarına dayanıklılık sağlayan *Mi-1*, *Me3*, *Me7* ve *Me1* genlerinin enfekteli köklerde vasküler silindirde geç hipersensitif reaksiyon oluşturdıkları bilinmektedir. Bu tip hipersensitif reaksiyon virüsent nematod genotiplerinin meydana gelmesini önemli derecede azaltmaktadır [60, 32]. Blevé-Zacheo et al., *Me3* geni taşıyan HDA149 ve *Me1* geni taşıyan HDA330 dayanıklı biber hatlarının Kök-ur nematodlarının üremesini baskılamalarına karşın, iki hat arasında önemli farklılıklar gözlemlenmiştir [8]. Duyarlı biber çeşidi ile *Me3* ve *Me1* genlerini taşıyan 2 dayanıklı hat arasındaki farklılıklar inokulasyondan 2 gün sonra belirgin şekilde görülmeye başlanmış ve bu farklılıkların zamanla arttığı tespit edilmiştir. *Me3* genini taşıyan HDA149 hattında köklerde L2 penetrasyonu çok daha az meydana gelmiş ve bitkinin daha erken savunmaya geçtiği tespit edilmiştir. HDA149 hattında L2 penetrasyonu ve beslenmenin başlaması ile birlikte HR oluştuğu görülmüştür. *Me1* genini taşıyan HDA330 hattında ise birkaç beslenme hücrelerinden sonra hücre ölümünün oluşturulduğu gözlenmiştir. Her iki dayanıklı hattın köklerinde gal ve yumurta kümesi gözlenmemiştir.

Bazı mısır kültürleri köklerde hızlı rejenerasyon yaparak *Meloidogyne* spp.'ye karşı tolerant reaksiyon göstermektedirler [65]. *Meloidogyne incognita* 'ya dayanıklı kaba yoncada (*Medicago sativa*) HR olmaksızın larvaların gelişimini bloke etmektedir. Hassas yonca köklerinde 7. gün sonunda vasküler silindirinde larvaların olduğu görülürken dayanıklı köklerde larva bulunamamıştır [64].

Nematodlara Karşı Dayanıklılıkta Karşılaşılan Önemli Sorunlar

Dayanıklılığı etkileyen en önemli faktörler yüksek sıcaklık, virüsent popülasyon oluşumları ve dayanıklılığın homozigot-heterozigot'luk durumlarıdır.

Yüksek sıcaklık, bitkide strese neden olup hücre nekrozlarından sorumlu olan moleküler biyokimyasalların üretimini azaltırken, nematodun gelişimini olumlu yönde etkilemektedir [17]. Dünyanın bazı bölgelerinde domateste kök-ur nematoduna dayanıklı çeşit kullanımında yüksek toprak sıcaklığının ($\geq 30^{\circ}\text{C}$) önemli bir sınırlayıcı faktör olduğu bilinmektedir [44; 1]. Ammiraju et al., yabani tür

Solanum arcanum accession LA2157'den yeni bir ısı-stabil nematod dayanım geni *Mi-9* tanımlamış ve haritalamıştır [2]. Marques de carvalho et al. domateslerde *Mi-1* gen kaynaklı nematod dayanımının 35°C de etkinliğinin azaldığını, kısa süreli ısı gerilmeleri ile kırıldığını ancak zamanla kurtulduğunu yeniden dayanım sağlamaya devam ettiğini tespit etmiştir [52]. Pamukta *M. incognita* dayanıklılığının 35°C de baskılandığı bildirilmiştir [16]. *Meloidogyne incognita* dayanımına sahip 2 fasulye hattında dayanıklılığın 30°C de kaybolduğu belirtilmektedir [58]. Fasulyede kök-ur nematoduna karşı dayanıklılık sağlayan *Me2* geni 26°C de dominant iken, 28°C de dominantlığı azalmaktadır [59]. Thies et al., Charleston Belle ve Carolina Wonder biber hatlarında yüksek sıcaklıklarda dayanıklılığın kısmi olarak azaldığını bulmuşlardır [75].

Virülene kök-ur nematodu popülasyonları laboratuvarında seleksiyon yoluyla veya bir bölgede sürekli dayanıklı çeşitlerin kullanımı sonucu doğal seleksiyon baskısı ile oluşabilmektedir [22, 60]. Virülene nematod popülasyonları bitkinin sahip olduğu özel dayanıklılık genlerini kırarak beslenme ve üremeyi sürdürebilmektedir [65]. Virülene kazanımı nematod açısından bakılacak olursa yok olma tehdidinden ya da modifikasyondan dolayı olabilmektedir.

Bitki açısından değerlendirilecek olursa üretilen antioksidan ya da hormon değişimi savunma tepkisini etkilemiş ve nematodun infeksiyon yapmasına izin vermiş olabilir [86]. Domates bitkisinde dayanıklılığı sağlayan *Mi-1* genini kiran *Meloidogyne* spp. virülene popülasyonları birçok ülkede bildirilmiş ve yaygın coğrafik yayılım olduğu görülmüştür [22, 31, 35, 54, 60, 78]. Nematodların yayılımının pasif olması virülene yayılımını kısıtlamaktadır. Bu da birim alandaki virülene nematod popülasyon ölçüsünü, yani frekansı etkilemektedir. Virülene nematod frekansları *Meloidogyne* spp. için henüz ana problem değilken, *Heterodera* ve *Globodera* spp. için önemli bir sorun teşkil etmektedir [27]. Özellikle Metil bromid (CH₃Br) gibi güçlü kimyasalların yasaklanmasından sonra 2000'li yıllardan itibaren artan dayanıklı çeşit kullanımı ile birlikte rapor edilen virülene popülasyon sayıları artmıştır. Çünkü piyasaya sunulan dayanıklı çeşitler F1 durumundadır. Genellikle dayanıklılık sağlayan genler yabancı genotiplerde olduğundan verim ve kalite özellikleri yüksek olan çeşitlerle melezlenirler ve doğal olarak bir açılım söz konusu olmaktadır. Bu yüzden bir yerde sürekli dayanıklı çeşit yetiştirilmesi tavsiye edilmemektedir. Bitkide nematod dayanıklılığı sağlayan genlerde bildirilen virülene popülasyonlar Çizelge 1. 'de verilmektedir.

Çizelge 1. Bitkide nematod dayanıklılığı sağlayan genlerde bildirilen virülene nematod popülasyonları

Bitki türü	R gene	Nematod türü	Kaynak
<i>Vigna unguiculata</i>	<i>Rk</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	[61, 62, 63, 66]
		<i>M. javanica</i>	[31, 35, 54, 60, 78]
<i>Solanum esculentum</i>	<i>Mi</i>	<i>M. incognita</i>	[18, 31, 35, 80]
		<i>M. mayaguensis</i>	[11]
<i>Solanum fendleri</i>	<i>Rmc2</i>	<i>M. chitwoodi</i>	[48]
		<i>M. arenaria</i>	[21]
		<i>M. incognita</i>	[20, 21]
<i>Capsicum annuum</i>	<i>N</i>	<i>M. incognita</i>	[76]
		<i>M. mayaguensis</i>	[11]
		<i>Me1</i>	<i>M. incognita</i>
<i>Solanum tuberosum</i>	<i>H1</i>	<i>Globodera rostochiensis</i>	[6]
<i>Beta spp.</i>	<i>Hs1^{pro-1}</i>	<i>Heterodera schachtii</i>	[50]
<i>Glycine max</i>	(<i>oligogenic</i>)	<i>H. glycines</i>	[34]
<i>Avena sterilis</i>	<i>Genes A,B,C</i>	<i>H. avenae</i>	[51]
<i>Solanum tuberosum</i>	<i>Rmc1</i>	<i>M. chitwoodi</i>	[53]
<i>Grapevines</i>		<i>Meloidogyne</i> spp.	[3]
Nemaguard		<i>Meloidogyne</i> spp.	[86]
<i>Phaseolus vulgaris</i> (Nemasnap)		<i>M. hapla</i>	[24, 25]
<i>Medicago sativa</i>		<i>M. hapla</i>	[40]

Nematodların üreme şekillerindeki farklılık onların virülenslik potansiyelini etkilemektedir. *R* geninin kırılması nematodun üreme gücü yani virülenslik gücüne (Ch) bağlıdır [32]. Dayanıklılık süresinin popülasyon çeşitliliği ve seksüel üremeden dolayı kısa olabildiği görülmüştür [24, 25]. *Meloidogyne incognita*, *M. arenaria* ve *M. javanica* mitotik partegonesis ile üremekte ve rastgele meydana gelen mutasyonlar dışında teorikte genetik olarak aynı yavrular oluşmaktadır [23]. Şimdiye kadar bu türlerin konukçu genişliği adaptasyonu ve virülenslik mekanizmaları net bir şekilde tanımlanamamıştır [86]. Castagnone-Sereno et al., *Mi*-virulent ve avirulent nematod çiftlerinin protein profillerini 2-D jel yardımıyla karşılaştırmış ve çok benzer olduklarını bulmuştur [19]. Tek kanıt bu türlerin izolatları arasındaki kromozom sayısının farklı olmasıdır. Petrillo and Roberts, *M. incognita* ve bu türe karşı dayanıklılık sağlayan *Rk* geni taşıyan bürülcede yaptıkları virulent seleksiyon çalışmalarında genetik adaptasyonun bu aseksüel türlerde olduğunu göstermiştir [61, 62]. Amphimictic kist nematodlarının virülensliğinde de farklı üreme oranı değerleri bildirilmiştir [77,51]. Daha önceki çalışmalarda domateste virulent *M. incognita* ve *M. javanica*'nın üreme frekansının virulent ve avirulent soylarda farklı olmadığı ve stabil virülenslik gösterildiği bildirilmiştir [18; 78]. *Solanum* spp. de fakültatif partegonetik *M. chitwoodi* ve *M. fallax* virülensliğinde önemli farklılıklar bulunmuştur (van der Beek et al., 1998). *M. hapla*'ya dayanıklı kaba yonca *M. hapla* California izolatına karşı hassas olduğu bildirilmektedir [40].

Meloidogyne javanica'ya ait popülasyonların heterozigot çeşitlerde daha yüksek oranda çoğaldığı rapor edilmiştir [79]. Havuçtaki son çalışmalar kök-ur nematoduna dayanıklılığın heterozigot şartlarda dominantlığını kaybetme eğiliminde olduğunu [69], buna rağmen heterozigot dayanıklılık, havuçta kök-ur nematodunun gal oluşumunu engellemede oldukça etkilidir [67]. Domates genotiplerinde *Mi* geni heterozigot olduğunda, nematod çoğalmasında önemli varyasyonlar görülmüştür. Modern domates çeşitleri F1 hibridleri olduğundan büyük bir kısmında *Mi* geni heterozigot durumdadır ve arazi koşullarında virulent *M. incognita* popülasyonları çıkma olasılığı yüksektir [47].

Dayanıklılığın Yönetimi Ve Arazide Virülensliğin Kontrolü

Ürün yönetimindeki stratejilerin dayanıklılık kaynaklarında dayanıklılığın süresini etkilediği görülmektedir. Dayanıklı ürün rotasyon stratejilerinin belirlenmesinde yapılacak ilk iş uygun *R* geninin seçilmesi, genetik backgroundunun tanımlanması ve optimize edilmesidir. *R* genlerinin dayanım süresinin artırılması patojen miktarının azaltılmasıyla ilişkilidir. Çünkü patojenlerin virülenslik frekansı mutasyon oranları ve popülasyon büyüklüğü arasındaki dengeye bağlıdır [29]. Petrillo et al., Williamson and Roberts ve Djian-Caporalino et al. virülensliğin yönetimde strateji olarak; monokültürden kaçınmak, ürün rotasyon modelinin oluşturulması, alternatif gen rotasyonu, farklı genlerin kullanılması ile karışık ekim-dikim, Pyramiding (gen piramidi) yöntemlerini önermişlerdir [33, 63, 86].

'Monokültür' geniş bir alanda tek bir bitki türünün sürekli kullanılması olarak tanımlanmaktadır. Monokültürde geniş alanlarda dayanıklılık genlerinin kullanımı çeşitlerin direncini azaltmakta ve bitki patojenlerinin sürekli yenilenecek güçlü patojen genotipleriyle dayanıklılığın üstesinden gelebilmesine neden olmaktadır [36]. Bitki

paraziti nematodlar da en fazla monokültür tarım yapılan alanlarda ana zararlı pozisyonundaki organizmalardır. Dayanıklılık kaynaklarının sıklıkla ve geniş alanlarda kullanımını virülensliğe neden olmaktadır ve aynı dayanıklılık kaynağı kullanıldığı sürece popülasyon virülensliği düşürülemez [86]. Sorribas et al., dayanıklı çeşitlerin aynı bölgede 2 yıl üst üste ekilmesi sonucu % 9 ırlanma olduğu ve bu ırlanmanın 3. yılda % 22'ye çıktığını bildirmektedir [71]. Molinari ve Caradonna, *Mi* genine sahip domates çeşidinin 3 yıl üst üste dikilmesi sonucu virulent nematod popülasyonu oluştuğunu bildirmiştir [55]. Spesifik bir virülenslik varsa kullanılan *R* geninin zıtı alternatif yeni bir gen ya da farklı zıt *R* genlerinin karışımını içeren hatlar (line) kullanılmalıdır. Bu şekilde seleksiyon baskısı ve geniş alanlarda tek *R* geninden kaynaklanan dayanıklılık patlamasından da kaçınılmış olacak ve aynı allelde yeni virulent popülasyon oluşumunun engellenmesi mümkün olabilecektir [87]. Yapılan bir çalışmada *Mel-Mech 2* genlerini içeren PM217 biber hattında virulent buldukları 4 *M. incognita* popülasyonunun çalışmaya alınan diğer dayanıklı biber hatlarında (Carolina Wonder, CM334) virülens reaksiyon göstermediğini tespit etmişlerdir [39]. PM217 virülensliğinin olduğu yerlerde Carolina Wonder ve CM334 dayanıklı biber hatlarının kullanılabilceği öngörülmektedir. Değişim yapılacak farklı bir *R* geni yoksa da ürün değişimi yapılabilir. Devran ve Söğüt tarafından *Mi* virulent tespit edilen 12 izolatu kullanıldığı bir çalışmada dayanıklı Carolina Wonder, CM334 ve PM217 biber hatlarında 11 izolat avirulent bulunmuştur [31]. Sadece *Mi*-virulent F6 izolatu PM217 dayanıklı biber hattında da virulent reaksiyon göstermiştir [39]. Virülenslik kontrolünün dayanıklı domates-biber rotasyonu ile sağlanabileceği düşünülmektedir. Castagnone-Sereno et al., laboratuvar *Mi*-virulent *M. incognita* izolatının daha sonra kültüre aldıkları biber bitkilerinde üreme kabiliyetlerini yitirdiğini bildirmektedir. Yine *Mi*-virulent arazi popülasyonunun biberde üreyemediği rapor edilmiştir [81].

İngiltere 'de *G. rostochiensis* ırk Ro1'e dayanıklı *H1* geni taşıyan patatesler % 45 oranında yetiştirilmektedir. Ancak, *H1* geninin yaygın kullanımı bu gen ile kontrol edilemeyen *G. pallida*'yı yaygınlaştırmıştır. Bunun gibi olayları engellemek için alternatif gen kullanımı değerlendirilmelidir. *G. pallida*'ya dayanıklılık, *Solanum vernei*'de bulunan *Pa2* ve *Pa3* dayanıklılık genleri ile sağlanmaktadır [74]. Virülenslik yönetimi için bu genler değişim şeklinde kullanılabilir. Biberde farklı gen gruplarının (*Me(1-9)* ve *N*) olması yine alternatif gen rotasyonu sağlayabilecektir. Djian-Caporalino et al., kök-ur nematoduyla doğal bulaşık arazide 3 yıl üst üste dikim yapmış, *Mel* ve *Me3* genlerini değişimli (1. Yıl: *Me3*, 2. Yıl: *Mel*, 3. Yıl: *Me3*) kullanmışlardır [33]. Nematod yoğunluğunda yıllar arasındaki fark oldukça önemli bulunmuştur. İlk yıl *Me3* geninin kırıldığı, 2. yıl *Mel* de nematodun gelişemediğini, 3. yıl yine *Me3*'de virulent reaksiyonun görüldüğünü tespit etmişlerdir.

Gen hassas çeşitle de rotasyona sokularak virulent bireylerin sayısının artışı düşürülebilmektedir. Bu nedenle aynı bitkinin duyarlı olan çeşidi ya da aynı türe ait bir başka duyarlı çeşit rotasyonda kullanılabilir. Bürülcede *Rk*-virulent *M. incognita* izolatları ile hassas domateste 5 yıl yürütülen çalışmada izolatların üreme güçlerinin ve virülenslik yüzdelerinin önemli ölçüde azaldığı bildirilmektedir [63].

Hassas ya da dayanıklı bitkiler kullanırken ortam koşullarına ve hastalık-zararlı durumuna göre karışık ekim-dikim yapılabilir. Özellikle hava kaynaklı patojenlerde başarılı bir şekilde bu yöntem uygulanmaktadır.

Karışık ekim-dikimde amaç:

1. Daha rekabetçi ve daha dayanıklı genotiplerin seçimiyle genel hastalık şiddetini azaltmak,
2. Dayanıklı bitkilerin bariyer görevi görmesi ile bitkiyle özelleşmiş patojenlerin yayılmasını engellemek,
3. Aynı dayanıklılığa sahip olan konukçu bitkiler arasındaki mesafenin artırılması ile virülene popülasyon oluşumunu engellemek,
4. Konukçu bitkiler arasındaki rekabet etkileşimi ile bitki duyarlılığının etkilene (olumlu ya da olumsuz),
5. Bir konukçu genotipinde virülene olmayan patojenler virülene ırklarına karşı dayanıklılık reaksiyonlarını teşvik edebilirler (uyarılmış dayanıklılık oluşturmak),
6. Patojenin ırk hattı arasındaki etkileşimler hastalık şiddetini azaltabilir (uygun konukçu dokudaki rekabet).

Karışık nematod tür ve popülasyonlarının olduğu alanlarda farklı bitkilerin karışık ekim-dikimi, hassas ve dayanıklı çeşidin aynı anda kullanımı ya da farklı genlere sahip aynı bitkilerin karışık ekim ve dikimi virülene kontrolünde kullanılabilir. Kist nematodlarının çok fazla ırkı vardır. Bir bölgede mevcut fizyolojik ırkların tümüne karşı dayanıklı çeşit yoksa o zaman çok hatlı varyeteler (multiline) ya da çeşit karışımları oluşturulur. Bunların oluşturulmasında farklı dayanıklılık genleri taşıyan hatlar karıştırılır. Her hattın belirli fizyolojik ırklara karşı mukavemet geni bulunmaktadır. Çeşit karışımları yüksek verimli ve iyi adaptasyon gösteren çeşitlerin seçilmesiyle ve geriye melezleme ile farklı dayanıklılık kaynaklarından gelen genlerin bu çeşitlere aktarılmasıyla geliştirilebilmektedir. Bu amaçla öncelikle bölgede yaygın olan fizyolojik ırkların bilinmesi gerekmektedir.

Gen piramidi, herhangi bir hastalığa dayanıklılığın daha geniş bir genetik tabanını oluşturmak amacıyla, birkaç tane dayanıklılık geninin tek bir çeşitte bir araya getirilmesidir. Tek gen dayanıklılığının alternatifi olarak, tek genotipte farklı allellerin kombinasyonu olan gen piramidi yöntemiyle mutasyon sayısında artış beklenmekte ve bu durumda patojenin üreme gücünü yani virüleneliğini etkilemektedir [38]. Multiple gen kombinasyonu ile gen piramidi prinçte bakteriyel yanıklık ve fungal yanıklık ile buğdayda külleme de başarılı bir şekilde uygulanmıştır [45, 42]. Gen piramidinin dayanıklılığın artırılması ve sürekliliğinin uzatılmasında gelecek vaad eden bir strateji olarak bildirilmektedir [83].

Gen piramidi, linelerin karışımı ve alternatif gen kullanımı ıslah çalışmalarında yaygın olarak kullanılmakta ancak arazideki performansları çok bilinmemektedir. Bu stratejiler teorik olarak makalelerde tartışılmalarına rağmen deneysel olarak karşılaştırılmaları bir iki çalışmada sınırlı kalmıştır. Buğdayda zarar yapan *Heterodera avenae* kist nematoduna dayanıklılık sağlayan *CreX* ve *CreY* tek gen olarak ayrı bitkide bulunmaktadır. Dayanıklılığın artırılması amacıyla bu iki gen *CreX* ve *CreY* seleksiyon yöntemiyle piramid yapılarak tek bitkide toplanmıştır [7]. Djian-Caporalino et al., üç yıl yürüttükleri çalışmada gen piramidi yapılmış *Me3xMe1* biber bitkilerinde *Me3*-virülene ve avirülene izolatların reaksiyonuna bakmış ve laboratuvar ve arazi koşullarında bu bitkilerde yumurta paketinin oluşmadığını bildirmişlerdir [33]. Ayrıca arazi de üç yıl üst üste *Me3xMe1* dikimi yapılmasına rağmen virülene oluşmamıştır. Topraktaki infeksiyon oranının %90 azalması nedeniyle dayanıklılığın uzun süre stabil şekilde sağlandığı belirtilmiştir.

SONUÇ

Islahçıların ve nematolojistlerin nematodlara karşı etkili bir mücadele stratejisi belirlemek için birlikte çalışması çok önemlidir. Nematodların tür ve ırklarının doğru tanımlanması ve virülene nematod popülasyonlarının belirlenmesi gerekmektedir. Nematolojistlerin dayanıklılık screen programı belirlemesi şarttır. Dayanıklılık genlerini barındıran hatlarla çalışılması ve en etkin genlerin belirlenmesi gerekmektedir. Bu sayede virülene popülasyon oluşumunu engelleyebilecek veya virülene popülasyonun oluşturduğu zararı azaltabilecek yeni dayanıklı hatlar oluşturulabilir. Pyramiding yöntemi nematod mücadelesinde oldukça etkin gözükmekte ve gelecek vaad eden yöntemlerden biridir. Alternatif gen rotasyonu karışık ekim-dikim ile karşılaştırıldığında daha efektif olduğu görülmektedir. Karışık ekim-dikim yönteminde bazı sorunlar olduğu görülürken entegre mücadele içerisinde yer bulacağı düşünülmektedir. Virüleneğin düşürülmesi için alternatif gen rotasyonu ile karışık ekim dikim hassas çeşitlerle reaksiyona sokulabilir ve ürün rotasyon sistemleri oluşturulabilir. Dayanıklılık geni tespit edilmiş ürünlerde tolerant çeşitlerle rotasyon sistemleri belirlenebilir. Tohum piyasası da tek gen üzerine yoğunlaşmamalı, piyasa da aynı anda farklı gen taşıyan bitkilerden de olmalıdır.

KAYNAKLAR

- [1] Ammati, M., Thomason, I.J., and McKinney H.E.. 1986. Retention of resistance to *Meloidogyne incognita* in Lycopersicon genotypes at high soil temperature. Journal of Nematology, 18:491-495.
- [2] Ammiraju, J.S., Veremis, J.C., Huang, X., Roberts, P.A. and Kaloshian, I. 2003. The heat-stable root-knot nematode resistance gene *Mi-9* from *Lycopersicon peruvianum* is localized on the short arm of chromosome 6. Theor. Appl. Genet, 106:478-484.
- [3] Anwar, S.A., and McKenry, M.V. 2002. Developmental response of a resistance-breaking population of *Meloidogyne arenaria* on *Vitis* spp. Journal of Nematology, 4: 28-33.
- [4] Anthony, F., Topart, P., Martinez, A., Silva, M., and Nicole, M. 2005. Hypersensitive-like reactions conferred by the *Mex-1* resistance gene against *Meloidogyne exigua* in coffee. Plant Pathology 54: 476-482.
- [5] Bailey, D.M., 1941. The seedling test method for root-knot nematode resistance. Proceedings of the American Society of Horticultural Science, 38: 573-575.
- [6] Bakker, J., Folkertsma, R.T., Rouppe van der Voort, J.N.A.Y., de Boer, J., and Gommers, F.J. 1993. Changing concepts and molecular approaches in the management of virulence genes in potato cyst nematodes. Annu. Rev. Phytopathology, 31: 169-190.
- [7] Barloy, D., Lemoine, J., Abelard, P., Tanguy, A.M., Rivoal, R. and Jahier, J. 2007. Marker-assisted pyramiding of two cereal cyst nematode resistance genes from *Aegilops variabilis* in wheat. Molecular Breeding, 20(1): 31-40.
- [8] Bleve-Zacheo, T., Bongiovanni, M., Melillo, M.T. and Castagnone-Sereno, P. 1998. The pepper resistance genes *Me1* and *Me3* induce differential penetration rates and temporal sequences of root cell ultrastructural changes upon nematode infection. Plant Science, 133: 79-90.
- [9] Bird, D.McK. and Kaloshian, I. 2003. Are roots special? Nematodes have their say. Physiological and Molecular Plant Pathology, 62: 115-123.
- [10] Bloak, V.C., Jones, J.T., Phillips, M.S., and Trudgill,

- D.L. 2008. Parasitism genes and host range disparities in biotrophic nematodes: the conundrum of polyphagy versus specialisation. *BioEssays*, 30: 249–259.
- [11] Brito, J.A. Stanley, J.D., Kaur, R., Cetintas, R., Di Vito, M., Thies, J.A. and Dickson, D.W. 2007. Effects of the *Mi-1*, *N* and *Tabasco* Genes on Infection and Reproduction of *Meloidogyne mayaguensis* on Tomato and Pepper Genotypes *J Nematology*, 39(4): 327–332.
- [12] Bottrell, D.R. 1979. Integrated pest management. Washington, D.C.: United States Government Printing Office.
- [13] Boerma, H.R., and Hussey, R.S., 1992. Breeding Plants for Resistance to Nematodes. *Journal of Nematology*, 24 (2): 242-252.
- [14] Bradley, E.B., and Duffy, M. 1982. The value of plant resistance to soybean cyst nematode: A case study of Forrest soybeans. Report No. AGES820929. Natural Resources Economic Division, United States Department of Agriculture.
- [15] Brown, R.A. 1981. Nematode diseases. In: Economic importance and biology of cereal root diseases in Australia. Report to Plant Pathology Subcommittee of Standing Committee on Agriculture, Australia.
- [16] Carter, W. W. 1982. Influence of soil temperature on *Meloidogyne incognita* resistant and susceptible cotton, *Gossypium hirsutum*. *Nematology*, 14: 343-346.
- [17] Canto-Sáenz, M. 1985. The nature of resistance to *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White, 1919) chitwood, 1949. In: An advanced treatise on *Meloidogyne*. In: Sasser JN, Carter CC, editors. *Biology and Control*. North Carolina State University Graphics; Raleigh, NC, USA: 1985. pp. 225–231.
- [18] Castagnone-Sereno, P., Bongiovanni, M. and Dalmasso, A. 1993. Stable virulence against the tomato resistance *Mi* gene in the parthenogenetic root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Genetics*, 83: 803–805.
- [19] Castagnone-Sereno P., Esparrago, G., Abad, P., Leroy, F., and Bongiovanni, M. 1995. Satellite DNA as a target for PCR-specific detection of the plant-parasitic nematode *Meloidogyne hapla* *Current Genetics*, 28(6): 566–570.
- [20] Castagnone-Sereno, P., Bongiovanni M., Palloix A., and Dalmasso, A. 1996. Selection for *Meloidogyne incognita* virulence against resistance genes from tomato and pepper and specificity of the virulence/resistance determinants. *Eur. J. Plant. Pathology*, 102: 585-590.
- [21] Castagnone-Sereno, P., Bongiovanni, M., and Djian-Caporalino, C. 2001. New data on the specificity of the root-knot nematode resistance genes *Me1* and *Me3* in pepper. *Plant Breeding*, 120:429-433.
- [22] Castagnone-Sereno, P. 2002. Genetic variability of nematodes: a threat to the durability of plant resistance genes? *Euphytica*, 124:193–199.
- [23] Castagnone-Sereno, 2006. Genetic variability and adaptive evolution in parthenogenetic root-knot nematodes. *Heredity*, 96(4):282-289.
- [24] Chen, P., and Roberts, P.A. 2003a. Virulence in *Meloidogyne hapla* differentiated by resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Nematology*, 5: 39–47.
- [25] Chen, P., and Roberts, P.A. 2003b. Genetic analysis of (a)virulence in *Meloidogyne hapla* to resistance in bean (*Phaseolus vulgaris*). *Nematology*, 5: 687–697.
- [26] Chitwood, D.J. 2003. Nematicides. In *Encyclopedia of Agrochemicals*, Volume 3. Edited by Plimmer JR. New York: John Wiley & Sons, 1104–1115.
- [27] Cook, R., and Noel, G.R., 2002. Cyst nematodes: *Globodera* and *Heterodera* species. Starr, J.L., Cook, R. and Bridge, J. (eds) *Plant Resistance to Parasitic Nematodes*. CAB International, Wallingford, UK, 71–105.
- [28] Cook, R., and Starr, J.L., 2006. Resistant cultivars. In: Perry, R.N. and Moens, M. (eds) *Plant Nematology*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 370–391.
- [29] Consortium, REX, 2012. Heterogeneity of selection and the evolution of resistance. *Trends Ecol Evolution*, 28: 110–118.
- [30] Das, S., DeMason, D.A., Ehlers, J.D., Close, T.J., and Roberts, P.A. 2008. Histological characterization of root-knot nematode resistance in cowpea and its relation to reactive oxygen species modulation. *Journal of Experimental Botany*, 59: 1305–1313.
- [31] Devran, Z., and Söğüt, M.A. 2010. Occurrence of virulent root knot nematode populations on tomatoes bearing the *Mi* gene in protected vegetable growing areas of Turkey. *Phytoparasitica*, 38: 245-251.
- [32] Djian-Caporalino, C., Molinari, S., Palloix, A., Ciancio, A., Fazari, A., Marteu, N., Ris, N., and Castagnone-Sereno, P. 2011. The reproductive potential of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* is affected by selection for virulence against major resistance genes from tomato and pepper. *Eur J Plant Pathology*, 131:431–440.
- [33] Djian-Caporalino, C., Palloix, A., Fazari, A., Marteu, N., Barbary, A., Abad, P., Sage-Palloix, A.M., Mateille, T., Risso, S., Lanza, R., Taussig, C., and Castagnone-Sereno, P. 2014. Pyramiding, alternating or mixing cooperative performances of deployment strategies of nematode resistance genes to promote plant resistance efficiency and durability. *Biomedcentral Plant Biology*, 14-53.
- [34] Dong, K., and Opperman, C.H. 1997. Genetic analysis of parasitism in the soybean cyst nematode *Heterodera glycines*. *Genetics*, 146:1311-1318.
- [35] Eddaoudi, M., Ammati, M. and Rammah, A. 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.
- [36] Finckh, M.R., Gacek, E.S., Goyeau, H., Lannou, C., Merz, V., Munk, L., Nadziak, J., Newton, A.C., Valloville-Pope, C., and Wolfe, M.S. 2000. Cereal variety and species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. *Agronomie*, 20: 813-837.
- [37] Fuller, V.L., Lilley, C.J. and Urwin, P.E. 2008. Nematode resistance. *New Phytology*, 180: 27–44.
- [38] Gallun, R.L. and Khush, G.S. 1980. Genetic factors effecting expression and stability of resistance. In: *Breeding Plants Resistant to Insect*, Wiley New York, pp. 63-85.
- [39] Göze, F.G., 2014. Determination of reaction of Root-knot nematode (*Meloidogyne* spp.) populations in some pepper gene resources resistant to nematode. M.Sc. Thesis, Süleyman Demirel University, Graduate School of Natural and Applied Sciences. 112p. Isparta
- [40] Griffin, G.D., and McKenry, M.V. 1989. Susceptibility of Nevada Synthetic XX germplasm to a California race of *Meloidogyne hapla*. *Journal of Nematology*, 21: 292-293.
- [41] Handoo, Z.A. 1998. Plant-parasitic nematodes. <http://www.ars.usda.gov/Services/docs.htm>
- [42] Hittalmani, S., Parco, A., Mew, T.V., Zeigler, R.S., and Huang, N. 2000. Fine mapping and DNA marker-assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance in rice *Theoretical and Applied Genetics*, 100(7):

1121–1128.

[43] Ho, J.Y., Weide, R., Ma, H.M., Wordragen, M.F., Lambert, K.N., Koorneef, M., Zabel, P. and Williamson, V.M. 1992. The root-knot nematode resistance gene (*Mi*) in tomato: Construction of a molecular linkage map and identification of dominant cDNA markers in resistant genotypes. *The Plant Journal*, 2: 971–982.

[44] Holtzman, O. 1965. Effects of soil temperature on resistance of tomato to root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*). *Phytopathology*, 55: 990-992.

[45] Huang, N., Angeles, E.R., Domingo, J., Magpantay, G., Singh, S., Zhang, G., Kumaravivel, N., Bennett, J. and Khush, G.S. 1997. Pyramiding of bacterial blight resistance genes in rice: marker assisted selection using RFLP and PCR. *Theoretical Applied Genetic*, 95: 313-320.

[46] Hussey, R.S. and Boerma, H.R. 1981. A Greenhouse Screening Procedure For Root-Knot Nematode Resistance In Soybeans. *Crop Science*, 21: 794-796.

[47] Jacquet, M., Bongiovanni, M., Martinez, M., Verschave, P., Wajnberg, E. and Castagnone-Sereno, P. 2005. Variation in resistance to the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in tomato genotypes bearing the *Mi* gene. *Plant Pathology*, 54(2): 93–99.

[48] Janssen, G.J.W., Van Norel, A., Janssen, R., and Hoogendoorn, J. 1997. 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.

[49] Jung, C., and Wyss, W. 1999. New approaches to control plant parasitic nematodes. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 51: 439–446.

[50] Lange, W., Muller, J. and de Bock, Th.S.M. 1993. Virulence in the beet cyst nematode (*Heterodera schachtii*) versus some alien genes for resistance in beet. *Fundam. Appl. Nematology*, 16: 447-454.

[51] Lasserre, F., Gigault, F., Gauthier, J.P., Henry, J.P., Sandmeier, M., and Rivoal, R. 1996. Genetic variation in natural populations of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* Woll.) submitted to resistant and susceptible cultivars of cereals. *Theoretical and Applied Genetics*, 93: 1–8.

[52] Marques De Carvalho, L., Benda, N. D., Vaughan, M.M., Cabrera, A.R., Hung, K., Cox, T., Abdo, Z., Allen, L.H. and Teal, P.E.A. 2015. *Mi-1*-Mediated Nematode Resistance in Tomatoes is Broken by Short-Term Heat Stress but Recovers Over Time. *Journal of Nematology*, 47(2):133–140.

[53] Mojtahedi, H., Brown, C.R., Riga, E., and Zhang, L.H. 2007. A new pathotype of *Meloidogyne chitwoodi* Race 1 from Washington State. *Plant Disease*, 91: 1051.

[54] Molinari, S., Miacola, C. 1997. Interactions between resistant tomato cultivars and *Meloidogyne* spp. in vitro. *Nematologia Mediterranea*, 25: 63-71.

[55] Molinari, S. and Caradonna, S. 2003. Reproduction of natural and selected resistance-breaking *Meloidogyne* populations on near-isogenic tomato lines *Nematologia Mediterranea*, 31: 181-185.

[56] Nelson, S.C., Simpson, C.E., and Starr, J.L. 1989. Resistance to *Meloidogyne arenaria* in *Arachis* spp. germplasm. *Journal of Nematology*, 21: 654–660.

[57] Nicol, J.M., Turner, S.J., Coyne, D.L., den Nijs, L., Hockland, S. and Tahna Maa, Z. 2011. Current nematode threats to world agriculture. In: Jones, J., Gheysen, G. and Fenoll, C. (eds) *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions*. Springer, Dordrecht, the Netherlands, pp. 21–43.

[58] Omwega, C.O., Thomason, I.J. and Roberts, P.A. 1990. Effect of temperature on expression of resistance of *Meloidogyne* spp. In common bean (*Phaseolus vulgaris*). *J Nematology*, 22: 466.

[59] Omwega, C.O. and Roberts, P.A. 1992. Inheritance of resistance of *Meloidogyne* spp. in common bean and the genetic basis of its sensitivity to temperature. *Theoretical and Applied Genetics*, 83: 720-726.

[60] Ornat, C., Verdejo-Lucas, S. and Sorribas, F.J. 2001. A population of *Meloidogyne javanica* in Spain virulent to the *Mi* resistance gene in tomato. *Plant Disease*, 85: 271-276.

[61] Petrillo, M.D., and Roberts, P.A. 2005a. Isofemale line analysis of *Meloidogyne incognita* virulence to cowpearesistance gene *Rk*. *Journal of Nematology*, 37: 448–456.

[62] Petrillo, M.D., and Roberts, P.A. 2005b. Fitness of virulent *Meloidogyne incognita* isolates on susceptible and resistant cowpea. *Journal of Nematology*, 37: 457–466.

[63] Petrillo, M.D., Matthews, W.C., and Roberts, P.A. 2006. Dynamics of *Meloidogyne incognita* virulence to resistance genes *Rk* and *Rk2* in cowpea. *Journal of Nematology*, 38: 90–96.

[64] Potenza, C. L., Thomas, S. H. Higgins, E. A. and SenguptaGopalan, C. 1996. Early root response to *Meloidogyne incognita* in resistant and susceptible alfalfa cultivars. *Journal of Nematology*, 28: 475–484.

[65] Roberts, P.A. 1992. Current status of the availability development and use of host plant resistance to nematodes. *Journal of Nematology*, 24: 213-227.

[66] Roberts, P. A., C. A. Frate, W. C. Matthews, and P. P. Osterli. 1995. Interactions of virulent *Meloidogyne incognita* and *Fusarium wilt* on resistant cowpea genotypes. *Phytopathology*, 85: 1288.

[67] Roberts, P.A. 2002. Concepts and consequences of resistance. In: Starr, J.L., Cook, R. and Bridge, J.(eds) *Plant Resistance to Parasitic Nematodes*. CABI, Wallingford, UK, pp.23–41.

[68] Sasser, J.N, and Freckman, D.W. 1987. A world perspective on nematology: the role of the society. In: Veech JA, Dickson DW (eds) *Vistas on nematology*. Society of Nematologists Inc., Hyattsville,7–14.

[69] Simon, P.W., Matthews, W.C., and Roberts, P.A. 2000. Evidence for simply inherited dominant resistance to *Meloidogyne javanica* in carrot. *Theor Appl Genetics*, 100:735–742.

[70] Simpson, C.E., and Starr, J.L. 2001. Registration of ‘COAN’ peanut. *Crop Science*, 41: 918.

[71] Smith, P.G. 1944. Embryo culture of a tomato species hybrid. *Proceedings of the American Society of Horticultural Science*, 44: 413–416.

[72] Sorribas, F.J., Ornat, C., Verdejo-Lucas, S., Galeano, M., and Valero, J. 2005. Effectiveness and profitability of the *Mi* resistant tomatoes to control root-knot nematodes. *European Journal of Plant Pathology*, 111: 29–38.

[73] Starr, J.L., Bridge, J., and Cook, R. 2002. Resistance to plant-parasitic nematodes: History, current use and future potential. In: *Plant Resistance to Parasitic Nematodes* (Starr JL, Cook R, Bridge J, eds), pp. 1-22. Oxford: CAB International.

[74] Starr, J.L., and Roberts, P.A. 2004. Resistance to plant-parasitic nematodes. In: Chen, Z.X., Chen, S.Y. and Dickson, D.W. (eds) *Nematology, Advances and Perspectives*. Vol. 2. *Nematode Management and Utilization*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 879–907.

[75] Thies, J.A., Mueller, J.D., and Fery, R.L. 1998. Use

of a resistant pepper as a rotational crop to manage southern root-knot nematode. HortScience, 33: 716–718.

[76] Thies, J. A. 2011. Virulence of *Meloidogyne incognita* to expression of *N* gene in pepper. Journal of Nematology, 43 (2): 90-94.

[77] Turner, S.J. 1990. Annals of applied Biology, 1990 The identification and fitness of virulent potato cyst nematode populations (*Globodera pallida*) selected on resistant *Solanum vernei* hybrids for up to eleven generations, 385-397.

[78] Tzortzakakis, E.A., and Gowen, S.R. 1996. Occurrence of a resistance-breaking pathotype of *Meloidogyne javanica* on tomatoes in Crete, Greece. Fundamental and Applied Nematology, 19: 283-288.

[79] Tzortzakakis, E.A., Trudgill, D. L. and Phillips, M.S. 1998. Evidence for a Dosage Effect of the *Mi* gene on Partially Virulent Isolates of *Meloidogyne javanica*. Journal of Nematology, 30(1): 76–80.

[80] Tzortzakakis, E.A., Adam, M.A.M., Blok, V.C., Paraskevopoulos, C., and Bourtzis, K. 2005. Occurrence of resistance-breaking populations of root-knot nematodes on tomato in Greece. European Journal of Plant Pathology, 113: 101-105.

[81] Tzortzakakis, E.A., and Blok, V.C. 2007 Differentiation in two populations of *Meloidogyne incognita* from Greece in relation to reproduction on resistant tomato

and pepper. Journal of Plant Diseases and Protection, 114 (6): 276- 277.

[82] Wallace, H.R. 1965. The ecology and control of the cereal root nematode. Journal of the Australian Institute of Agricultural Science, 31: 178–186.

[83] Werner, K., Friedt, W., and Ordon, F. 2005. Strategies for pyramiding resistance genes against the barley yellow mosaic virus complex (BaMMV, BaYMV, BaYMV-2). Molecular Breeding, 16: 45-55.

[84] Williamson, V.M. 1999. Plant nematode resistance genes. Current Opinion in Plant Biology, 2: 327-331.

[85] Williamson, V.M., and Kumar. A. 2006. Nematode resistance in plants: the battle underground. Trends Genet., 22: 396–403.

[86] Williamson, V.M., and Roberts, P.A. 2009. Mechanisms and Genetics of Resistance. Root-knot Nematodes (Eds) Perry, R.N., Moens M., Starr, J.L., CAB International, 301-319.

[87] Zhu, Y., Chen, H., Fan, J., Wang, Y., Li, Y., Chen, J., Fan, J.X., Yang, S., Hu, L., Leung, H., Mew, T.W., Teng, P.S, Wang, Z., and Mundt, C.C. 2000. Genetic diversity and disease control in rice. Nature, 406:718–722.