

**Derleme (Review)****Domateste kök-ur nematodlarına dayanıklılık genleri**

Resistance genes to root-knot nematodes in tomato

**Tevfik ÖZALP<sup>1</sup>****Zübeyir DEVRAN<sup>1\*</sup>****Summary**

Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) are the most important pests of tomato. They cause galls on the roots of susceptible tomato plants. These galls prevent adequate water and nutrient uptake resulting in stunted growth, leaf yellowing, wilting and death during heavy infection. It is required that controlling of them for successful tomato growing. One of the best management tools in controlling root-knot nematodes is using resistant varieties. *Mi-1* gene in tomato has been successfully used against *Meloidogyne* species including *M. incognita*, *M. javanica* and *M. arenaria* for a long time. Besides *Mi-1* gene, different genes which confer resistance to *Meloidogyne* spp. in tomato have been reported. The review has proposed to present information about resistance genes to root-knot nematodes in tomato.

**Keywords:** Resistance, tomato, *Meloidogyne*, *Mi* gene**Özet**

Kök-ur nematodları (*Meloidogyne* spp.), domatesin en önemli zararlı gruplarından. Bu nematodlar, duyarlı domates bitkisinin köklerinde ur olu tururlar. Uurlar, bitkinin topraktan su ve besin alımını engelledi i için bitkinin sararmasına, solmasına ve yo un enfeksiyonda ölmesine neden olurlar. Ba arılı bir domates yeti tiricili i için bu nematodlar ile mücadele yapılması gerekmektedir. Nematodların kontrolünde en önemli mücadele yöntemlerinden birisi dayanıklı çe itlerin kullanılmasıdır. Domateste bulunan *Mi-1* geni, uzun yıllardan beri, *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* and *M. arenaria* türlerine kar ı mücadelede ba arılı bir ekilde kullanılmaktadır. *Mi-1* geninin yanı sıra *Meloidogyne* spp.'ye dayanıklılık sa layan farklı genlerin bulundu u rapor edilmi tir. Bu derlemede, domateste kök-ur nematodlarına dayanıklılık sa layan genler hakkında bilgi verilmesi amaçlanmı tir.

**Anahtar sözcükler:** Dayanıklılık, domates, *Meloidogyne*, *Mi* genleri

<sup>1</sup> Akdeniz Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, 07058, Konyaaltı, Antalya

\* Sorumlu yazar (Corresponding author) e-mail: zdevran@akdeniz.edu.tr

Alını (Received): 28.03.2015

Kabul edili (Accepted): 24.04.2015

## Giri

Domates, dünyada yeti tiricili i yapılan en önemli sebzelerden biridir. Anavatanı Güney Amerika olmakla birlikte, günümüzde dünyanın hemen hemen tüm bölgelerinde tarımı yapılmaktadır. İnsanlar tarafından özellikle sofralık ve salçalık olarak tüketilmektedir. FAO 2013 verilerine göre, Türkiye 11.820.000 ton domates üretimiyle, dünyada Çin, Hindistan ve ABD'den sonra dördüncü sırada bulunmaktadır (Anonymous, 2015).

Kök-ur nematodları (*Meloidogyne* spp.), konukçularında endoparazit olarak beslenen en önemli zararlılardan birisidir (Bleve-Zacheo et al., 2007). Kök-ur nematodlarının ikinci dönem larvaları (J2) konukçu bitki köküne giri yaptıktan sonra hücrelerarasında hareket ederek kök ucuna yönelirler. Buradan meristem dokuya giri yaparak floemden yukarıya doğru ilerleyerek beslenme yerine ulaşırlar ve kendilerini sabitletler (Williamson, 1998). Kök-ur nematodlarının beslendi i hücrelerde "cytokinesis" (sitoplazma bölünmesi olmadan çekirdek bölünmesi) gerçekleşir. Geni lemi çok çekirdekli bu hücreler, "giant cells" (dev hücreler) olarak adlandırılmaktadır (Williamson & Gleason, 2003). Bu hücrelerde meydana gelen de i iklikler besin maddelerinin ve suyun ta nmasını olumsuz bir ekilde etkilemektedir (Milligan et al., 1998). Kök-ur nematodunun zarar yaptığı bitkilerde; sararma, solma, verimde azalma, di er patojenlere karşı a ır ve yo un enfeksiyonlarda ölüm görülmektedir (Williamson, 1998).

Domates yeti tiricili inde kök-ur nematodlarıyla mücadelede; solarizasyon, biyolojik ve kimyasal mücadele, dayanıklı çe itlerin ve anaçların kullanılması gibi yöntemler uygulanmaktadır. Toprak solarizasyonunun ba arılı olması için sıcak yaz aylarında (Haziran-A ustos) 1-2 ay süreyle uygulanması gerekmektedir (Gill, 2014). Biyolojik preparatlar, son yıllarda nematodlara karşı mücadelede giderek önem kazansa da uygulama zorlukları, etkinlikleri ve çevre ko ullarına hassasiyeti ile ilgili bazı dezavantajlara sahiptir (Lamovsek et al., 2013). Kimyasal uygulamalar ise ba arılı olmakla birlikte, çevre kirlili ine ve kalıntı sorunlarına neden olmaktadır. Bu nedenle son yıllarda kök-ur nematodlarıyla mücadelede kullanılan bazı etkili kimyasallar yasaklanmı tır (Devran & Sö üt, 2010). Dayanıklı çe itlerin veya anaçların kullanımı ise di er mücadele yöntemlerine göre, ekonomik, uygulaması kolay ve aynı zamanda çevre dostudur. Bu nedenle dayanıklı çe itlerin geli tirilmesi konusunda yo un çalı malar yapılmaktadır.

Kök-ur nematodlarına karşı dayanıklılık ilk kez domatesin yabani türlerinden olan *Solanum peruvianum*'da bulunmu tur (Bailey, 1941). *Mi-1* olarak adlandırılan bu dayanıklılık geni, embriyo kurtarma tekni iyle domatesin kültür formu olan *S. esculentum*'a aktarılmı tır (Smith, 1944). Günümüzde ticari olarak geli tirilen kök-ur nematodlarına dayanıklı çe itler bu geni ta ımaktadır (Yaghoobi et al., 2005). Kök-ur nematoduna karşı *Mi-1* geni dı ında bir çok gen (*Mi-2*'den *Mi-9*'a kadar) belirlenmi tir (Cap et al., 1993; Yaghoobi et al., 1995; Veremis & Roberts, 1996a; Veremis & Roberts, 1996b; Milligan et al., 1998; Ammiraju et al., 2003). Ancak bu genlerin, pratik olarak ıslahta kullanımları konusunda detaylı bir bilgi bulunmamaktadır. Dayanıklılık genlerinin özelliklerinin ve nematodlara olan tepkilerinin bilinmesi, ıslah çalı maları ve mücadele için önemlidir.

## Kök-ur Nematodlarına Karşı Dayanıklılık

Bitkiler, patojenlerden korunmak amacıyla ilk olarak fiziksel bariyerlerden olu an pasif bir tepki gösterirler. Lignin birikmesi sonucu hücre duvarının kalınlaşması bu bariyerlerden biridir (Tör, 1998). Salisilik asit, jasmonik asit ve etilen gibi önemli bitki hormonları savunmada rol almaktadır (Kunkel & Brooks, 2002). Di er bir savunma mekanizması da dayanıklılık genleri tarafından sa lanan a ırı duyarlılık reaksiyonu (Hipersensitif Reaksiyon-HR)'dur (Williamson & Hussey, 1996).

Bitkilerde dayanıklılı ın ortaya çıkabilmesi için konukçuda bulunan dayanıklılık geni (R) ile patojenin avirulenslik gen (avr) ürünlerinin birbirine uyum sa laması gerekmektedir (Flor, 1955). Konukçu bitkilerde kök-ur nematodlarına dayanıklılı ı sa layan gene karşı, nematodta avirulenslik geninin

bulundu u bildirilmi tir (Williamson, 1999). Dayanıklı bitkiler, nematodun üremesini ya da geli mesini ta ıdı ı genler aracılı ıyla engellemektedir (Roberts, 2002). Bu bitkiler, nematodun yapaca ı zarardan bitkiyi korumakta ve nematodun populasyonunu azaltmaktadır (Lopez-Pérez, 2006). Tolerant bitkiler ise, nematodun üremesini baskı altına alamamakta, fakat verim miktarının korunmasını sa lamaktadır (Gonzalez, 2009).

Domateste kök-ur nematodlarına dayanıklılık sa layan *Mi-1* geni, bitkilerin dayanıklılık durumlarını belirlemek için testlemede kullanılan nematod türünün (*M. incognita*) ismini almı tır (Gilbert & McGuire, 1956). Bu yabancı domates türü, klasik islah yöntemleri kullanılarak kültür formlarıyla melezlenemedi inden embriyo kurtarma tekni i kullanılarak hibrit bitki elde edilmi tir (Smith, 1944). Kök-ur nematodlarına kar ı mücadelede yaygın olarak kullanılan *Mi-1* geni bu kaynaktan gelmektedir (Ammati et al., 1986).

Kök-ur nematodları, dayanıklı bitkide beslenme bölgesi olu turamamaktadır (Milligan et al., 1998). Beslenme bölgesi olu turmak amacıyla sitiletini soktu u hücrenin hemen yanında hipersensitif reaksiyon gerçekleşir. Bitkinin nematodla uyumsuz ili kisinde (incompatible interaction) hücre dı ında enzimatik olarak  $O_2^-$  üretilir ve hücre zarından geçebilen bir bile ik olan hidrojen peroksit'e ( $H_2O_2$ ) dönü türülür (Bleve-Zacheo et al., 2007). Hücrelerde hızla  $H_2O_2$  birikmeye ba lar ve bunun sonucunda oksidatif yanma meydana gelir. Uyumsuz ili kinin sonucu olu an hipersensitif reaksiyonun ilk belirtileri, nematodun bitkiyi inokulasyonundan yakla ık 12 saat sonra görülmektedir (Dropkin, 1969a; Milligan et al., 1998; Bird & Kaloshian, 2003). Böylece nematod beslenme yeri olu turamadan ölmektedir (Verdejo-Lucas et al., 2012). Nematodla bitki uyumlu bir ili ki (compatible interaction) içerisinde ise, nematodun bitkiye giri inden 12 saat sonra yine  $H_2O_2$  üretilir, ancak 48 saat sonra  $H_2O_2$  tespit edilememektedir.  $H_2O_2$ 'nin belirlenememesinin nedeni oksidatif yanmayı engelleyen enzimlerden sorumlu genlerin aktivitesidir. Bu uyumlu ili ki sonucunda, dev hücreler olarak adlandırılan yapılar olu maktadır (Apel & Hirt, 2004; Bleve-Zacheo et al., 2007).

## Dayanıklılık Genleri

### *Mi-1* geni

Domateste *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria*'ya kar ı dayanıklılık sa layan *Mi-1*, dominant bir genidir. Bu gen, *S. peruvianum*'da (PI128657) bulunmu ve kültür formuna aktarılmı tır (Smith, 1944). *Mi-1* geni 6. kromozomun kısa kolunda 650kb'lik bölgede 7 homolog gen (*Mi-1.1*, *Mi-1.2*, *Mi-1.3* ve *Mi-1.4*, *Mi-1.5*, *Mi-1.6*, *Mi-1.7* olarak 2 küme) olarak bulunmaktadır. Bu homologlardan *Mi-1.3* ve *Mi-1.5* pseudogenidir. Homolog genlerin (pseudogenler hariç) sekansları birbirleriyle %94.7-%96.7 oranında benzerdir (Seah et al., 2007a). Homolog genlerin aktarıldı ı bitkilerde yapılan çalı malar sonucunda, dayanıklılı ın *Mi-1.2* tarafından sa landı ı gösterilmi tir (Milligan et al., 1998). *Mi-1.2*'in kodladı ı sitoplazmik protein 1257 amino asitten olu maktadır. Bu dayanıklılık gen motifi CC-NBS-LRR olarak adlandırılmaktadır. Bu yapısal motifin nükleotidlerin ba landı ı yer NBS (Nucleotide Binding Site), lösinamino asidince zengin tekrarların oldu u kısım LRR (Leucine Rich Repeat) ve bu proteinlerin amino ucunda sarmal ekilde bulunan motif ise CC (Coiled-coil) olarak adlandırılmaktadır (Milligan et al., 1998; Hwang & Williamson, 2003).

*Mi-1.2* geni, *Meloidoyne* türlerinin yanı sıra patates afidinin [*Macrosiphum euphorbiae* (Thomas)] bazı biyotiplerine (Rossi et al., 1998) ve pamuk beyazsine inin [*Bemisia tabaci* (Gennadius)] B ve Q biyotiplerine (Nombela et al., 2003) dayanıklılık gösterdi i belirlenmi tir. *Mi-1.2* geninin birbirinden çok farklı üç türe dayanıklılık gösteren tek gen oldu u bilinmektedir (González, 2009). *Mi-1* dayanıklı domates bitkilerinde *Mi-1.2* RNA'sı çimlenmenin 2. haftasından itibaren tespit edilebilmekte ve kök-ur nematodlarına dayanıklılık göstermektedir (Martinez de Ilduya & Kaloshian, 2001). *M. euphorbiae*'ye kar ı dayanıklılık 5 haftalık (Kaloshian et al., 1995), *B. tabaci*'ye kar ı dayanıklılık ise 8 haftalık (Nombela et al., 2003) domates bitkilerinde görülmektedir. *Mi-1.2*'nin RNA'ları erken dönemde tespit edilebilmesine ra men afid ve beyazsinek dayanıklılı ının daha geç ortaya çıkmasının nedeni, bu organizmalara kar ı

dayanıklılığın oluşması için bitkinin gelişim süreci içerisinde ortaya çıkan bazı bileşenlere de gereksinim duyulması olarak düşünülmektedir (Martinez de Ilarduya & Kaloshian, 2001). Goggin et al., (2006), *Mi-1.2* genini duyarlı patlıcan bitkisine aktarmış ve bu transgenik bitkiyi, kök-ur nematodu ve patates afidi ile testlemiştir. *Mi-1.2* patlıcanda kök-ur nematoduna dayanıklılık sağlarken, patates afidine dayanıklılık sağlamadığı bulunmuştur. Bu nedenle nematod ve afid dayanımının hücrede farklı sinyal iletim mekanizmaları (patways) tarafından yönetildiği düşünülmektedir.

Kök-ur nematodlarına karşı mücadelede *Mi-1* geni taşıyan ticari domates çeşitleri yaygın olarak kullanılmaktadır. Fakat yüksek toprak sıcaklığı ve virulent populasyonlar, bu genin kullanımını sınırlandıran iki önemli durum olarak gözükmektedir. *Mi-1* geni, 28°C'nin üstündeki toprak sıcaklığında etkisini kaybetmektedir (Dropkin, 1969b). Sıcaklığın dayanıklılık geni üzerindeki etkisini araştırmak için, farklı çalılar yürütülmüştür. *Mi-1* genine sahip bir bitki nematod ile inokule edildikten sonra 32°C'de iki gün tutulmuş ve hemen arkasından 27°C'ye alınmıştır. Daha sonra kökler incelenmiş, çok sayıda ur ve yumurta paketi bulunduğu gözlemlenmiştir (Williamson, 1998). Bunun gibi diğer sıcaklıklarda yapılan gözlemler sonucunda, dayanıklılığın enfeksiyondan sonraki ilk 24-48 saatlik sürede ortaya çıktığı bulunmuştur. Bu süre içinde dayanıklılık mekanizması aktif değilse daha sonra sıcaklık uygun seviyeye gelse dahi dayanıklılık mekanizmasının etkisini gösteremediği tespit edilmiştir (Williamson, 1998). *Mi-1* geninin bir diğer dezavantajı ise, dayanıklılığın virulent kök-ur nematod populasyonları tarafından kırılabilmesidir (Kaloshian et al., 1996). Dünyanın farklı bölgelerinde (Fransa, Amerika, İspanya ve Türkiye) yürütülen çalılarda *Mi-1* virulent kök-ur nematod populasyonları bulunmuştur (Castagnone-Sereno 1994; Kaloshian et al., 1996; Omat et al., 2001; Devran & Söğüt, 2010). *Mi-1* geni taşıyan bitkiler, virulent kök-ur nematodlarının çoğalmasını durduramamaktadır. Bununla birlikte dayanıklılık düzeylerinde popülasyonun virulensli baskı olarak farklılıklar görülebilmektedir (Roberts & Thomason, 1986; Lopez-Perez et al., 2006). Ayrıca dayanıklı çeşitlerin genetik özellikleri de nematoda tepkide farklılıklar gösterebilmektedir. Bu konu üzerine yapılan araştırmada, *M. javanica*'ya ait popülasyonların homozigot dayanıklı domates çeşitlerinde heterozigot çeşitlere göre daha düşük oranda çoğaldığı rapor edilmiştir (Tzortzakakis et al., 1998).

Kök-ur nematodları bitkiye giriştikten hemen sonra önemli bitki savunma hormonları olan salisilik asit, jasmonik asit ve etilen sentezlenmektedir. Salisilik asit hem savunmada hem de *Mi-1*'e baskı dayanıklılıkta etkili ancak gerekli değilken (Bhattarai et al., 2008; Mantelin et al., 2013), *Mi-1*'in patates afidine gösterdiği etki dayanıklılık için salisilik asit gereklidir (Li et al., 2006). Jasmonik asit aktif savunma üzerinde etkiliyken *Mi-1* genine baskı dayanıklılıkta etkisi bulunmamaktadır (Bhattarai et al., 2008). Etilen biyosentezinin *Mi-1*'e baskı kök-ur nematoduna dayanıklılıkta etkisi olmadığı tespit edilmiştir (Mantelin et al., 2013).

*Mi-1* geninin etkin olarak çalışabilmesi için domatesin genomunda *Rme-1* lokusunun bulunması gereklidir (Martinez de Ilarduya et al., 2001). *Rme-1*'in nematod ve domatesin efektör moleküllerinin tanımasında rol aldığı düşünülmektedir (Kaloshian, 2004). *Rme-1* geninin yokluğunda bitki nematodu tanıyamamakta ve böylece nematod beslenmeye devam etmektedir (Kaloshian, 2004). *Rme-1*'in mutanları olan *rme-1*'in bitkide bulunmasının, *Mi-1* geni taşıyan bitkilerin nematod, afid ve beyazsine karşı olan dayanıklılığını engellediği gösterilmiştir (Martinez de Ilarduya et al., 2001; Martinez de Ilarduya et al., 2004).

Kök-ur nematodlarına dayanıklılık sağlayan *Mi-1* geni, izoenzim ve moleküler işaretleyicilerin geliştirilmesinden önce geleneksel testleme yöntemleriyle belirlenmiş ve ıslah programlarında yaygın olarak kullanılmıştır. Kök-ur nematodlarına karşı dayanıklı bireylerin biyolojik testleme yöntemiyle belirlenmesi zaman almakta, bunun için gücü gerektirmekte ve analiz maliyeti fazla olmaktadır. Moleküler işaretleyicilerin kullanılması bu olumsuzlukları azaltmaktadır. Çünkü moleküler işaretleyiciler, ıslah çalılarında aynı anda daha fazla sayıda örneğin, hızlı ve güvenilir olarak test edilmesine imkan vermektedir (Francia et al., 2005). Moleküler işaretleyici destekli ıslaha (Marker assisted selection: MAS), *Mi* genini belirlemek için ilk olarak *Aps-1* izoenzim işaretleyicisi kullanılmıştır (Medina-Filho & Tanksley 1983). Daha sonra *Rex-1* moleküler işaretleyicisi yaygın şekilde kullanılmaya başlanmıştır (Williamson et al. 1994). Ancak yapılan çalılar, *Rex-1* moleküler işaretleyicisinin begomo virüs dayanımı taşıyan bazı

bitkilerde yanlı pozitif sonuçlar verebildi ini göstermi tir (El Mehrach et al., 2005). Bu olumsuzluklar co-dominant SCAR i aretleyicisi olan Mi23'ün (Seah et al., 2007b) geli tirilmesiyle a ılımı tir. Mi23 i aretleyicisinin, *Mi-1* ve *Ty-1* ta ryan çok sayıdaki domates bitkisinin analizinde do ru sonuç verdi i belirlenmi tir (Devran et al., 2013).

### Di er genler (*Mi-2*'den *Mi-9*'a)

Kök-ur nematodlarına dayanıklılık sa layan *Mi-1* geni dı nda bir çok gen (*Mi-2*'den *Mi-9*'a kadar) tanımlanmı tir (Cap et al., 1993; Yaghoobi et al., 1995; Veremis & Roberts, 1996a; Veremis & Roberts, 1996b; Milligan et al., 1998; Ammiraju et al., 2003). *Mi-1* geninin yüksek toprak sıcaklı nda hassasiyet göstermesi (Dropkin, 1969b) ve *Mi-1* virulent nematod ırklarının dayanıklılı ı kırabilmesi (Kaloshian et al., 1996) ıslah çalı malarında kullanılabilir yeni dayanıklılık genlerinin gereklili ini artırmı tir. Bu kapsamda yapılan testleme çalı maları sonucu domatesin yabancı formlarında yeni dayanıklılık genleri bulunmu tur (Çizelge 1). Bu gen kaynakları, *S.arcanum* ve *S. peruvianum* olmak üzere iki farklı domates türünde tanımlanmı tir.

*S. peruvianum* kendine döllenememekte ve ayrıca domatesin kültür formu olan *S. esculentum* ile melezlendi inde de tohum elde edilememektedir (Lefrancois et al., 1993). Bu nedenle sahip oldu u dayanıklılık genlerinin aynı bitkide bulundurulmasında ve kültür formuna aktarılmasında güçlükler bulunmaktadır. Çünkü yabancı domates kaynaklarında bulunan ve kök-ur nematodlarına dayanıklılık sa layan genlerin, geleneksel ıslah yöntemleri ile kültür formlarına aktarılması söz konu de ildir. Ayrıca F1 bitkisinden tohum elde etmek için embriyo kurtarma tekni i gibi doku kültürü yöntemlerine ihtiyaç duyulmaktadır. Bu olumsuzluklar, yeni genlerin domates ıslah programlarında kullanılmasını sınırlandırmaktadır. Ayrıca yabancı kaynaklarda bulunan bu genler, sorunsuz ekilde domatesin kültür formuna aktarılma olsa bile, bitkilerin yabancı özelli ini azaltmak için kültür formuna çok sayıda geriye melezleme yapmak gerekmektedir. Çünkü bu materyaller, istenilen dayanıklılık genini ta isa da, ıslah çalı maları için önemli olan meyve rengi, ekli ve irili i ile verim gibi ıslah parametreleri için olumsuz özelliklere sahiptirler.

Çizelge 1. Domateste kök-ur nematoduna (*Meloidogyne* spp.) dayanıklılık sa layan genlerin özellikleri

Genin Adı	Kayna ı	Dayanıklı Oldu u Türler	Etkili Oldu u Sıcaklık	Bulundu u Kromozom	Literatür
<i>Mi-1 (Mi)</i>	<i>S.peruvianum</i> PI128657	<i>M. incognita</i> <i>M. javanica</i> <i>M. arenaria</i>	<28°C	6	Milligan et al., 1998
<i>Mi-2</i>	<i>S. peruvianum</i> PI270435-2R2	<i>M. incognita</i>	32°C	-	Cap et al., 1993
<i>Mi-3</i>	<i>S. peruvianum</i> PI126443-1MH	<i>M. incognita</i>	32°C	12	Yaghoobi et al., 1995
<i>Mi-4</i>	<i>S. arcanum</i> LA1708-I	<i>M. arenaria</i>	32°C	-	Veremis & Roberts, 1996a
<i>Mi-5</i>	<i>S. peruvianum</i> PI126443-1MH	<i>M. incognita</i>	32°C	12	Veremis & Roberts, 1996b
<i>Mi-6</i>	<i>S. peruvianum</i> P1270435-3MH	<i>M. incognita</i>	32°C	6	Veremis & Roberts, 1996b
<i>Mi-7</i>	<i>S. peruvianum</i> PI270435-3MH	<i>M. incognita</i>	<28°C	6	Veremis & Roberts, 1996b
<i>Mi-8</i>	<i>S. peruvianum</i> PI270435-2R2	<i>M. incognita</i>	<28°C	6	Veremis ve Roberts, 1996b
<i>Mi-9</i>	<i>S. arcanum</i> LA2157	<i>M. incognita</i> <i>M. javanica</i> <i>M. arenaria</i>	32°C	6	Ammiraju et al., 2003

Domatesin yabancı kaynaklarından tanımlanan, *Mi-3*, *Mi-7* ve *Mi-8* genleri *Mi*-virulent izolatlara karşı dayanıklılık göstermektedir (Yaghoobi et al., 1995; Veremis & Roberts, 1996b). *Mi-2*, *Mi-3*, *Mi-4*, *Mi-5*, *Mi-6* ve *Mi-9*'un sa ladı ı dayanıklılık ise 28°C'nin üzerinde etkisini kaybetmemektedir (Cap et al., 1993; Yaghoobi et al., 1995; Veremis et al., 1999; Veremis & Roberts, 1996a; Veremis & Roberts, 1996b; Ammirajuet al. 2003). Devran ve Sö üt (2014), yüksek sıcaklıkta dayanıklılık sa layan PI 126443 ve PI 270435 isimli yabancı domates genotiplerinin, Antalya'nın farklı ilçelerinden toplanan ve karakterize edilen virulent popülasyonlarla 28°C'nin altındaki testleme çalı masında, bu virulent popülasyonlara dayanıklılık göstermedi ini tespit etmi lerdir. Bu bulgular yüksek sıcaklıkta dayanıklı materyallerin virulent popülasyonlara kar ı bir dayanıklılık kayna ı olarak kullanımının sınırlı oldu unu göstermektedir.

Dayanıklılık genlerinden olan *Mi-3*, *Mi-1*'den sonra bulunan genlerden en iyi karakterize edilenidir. *Mi-3*, *S. peruvianum*'un PI 126443-1MH klonunda tanımlanmı tır (Ammati et al., 1986). *S. peruvianum*'da *Mi-3*'ü haritalamak için çalı malar yapılmı ve gene ba lı NR14 olarak adlandırılan bir molekül er i aretleyici geli tirilmi tir. Haritalama çalı maları, *Mi-3*'ün 12. kromozomun kısa kolunda yer aldı nı göstermi tir (Yaghoobi et al., 1995). Daha sonra *Mi-3* genine 0.25 cm uzaklıkta ve birlikte açılım gösteren (co-segregation) bir molekül er i aretleyici belirlenmi tir (Yaghoobi et al., 2005). Yapılan bir di er ara tırmada ise *Mi-3* geni, domatesin kültür formuna aktarılmı tır (Doganlar et al., 1997). *Mi-3* geninin *Mi-1* virulent popülasyonlara 27 °C'de, *Mi-1a* virulent popülasyonlara 32°C'de dayanıklılık gösterdi i belirlenmi tir (Yaghoobi et al., 2005). *Mi-1* ve *Mi-3* genlerinin etkinliklerini kar ıla tırmak için yapılan çalı malarda, *Mi-1* geni bulunan bitkilerde yumurta kümesine çok az ya da hiç rastlanmazken, *Mi-3* geni bulunan bitkilerde bir miktar üreme gerçekleşmektedir. Bu durum *Mi-3* tarafından uyarılan tepkiyi yada tanı mayı daha az etkili bir ekilde yansıtabilir. *Mi-3* geni tarafından sa lanan dayanıklılık mekanizması u ana kadar detaylı olarak çalı ılmadı. Bundan yola çıkarak, *Mi-3*'ün avr geniyle olan ili kisinin daha dü ük etkili yanıtı neden oldu u dü ünülmektedir (Yaghoobi et al., 1995; Williamson, 1998). Ayrıca *Mi-3* genini homozigot olarak ta ıyan bitkilerin heterozigot bitkilere göre daha etkili bir dayanım sa ladı ı belirlenmi tir (Yaghoobi et al., 2005).

Kök-ur nematodlarına dayanıklılık sa layan *Mi-9* geni, *Solanum arcanum* (*Lycopersicon peruvianum*) LA2157'de tespit edilmi tir (Veremis et al., 1999; Peralta et al., 2005). Bu gen domatesin 6. kromozomun kısa kolunda, *Mi-1* ile aynı bölgede bulunmaktadır (Ammiraju et al., 2003). *Mi-9* geni, *M. incognita*, *M. javanica* ve *M. arenaria*'nın *Mi-a* virulent popülasyonlarına kar ı 32°C'ye kadar dayanıklılık göstermi fakat *Mi*-virulent popülasyonlara kar ı ise etkisiz oldu u görülmü tür (Jablonska et al., 2007).

## Sonuç

Kök-ur nematodları, domates bitkisinin önemli bir zararlısıdır. Nematodlara kar ı mücadelede kimyasal ilaçlar yo un ekilde kullanılmakla birlikte, son yıllarda artan çevre ve insan sa lı ı bilinci nedeniyle nematitlerin kullanımı sınırlandırılmaktadır. Bu nedenle di er alternatif mücadele yöntemlerinin geli tirilmesine önem verilmektedir. Konukçu bitki dayanıklılı ı, ön plana çıkan bir mücadele yöntemi olarak bilinmektedir. Domateslerde bulunan *Mi-1* geni, en yaygın kök-ur nematodu türleri olan *M. incognita*, *M. Javanica* ve *M. arenaria*'ya kar ı dayanıklılık sa lamaktadır. Bu genin dı nda yabancı domates kaynaklarında kök-ur nematoduna dayanıklılık sa layan birçok gen belirlenmesine ra men, kültürü yapılan çe itlerde sadece *Mi-1* geni kullanılmaktadır (Yaghoobi et al., 2005). *Mi-1* geni, 28°C'nin üzerinde inaktif hale gelmekte (Dropkin, 1969b) ve virulent popülasyonlara kar ı etkisiz olmaktadır (Devran & Sö üt, 2010). Fide dikim planlaması yapılarak yüksek toprak sıcaklı ının olumsuz etkisi azaltılabilir (Devran et al., 2010). Virulent popülasyonların seleksiyonunu engellemek için ise, farklı dayanıklılık genleri (R geni) içeren çe itlerle ürün rotasyonu yapılabilir (Castagnone-Sereno, 2002). Ayrıca domatesin yabancı formlarında, yeni dayanıklılık genlerinin belirlenmesi için çalı maların yürütülmesi gerekmektedir.

## Te ekkür

Derleme üzerinde öneri ve katkılarda bulunan Dr. Erdem Kahveci'ye (M. Y. Genetik Tarım Teknoloji Laboratuvar Tic. Ltd. ti., Antalya) te ekkür ederiz.

## Yararlanılan Kaynaklar

- 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* localized on the short arm of chromosome 6. *Theoretical and Applied Genetics*, 106: 478–484.
- Anonymous, 2015. Production of top 5 producers, 2013 data. (Web sayfası: <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E>), (Eri tarihi: ubat 2015)
- Apel, K. & H. Hirt, 2004. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55: 373-399.
- Bailey, D.M., 1941. The seedling method for root-knot nematode resistance. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 38: 573-575.
- Bhattacharai K.K., Q.-G. Xie, S. Mantelin, U. Bishnoi, T. Girke, D.A. Navarre & I. Kaloshian, 2008. Tomato susceptibility to root-knot nematodes requires an intact jasmonic acid signaling pathway. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 21: 1205–1214.
- Bird, D. M. & I. Kaloshian, 2003. Are roots special? Nematodes have their say. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 62: 115-123.
- Bleve-Zacheo, T., M.T. Melillo & P. Castagnone-Sereno, 2007. "The contribution of biotechnology to root-knot nematode control in tomato plants. *Pest Technology*", Global Science Books, 1: 1-16.
- Cap, G.B., P. A. Roberts & I. J. Thomason, 1993. Inheritance of heat-stable resistance to *Meloidogyne incognita* in *Lycopersicon peruvianum* and its relationship to the *Mi* gene. *Theoretical and Applied Genetics*, 85: 777-783.
- Castagnone-Sereno, P., 1994. "Genetics of *Meloidogyne* virulence against resistance genes from Solanaceous crop, 261–276". In: *Advances in Molecular Plant Nematology* (Ed: F. Lamberti, C. De Giorgi, D. McK. Bird). Plenum Press, NY, 312 s.
- Castagnone-Sereno, P., 2002. Genetic variability in parthenogenetic root-knot nematodes, *Meloidogyne* spp., and their ability to overcome plant resistance genes. *Nematology*, 4: 605-608.
- Devran, Z., & M. A. Sö üt, 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.
- Devran, Z., M. A. Sö üt & N. Mutlu, 2010. Response of tomato rootstocks with the *Mi* resistance gene to *Meloidogyne incognita* race 2 at different soil temperatures. *Phytopathologia Mediterranea*, 49: 11-17.
- Devran, Z., B. Ba köylü, A. Taner & F. Do an, 2013. Comparison of PCR-based molecular markers for identification of *Mi* gene. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B–Soil & Plant Science*, 63: 395-402.
- Devran, Z., & M. A. Sö üt, 2014. Response of heat-stable tomato genotypes to *Mi-1* virulent root-knot nematode populations. *Türkiye Entomoloji Dergisi*, 38: 229-238.
- Doganlar, S., A. Fray & S. D. Tanksley, 1997. Production of interspecific hybrids between *Lycopersicon esculentum* and two accessions of *Lycopersicon peruvianum* carrying new root-knot nematode resistance genes. *Euphytica*, 95: 203–207.
- Dropkin, V.H., 1969a. Cellular responses of plants to nematode infections. *Annual Review Phytopathology*, 7: 101–122
- Dropkin, V.H., 1969b. The necrotic reaction of tomatoes and other hosts resistant to *Meloidogyne*: reversal by temperature. *Phytopathology*, 59: 1632–1637.
- El Mehrach, K., S. Gharsallah Chouchane, L. Mejja, V.M. Williamson, F. Vidavsky, A. Hatimi, M. S. Salus, C. T. Martin & D. P. Maxwell, 2005. PCR based methods for tagging the *Mi-1* locus for resistance to root-knot nematode in begomo virus resistant tomato germplasm. *Acta Hort.*, 695: 263-270.
- Flor, H.H., 1955. Host–parasite interaction in flax rust—Its genetic and other implications. *Phytopathology*, 45: 680–685.

- Francia, E., G. Tacconi, C. Crosatti, D. Barabaschi, D. Bulgarelli, E. Dall'Aglio & G. Valé, 2005. Marker assisted selection in crop plants. *Plant Cell Tiss Org Cult.*, 82: 317-342.
- Gilbert, J.C. & D.C. McGuire, 1956. Inheritance of resistance to severe root-knot from *Meloidogyne incognita* in commercial type tomatoes. *Proceedings of the American Society for Horticultural Sciences*, 68: 437-42.
- Gill, H.K., 2014. Soil Solarization: A Natural Pest Management Strategy. *Popular Kheti*, 2: 153-157.
- Goggin, F. L., L. Jia, G. Shah, S. Hebert, V. M. Williamson & D. E. Ullman, 2006. Heterologous expression of the *Mi-1.2* gene from tomato confers resistance against nematodes but not aphids in eggplant. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 19: 383-388.
- González, L.C., 2009. Tomato Rootstocks for the Control of *Meloidogyne* spp: Characterization and Evaluation of the Resistance Response Conferred by the *Mi-1* Gene in Tomato Rootstocks. Universitat Politècnica de Catalunya, Doktora Tezi, Barcelona, 226 s.
- Hwang, C. F. & V. M. Williamson, 2003. Leucine-rich repeat-mediated intramolecular interactions in nematode recognition and cell death signaling by the tomato resistance protein *Mi*. *The Plant Journal*, 34: 585-593.
- Jablonska, B., J. S. Ammiraju, K. K. Bhattarai, S. Mantelin, O. Martinez de Ilarduya, P. A. Roberts & I. Kaloshian, 2007. The *Mi-9* gene from *Solanum arcanum* conferring heat-stable resistance to root-knot nematodes is a homolog of *Mi-1*. *Plant Physiology*, 143: 1044-1054.
- Kaloshian, I., W. H. Lange & V. M. Williamson, 1995. An aphid resistance locus is tightly linked to the nematode resistance gene, *Mi*, in tomato. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 92: 622-625.
- Kaloshian I., V. M. Williamson, G. Miyao, D. Lawn & B. B. Westerdahl, 1996. Resistance-breaking' nematodes indentified in California tomatoes. *California Agriculture*, 50: 9-18.
- Kaloshian, I., 2004. Gene-for-gene disease resistance: bridging insect pest and pathogen defense. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 2419-2438.
- Kunkel, B. N., & D.M. Brooks, 2002. Cross talk between signaling pathways in pathogen defense. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 5: 325-331.
- Lamovsek, J., G. Urek & S. Trdan, 2013. Biological Control of Root-Knot Nematodes (*Meloidogyne* spp.): Microbes against the Pests. *Acta Agriculturae Slovenica*, 101: 263-275.
- Lefrancois C., Y. Chupeau & J. B. Bourgin, 1993. Sexual and somatic hybridization in the genus *Lycopersicon*. *Theoretical Applied Genetics*, 86: 533-546.
- Li, Q., Q.-G. Xie, J. Smith-Becker, D. A. Navarre & I. Kaloshian, 2006. *Mi-1*-mediated aphid resistance involves salicylic acid and mitogen-activated protein kinase signaling pathways. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 19: 655-664.
- Lopez-Perez, J. A., M. Le Strange, I. Kaloshian & A. T. Ploeg, 2006. Differential response of *Mi* gene-resistant tomato rootstocks to root-knot nematodes (*Meloidogyne incognita*). *Crop Protection*, 25: 382-388.
- Mantelin, S., K. K. Bhattarai, T. Z. Jhaveri & I. Kaloshian, 2013. *Mi-1*-Mediated resistance to *Meloidogyne incognita* in tomato may not rely on ethylene but hormone perception through ETR3 participates in limiting nematode infection in a susceptible host. *Plos One*, 8: 1-8.
- Martinez de Ilarduya, O. & I. Kaloshian, 2001. *Mi-1.2* transcripts accumulate ubiquitously in resistant *Lycopersicon esculentum*. *Journal of Nematology*, 33: 116-120.
- Martinez de Ilarduya, O., A. E. Moore & I. Kaloshian, 2001. The tomato *Rme1* locus is required for *Mi-1*-mediated resistance to root-knot nematodes and the potato aphid. *The Plant Journal*, 27: 417-425.
- Martinez de Ilarduya, O., G. Nombela, C .F. Hwang, V. M. Williamson, M. Muñoz & I. Kaloshian, 2004. *Rme1* is necessary for *Mi-1*-mediated resistance and acts early in the resistance pathway. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 17: 55-61.
- Medina-Filho, H. & S. D. Tanksley, 1983. "Breeding For Nematode Resistance, 904-923" In: *Handbook of Plant Cell Culture Vol. 1* (Eds. Evans D. A., W. R. Sharp, P. V. Ammirato & Y. Yamada). Macmillan New York, 970 pp.
- 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.



- 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.
- Peralta I. E., S. K. Knapp & D. M. Spooner, 2005. New species of wild tomatoes (*Solanum* section *Lycopersicon*: Solanaceae) from Northern Peru. *Systematic Botany*, 30: 424–434.
- Roberts, P. A. & I. J. Thomason, 1986. Variability in reproduction of isolates of *Meloidogyne incognita* and *M. javanica* resistant tomato genotypes. *Plant Dis.*, 70: 547–51.
- Roberts, P.A., 2002. "Concepts and Consequences of Resistance, 23-41". In: *Plant Resistance to Parasitic Nematodes* (Eds. Starr J.L., R. Cook & J. Bridge). CAB International, Oxon, 272 pp.
- Rossi, M., F. L. Goggin, S. B. Milligan, I. Kaloshian, D. E. Ullman & V. M. Williamson, 1998. The nematode resistance gene *Mi* of tomato confers resistance against the potato aphid. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95: 9750-9754.
- Seah, S., A. C. Tellen & V. M. Williamson, 2007a. Introgressed and endogenous *Mi-1* gene clusters in tomato differ by complex rearrangements in flanking sequences and show sequence exchange and diversifying selection among homologs. *Theoretical and Applied Genetics*, 114: 1289-1302.
- Seah, S, V. M. Williamson, B. E. Garcia, L. Mejia, M. S. Salus, C.T. Martin & D. P. Maxwell, 2007b. Evaluation of a codominant SCAR marker for detection of the *Mi-1* locus for resistance to root-knot nematode in tomato germplasm. *Tomato Genet. Coop. Rep.*, 57: 37-40.
- Smith, P.G., 1944. Embryo culture of a tomato species hybrid. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 44: 413-416.
- Ornat, C., S. Verdejo-Lucas, & F. J. Sorribas, 2001. A population of *Meloidogyne javanica* in Spain virulent to the *Mi* resistance gene in tomato. *Plant Disease*, 85: 271–276.
- Tör, M., 1998. Bitkilerdeki moleküler konukçu-patojen ilişkilerdeki son gelişmeler. *Turkish Journal of Biology*, 22: 271 -278.
- Tzortzakakis, E. A., D. L. Trudgill & M. S. Phillips, 1998. Evidence for a dosage effect of the *Mi* gene on partially virulent isolates of *Meloidogyne javanica*. *Journal of Nematology*, 30: 76–80.
- Verdejo-Lucas, S., M. Talavera & M. F. Andrés, 2012. Virulence response to the *Mi. 1* gene of *Meloidogyne* populations from tomato in greenhouses. *Crop Protection*, 39: 97-105.
- Veremis J. C. & P. A. Roberts, 1996a. Differentiation of *Meloidogyne incognita* and *M. arenaria* novel resistance phenotypes in *Lycopersicon peruvianum* and derived bridge-lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 93: 960-967.
- Veremis, J.C., & P.A. Roberts, 1996b. Relationships between *Meloidogyne incognita* resistance genes in *Lycopersicon peruvianum* differentiated by heat sensitivity and nematode virulence. *Theoretical and Applied Genetics*, 93: 950-959.
- Veremis, J. C., A. W. Van Heusden & P. A. Roberts, 1999. Mapping a novel heat-stable resistance to *Meloidogyne* in *Lycopersicon peruvianum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 98: 274-280.
- Williamson, V. M. & R. S. Hussey, 1996. Nematode pathogenesis and resistance in plants. *Plant Cell*, 8: 1735–45.
- 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., 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. & C. A. Gleason, 2003. Plant-nematode interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 6: 327-333.
- Yaghoobi, J., I. Kaloshian, Y. Wen & V. M. Williamson, 1995. Mapping a new nematode resistance locus in *Lycopersicon peruvianum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 91: 457-464.
- Yaghoobi, J., J. L. Yates & V. M. Williamson, 2005. Finemapping of the nematode resistance gene *Mi-3* in *Solanum peruvianum* and construction of a *S. lycopersicum* DNA contigs panning the locus. *Molecular Genetic Genomics*, 274: 60–69.