

## ***Meloidogyne* Goeldi (Tylenchida: Meloidogynidae) türlerinin ur oluşturma mekanizmaları**

Galip KAŞKAVALCI\*

### **Summary**

#### **The gall formation mechanisms of *Meloidogyne* Goeldi (Tylenchida: Meloidogynidae) species**

A number of physiological and biochemical reactions has been occurred in the plants as a reaction to the root-knot nematode infection. The characteristics and mechanisms of these reactions are necessary to improve our understanding related with the host-parasite relations and finally the resistant varieties to root-knot nematodes.

In this paper, the oesophageal glands which have an important role for root-knot nematodes to produce gall, the host-parasite relations, the mechanisms and anatomy of giant cells formation and the mechanism of host reaction have been considered.

**Key words:** *Meloidogyne* spp., Root-knot nematodes, gall formation mechanisms.

**Anahtar sözcükler:** *Meloidogyne* spp., Kökurnematoqları, ur oluşturma mekanizmaları

### **Giriş**

Bitki paraziti nematodlar, kendi büyümeleri, gelişmeleri ve üremeleri için gerekli olan beslenme ihtiyaçlarına yönelik olarak bitki dokularına bağımlıdırlar. Bitki paraziti nematodların duyarlı bitkilerle evrimleşmiş olan beslenme ilişkileri çok çeşitlilidir (Hussey et al., 1994):

---

\* Adnan Menderes Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, Aydın

Alınış (Received): 24.03.1999

- a) Bitki köklerinin epidermal hücrelerinde ya da köklerin daha iç kesimlerinde bu hücreleri öldürmeksızın stiletlerini kullanarak beslenen ektoparazitler'in beslenme ilişkileri basittir, çok az doku zararına yol açar;
- b) Doku içine özellikle kökler içine giren göç edici endoparazitler'in beslenmeleri sonucunda genelde önemli zararlar oluşur;
- c) Bitki hücrelerini önemli ölçüde özelleşmiş beslenme alanlarına dönüştüren kalıcı endoparazitler konukçuları ile çok gelişmiş kompleks ilişkiler oluşturmaktadır.

Kalıcı endoparazitlerden **Meloidogyne** Goeldi (Tylenchida: Meloidogynidae) (Kökurnematomalar) türleri doğanın en başarılı parazitleri arasında yer almaktadır, 2000'den fazla bitki türünü parazitleyerek dünya çapında bitki üretiminde büyük bir tehlike oluşturmaktadır (Sasser, 1980). Bitkilerde kökurnematomodun enfeksiyonuna tepki olarak bir dizi biyokimyasal ve fizyolojik reaksiyon ortaya çıkmaktadır. Bu reaksiyonların özellikleri ve mekanizmaları, konukçu-parazit ilişkileri ve sonuçta kökurnematomalarına dayanıklı çeşitlere yönelik anlayışımızı geliştirmek gereklidir.

Bu derlemede, kökurnematomalarının ur oluşturmalarında önemli bir yere sahip olan ösofagal bezleri, konukçu-parazit ilişkileri, dev hücrelerin oluşum mekanizmaları ve anatomisi ile konukçunun tepki mekanizmasının hangi fizyolojik olay ve etmenlerden kaynaklandığı üzerinde durulmuştur.

### Nematod ösofagal bezleri

Bitki parazitizmine yönelik olarak nematodların gerçekleştirdikleri uyumlar;

- a) Ösofagus'un morfolojik ve fizyolojik modifikasyonları, b) Hücre duvarlarını penetre etme ve hücrelerden beslenmek için kullanılan dışarı çıkıp-girebilen bir stilet'in gelişimi ile ilişkilidir (Bird, 1971).

Nematodların bitkiler ile ilişkilerini düzenlemek için, ösofagal bezlerde bioaktif moleküller sentez edilir ve bunlar nematodon stileti aracılığıyla salınır. Bu stilet salgıları; 1) Nematodon yumurtadan çıkışında; 2) Nematodon bitki dokusuna giriş ve göç edişinde; 3) Bitki hücrelerinin beslenme alanları olarak değiştirilmesi ve korunmasında; 4) Beslenme tüplerinin oluşumunda; 5) Nematodon besin alınımını kolaylaştırmak için konukçu hücre içeriklerinin sindirilmesinde işlev görür (Maggenti, 1987).

#### a) Ösofagal bezlerin morfolojisi

**Meloidogyne** türlerinin ikinci dönem larvaları, ösofagus'un basal bulbus'unda biri dorsalde diğer ikisi subventral olan üç büyük ve kompleks bez

hücresına sahiptir. Bu bezlerde, salgı proteinleri sentez edilmekte ve membrana bağlanmış salgı granülleri halinde ayrılmaktadır. Her bir ösofagal bez, barsağın anterior ucu üzerine binmiştir ve çıkıntılı, geniş loblu bir nükleus, golgi cisimcikleri, endoplazmik retikulum, salgı granül ve hücrelerinin organellerini içermektedir (Hussey et al., 1994).

Dorsal bez hücresi, stilet yumrularının yakınında ösofagus içinde salgı granülleri için toplama deposu olan bir dorsal bez kabarcığı (ampulla) ile sonuçlanacak şekilde metacorpus içinden öne doğru uzanan uzun sitoplazmik uzantıya sahiptir. Buna karşın, subventral bez hücreleri, metacorpus'taki pompalama çemberinin kaidesindeki kabarcıklarda sonuçlanan kısa sitoplazmik uzantılara sahiptirler (Hussey et al., 1994).

### **b) Parazitizm esnasında ösofagal bezlerdeki değişimeler**

**Meloidogyne** türlerinin parazitik gelişmesi süresince, ösofagal bezler ve salgı granülleri farklı morfolojik değişiklikler geçirirler. İlkinci dönem larvalar konukçu dokuları ile beslenme ilişkisi kurduğu anda dorsal bez boyutça büyürken subventral bezler küçülür. Parazitik ikinci dönem larvalarda ve ergin dişilerde subventral bezlerdeki salgı granülleri azalıp, küçülmektedir. Larvaların köklere girişinden sonra, salgı granülleri dorsal bez hücrende oluşur ve kendi kabarcığında birikir (Wyss et al., 1992).

Ergin dişilerde, subventral bez boyutça küçülürken, dorsal bez baskın hale gelir. **Meloidogyne** türlerinde parazitizm süresince ösofagal bez morfolojisi, salgı granül morfolojisi ve salgı antijenlerindeki değişiklikler, yaşam çemberinin farklı devrelerinde ösofagal bezler ve salgıların değişen rolünü gösterir (Bird, 1971, Hussey et al., 1994).

### **Konukçu-parazit ilişkileri**

#### **a) Kökurnematoqlarının bitkiye cezbedilmesi ve girişleri**

Yumurta açılmadan önce **Meloidogyne** türlerinin yaşam çemberi bitkiler tarafından etkilenebilir. Yumurtalar genellikle urlu köklerin yüzeylerinde veya jelatinsel matrix içinde depo edilir. Embriogenesis sonrası, bitkiler tarafından etkilenebilen birinci dönem bireyler, yumurta içinde gömlek değiştirerek, ikinci döneme geçer. Yumurtanın açılması, bitki köklerinden herhangi bir uyarı olmaksızın genellikle kendiliğinden, bazen de kök salgılarının uyarısı ile olur (Viglierchio and Lownsbery, 1960).

Yaşam çemberini devam ettirmek için, ikinci dönem genç larvalar ilk önce yumurta kümelerini terkeder ve yakınındaki urlu kökleri enfekte eder ya da duyarlı

bitkilerin yeni köklerine yerleşirler. İkinci dönem genç larvalar, kök dokusu dışında toprakta serbestçe hareket eden ve bir konukçuya girip, hastalık durumu oluşturmak için gerekli özelliklere sahip olduğu dönem olan enfektif devreyi oluşturan tek dönemdir. Larvalar toprakta uyuşuk halde oldukça uzun bir süre yaşamalarını sürdürürse de sınırlı olan besin rezervlerinin tükenmesi enfeksiyon yeteneklerini düşürür. En büyük besin rezervi kaybı toprakta göç etme esnasında çıkmaktadır. Bu yüzden, ikinci dönem bireyler uyarıları algılayarak besin rezervlerini korumakta ve patojenik potansiyellerini artırmaktadırlar (Van Gundy et al., 1967).

**Meloidogyne** türlerinin ikinci dönem larvaları kökleri tesadüfi gezinmelerle bulmamakta, bitki köklerinden yayılan uyarıcılarla yönelmektedirler (Prot, 1980). Bu larvalar, köklerin tam yerini bulmak için kemoreseptör olarak görev yapan iyi gelişmiş, sinirleri güçlendirilmiş cephalik duyu organına (amphid) sahiptir. Bu duyu organlarının köklerin yerini bulmadaki tam rolü ve farklı cephalik duyu organlarının özelleşmiş olarak etkileyen kimyasal ajanlar bilinmemektedir (Hussey, 1985).

İkinci dönem larvaların bitki köklerine cezbedilmesi uzak ( $>10\text{cm}$ ) veya kısa mesafelere çekicilik olarak ayrılmaktadır. Örneğin, **Meloidogyne** türlerinin ikinci dönem larvaları 10 günde konukçu bölgelerine dikey olarak 25 cm kadar cezbedilip, göç edebilmektedir (Prot, 1980).

Farklı çekiciler farklı nematod türleri tarafından algılanmaktadır. Örneğin, **Meloidogyne** türlerinin larvaları **Pratylenchus pratensis** ve **Rotylenchus multicinctus** ile bir arada olduklarıda, kökurnematoqları kök ucu yakınlarında toplanmışlardır ve diğer iki tür bu bölgeden uzaklaşmıştır (Linford, 1939). Weiser (1955), domates köklerinde bulunan **M. hapla** ile yaptığı çalışmalarda, köklerin uçtan itibaren 3 ile 8 mm'lik kısmının cezbedicilerin salgılanma yeri olduğunu bulmuştur.

İkinci dönem larvalar, esas itibariyle, köklere doğrudan kök başlığının arkasından giriş yaparlar. Ancak, lateral köklerin çıktıığı noktalardan ve ergin dişileri çevreleyen urlu dokudan da giriş yapmaktadır. Bir larvanın giriş yeri, köke girecek olan diğer larvalar için çekici bir bölge haline gelebilmektedir (Godfrey and Oliveira, 1932).

Farklı **Meloidogyne** türleri larvalarının köklerin yerini bulma ve işgal etme yetenekleri farklılık gösterir. Baskıcı **M. javanica** türünün larvaları tütin köklerini bulma ve enfekte etmede **M. incognita** ve **M. arenaria** türlerinin larvalarından daha erken ve hızlıdır. Bu durum **M. javanica**'nın tütinde fazla zarar yapmasını kısmen açıklamaktadır (Arens et al., 1981).

### b) Kökurnematoqlarının beslenmesi

Larvalar, kök başlığının arkasından giriş yaptıktan sonra hücre farklılaşma bölgelerine doğru korteks'de hücreler arasında göç ederler. Bu göç faaliyeti kortikal

hücrelerin orta lamel boyunca ayrılmasına, bazen de patlamasına neden olmaktadır (Endo and Wergin, 1973).

Kök içinde kısa bir mesafe göç ettikten sonra, vaskular dokunun çevresindeki başlarıyla ve kökün uzun eksenine paralel olarak korteks'deki vücutlarının geri kalan kısımlarıyla farklılaşma bölgesindeki kortikal dokuda sabit hale gelirler. Larvalar 5 ile 7 hücreye, **Dev Hücreler** denilen çok nükleuslu, özelleşmiş beslenme alanları haline dönüştürmek için stilet salgılarını enjekte ederler. Doku bozulması nematodun etrafındaki bir kaç hücreyle sınırlanmaktadır (Hussey, 1985).

### **Dev hücreler ve urlar**

**Meloidogyne** türlerinin larvaları pek çok bitkinin köklerine giriş yaparsa da, duyarlı bitkiler larvaların beslenmesine karşılık verirler ve morfolojik, fizyolojik değişikliklere yol açar. Bu değişiklikler arasında en önemlisi **Dev Hücreler** denilen, özenle hazırlanmış kalıcı beslenme alanlarının gelişmesidir (Bird, 1962). Dev hücreler, **Meloidogyne** türlerinin beslenmesi ile duyarlı konukçularda teşvik edilen ve korunan yüksek derecede özelleşmiş hücresel uyumlardır. Larvalar, bu eşsiz konukçu tepkisi olmaksızın normal olarak gelişmezler. Bu yüzden dev hücrelerin oluşumu, başarılı bir konukçu-parazit ilişkisi için gereklidir. Dev hücre oluşumu herhangi bir parazitin bitki dokusunda neden olduğu en karmaşık tepkilerdendir. Bu hücreler hücre bölünmesinden (**Cytokinesis**) farklı tekrar eden çekirdek bölünmelerine (**Karyokinesis**) uğrar (Huang, 1985).

Dev hücrelerin gelişmesi için tercih edilen dokular asıl floem ya da komşu parankimadır. Yalnız, bir kez bu dokulara yerleşirler ve her bir larva 5 ile 6 hücre üzerinde beslenmeye başlar. Bu hücreler, larvaların gelişmelerini devam ettirmek için besin elde ettiği, özenle hazırlanmış besleyici dev hücreler haline dönüştürülür. Eğer, larva kökte bir dev hücre tepkisine yol açamaz ise ya açıktan ölü ya da eğer yeterli besin rezervi var ise o kökün dışına göç ederek bir başka köke yerleşir (Hussey, 1985).

Dev hücrelerin oluşumu ile aynı anda, nematodun ve beslenme alanının etrafındaki kök dokuları, **Meloidogyne** türlerinin enfeksiyonları ile ilişkili karakteristik kök urlarına yol açarak **hyperplazi** (hücre sayısının artması)'a ve **hypertrofi** (hücre büyümesi)'ye neden olur (Jones and Payne, 1978). Urlar, larva girişinden sonraki 1-2 günde gelişir ve ilk simptomlar gözlenir. Duyarlı bir bitkide, ur büyülüğu, dokudaki nematod sayısı ile ilişkilidir (Dropkin, 1954). Ur büyülüğu bitki türleri arasında da farklılık gösterir. Pek çok **Meloidogyne** türü tarafından teşvik edilen urlar morfolojik olarak benzerdir. Ancak, **M. hapla**'nın teşvik ettiği urlar, diğer **Meloidogyne** türlerinin uyardığı urlardan daha küçüktür (Hussey, 1985).

### a) Dev hücre oluşum mekanizmaları

Dev hücrelerin oluşum mekanizmalarına ilişkin birbirine karşı çıkan çok sayıda görüş vardır:

- Davide and Triantaphyllou (1967)'nun bildirdiğine göre, 1898 yılında Beille, dev hücre oluşumunun hücre duvarı erimesi ve sonra komşu hücreler arasında sitoplazmik beslenme ile ilgili olduğunu öne sürmüştür.

Işık Mikroskopu (LM) ile hücre duvarı yıkımının açık teşhisi güç iken, Transmisyon (TEM) ve Scanning (SEM) Elektron Mikroskopları bu görevi rahatlıkla yapabilecek sistemlerdir. **Meloidogyne** türleri tarafından teşvik edilen dev hücreler için hücre duvarı erimeleri yoğun ve detaylı araştırmalara rağmen son tekniklerle gösterilememiştir (Huang, 1985).

---

**Meloidogyne** türleri tarafından teşvik edilen mekanizmaya çok belirgin zıtlıkta, hücre duvarını yıkma ilişkin önemli bir bulgu, TEM ve SEM aracılığıyla **Heterodera** spp., **Nacobbus aberrans**, **Rotylenchus reniformis** ve **Longidorus apulus** gibi diğer türlerce konukça bitkilerde teşvik edilen synchitia içinde elde edilmiştir (Huang, 1985).

- Beille'nin iddiasından sadece 12 yıl sonra, 1910 yılında Némcic, kökurnematomu tarafından uyarılan dev bir hücrenin nükleusunun yeni bir hücre duvarı oluşturmadan bölündüğünü gözlemlemiştir (Christie, 1936).

- Huang and Maggenti (1969), **M. javanica** ile bulaşık **Vicia faba** L.'daki dev hücrelerin metafaz kromozom sayılarının geometrik dizi halinde 24, 48, 96, 192 ve 384 olarak devam ettiğini göstermişlerdir. Bu yüzden dev hücrelerin, büyük olasılıkla cytokinesis olmaksızın tekrarlanan iç mitoz ile olduğunu iddia etmişlerdir. Dev hücrelerin oluşumunda sitoplazmik birleşmenin ilişkisinin olası olmadığını varsayımlar, ayrıca bir aritmetik diziyi izleyen kromozom sayılarını bulmayı ummuşlardır.

- Bird (1972), dev hücre nükleuslarının fotomikrotik DNA ölçümlerinin değişken olduğunu ve ploidy zincirine uygun olmadığını bulmuş, dev hücrelerin, hücre birleşmesiyle ilişkili olduğunu bildirmiştir.

- Bird (1973), **M. javanica** ile bulaşık **V. faba**'daki dev hücrelerin kromozom sayılarını tekrar incelemiştir. Huang and Maggenti (1969) tarafından elde edilen ploidy düzenine uyan sayıyı elde edememiş ve faz-kontrast mikroskop ile dev hücrelerdeki hücre duvarı dağılımını ve hücre birleşmesinin değişik devrelerini bildirmiştir. Bu yüzden dev hücre oluşumu süreciyle duvar yıkamasının ilişkili olduğunu ortaya koymuştur.

- Rohde and Mc Clure (1975), pamuk fidelerini 24 saat ***M. incognita*** ile enfekte etmişler ve sonra bulaşık bitkileri  $^3\text{H}$ -methyl-thymidine içeren bir besin solusyonuna bırakmışlardır. Autoradyografi kullanarak, etiketlenmiş besin solüsyonuna maruz bırakma bittikten sonraki 24 saat köklerde etiketlenmemiş 2 nükleuslu hücreler saptamışlardır. Ayrıca, enfektif bir larvanın başının yakınındaki bir duvar deligine benzer görüntü, hücre duvarının dağılmasına ait bulgu olarak kaydedilmiştir. Böylece, dev hücrelerin, aynı anda komşu hücreler arasında hücre duvari dağılmasıyla sonuçlanan sitoplazmik birleşmeye de oluşturabileceğini bildirmiştirlerdir.

- Son 20 yıldaki EM teknikleri ile elde edilen deneysel bulgular, dev hücre oluşumunun, hücre duvari erimesi ve sonradan sitoplazmik birleşmeye ilişkin hipotezini çürütmektedir. ***M. incognita*** ve ***M. javanica*** tarafından uyarılan ***Impatiens balsamina***'nın dev hücrelerindeki EM ve LM çalışmalarında Jones and Payne (1978), dev hücre oluşumuna başlamadan ilk 72 saatte hücre duvari erimesine ait herhangi bir bulguya saptayamamışlardır. Aksine, onların çalışmaları, Huang and Maggenti (1969)'nin gözlemlerini doğrulamaktadır.

- Jones and Dropkin (1976), bir dev hücrenin iç yüzeyini, SEM ile inceledikleri çalışmalarında, ***M. incognita*** ile bulaşık ***I. balsamina***'nın dev hücre duvarlarında delik olmadığını açık bir şekilde göstermiştir. Bu delik olmaması olayı, dev hücre oluşumunda hücre duvari erimesinin ilgisinin olmadığını çok güçlü bir bulgusudur. Benzer araştırmalar, cyst nematodlarıyla bulaşık soya fasulyesi ve tütün, ayrıca, ***Nacobbus aberrans*** ile bulaşık domates synchtia'larındaki hücre deliklerini açık bir şekilde göstermişlerdir (Jones and Dropkin, 1975).

### b) Dev hücrelerin anatomisi

Dev hücreler kendilerinin gelişimsel "Yaş"ı ile anatomik olarak değişmektedir. ***I. balsamina***'nın ***M. javanica*** ile bulaştırmasından 24 saat sonra köklerinde nükleus bölünmeleri, nematodon başından itibaren iki hücre katmanı yukarısındaki parankima hücrelerinde saptanmıştır. Normal koşullarda, vascular parankima nadiren mitoz geçirdiği için, nükleus bölünmeleri tahminen nematod tarafından uyarılmaktadır. Bu bölünmeler dev hücre başlangıcının farkedilen ilk işaretleri olarak kabul edilmektedir. Genç bir dev hücrenin çift nükleusu, sonraki çekirdek bölünmeleri olmadan hızlı, eş zamanlı bölünmeler geçirir. Böylece 48 saatlik enfeksiyonda 8 nükleuslu dev hücreler oluşabilir. Bir dev hücre içindeki nükleuslar büyülüklük ve şekil açısından değişkendir (Jones and Payne, 1978).

### Konukçu tepkisinin mekanizması

#### a) Bitki gelişim regülatörleri

Bitki gelişim regülatörlerinden hücre gelişimini uyaran Auxin'ler ve hücre bölünmesini uyaran Cytokinin'ler ***Meloidogyne*** türleri tarafından oluşturulan dev

hücreler ve urlar açısından incelenmiştir (Hussey, 1985). Auxinler kökurnematomalarının neden olduğu urlarda teşhis edilmiştir ve çoğunlukla, nematod bulaşık dokularda ursuz dokulardakinden daha yüksek auxin konsantrasyonları oluşmaktadır (Setty and Wheeler, 1968). Aynı şekilde, Cytokinin seviyesi, **Meloidogyne** türleriyle bulaşık bitkilerde artabilmekte ve bulaşık olmayan bitkilerde dayanıklı bitkilerden daha yüksek olmaktadır. Tek başına Auxin veya Cytokinin ve her ikisinin kombinasyonu kökurnematomaduna dayanıklı bitkilere dışarıdan ilave edildiğinde, dayanıklılık tepkisi tersine çevrilmiş ve bitkiler **Meloidogyne** türlerinin enfeksiyonuna duyarlı hale gelmiştir (Hussey, 1985).

Aynı şekilde, Auxin'ler ve Cytokinin'ler **Meloidogyne** türleri farklı devrelerinde de teşhis edilmiştir. Auxin'ler **M. hapla**'nın yumurta kümeleri ve larvalarında, **M. javanica** ve **M. incognita**'nın yumurta kümelerinde; Cytokinin'ler **M. incognita**'nın ergin dişileri, larvaları ve yumurta kümelerinde bulunmuştur. Ayrıca, **M. javanica**'nın larvaları tarafından da Cytokinin benzeri maddelerin salgılığı bildirilmiştir (Hussey, 1985).

### b) Besin maddeleri

**Meloidogyne** türlerinin enfeksiyonu, bitkideki besin maddelerinin alınımı ve dolaşımını olumsuz olarak etkilemektedir. **M. incognita** ile bulaşık domates köklerinde besin alınımını inceleyen Hunter (1958), hastalıklı bitkilerin yapraklarında N, P, K, Ca, Mg ve Fe içeriklerinin değişmemesine rağmen yaprakların klorotik olduğunu bulmuştur. Ayrıca, bulaşık bitkilerin kökleri bulaşık olmayanlara göre, daha fazla N, P, K ve Mg içermektedirler. Bulaşık köklerde besin birikimi: 1) Kök absorbsiyonu artışından; 2) Yapraklara iletiminin zarar görmesinden; 3) Sürgünlerden köklere besinlerin hareket etmesinden kaynaklanabilir (Hunter, 1958).

Hussey (1985)'e göre, Bergeson (1966), bölünmüş kök denemelerinde **M. incognita** ile bulaşık domates bitkilerini incelemiş ve N ve K'un bölünmüş kök sisteminin gübrelenmemiş kök yarısında arttığını bularak, bu besin elementlerinin enfeksiyon bölgesine gittiğini göstermiştir.

### c) Baskı altına alınmış kök gelişimi

Kök dallanması ve kök uzamasının hızı, nematod enfeksiyonuyla baskı altına alınmaktadır. Bulaşık bitkilerin besin alınımı ve gelişmesinin baskı altına alınmasının sebebi, kök sisteminin azalmasıdır. **Meloidogyne** türlerinin larvalarının saldırıldığı kök uçlarının gelişiminin engellenmesi çoğunlukla geçicidir. Kök uçlarının gelişiminin yeniden başlaması ve ur oluşumu, sürgün gelişimini baskı altında tutma ile sonuçlanmaktadır. Düşük enfeksiyon seviyesinde çoğunlukla bitki gelişimi uyarılırken, yüksek nematod yoğunlığında bitki gelişimi ile verimi baskı altına alınmaktadır (Hussey, 1985).

Kök gelişiminin geçici engellenmesi kök uçlarında üretilen sitokinin ve giberellin sentezini yarıda bırakmaktadır. Bitki köklerinde **Meloidogyne** türlerinin yol açtığı zarar, bitkinin fizyolojisi üzerinde önemli bir etkiye sahiptir. Sonuçta, bu nematodlar bitkinin rekoltesini olumsuz yönde etkileyen sürgün ve kökler arasındaki maddelerin yer değiştirme yolunda doğrudan veya dolaylı bir etkide bulunmaktadır (Hussey, 1985).

## Sonuç

Kökurnematoqlarınca teşvik edilen dev hücreler yaklaşık bir yüzyıl önce keşfedilmiştir. Bununla beraber, çok nükleuslu hücreler ve nematodlarla onların birbirleriyle zorunlu ilişkilerinin detaylı çalışmaları sadece son 30 yıldır yapılmaktadır. Gelişmiş EM kullanımıyla, bu hücrelerin ultrastrüktürleri hakkında son 20 yıl içinde pek çok şey öğrenilmiştir. Ayrıca, histokimyasal ve autoradyografikal araştırmalarda, kimyasal ve enzimatik unsurlarla ilgili önemli kalitatif veri toplanmıştır. Son sitolojik bulgu, dev hücrelerin sonraki hücre bölünmesi olmaksızın tekrarlanan endomitozlar ile olduğu ve onların esas itibariyle nematoda besinleri geçiren transfer hücreleri olduğunu ileri sürmektedir. Bununla beraber daha güvenli genelleştirme yapılmadan önce şu iki konu üzerinde ilave bilgiye gereksinim duyulmaktadır (Huang, 1985):

1. Modern EM kullanımları ile, dev hücre oluşum yöntemini doğrulamak için daha fazla bitki-nematod kombinasyonları incelenmelidir.
2. Dev hücrelerin fizyolojisi konusunda, şu anda düşünülmüş olan “**Dev**” transfer hücresine ilişkin doğrudan deneysel kanıt sağlamak zorundadır. Nematod içindeki metabolitlerin yanısıra, gelişmekte olan dev hücreler içindeki metabolitlerin de saptanabileceği ultra mikro analitik tekniklere büyük ihtiyaç duyulmaktadır.

Dev hücreler, duyarlı konukçularda sadece **Meloidogyne** türlerinin beslenme aktiviteleri ile teşvik edilir ve korunur. Kökurnematoqlarının stilet salgıları, doğrudan ya da dolaylı olarak protein sentezini, nükleus bölünmesini, hücre gelişimini ve farklılaşmasını ve hücre duvarı sentezini etkileyen özel konukçu genlerini düzenlemektedir. **Meloidogyne** türlerinin stilet salgılarının ve onları kodlayan genlerin özelliklerini, bitki parazitizmindeki kökurnematoqlarıyla ilişkili düzenleme mekanizmalarını ve moleküler bulguları daha iyi bir şekilde anlamamıza yönlendirecek ve bu patojenler tarafından oluşturulan bitki zararını sınırlamak için özelleşmiş hedef takiklerini geliştirecek yeni bilgileri sağlayacaktır (Hussey et al., 1994).

## Özet

Bitkilerde kökurnematozu enfeksiyonuna tepki olarak bir dizi biyokimyasal ve fizyolojik reaksiyonlar ortaya çıkmaktadır. Bu reaksiyonların özellikleri ve mekanizmaları, konukçu-parazit ilişkileri ve sonuçta kökurnematozlarına dayanıklı çeşitli yönelik anlayışımızı geliştirmek için gereklidir.

Bu makalede, kökurnematozlarının ur oluşturmalarında önemli bir yere sahip olan ösöfagal bezleri, konukçu-parazit ilişkileri, dev hücrelerin oluşum mekanizmaları ve anatomisi ile konukçunun tepki mekanizması üzerinde durulmuştur.

## Literatür

- Arens, M. L., J. R. Rich and D. W. Dickson, 1981. Comparative studies on root invasion, root galling, and fecundity of three *Meloidogyne* spp. on a susceptible tobacco cultivar. **J. Nematol.**, **13**: 201-205.
- Bird, A. F., 1962. The inducement of giant-cells by *Meloidogyne javanica*. **Nematologica**, **8**: 1.
- Bird, A. F., 1971. Specialized adaptations of nematodes to parasitism. (in Plant Parasitic Nematodes, Vol. II. Edits. B. M. Zuckerman, W. F. Mai and R. A. Rohde) Academic Press, New York.
- Bird, A. F., 1972. Quantitative studies on the growth of syncytia induced in plants by root-knot nematodes. **Int. J. Parasitol.**, **2**: 431-432.
- Bird, A. F., 1973. Observations on chromosomes and nucleoli in syncytia induced by *Meloidogyne javanica*. **Physiol. Plant Pathol.**, **3**: 387-391.
- Christie, J., 1936. The development of root-knot nematode galls. **Phytopathology**, **26**: 1-22.
- Davide, R. G. and A. C. Triantaphyllou, 1967. Influence of the environment on development and sex differentiation of root-knot nematodes. I. Effect of infection density, age of the host plant and soil temperature. **Nematologica**, **13**: 102-110.
- Dropkin, V. H., 1954. Infectivity and gall size in tomato and cucumber seedlings infected with *Meloidogyne incognita* var. *acrita* (root-knot nematode). **Phytopathology**, **44**: 43-49.
- Endo, B. Y. and W. P. Wergin, 1973. Ultrastructural investigation of clover roots during early stages of infection by the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita acrita*. **Protoplasma**, **78**: 365-379.
- Godfrey, G. H. and J. Oliveira, 1932. The development of the root-knot nematode in relation to root tissue of pineapple and cowpea. **Phytopathology**, **22**: 325-348.
- Huang, C. S. and A. R. Maggenti, 1969. Mitotic aberrations and nuclear changes of developing giant cells in *Vicia faba* caused by root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. **Phytopathology**, **59**: 447-455.
- Huang, C. S., 1985. Formation, anatomy and physiology of giant-cells induced by root-knot nematodes. (in An Advanced Treatise on *Meloidogyne*. Volume I. Biology and Control. Edits. J. N. Sasser and C. C. Carters) N. C. State University Graphics, Raleigh, 157-161 pp.

- Hunter, A. H., 1958. Nutrient absorption and translocation of phosphorus as influenced by the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita acrita*). *Soil Sci.*, **86**: 245-250.
- Hussey, R. S., 1985. Host-parasite relationships and associated physiological changes. (in An Advanced Treatise on *Meloidogyne*. Volume I. Biology and Control. Edits. J. N. Sasser and C. C. Carter) N. C. State University Graphics, Raleigh, 143-150 pp.
- Hussey, R. S., E. L. Davis and C. Ray, 1994. *Meloidogyne* stylet secretions. (in Advances in Molecular Plant Nematology. Edits. F. Lamberti et al.) Plenum Press, New York, 233-249 pp.
- Jones, G. K. and V. H. Dropkin, 1975. Scanning electron microscopy of syncytial transfer cells induced in roots by cyst nematodes. *Physiol. Plant Pathol.*, **7**: 259-263.
- Jones, G. K. and V. H. Dropkin, 1976. Scanning electron microscopy of nematode induced giant transfer cells. *Cytobios*, **15**: 149-161.
- Jones, M. G. K. and H. L. Payne, 1978. Early stages of nematode -induced giant-cell formation in roots of *Impatiens balsamina*. *J. Nematol.*, **10**: 70.
- Linford, M. B., 1939. Attractiveness of roots and excised shoot tissues to certain nematodes. *Proc Helminthol. Soc. Wash.*, **6**: 11-18.
- Maggenti, A. R., 1987. Adaptive biology of nematode parasites. (in Vistas on Nematology. Edits. J. A. Veech and D. W. Dickson) Society of Nematologists, Hyattsville.
- Prot, J. C., 1980. Migration of plant parasitic nematodes towards plant roots. *Rev. Nematol.*, **3**: 305-318.
- Rohde, R. A. and M. A. Mc Clure, 1975. Autoradiography of developing syncitia in cotton roots infected with *Meloidogyne incognita*. *J. Nematol.*, **7**: 64-69.
- Sasser, J. N., 1980. Root-knot nematodes: a global menace to crop production. *Plant Dis.*, **64**: 36.
- Setty, K. G. G. and A. W. Wheeler, 1968. Growth substances in roots of tomato infected with root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Ann. Appl. Biol.*, **61**: 498-501.
- Van Gundy, S. D., A. F. Bird and H. R. Wallace, 1967. Aging and starvation in larvae of *Meloidogyne javanica* and *Tylenchulus semipenetrans*. *Phytopathology*, **57**: 559-571.
- Viglierchio, D. R. and B. F. Lownsbery, 1960. The hatching response of *Meloidogyne* species to emanations from the roots of germinating tomatoes. *Nematologica*, **5**: 153-157.
- Weiser, W., 1955. The attractiviness of plants to larvae of root-knot nematodes. I. The effect of tomato seedlings and excised roots on *Meloidogyne hapla* Chitwood. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, **23**: 59-64.
- Wyss, U., F. M. W. Grundler and A. Munch, 1992. Observations on the behaviour of second-stage juveniles of *Meloidogyne incognita* in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Nematologica*, **38**: 98.