

## **Domateste kök-ur nematodları (*Meloidogyne* spp.)'na dayanıklılık: *Mi* geni ve virulent popülasyon oluşumu\***

Gökhan AYDINLI<sup>1\*\*</sup>

<sup>1</sup> Bozok Üniversitesi, Tarım ve Doğa Bilimleri Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, Yozgat

Alınış Tarihi: 7 Temmuz 2015 Kabul Tarihi: 28 Ekim 2015

### **Öz**

Kök-ur nematodları (*Meloidogyne* spp.) domateste ciddi verim kayıplarına neden olan en önemli tarımsal zararlılardan biridir. Dayanımlı domates çeşitleri hem geleneksel hem de organik tarımda yaygın olarak kullanılmaktadır. Domateste, kök-ur nematodunun en yaygın 3 türüne (*Meloidogyne arenaria*, *Meloidogyne incognita*, *Meloidogyne javanica*) dayanıklılık *Mi-1* geni tarafından kontrol edilmektedir. Bununla birlikte, *Mi-1* geninin etkinliğini sınırlandıran başlıca iki faktör bulunmaktadır: yüksek toprak sıcaklığı ve dayanıklılığı kıran (virulent) popülasyonların görülmesi. Bu popülasyonlar ya doğal olarak ya da *Mi-1* geni taşıyan domates çeşitlerinin uzun süre yetiştirilmesiyle seleksiyon sonucunda ortaya çıkabilmektedir. Bu derlemede, *Mi-1* geni ve virulent popülasyon oluşumu yanı sıra dayanıklılığın sürekliliğini sağlamak ve virulent popülasyon oluşumunu engellenmek için gerekli bazı stratejiler hakkındaki bilgiler özetlenerek verilmiştir.

**Anahtar Kelimeler:** *Mi* geni, Dayanımlılık, Kök-ur nematodu, Domates, Virulent

## **Resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in tomato: *Mi* gene and occurrence of virulent populations**

### **Abstract**

Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) are one of the most important agricultural pests that cause serious yield losses in tomato. Resistant tomato cultivars have commonly been used in both conventional and organic agriculture. In tomato, resistance to three most prevalent species of root-knot nematode, *Meloidogyne arenaria*, *Meloidogyne incognita*, *Meloidogyne javanica*, is controlled by the *Mi-1* gene. However, there are two major limiting factors for efficiency of *Mi-1* gene: High

\* Makalenin özeti, 2. İç Anadolu Bölgesi Tarım ve Gıda Kongresi bildiri kitapçığında özet olarak yer almıştır.

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

soil temperature and occurrence of resistance-breaking (virulent) populations. These populations can emerge either naturally or after repeated exposure on tomatoes with *Mi-1* gene. This review summarizes information on some strategies to prevent the emergence of virulent populations and to preserve the durability of plant resistance to *Mi-1* gene.

**Keywords:** *Mi* gene, Resistance, Root-knot nematode, Tomato, Virulent

## 1. Giriş

Dünyada ve Türkiye’de en fazla üretimi ve tüketimi yapılan sebzelerin başında domates (*Solanum lycopersicum* L.) gelmektedir. Solanaceae familyasına ait bu bitkinin orijini Güney Amerika olup, halen bitkinin yabani akrabalarının doğal yayılışı bu yerlerde görülmektedir (Kaya, 2012). İçerdiği antioksidan aktivitesi yüksek bileşikler domatesin insan beslenmesindeki önemini artırmaktadır. Domates ve domates ürünleri özellikle likopenin temel kaynağıdır (Sekin vd., 2005). Bu lipofilik bileşik sayesinde, yüksek miktarda domates ürünleri tüketen insanlarda başta prostat kanseri olmak üzere bazı kanser türlerinin oluşma riskinin azaldığı bildirilmektedir (Çapanoğlu ve Boyacıoğlu, 2010).

Ticarete en fazla konu olan sebzelerin başında gelen domatesin ana zararlılarından birisi de kök-ur nematodları (*Meloidogyne* spp.)’dir. Şu ana kadar 90’dan fazla türü tespit edilmiş olan kök-ur nematodları’nın dünya üzerinde en fazla yayılış gösteren türleri *Meloidogyne incognita* Kofoid and White, *Meloidogyne arenaria* Neal, *Meloidogyne javanica* Treub ve *Meloidogyne* hapla Chitwood türleridir (Hunt ve Handoo, 2009). Bu türler geniş konukçu dizisine sahip olup, domates gibi ekonomik değeri yüksek olan bitkilerin köklerinde beslenmeleri sonucunda “ur” şeklindeki yapılara neden olmaktadır. Bunun sonucu olarak, kök sistemi zarar gören bitkilerin topraktan su ve besin maddesi alımı olumsuz yönde etkilemekte, bitkilerde gelişme yavaşlamakta ve populasyonun yüksek olduğu durumlarda bitkiler tamamen kurumaktadır (Mitkowski ve Abawi, 2003).

Kök-ur nematodlarının yaşamlarını toprak ve bitki dokularının içinde sürdürmeleri nedeniyle, mücadeleleri oldukça zordur. Mücadelesi genel olarak kimyasal kullanımı, kültürel önlemler, biyolojik kontrol ve konukçu bitki dayanıklılığı olmak üzere dört kategoriye ayrılmaktadır (Nyczepir ve Thomas, 2009). Bu yöntemler içerisinde dayanıklı bitkilerin kullanımı özel alet, ekipman ve uygulama tekniği gerektirmemesi, çevre açısından herhangi bir olumsuz etkisinin olmaması ve diğer mücadele yöntemlerine kolayca

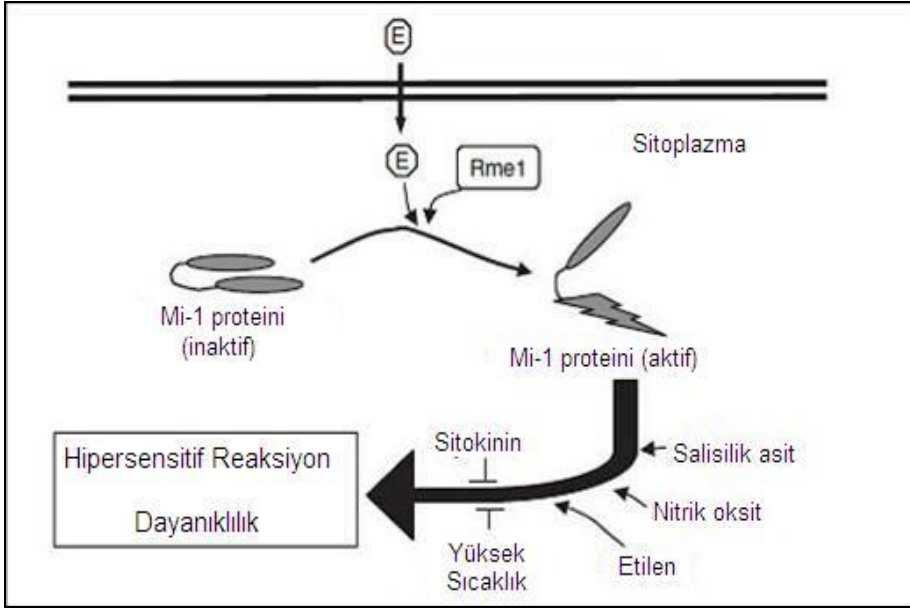
entegre olabilmesi nedeniyle son yıllarda üzerinde en fazla durulan konulardan biri olmuştur (Sorribas vd., 2005; Jacquet vd., 2005; Lopez-Perez vd., 2006; Cortada vd., 2008; 2009; Verdejo-Lucas vd., 2009; Devran vd., 2010). Günümüzde kök-ur nematodlarına karşı dayanıklılık sağlayan *Mi* geni taşıyan ticari domates çeşit ve anaçlarının kullanımı oldukça yaygındır (Lopez-Perez vd., 2006). Fakat kök-ur nematodu ile mücadelenin en önemli bileşenlerinden birisi olan dayanıklı domates bitkilerin kullanımını tehdit eden bazı hususlar vardır. Bunların başında, dayanıklılığı kırabilen virülent popülasyonlar gelmektedir. Bu çalışmada, dayanıklı *Mi-1* geni ve bunu kırabilme yeteneğinde olan virulent popülasyon oluşumu ile mücadelesi hakkındaki güncel bilgiler derlenerek verilmiştir.

## 2. *Mi-1* Dayanıklılık Geni

Domateste kök-ur nematoduna dayanıklılık ilk defa yabancı tür *Solanum peruvianum* L.'da saptanan tek dominant *Mi-1* geninin kültür formu *S. lycopersicum*'ta embriyo kurtarma yoluyla aktarılması ile elde edilmiştir (Smith, 1944). *Mi-1* geninin, domatesin 6. kromozomunun kısa kolu üzerinde bulunduğu belirlenmiştir (Kaloshian vd., 1998). Bu kromozom haritalanmış, *Mi* genine bağlı birçok markör tanımlanmış ve klonlanarak dizilimi belirlenmiştir (Williamson vd., 1994; Milligan vd., 1998). Pek çok bitki dayanıklılık geni gibi NBS (Nucleotide-Binding Site)-LRR (Leucine-Rich Repeat) sınıfının bir üyesi olan bu gen, 1257 aminoasitli bir protein kodlamaktadır (Milligan vd., 1998). *Mi* lokusunda belirlenen *Mi-1* geninin *Mi-1.1*'den *Mi-1.7*e kadar değişen homologları bulunmakla birlikte, bunlardan sadece *Mi-1.2* geni dayanıklılıkla ilgilidir (Seah vd., 2007a). *Mi-1* geni, kök-ur nematodları *M. incognita*, *M. javanica* ve *M. arenaria*'nın yanı sıra patates afidi *Macrosiphum euphorbiae* (Rossi vd., 1998) ve beyaz sinek *Bemisia tabaci*'nin Q (Nombela vd., 2001) ve B (Jiang vd., 2001) biyotiplerine de dayanıklılık sağlamaktadır. Bu bakımdan da birbirinden farklı 3 organizmaya karşı dayanıklılık gösteren ilk bitki genidir (Maleita vd., 2011).

*Mi-1* geni tarafından sağlanan dayanıklılık sistemi, nematodun efektör moleküllerinin konukçu sitoplazması içerisine girişi ile devreye sokulmaktadır. Konukçu dokuda bulunan *Mi* proteinleri, bu efektör molekülleri tanıyarak aktif hale geçmektedir. Ayrıca *Rme1* gibi ilave proteinlerinde nematoda ait proteinleri tanımada ya da *Mi* proteinlerinin aktif hale geçmesinde rol aldıkları düşünülmektedir. *Mi* geni bitkide salisilik asit gibi savunma sinyal yollarını uyarmakta ve dayanıklılığın oluşmasını sağlamaktadır (Şekil 1). *Mi* geni

tarafından sağlanan dayanıklılık hipersensitif reaksiyon olarak ifade edilir. Nematod larvasının köke girişinden sonraki 6 saat içinde nematod başının bulunduğu yerde nekrotik lekeler görülmeye başlar. Konukçu nekrozları larva gelişimine engel olur ve larva 96 saat içinde ölür (Dropkin vd., 1969).



Şekil 1. Domatesteki *Mi* geni tarafından sağlanan dayanıklılık mekanizması (Williamson ve Roberts, 2009).

Günümüzde, kültürü yapılan domates bitkilerinde, kök-ur nematodunun 3 türüne (*M. incognita*, *M. javanica* ve *M. arenaria*) karşı dayanıklılık sağlayan *Mi-1* genine bağlı birden fazla moleküler markör geliştirilmiştir (Williamson vd., 1994; El Mehrach vd., 2005; Seah vd., 2007b). Moleküler markörün kodominant olması, ıslah çalışmalarını kolaylaştırmaktadır. Dayanıklı ve hassas bitkilerin melezlenmesi sonucu elde edilen hatların, fide aşamasında moleküler markörler yardımıyla, *Mi* geni taşıyıp/taşımadıkları hızlı ve güvenli bir şekilde belirlenmektedir (Devran ve Elekçioğlu, 2004). Domates ıslahında başarılı bir şekilde kullanılan moleküler markörler, aynı zamanda genin homozigot mu yoksa heterozigot mu olduğunu belirlemeye yardımcı olmaktadır (Cortada vd., 2008; Maleita vd.,

2011; Devran vd., 2013). Bu moleküler markörlerden REX-1 (Williamson vd., 1994)'in virüse dayanıklılık sağlayan *Ty-1* geni taşıyan bitkilerde hatalı pozitif sonuçlar verdiği bildirilmiştir (El Mehrach vd., 2005; Seah vd., 2007b; Devran vd., 2013). Domates sarı yaprak kıvrıcıklığı virüsü (TYLCV)'ne dayanıklılık sağlayan *Ty-1* geni de 6. kromozom üzerinde bulunmaktadır. Aynı genomik bölgede ve birbirlerine çok yakın olmasından dolayı REX-1 markörünün *Ty-1* geni taşıyan bitkilerde hatalı sonuçlar verdiği tespit edilmiştir (El Mehrach vd., 2005; Devran vd., 2013). Özellikle, *Solanum habrochaites* ve *Solanum chilense* türlerinden gen aktarılarak oluşturulan hibrit domates çeşitlerinde REX-1 markörünün kullanılmaması gerektiği bildirilmiştir (El Mehrach vd., 2005). Bu nedenle, *Ty-1* geni taşıyan domates bitkilerinde kök-ur nematoduna dayanıklılığı tespit etmek için PMi12 ve Mi23 markörleri geliştirilmiştir (El Mehrach vd., 2005; Seah vd., 2007b). Devran vd. (2013) tarafından bu üç moleküler markörün etkinliğini kıyaslamak için yürütülen çalışmada, virüse dayanıklı gen taşıyan bazı domates genotiplerinde REX markörünün diğer ikisinden farklı sonuçlar verdiği belirlenmiştir. Diğer iki markörün birbiri ile uyumlu sonuçlar vermesinin yanı sıra domates genotipinden bazılarında PMi12 markörünün istenmeyen ilave bantlar verebildiği ifade edilmiştir. Bu itibarla, Mi23 markörü tutarlı sonuçların elde edilmiş olması ve herhangi bir enzim ile muamele edilmesine gerek duyulmadan kolay ve hızlı bir şekilde uygulanabilmesinden dolayı yaygın şekilde kullanılmaktadır (Cortada vd., 2008; Özarslandan vd., 2010; Maleita vd., 2011; Devran ve Söğüt, 2014).

Kök-ur nematodlarına karşı domateste dayanıklı çeşitlerin kullanımını sınırlayan önemli faktörlerden birisi sıcaklıktır. Özellikle tek gen dayanıklılığı gösteren bitkilerde, dayanıklılığın ifadesi sıcaklığa göre değişebilmekte ve etkinliğini yitirebilmektedir. Domatesteki *Mi* geninin 28°C'nin üzerinde etkinliğinin azaldığı belirlenmiştir (Dropkin, 1969). Dayanıklılığın 28°C'nin üzerindeki toprak sıcaklıklarında etkinliğini kaybetmesinde, yüksek sıcaklığa maruz kalma süresinin etkili olduğunu belirten Verdejo-Lucas vd. (2013), günlük sıcaklık değişimlerinin ve belirli aralıklarda sıcaklığın 28°C'nin üzerine çıkmasının, dayanıklılığı ortadan kaldırmadığını tespit etmişlerdir. Dayanıklılığın kırılması için en azından 72 saat süreyle sıcaklığın devamlı olarak 32°C'nin üzerinde olması gerekmektedir (Dropkin, 1969; Araujo vd., 1982). Nitekim, 24°C'de yüksek seviyede dayanıklılık gösteren domates anaçlarının, devamlı 32°C'de tutulduklarında dayanıklılığının kırıldığı bildirilmiştir (Devran vd., 2010). Kök-ur nematodlarına dayanıklı domateslerdeki bu durum, *Mi* geninin sıcaklığa duyarlılığı ile ilgili diğer

dayanıklı genlerin araştırılmasını teşvik etmiştir (Ammati vd., 1986). *Solanum peruvianum*'da, *Mi* geni taşıyan fakat henüz ticari olarak kullanıma uygun olmayan bazı hatların, 32°C ve üzerinde dayanıklılığını koruduğu tespit edilmiştir (Roberts vd., 1998; Veremis ve Roberts, 2000; Devran vd., 2010).

### 3. *Mi* Genine Virulent Populasyon Oluşumu

Sıcaklık dışında bu genin etkinliğini sınırlandıran diğer önemli faktör, dayanıklılığı kıran (*Mi*-virulent) populasyonların görülmesidir (Haroon vd., 1993; Roberts, 1995; Hussey ve Janssen, 2002; Castagnone-Sereno, 2002; Abad vd., 2003; Karajeh vd., 2005; Verdejo-Lucas vd., 2009; Devran ve Söğüt, 2010). Dayanıklı bitkilerde, hassas bitkilerde olduğu gibi üreyebilme yeteneği gösteren populasyonlar "virulent" olarak ifade edilir. Bunun karşıtı olan "avirulent" ifadesi ise hassas bitkide beslenip üreyebilmesine rağmen dayanıklı bitkilerde üreyemeyen populasyonlar için kullanılmaktadır (Roberts, 2002). Virulent *M. incognita* ve *M. javanica* populasyonları, hem ülkemizde hem de dünyanın değişik yerlerinde saptanmıştır (Riggs ve Winstead, 1959; Prot, 1984; Kaloshion vd., 1996; Eddaoudi vd., 1997; Dautova ve Gommers, 2000; Ornat vd., 2001; Tzortzakakis vd., 2005; Devran ve Söğüt, 2010; Iberkleid vd., 2014). Virulent kök-ur nematodu populasyonları doğal olarak görülebileceği gibi, bir bölgede dayanıklı çeşitlerin sürekli kullanılmasıyla da ortaya çıkmaktadır (Roberts, 1995; Castagnone-Sereno, 2002). Daha önce domates yetiştiriciliği yapılmamış bir arazide, *Mi* geni taşıyan domatesleri bile enfekte edebilme yeteneğinde olan bazı doğal populasyonlar tespit edilmiştir (Roberts, 1995). Laboratuarda avirulent bir populasyonun devamlı dayanıklı bitki üzerinde yetiştirilmesiyle, yapay seleksiyon sonucu *M. incognita*'nın virulent populasyonları oluşturulabilmekte (Jarquin-Barberena vd., 1991), fakat bu durum her populasyon için mümkün olmamaktadır (Castagnone-Sereno, 2002). Laboratuarda seleksiyon sonucu avirulent 1 populasyondan seçilmiş *M. incognita* populasyonu ile doğal olarak virulent olan 1 *M. incognita* populasyonunu, 18 jenerasyon boyunca hassas bitkide yetiştiren Castagnone-Sereno vd. (1993), populasyonların seleksiyon baskısı kalkmasına rağmen, hala virulensliklerini koruduklarını ve dayanıklılığı kırma yeteneklerini kaybetmediklerini, dolayısıyla virulensliğin en azından fenotipik seviyede stabil olduğunu saptamışlardır. Buna karşın, laboratuarda seleksiyon sonucu seçilen *Mi*-virulent *M. incognita*'nın, biberdeki üreme yeteneğini de kaybettiği bildirilmiştir (Castagnone-Sereno vd., 1992). Aynı

durum *M. incognita*'nın tarla popülasyonunda da görülmüştür (Tzortzakakis ve Blok, 2007). Bazı durumlarda ise, *Mi*-virulent popülasyonların hassas bitkilerdeki enfeksiyon ve üreme yeteneği (uyumu) azalmaktadır (Castagnone-Sereno vd., 2007). Bu yüzden virulensliğin kazanımı, nematodun konukçu dizisindeki bazı değişimlerle ilişkili olabilir (Williamson ve Roberts, 2009).

Kök-ur nematodunun avirulent ve virulent popülasyonları RAPD ve AFLP teknikleriyle moleküler düzeyde araştırılmıştır (Tzortzakakis vd., 1999; Semblat vd., 2000). Xu vd. (2001), RAPD tekniği kullanarak virulenslikle korelasyon gösteren bir RAPD markörünü klonlayarak SCAR'a çevirmişlerdir. Fakat bu markörün her zaman ayırıcı olmadığı belirtilmiştir.

*Mi* geni tarafından sağlanan dayanıklılık çevre faktörü dışında, nematod popülasyonu (Cortada vd., 2009) ve bitkinin genetik yapısı (Lopez-Perez vd., 2006; Verdejo-Lucas vd., 2009) tarafından etkilenmektedir. Nematodla bulaşık topraklarda, dayanıklı kök anaçlarının kullanılması ile elde edilecek başarının *Meloidogyne*'nin lokal olarak görülen popülasyonlarına göre değişebileceği görülmektedir (Cortada vd., 2009). Ayrıca, devamlı olarak dayanıklı çeşitlerin aynı yerde yetiştirilmesi ve yüksek popülasyon yoğunluğu, dayanıklılığı kıran popülasyonların oluşmasına katkı sağlamaktadır (Cortada vd., 2008; Verdejo-Lucas vd., 2009). Verdejo-Lucas vd. (2009), avirulent *M. javanica* popülasyonu ile yapay olarak bulaştırılan dayanıklı domates anaçlarının, 3 yıl tekrarlanan yetiştiriciliğinde virulent popülasyonların oluşumunun hızlı bir şekilde gerçekleştiğini tespit etmiştir. Dayanıklı çeşide maruz kalmayan popülasyonların ise avirulent olarak kaldıklarını belirtmişlerdir. Dayanıklı çeşit veya anaçların genetik altyapısı popülasyonların farklı virulenslik seviyesi göstermesine neden olmaktadır (Roberts ve Thomason, 1986; Jacquet vd., 2005; Lopez-Perez vd., 2006; Cortada vd., 2009). *Mi* geninin homozigot veya heterozigot olması durumu (*Mi* geninin dozaj etkisi) bitkilerin nematod popülasyonlarına karşı dayanıklılık seviyelerini etkileyebilmektedir. Tzortzakakis vd. (1998), kısmen virulent bir nematod popülasyonuna karşı homozigot *Mi* geni taşıyan genotiplerin, heterozigot genotiplere göre daha dayanıklı olduğunu ifade etmişlerdir. Benzer sonuçlar, diğer bazı araştırmacılar (Jacquet vd., 2005; Maleita vd., 2011) tarafından da tespit edilmiş olup, *Mi* geninin muhtemelen bir dozaj etkisine sahip olduğu ifade edilmiştir. Buna karşın, bazı domates anaçlarında bu tip bir dozaj etkinin görülmediği de bildirilmiştir (Cortada vd., 2008).

#### 4. Virulent Populasyon Oluşumu ile Mücadele

Virulent populasyon oluşumunu engellemek için en etkili yöntem, dayanıklı bitkilerin hassas bitkilerle hatta mümkünse nematodun konukçusu olmayan bitkiler ile münavebeye sokulmasıdır. Devamlı dayanıklı bitkilerin yetiştirildiği bölgelerde seleksiyon baskısından dolayı virulenslik hızlı bir şekilde kazanılır. Eğer bir tarlada virulenslik oluşmuş ise bununla mücadele edebilmek için mutlaka münavebe yapılması gerekir. Çünkü virulent populasyonlar, hassas bitkilerde azalan üreme uyumu göstermektedir. Dolayısıyla avirulent ve virulent populasyonların karışık olarak buldukları alanda, virulent olanlar hassas bitkilerde düşük sayıda üreyecekleri için o alandaki virulent nematod miktarında bir azalış görülecektir (Williamson ve Roberts, 2009).

Dayanıkl bir bitkideki virulent nematodlara karşı etkili olabilecek yeni genlerin belirlenmesi ve bunların domates bitkilerine aktarılması bir diğer mücadele yöntemlerindedir. Örneğin, *Mi-1'*den başka yabancı domateslerde *Mi-2*'den *Mi-9'a* kadar genler belirlenmiştir. *Mi-3* geni, *Mi-1'*e virulent populasyonlara karşı dayanıklılık sağlamaktadır. Fakat bu yeni dayanıklılık adayı genin kültürü yapılan domates bitkilerine aktarımı henüz başırlanamıştır (Williamson, 1998).

#### 5. Sonuç

Virulent popülasyon oluşumu ile ilgili mekanizmayı anlayabilmek için dayanıklılığın kalıtımı ve hedef nematod türünün biyolojik özellikleri iyi bilinmelidir. Özellikle virulent populasyonlar mitotik parthanogenez üreyen ve dünya üzerinde geniş bir coğrafi yayılış gösteren polifag türlerde oluşmaktadır. Bu türlerin genetik olarak böyle bir adaptasyon ve evrimleşme yeteneğini nasıl kazandığı hem evrim çalışmaları hem de mücadele yöntemleri açısından önemli bir sorudur. Bu türlerin üreme şekillerinden dolayı mendel kanunlarına dayanan kalıtım çalışmaları yapılamamaktadır. Bir tür içerisindeki populasyonların değişen sayıda kromozom takımına sahip olması bir ipucu olabilir. Spesifik bir kromozomun sayısındaki değişiklikler fenotipik farklılıklara neden olabilir. Gen dönüşümü, transpozon elementler veya genetik değişimin diğer özel mekanizmaları genetik çeşitliliğin oluşturulmasında rol oynayabilir (Bird vd., 2009). Şu ana kadar bu türlerde virulenslik oluşumu ve geniş konukçu dizisine uyum yeteneği ile ilgili mekanizma tam olarak anlaşılamamıştır.



Nematodun genetik yapısındaki farklılık ile bitkinin genetik yapısı ve yetiştirilme sıklığı virulent popülasyonların oluşumu için kritik bir faktördür. Bu nedenle, aynı dayanıklılık kaynağına sahip bitkiler art arda yetiştirilmemelidir. Ayrıca, virulent popülasyonlara karşı etkili olabilecek yeni genlerin belirlenmesi gerekmektedir. Genetik ve moleküler düzeydeki gelişmeler, nematodlara karşı bitkilerin oluşturdukları dayanıklılığa ve nematodlardaki virulensliğin kazanımı ile ilgili mekanizmaların anlaşılmasına katkı sağlayacaktır (Williamson ve Kumar, 2006).

### Kaynaklar

- Abad, P., Favery, B., Rosso, M.N., & Castagnone-Sereno, P. (2003). Root-knot nematode parasitism and host response: molecular basis of a sophisticated interaction. *Molecular Plant Pathology*, 4 (4): 217-224.
- Ammati, M., Thomason, I.J., & McKinney, H.E. (1986). Retention of resistance to *Meloidogyne incognita* in *Lycopersicon* genotypes at high soil temperature. *Journal of Nematology*, 18(4): 491-495.
- Araujo, M.T., Bassett, M.J., Augustine, J.J., & Dickson, D.W. (1982). Effect of the temperature and duration of the initial incubation period on the resistance to *Meloidogyne incognita* in tomato. *Journal of Nematology*, 14: 411-413.
- Bird, D.McK., Williamson, V.M., Abad, P., McCarter, J., Danchin, E.G.J., Castagnone-Sereno, P., & Opperman, C.H. (2009). The genomes of root-knot nematodes. *Annual Review of Phytopathology*, 47: 333-351.
- Castagnone-Sereno, P. (2002). Genetic variability of nematodes: a threat to the durability of plant resistance genes. *Euphytica*, 124: 193-199.
- Castagnone-Sereno, P., Bongiovanni, M., & Dalmasso, A. (1992). Differential expression of root-knot nematode resistance genes in tomato and pepper: evidence with *Meloidogyne incognita* virulent and avirulent near-isogenic lineages. *Annals of Applied Biology*, 120 (3): 487-492.
- Castagnone-Sereno, P., Bongiovanni, M., & Dalmasso, A. (1993). Stable virulence against the tomato resistance Mi gene in the parthenogenetic root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology*, 83: 803-805.
- Castagnone-Sereno, P., Bongiovanni, M., & Wajnberg, E. (2007). Selection and parasite evolution: a reproductive fitness cost associated with virulence in the parthenogenetic nematode *Meloidogyne incognita*. *Evolutionary Ecology*, 21: 259-270.
- Cortada, L., Sorribas, F.J., Ornat, C., Kaloshian, I., & Verdejo-Lucas, S. (2008). Variability in infection and reproduction of *Meloidogyne javanica* on tomato rootstocks with the Mi resistance gene. *Plant Pathology*, 57: 1125-1135.

- Cortada, L., Sorribas, F.J., Ornat, C., Andres, M.F., & Verdejo-Lucas, S. (2009). Response of tomato rootstocks carrying the Mi-resistance gene to populations of *Meloidogyne arenaria*, *M. incognita* and *M. Javanica*. *European Journal of Plant Pathology*, 124: 337-343.
- Çapanoğlu, E., & Boyacıoğlu, D. (2010). Domatesin gelişimi sırasında antioksidan bileşiklerinde meydana gelen değişimler. *Akademik Gıda Dergisi*, 8 (1):44-48.
- Dautova, M., & Gommers, F.J. (2000). *Meloidogyne* spp. in Macedonia: Distribution and virulence for Mi resistance in tomato. *Nematologia Mediterranea*, 28: 121-128.
- Devran, Z., & Elekçioğlu, H. (2004). The screening of F2 plants for the root-knot nematode resistance gene, Mi by PCR in tomato. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 28: 253-257.
- Devran, Z., & 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 (3): 245-251.
- Devran, Z., & Söğüt M.A. (2014). Response of heat-stable tomato genotypes to Mi-1 virulent root-knot nematode populations. *Türkiye Entomoloji Dergisi*, 38(3): 229-238.
- Devran, Z., Söğüt, M.A., & Mutlu, N. (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., Başköylü, B., Taner, A., & Doğan, F. (2013). Comparison of PCR-based molecular markers for identification of *Mi* gene. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B – Soil and Plant Science*, 45: 395-402.
- Dropkin, V.H. (1969). The necrotic reaction of tomatoes and other hosts resistant to *Meloidogyne*: Reversal by temperature. *Phytopathology*, 59: 1632-1637.
- Eddaoudi, M., Ammati, M., & Rammah, H. (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.
- El Mehrach, K.S., Gharsallah Chouchane, S., Mejia, L., Williamson, V.M., Vidavsky, F., Hatimi, A., Salus, M.S., Martin, C.T., & Maxwell, D.P. (2005). PCR based methods for tagging the Mi-1 locus for resistance to root-knot nematode in begomovirus resistant tomato germplasm. *Acta Horticulturae*, 695: 263-270.
- Haroon, S.A., Baki, A.A., & Huettel, R.N. (1993). An in vitro test for temperature sensitivity and resistance to *Meloidogyne incognita* in tomato. *Journal of Nematology*, 25 (1): 83-88.
- Hunt, D.J., & Handoo, Z.A. (2009). Taxonomy, identification and principal species. pp. 55-97. In: Pery, R.N., Moens, M., & Starr, J.L. (Ed.), *Root-Knot Nematodes*, CAB International, UK.

- Hussey, R.S., & Janssen, G.J.W. (2002). Root-knot nematodes: *Meloidogyne* species. pp. 43-70. In: Starr, J.L., Cook, R., & Bridge J., (Ed.), Plant Resistance to Parasitic Nematodes, CAB International, Wallingford, UK.
- Iberkleid, I., Ozalvo, R., Feldman, L., Elbaz, M., Bucki, P., & Brown Horowitz, S. (2014). Responses of tomato genotypes to avirulent and Mi-virulent *Meloidogyne javanica* isolates occurring in Israel. *Phytopathology*, 104: 484-496.
- Jacquet, M., Bongiovanni, M., Martinez, M., Verschave, P., Wajnberg, E., & Castagnone-Sereno, P. (2005). Variation in resistance to the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in tomato genotypes bearing the Mi gene. *Plant Pathology*, 54: 93-99.
- Jarquín-Barberena H., Dalmasso, A., De Guiran, G., & Cardin, M. C. (1991). Acquired virulence in the plant parasitic nematode *Meloidogyne incognita*. I. Biological analysis of the phenomenon. *Revue de Nématologie*, 14: 299-303.
- Jiang, Y.X., Nombela, G., & Muniz, M. (2001). Analysis by DC-EPG of the resistance to *Bemisia tabaci* on an Mi-tomato line. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99: 259-302.
- Kaloshian, I., Williamson, V.M., Miyao, G., Lawn, D., & Westerdahl, B.B. (1996). Resistance-breaking nematodes identified in California tomatoes. *California Agriculture*, 50: 18-19.
- Kaloshian, I., Yaghoobi, J., Liharska, T., Hontelez, J., Hanson, D., Hogan, P., Jesse, T., Wijbrandi, J., Simons, G., Vos, P., Zabel, P., & Williamson, V.M. (1998). Genetic and physical localization of the root-knot nematode resistance locus *Mi* in tomato. *Molecular & General Genetics*, 257: 376-385.
- Karajeh, M., Abu-Gharbieh, W., & Masoud, S., (2005). Virulence of root-knot nematodes, *Meloidogyne* spp., on tomato bearing the Mi gene for resistance. *Phytopathologia Mediterranea*, 44: 24-28.
- Kaya, S. (2012). Yerel sofralık domates populasyonlarının organik tarıma uygunlukları ve organik çeşit geliştirme amacıyla kullanım olanakları üzerine araştırmalar. Yüksek Lisans Tezi, Ege Üniversitesi, İzmir.
- Lopez-Perez, J.A., Strange, M.L., Kaloshian, I., & Ploeg, A.T. (2006). Differential response of Mi gene-resistant tomato rootstocks to root-knot nematodes (*Meloidogyne incognita*). *Crop Protection*, 25: 382-388.
- Maleita, C.M., Vieira Dos Santos M.C., Curtis, R.H.C., Powers, S.J., & Abrantes, I.M. de O. (2011). Effect of the Mi gene on reproduction of *Meloidogyne hispanica* on tomato genotypes. *Nematology*, 13 (8): 939-949.
- Milligan, S.B., Bodeau, J., Yaghoobi, J., Kaloshian, I., Zabel, P., & Williamson, V.M., (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.
- Mitkowski, N.A., & Abawi, G.S. (2003). Root-knot nematodes. *The Plant Health Instructor*, DOI:10.1094/PHI-I-2003-0917-01.

- Nombela, G., Beitia, F., & Muniz, M. (2001). A differential interaction study of *Bemisia tabaci* Q-biotype on commercial tomato varieties with or without the Mi resistance gene, and comparative host responses with the B-biotype. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 98: 339-344.
- Nyczepir, A.P., & Thomas, S.H. (2009). Current and future management strategies in intensive crop production systems. pp. 412-443. *In: Pery, R.N., Moens, M., Starr, J.L. (Ed.), Root-Knot Nematodes*, CAB International, UK.
- Ornat, C., Verdejo-Lucas, S., & Sorribas F. J., (2001). A population of *Meloidogyne javanica* from Spain virulent to the Mi resistance gene in tomato. *Plant Disease*, 85: 271-276.
- Özarıslandan, A., Ekbiç, E., & Elekçiođlu, İ.H. (2010). Domateste kök-ur nematodu (*Meloidogyne javanica* (Treub, 1885) Chitwood)'na dayanıklılık sađlayan Mi-1.2 geninin Mi23 SCAR markırı ile belirlenmesi. *Türkiye Entomoloji Dergisi*, 35 (4): 677-686.
- Prot, J.C. (1984). A naturally occurring resistance beaking biotype of *Meloidogyne arenaria* on tomato: Reproduction and pathogenicity on tomato cultivars Roma et Rossol. *Revue Nematology*, 7: 23-28.
- Riggs, R.D., & Winstead, N.N. (1959). Studies on resistance in tomato to root-knot nematodes and occurrence of the pathogenic biotypes. *Phytopathology*, 49: 716-724.
- Roberts, P.A. (1995). Conceptual and practical aspects of variability in root-knot nematodes related to host plant resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 33: 199-221.
- Roberts, P.A. (2002). Concepts and consequences of resistance. pp. 23-41. *In: Starr, J.L., Cook, R., Bridge, J. (Ed.), Plant Resistance to Parasitic Nematodes*, CAB International, Oxon, UK.
- Roberts, P.A., & Thomason, I.J. (1986). Variability in reproduction of isolates of *Meloidogyne incognita* and *M. javanica* on resistant tomato genotypes. *Plant Disease*, 70: 547-551.
- Roberts, P.A., Matthews, W.C., & Veremis, J.C. (1998). Genetic mechanisms of host plant resistance to nematodes. pp. 209-238. *In: Barker, K.R., Pederson, G.A., Windham, G.L. (Ed.), Plant-Nematode Interactions*, American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA.
- Rossi, M., Goggin, F.L., Milligan, S.B., Kaloshian, I., Ullman, D.E., & Williamson, V.M. (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., Telleen, A.C., & Williamson, V.M. (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., Williamson, V.M., Garcia, B.E., Mejia, L., Salus, M.S., Martin, C.T., & Maxwell, D.P. (2007b). Evaluation of a co-dominant SCAR marker for detection of the M<sup>i</sup>-1 locus for resistance to root-knot nematode in tomato germplasm. *Report of the Tomato Genetics Cooperative*, 57: 37-40.
- Sekin, Y., Bağdatlıoğlu, N., & Kırdinli, Ö. (2005). Domates konservesi üretiminde çeşitli faktörlerin likopen niceliğine etkisi. *Celal Bayar Üniversitesi Fen Bilimleri Dergisi*, 1 (1): 7-13.
- Semblat, J.P., Bongiovanni, M., Wajnberg, E., Dalmaso, A., Abad, P., & Castagnone-Sereno, P. (2000). Virulence and molecular diversity of parthenogenic root-knot nematodes. *Heredity*, 1: 81-89.
- Smith, P.G. (1944). Embryo culture of a tomato species hybrid. *Proceedings of the American Society of Horticultural Sciences*, 44: 413-416.
- Sorribas, F.J., Ornat, C., Verdejo-Lucas, S., Galeano, M., & Valero, J. (2005). Effectiveness and profitability of the Mi-resistant tomatoes to control root-knot nematodes. *European Journal of Plant Pathology*, 111: 29-38.
- Tzortzakakis, E.A., Trudgill, D.L., & Phillips, S. (1998). Evidence for a dosage effect of the Mi gene on partially virulent isolates of *Meloidogyne javanica*. *Journal of Nematology*, 30: 76-80.
- Tzortzakakis, E.A., Blok, V.C., Phillips, M.S., & Trudgill, D.L. (1999). Variation in root-knot nematode (*Meloidogyne* spp.) in Crete in relation to control with resistant tomato and pepper. *Nematology*, 1 (5): 499-506.
- Tzortzakakis, E.A., Adam, M.A.M., Blok, V.C., Paraskevopoulos, C., & Bourtzis, K. (2005). Occurrence of resistance-breaking populations of root-knot nematodes on tomato in Greece. *European Journal of Plant Pathology*, 113: 101-105.
- Tzortzakakis, E.A., & 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.
- Verdejo-Lucas, S., Cortada, L., Sorribas, F.J., & Ornat, C. (2009). Selection of virulent populations of *Meloidogyne javanica* by repeated cultivation of Mi resistance gene tomato rootstocks under field conditions. *Plant Pathology*, 58: 990-998.
- Verdejo-Lucas, S., Blanco, M., Cortada, L., & Sorribas, F.J. (2013). Resistance of tomato rootstocks to *Meloidogyne arenaria* and *Meloidogyne javanica* under intermittent elevated soil temperatures above 28 °C. *Crop Protection*, 46: 57-62.
- Veremis, J.C. & Roberts, P.A. (2000). Diversity of heat-stable resistance to *Meloidogyne* in Maranon races of *Lycopersicon peruvianum* complex. *Euphytica*, 111: 9-16.
- Williamson, V.M., Ho, J.-Y., Wu, F.F., Miller, N., & Kaloshian, I. (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. (1998). Root-knot nematode resistance genes in tomato and their potential for future use. *Annual Review of Phytopathology*, 36: 277-293.

- Williamson, V.M., & Kumar, A. (2006). Nematode resistance in plants: the battle underground. *Trends in Genetics*, 22: 396-403.
- Williamson, V.M., & Roberts, P.A. (2009). Mechanisms and genetics of resistance. pp. 301-325. *In*: Pery, R.N., Moens, M., & Starr J.L. (Ed.), *Root-Knot Nematodes*, CAB International, Wallingford, UK.
- Xu, J., Narabu, T., Mizukubo, T., & Hibi, T., (2001). A molecular marker correlated with selected virulence against the tomato resistance gene Mi in *Meloidogyne incognita*, *M. javanica*, and *M. arenaria*. *Phytopathology*, 91: 377-382.