

وقد أعقب ذلك نشر دراسات كلا من Oort في هولندا على المقاومة للفطر *Ustilago tritici* في القمح في عام ١٩٤٤، ودراسات Flor على المقاومة للفطر *Melampsora lini* في الكتان في الفترة من ١٩٤٢ إلى ١٩٤٦، وهي التي أدت - خاصة دراسات Flor التي نالت جل اهتمام الباحثين - إلى تطوير نظرية الجين للجين.

اقترح Stakman مصطلح سلالة فسيولوجية physiological race في عام ١٩١٧. وهو المصطلح الذي لاقى قبولاً واسعاً واختصراً إلى سلالة race (عن de Wit ١٩٩٢).

وتُعرّف السلالات الفسيولوجية Physiological Races بأنها مجاميع من الفطريات أو البكتيريا تنتمي إلى نفس النوع، وتتشابه مورفولوجياً، ولكنها تتميز بتساين قدراتها على إحداث الإصابة في أصناف النوع النباتي (العائل) الواحد (عن Dixon ١٩٨٤).

إن طفرات المسببات المرضية التي تكون قادرة على إصابة الأصناف الحاملة لجينات معينة من جينات المقاومة الرأسية تتولد وتتواجد - بصورة طبيعية - على جميع النباتات سواء أكانت حاملة لتلك الجينات، أم غير حاملة لها. ولكنها تظل مختفية إن كان تواجدها في حقول غير مقاومة لها، وتظهر - ويمكن ملاحظتها - إن وجدت هذه الطفرات أو نسلها على صنف مقاوم لها. ولذا .. فإن معدل العثور على طفرات كهذه في الطبيعة يكون منخفضاً بالنسبة لمعدل ظهورها تحت ظروف المختبر.

ومن وجهة نظر الطفيل .. فإن الطفرات الطبيعية التي تؤدي إلى زيادة الضراوة تعنى فاقداً له، لأن ظهورها على الأصناف غير القابلة للإصابة يعنى ضعفاً في قدرتها على البقاء على تلك الأصناف.

وعموماً .. فإن جينات المقاومة الرأسية التي تكون السلالات القادرة على التغلب عليها متواجدة من قبل إدخال هذه الجينات في أصناف تجارية هي جينات ضعيفة. ومن أمثلتها الجينات: R_4 ، و R_5 ، و R_{11} الخاصة بمقاومة الندوة المتأخرة في البطاطس (Van der Plank ١٩٨٢).

نشأة السلالات الفسيولوجية

تحتوى السلالات الفسيولوجية الجديدة على جينات جديدة للضراوة تكون قادرة

على كسر جينات المقاومة التي تتوفر في الأصناف التجارية المزروعة. إلا أن أية سلالة جديدة قد تكون - في واقع الأمر - خليطاً من عديد من التباينات الوراثية للمسبب المرضي؛ فيما يتعلق بالصفات المورفولوجية، والفسيولوجية. وربما كذلك في صفات الضراوة الخاصة بعوائل أخرى تحتوى على جينات أخرى للمقاومة.. إلا أنها تشترك جميعاً في جين الضراوة المسئول عن كسر مقاومة جين المقاومة في العائل.

ونتناول - فيما يلي - كيفية نشأة السلالات الفسيولوجية في مختلف المسببات المرضية.

أولاً: الفطريات

تنشأ السلالات الفسيولوجية الجديدة من الفطريات بالوسائل التالية:

١ - الطفرات الجسمية:

تعد الطفرات الجسمية Somatic Mutations أكثر الطرق التي تظهر بها السلالات الفسيولوجية الجديدة في الفطريات. ذلك لأن احتمال حدوث طفرة في الجين المسئول عن الضراوة هو احتمال كبير - مهما انخفضت نسبة حدوثه - بالقياس بالأعداد الفلكية لخلايا الفطر - التي يمكن أن تحدث فيها الطفرة - في أية منطقة جغرافية. وتتوقف قدرة أى طفرة من هذا القبيل - على البقاء - على مدى تأثير هذه الطفرة على العمليات الأيضية الطبيعية للفطر، وعلى قدرة السلالة الحاملة لها على منافسة السلالات الأخرى، الأمر الذى يتوقف على مدى التوافق - أو عدم التوافق - بين كل منها والأصناف المنتشرة في الزراعة. وجددير بالذكر أن طفرات الضراوة تتراكم واحدة تلو الأخرى في نفس العزلة الفطرية، مما يؤدي إلى ظهور سلالات معقدة Complex Races.

تختلف نسبة حدوث الطفرات باختلاف الفطريات وباختلاف الجينات نفسها (كما في النباتات الراقية). كما تختلف الطفرات في أشكالها المورفولوجية. وفي نموها. وضراوتها. وشدة إحداثها للإصابة aggressiveness. وقد تمكن Flor من إنتاج طفرات من الفطر *Melampsora lini* المسبب لمرض صدأ الكتان بتعريض جراثيم الفطر اليوريدية لأشعة X. أو للأشعة فوق البنفسجية.

وإذا حدثت الطفرة في طور ثنائي التضاعف (2ن)، أو ثنائي النواة dicaryotic (ن+ن) فإنها لا تظهر إلا إذا كانت سائدة. ولذا .. تبقى طفرات الزيادة في الضراوة مستترة؛ لأن معظمها متنح، إلا في الحالات التالية:

أ - عندما تحدث نفس الطفرة في النواة الأخرى بالـ dicaryon، وذلك احتمال ضئيل للغاية.

ب - بعد مرور الفطر خلال مراحل التكاثر الجنسي واتحاد نواتين بهما نفس العامل المتنحى معاً.

ج - عندما تجتمع نواتان بهما نفس الطفرة في dicaryon جديد.

وفيما يتعلق بالحداد الطفراية التي يمكن ظهورها في أي حقل .. فهي خطيرة للغاية، ويتضح ذلك من المثالين التاليين:

أ - الفطر *Erysiphe graminis hordei* المسبب لمرض البياض الدقيقي في الشعير: يُقدَّر عدد البقع المرضية بنحو ١٠ بقعة/هكتار، تنتج كل منها ١٠ جرثومة كونيديية يومياً. فإذا كانت المساحة المزروعة بالشعير (في الولايات المتحدة في عام ١٩٧٥) ٣,٥ × ١٠ هكتاراً، وكان معدل حدوث الطفرات ١٠^{-٦} .. فإن ذلك يعني أن الفطر ينتج ٣,٥ × ١٠^٦ طفرة يومياً (في الولايات المتحدة). و ٣,٥ × ١٠^٦ طفرة مزدوجة.

ب - الفطر *Puccinia recondita* في القمح:

إذا كانت ١٪ من المساحة الورقية للقمح مغطاة ببثرات يوريدية ناضجة تنتج كل منها ٣٠٠ جرثومة من كل ملليمتر مربع يومياً .. فإن عدد الجراثيم اليوريدية التي تنتج يومياً بكل هكتار يصبح ١٠^٦ جرثومة. فإذا كان معدل حدوث الطفرات لموقع جيني معين هو واحد في المليون .. فإن ذلك يعني ظهور ١٠٠ ألف طفرة يومياً في كل هكتار من القمح (عن Van der Plank ١٩٨٢).

٢ - التكاثر الجنسي والانعزالات الوراثية

لا يعد التكاثر الجنسي ضرورياً في الفطريات لكي تظهر سلالات فسيولوجية جديدة، ولكنه يعمل - في حالة وجوده - على ظهور انعزالات جديدة للجينات عند

الانقسام الاختزالي من خلال التوزيع الاعتباطي للكروموسومات، والعبور الكروموسومي. ومع أن ذلك لا يؤدي إلى ظهور جينات جديدة للضراوة. إلا أنه يسمح بتكوين طرز جديدة من المسبب المرضي تحتوى على توافق جديدة من جينات الضراوة، والجينات التي تجعلها أكثر قدرة على البقاء.

يحدث التكاثر الجنسي في كل الفطريات فيما عدا تلك التي تنتمي إلى الفطريات الناقصة *Fungi Imperfecti*. يحدث التكاثر الجنسي باندماج خليتين أحاديتين متميزتين جنسياً أو غير متميزتين، ليتكون تركيب ثنائي النواة *dicaryon*. وتتراوح فترة بقاء الـ *dicaryon* من فترة قصيرة جداً (كما في الفطريات الطحلبية *Phycomycetes* والطرز البدائية من الفطريات الأسكية *Ascomycetes*) إلى فترة تمتد بطول دورة حياة الفطر باستثناء مدة قصيرة يستغرقها كل من الجيلين الأحادي *haploid* والثنائي *diploid* المجموعة الكروموسومية (كما في التفحمت).

تندمج نواتها الـ *dicaryon* فى نهاية الأمر ليتكون منهما نواة ثنائية المجموعة الكروموسومية، وهي التي تمر بانقسام اختزالي (ميوزي) لتكوين أربع أنوية أحادية. وقد تنقسم الأنوية الأحادية ميتوزياً أو لا تنقسم قبل أن تنتج جراثيم جنسية أحادية، وهي التي تُعطى حين إنباتها الطور الأحادي من دورة الحياة.

قد تنتمي الخليتان اللتان تندمجان لتكوين الـ *dicaryon* إلى نفس الغزل الفطري، كما فى الفطريات الـ *homothallic*. ولكن يتحتم فى فطريات أخرى - الـ *heterothallic* - أن تنتمي الخلايا المندمجة إلى طرازين تزاوجيين مختلفين، ومن ثم إلى غزَليْن فطريين مختلفين. ويعرف طرازين تزاوجيين، هما: mt^+ ، و mt^- ، ويتحكم فيهما جين واحد ذو آليين، هما: mt^+ و mt^- ، ولكن تعرف حالات يتحكم فى وراثتها جينين أو أكثر. هذا .. ولا توجد علاقة تربط بين الطراز التزاوجى والتمييز الجنسي؛ فالأخير يتحكم فيه جينات أخرى، ويمكن لطرز تزاوجى معين إنتاج جاميطات مذكرة وأخرى مؤنثة، لكن الاندماج يحدث فقط بين جاميطات أنتجتها طرز تزاوجية مختلفة. وبعبارة أخرى فإن الطراز التزاوجى فى الفطريات لا يعد تميزاً جنسياً، ولكنه يتشابه مع نظام عدم التوافق

الذاتى فى النباتات الراقية. وبذا .. فإن ال heterothallism يحتم حدوث التزاوج بين نوايا غير متماثلة وراثياً لإنتاج ال dicaryon. وعلى الرغم من أن الأنوية المتزاوجة معاً فى حالة ال homothallism قد تختلف وراثياً كذلك، فإن ال heterothallism يعد أكثر كفاءة فى إنتاج التباينات الوراثية عن ال homothallism.

٣ - حالة تعدد الأنوية المختلفة وراثياً

قد يوجد بالفطر الواحد من ١-٣ حالات لأعداد الهياكل الكروموسومية، حسب نوع الفطر، وهذه الحالات هى :

أ - الحالة الأحادية Haploid (ن):

توجد الحالة الأحادية للكروموسومات فى خلايا عديدة من الفطريات. وفى أنواع كثيرة من الجراثيم، مثل الجراثيم الكونيدية.

ب - الحالة الثنائية Diploid (٢ ن):

توجد الحالة الثنائية بعد تزاوج نواتين أحاديتين. ويطلق على اتحاد خليتين جنسيتين - تحتوى كل منهما على نواة واحدة أو أكثر - اسم Plasmogamy. كما يطلق على عملية اتحاد النوايا اسم Caryogamy. ويتطلب الرجوع إلى الحالة الأحادية عملية الانقسام الاختزالى.

ج - حالة تعدد الأنوية Karyotic (ن + ن):

يطلق على الحالة التى توجد فيها نواتان أحاديتان غير مندمجتين فى نفس الخلية اسم dikaryotic. لأن الكروموسومات توجد فى صورة (ن+ن). ولو وجد آليل سائد فى إحدى النواتين، ونظيره المتنحى فى النواة الأخرى فإن الآليل السائد هو الذى يظهر تأثيره.

وتقضى الفطريات المتطفلة معظم دورة حياتها بين الطور الأحادى (ن). والطور ال dikaryotic (ن+ن)، مع فترة قصيرة بينهما فى الطور الثنائى (٢ ن).

وعندما تتحد الخلايا الأحادية لتكوين ال dikaryon فإن الميسيليوم الجديد إما أن يطلق عليه اسم homothallic إذا كانت الخليتان من نفس الميسيليوم. وإما أن يسمى

السلالات الفسيولوجية لمسببات الأمراض ونظرية الجين للجين

heterothallic إذا كانت الخليتان من ميسيليومات مختلفة ذات أنواع تناسلية مختلفة. وكان Blakeslee - فى عام ١٩٠٤ - هو أول من اكتشف ظاهرة ال heterothallism.

يطلق على الخلية التى تحتوى على نواتين أو أكثر مختلفة وراثياً اسم Heterokaryon، ولهذه الظاهرة دور كبير فى ظهور السلالات الجديدة من فطريات الأصداء والتفحيمات.

ونجد فى الفطريات الناقصة Fungi Imperfecti أن الغزل الفطرى يكون متعدد الأنوية خلال نموه النشط، وهذه الأنوية إما أن تكون متماثلة مع بعضها البعض وراثياً، وهى الظاهرة التى تعرف باسم homocaryosis، وإما غير متماثلة، وهى الظاهرة التى تعرف باسم heterocaryosis. وتنشأ حالة ال heterocaryosis عند اندماج غزلان فطريان خضريان - غير متماثلين وراثياً - معاً. ولا يتأثر هذا الاندماج بالطراز التزاوجى. تحدث هذه الظاهرة فى الطبيعة، وهى تلعب دوراً فى تأقلم الفطريات وراثياً على الظروف المحيطة بها. وعندما يحدث الانقسام الميتوزى فإن محتوى الغزل الفطرى من مختلف الأنوية يتوزع على خلايا مختلفة؛ وبذا .. تتكون homocaryons تنعزل فيها المادة الوراثية فى صورة أنوية كاملة. هذا .. وتتوفر أدلة على أن ال heterocaryons يمكن أن تغير من قدرة الفطر على إحداث المرض pathogenecity، وقد تؤدي إلى ظهور سلالات جديدة من المسبب المرضى.

٤ - الانعزالات الجسمية للجينات:

تتكون أنوية ثنائية (٢ ن) أحياناً فى الخلايا الفطرية المتعددة الأنوية المختلفة وراثياً heterokaryons باندماج نواتين معاً. ويتبع ذلك - أحياناً - حدوث انعزالات فى هذه الأنوية عند انقسامها ميتوزياً. نتيجة لما يعرف باسم العبور الميتوزى Mitotic Crossing Over، الذى يتبعه الرجوع إلى الحالة الأحادية. وتظهر هذه الانعزالات الجديدة عندما تتكون الجراثيم الكونيدية - وهى غير جنسية - من واحدة من الخلايا المختلفة وراثياً. وقد أطلق Pontecorvo على هذه الظاهرة اسم الدورة خارج الجسمية Parasexual Cycle، أو Parasexual Reproduction، أو Parasexuality.

تظهر الخلايا الثنائية التضاعف في الـ heterocaryons بمعدل حوالى 10^{-6} كنتيجة لاندماج نواتين من تلك التى توجد به. وتنتج تلك الخلايا الثنائية التضاعف خلايا أحادية بمعدل حوالى 10^{-3} . ولا يحدث العبور الكروموسومى أثناء عملية تكوين الأنوية الأحادية من الثنائية؛ بما يعنى أن الكروموسوم يورث كوحدة واحدة. ولكن قد تتكون كيازما واحدة فى نحو ١٠٪ من الأنوية؛ مما يؤدى إلى حدوث انعزال جسمى. هذا .. إلا أن هذا العبور الجسمى لا يرتبط بعلاقة مع عملية تكوين الأنوية الأحادية من خلال النشاط الميتوزى؛ فهما أمران مستقلان عن بعضهما البعض، وقد يحدثان فى نفس الخلية أو فى خلايا مختلفة.

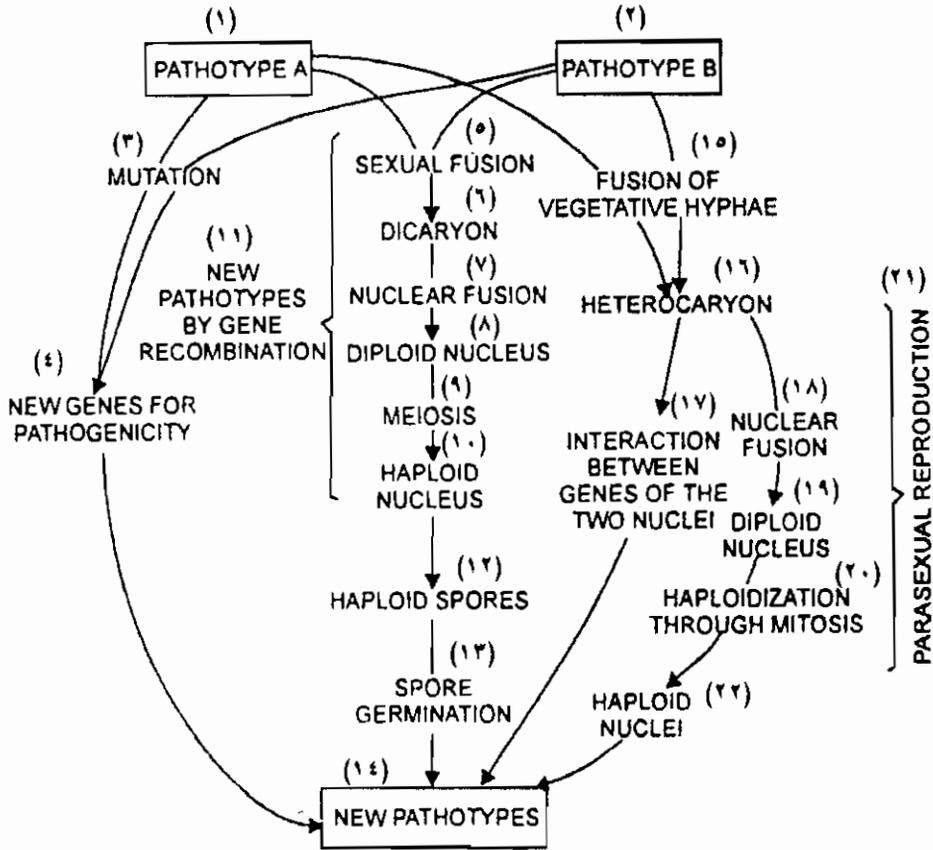
يتبين مما تقدم أن الـ heterocaryosis قد تنتج سلالات جديدة من الفطر من خلال التفاعل بين الجينات التى تتواجد فى النواتين، ولكن هذه الظاهرة - عندما تشترك معها ظاهرة التكاثر نظير أو شبيهه الجنىسى، فإنها تؤدى إلى إنتاج سلالات جديدة من خلال حدوث انعزال كروموسومى كامل، مع احتمال حدوث نسبة بسيطة من الانعزال الجينى كذلك فى الحالات التى يحدث فيها الانعزال الجسمى قبل الاختزال الكروموسومى الجسمى.

ه - التغيرات الوراثية غير النووية:

يوجد عديد من الأمثلة على الوراثة السيتوبلازمية لصفات هامة فى الفطريات، مثل معدل النمو والضرارة. فمثلاً .. تعود ضرارة الفطر *P. graminis* f. sp. *avenae* المسبب لمرض صدأ الساق فى الشوفان إلى الجين E الذى يورث سيتوبلازمياً، كذلك ترجع ضرارة إحدى سلالات الفطر *P. graminis* f. sp. *tritici* على صنف القمح Marquis إلى عامل سيتوبلازمى لا ينتقل إلا عن طريق هيفات الفطر التى تحتوى على السيتوبلازم (عن Manners ١٩٨٢، و Dixon ١٩٨٤، و Singh ١٩٩٣).

ويبين شكل (٤-١) تخطيطاً للطرق الممكنة لإنتاج الطرز الباثولوجية الجديدة فى الفطريات الممرضة.

ولزيد من التفاصيل عن كيفية نشأة التباينات الوراثية فى الفطريات يراجع Dickinson (٢٠٠٣).



شكل (٤-١): الطرق الممكنة لإنتاج طرز باثولوجية جديدة في الفطريات الممرضة: ١- طرز باثولوجي أ، ٢- طراز باثولوجي ب، ٣- طفرات، ٤- جينات جديدة للقدررة على الإصابة، ٥- اندماج جنسي، ٦- تكوين تركيب ثنائي النوية (داى كاريون)، ٧- اندماج نووي، ٨- نواة ثنائية التضاعف، ٩- انقسام اختزالي، ١٠- أنوية أحادية المجموعة الكروموسومية، ١١- طرز باثولوجية جديدة بالانعزال الجيني، ١٢- جراثيم أحادية المجموعة الكروموسومية، ١٣- إنبات الجراثيم، ١٤- طرز باثولوجية جديدة، ١٥- اندماج الغزل الفطري الخضرى، ١٦- تكوين تراكيب متعددة الأنوية خليطة (هتروكاريون)، ١٧- تفاعل بين جينات الهتروكاريون، ١٨- اندماج نووي، ١٩- نواة ثنائية المجموعة الكروموسومية، ٢٠- تكوين أنوية أحادية المجموعة الكروموسومية من خلال الانقسام الميتوزى، ٢١- التكاثر نظير أوشبيه الجنسي، ٢٢- أنوية أحادية المجموعة الكروموسومية (عن Singh ١٩٩٣).

ثانياً: البكتيريا

تعتبر الطفرات أهم مصدر للاختلافات الوراثية فى البكتيريا، بما فى ذلك ظهور السلالات الفسيولوجية الجديدة الأكثر ضراوة. ونظراً لأن الخلايا البكتيرية أحادية. لذا .. فإن الطفرات المتكونة تظهر فى الحال. كما تظهر التباينات الجديدة أيضاً عن طريق الانعزالات الوراثية التى تحدث بعد اندماج Conjugation خليتين بكتيريتين مختلفتين وراثياً وانتقال المحتوى الكروموسومى - أو جزء منه - من إحدى الخليتين إلى الخلية الأخرى. كذلك تستطيع البكتيريا إنتاج تراكيب وراثية جديدة من خلال ظاهرتى الـ transformation، والـ transduction، والتى تتطلب وجود فيروسات بكتيرية bacteriophage لحدوثها.

يؤدى حدوث أى طفرة فى جين عدم الضراوة على عدم تعرف جين المقاومة عليه؛ مما يؤدى إلى استعادة المسبب المرضى لقدرته على الإصابة. هذا ما لم يكن لجين عدم الضراوة وظيفة أخرى كما سيأتى بيانه. هذه الطفرات يمكن أن تتباين من طفرات على مستوى النيكلويدات إلى فقد تام لجين عدم الضراوة. وهذا الفقد للمقاومة بسبب استعادة المسبب المرضى لقدرته على إحداث الإصابة يعرف - غالباً - باسم ضراوة virulence. ويمكن للفطريات والبكتيريا المتخصصة تكوين تلك الطرز الباثولوجية القادرة على كسر المقاومة بسهولة دون حدوث فقد يذكر بها فى قدرتها على البقاء والمنافسة. ويبدو أن مبدأ الانتخاب المثبت stabilizing selection لا ينطبق على تلك الفئة من المسببات المرضية.

وتتوفر حالياً أدلة على أن جينات عدم الضراوة فى البكتيريا تلعب دورين: دور فى إحداث الإصابة pathogenicity، ودور فى عدم الضراوة avirulence. ويؤثر دور إحداث الإصابة (وهو الـ virulence كذلك) - عادة - كذلك - فى حجم عشيرة البكتيريا فى النسيج المصاب، ويستدل على ذلك الدور من تأثيره فى حجم البقع المرضية وعددها ومظهرها. وإذا ما حدثت طفرة يُفقد فيها هذا الجين - تقود إلى عدم تعرف جين المقاومة المقابل له عليه - فإن ذلك قد يؤثر على وظيفة ضراوة virulence الجين، ومن ثم قدرة المسبب المرضى على البقاء والمنافسة (عن Parlevliet ٢٠٠٢).

ثالثاً: الفيروسات

تعد الطفرات الوسيطة الوحيدة التي تظهر بها التباينات الوراثية الجديدة في الفيروسات. وبالنظر إلى أن الفيروسات توجد بأعداد فلكية في النباتات، لذا فإنه يتوقع ظهور أعداد كبيرة من الطفرات في النبات الواحد. مهما كانت معدلات ظهور الطفرات منخفضة.

تحدث الطفرات في فيروسات الرنا بنسبة عالية جداً تقدر بنحو 10^{-10} لكل نيكليوتيدة لكل انقسام، مما يترتب عليه إنتاج أعداد كبيرة جداً من الطفرات، إلا أن غالبيتها لا تكون بالضرورة قادرة على البقاء، وقد لا تُتاح لها فرصة الانتخاب.

ونجد في فيروسات السدنا وحيدة الخيط (وخاصة تلك التي تنتمي إلى الـ Geminiviridae) أن الانعزال الوراثي أمر شائع الحدوث في الطبيعة بين الأنواع الفيروسية، وكذلك داخل النوع الواحد.

كذلك يحدث الانعزال الوراثي الكاذب pseudo-recombination في كل من فيروسات السدنا وفيروسات الرنا خاصة بين السلالات القريبة من بعضها البعض، وبدرجة أقل بين السلالات البعيدة، وبدرجة نادرة بين الأنواع الفيروسية المختلفة.

كما أن الفيروسات النباتية قد تكتسب أحماضاً نووية إضافية تلعب دوراً في التباينات الوراثية. ومن أمثلة ذلك: جزيئات الدنا المعيبة التي تنتج من انعزالات غير طبيعية، والفيروسات المعيبة غير القريبة، والتتابعات الفيروسية وتتابع الأحماض النووية (عن Harrison 2002).

وقد أدى إحلال حامض أميني واحد (Gln979-Ile) في البروتينين الـ 130 والـ 180 كيلو دالتون الخاصين بفيرس موزايك الطماطم إلى جعل تلك الطفرة غير قادرة على التكاثر بصورة جيدة في صنف التبغ Samsun، بينما كانت قادرة على التكاثر بصورة تامة في صنف التبغ (Hamamoto وآخرون 1997).

وتتعرض الفيروسات النباتية لنقص، أو لزيادة في ضراوتها عندما يحقن بها عائل

معين لعدة مرات متتالية؛ لأن العائل يحفز استمرار تكاثر سلالة معينة دون غيرها، ومن أمثلة ذلك ما يلي:

١ - انخفاض ضراوة فيروس تجعد قمة البنجر بعد مروره عدة مرات في *Chenopodium murale*.

٢ - زيادة ضراوة فيروس إكس البطاطس PVX بعد مروره عدة مرات في شجرة الطماطم *Cyphomandra betacea*.

وفي حالات كهذه .. تكون السلالات المختلفة في شدة ضراوتها متواجدة معاً منذ البداية، ولكن العائل يشجع على تكاثر إحداها على حساب الأخرى (عن Smith ١٩٧٧).

ولمزيد من التفاصيل عن نشأة السلالات الفيروسية .. يراجع Hull (٢٠٠٢).

رابعاً: النيماطودا

يُعرف حوالى ٢٠٠٠٠ نوع من النيماطودا، منها نحو ٣٠٠٠ نوع يصيب النباتات وتتباين كثيراً الطرق التي تتكاثر بها مختلف الأنواع النيماطودية (جدول ٤-١)، وهي الوسيلة التي تظهر من خلالها الانعزالات الوراثية واحتمالات ظهور السلالات الجديدة.

إن معظم الأنواع النيماطودية ثنائية الجنس ويحدث فيها الإخصاب بعد تزاوج الجنسين الذكر والأنثى؛ أي إنها amphimictic، وتنتج بيضاً مخصباً خلطياً بعد التزاوج. وفي تلك الحالة تندمج المادة الوراثية الخاصة بالذكر مع تلك الخاصة بالأنثى؛ ليصبح ذلك أكبر مصدر للتباين الوراثي.

ويعد التوالد البكرى parthenogenesis شائعاً في الأنواع التي تتكون أساساً أو كلية من الإناث (حالة الـ thelytoky). وهو الذى قد يكون ميوزياً meiotic أو ميتوزياً mitotic. كما قد يكون اختياريًا facultative أو إجبارياً obligatory.

أما التوالد الأنثوى gynogenesis (أو pseudogamy) فإنه يعد حالة غير عادية من التوالد البكرى، وقد يحدث في الأنواع الثنائية الجنس bisexual وكذلك في الأنواع

السلالات الفسيولوجية لمسببات الأمراض ونظرية الجين للجين

الخنثى hermaphroditic. وفي تلك الحالة يجب أن تدخل جاميطة مذكرة (spermatozoon) في البويضة غير الناضجة oocyte وتحفزها ثم تندثر دون أن تندمج مع نواة البويضة.

جدول (٤-١): طرق تكاثر الأنواع النيماطودية المتطفلة على النباتات (عن Castagnone-Sereno ٢٠٠٢).

ملاحظات	أمثلة	طريقة التكاثر
	<i>Globodera spp.</i>	إخصاب خلطي <i>Amphimixis</i>
	<i>Heterodera spp.</i>	توالد بكرى <i>Apomixis</i> (=parthenogenesis)
		● توالد بكرى ميوزى
	<i>Xiphinema spp.</i> الذكور غير موجودة	- إجبارى <i>obligatory</i>
	<i>Longidorus spp.</i> الذكور غير موجودة	
	<i>Meloidogyne chitwoodi</i> يحدث في الإناث غير الملقحة	- اختياري <i>facultative</i>
	<i>Tylenchulus semipenetrans</i> يحدث في الإناث غير الملقحة	
	<i>M. arenaria</i> إجبارى	● توالد بكرى ميتوزى
	<i>M. incognita</i> إجبارى	
	<i>M. javanica</i> إجبارى	

كذلك قد تكون النيماطودا خنثى؛ حيث تتكاثر بالتلقيح الذاتي *automixis*.

كما قد يحدث - كذلك - في النيماطودا تبادلاً للأجيال *alternation of generations* يتضمن نظاماً مختلفة للتكاثر *heterogony*.

هذا .. إلا أنه في حالة النيماطودا المتطفلة على النباتات فإن الـ *amphimixis* والـ *parthenogenesis* (منفردين أو معاً) يكونان أكثر طرق التكاثر شيوعاً.

وتتباين الأفراد النيماطودية - داخل النوع الواحد - كثيراً في أعداد الكروموسومات التي توجد بها؛ كنتيجة للاقتضابات *deletions*، والإضافات *duplications*، والانتقالات *translocations*، والتضاعف التام *polyploidy* وغير التام *aneuploidy*.

ويرجع ذلك جزئياً إلى حقيقة أن معظم الأنواع لا توجد بها كروموسومات ذات سنترومير محدد، وإنما يوجد بها سنترومير منتشر ينقصه نشاط موضعي للـ kinetochore.

ولقد تُرس موضوع التباين الكروموسومي بتعمق في نيماتودا تعقد الجذور ذات التوالد البكري، وهي التي نجد فيها أن العدد الأحادي للجنس (ن) = ١٨، إلا أن العشائر توجد بها كروموسومات جسمية تتراوح أعدادها بين ٣٠، و ٥٠، بينما يتراوح العدد الكروموسومي في النوع *M. hapla* بين ١٣ كروموسوم في الصورة الميوزية، و ٦٨ في الصورة الجسمية.

ونجد في حالة التوالد البكري الميوزي meiotic parthenogenesis (أو التلقائي automatic) أن الانقسام الاختزالي يؤدي إلى اختزال عدد الكروموسومات في البويضة. ثم يرجع عدد الكروموسومات إلى العدد الجسمي باندماج النواة القطبية الثانية second polar nucleus مع بادئ البويضة egg pronucleus.

أما في حالة التوالد البكري الميوزي mitotic parthenogenesis (أو اللاإخصابي apomictic) فلا يوجد اختزال في الأنوية أو اندماج لها، وإنما تتطور البيضة مباشرة إلى جنين.

ونظراً لأن معظم النيماتودا المتطفلة على النباتات تعيش في التربة وذات قدرة منخفضة على الانتشار وتبادل الجينات بين العشائر. لذا .. فإن التوالد البكري يوفر لها مزايا هامة تتعلق بالقدرة على التكاث (حيث لا يتطلب الأمر التقاء الإناث بالذكور لإنتاج النسل). وحماية التراكيب الوراثية المتميزة من الإندثار (عن Castagnone-Sereno ٢٠٠٢).

نظرية الجين للجين Gene for Gene Theory

تنص هذه النظرية على أن كل جين - في العائل - يتحكم في استجابته للمسبب المرضي، يقابله جين آخر - في المسبب المرضي - يتحكم في قدرته على إصابة العائل. ولا يمكن التعرف على أي جين في العائل، أو في المسبب المرضي إلا في وجود الجين المناظر له.