الخلفية الوراثية للصنف W2929، ومتنحيًّا فى الخلفية الوراثية لكل من الصنفين W2691، و W3498.

٤ – بينما لم يثبت وجود أى تأثير للخلفية الوراثية فى حالات التفاعل بين الكتان والفطر *Melampsora lini* المسبب لصدأ الكتان، فإن بعض التفاعلات كانت حساسة للحرارة. وعلى سبيل المثال .. فإن جين المقاومة L2 يعطى تفاعل مقاومة مع سلالة الصدأ J على حرارة ٢٥°م. ولكنه يعطى تفاعل قابلية شديدة للإصابة فى حرارة ١٥°م، وذلك على خلاف الاتجاه الغالب من أن جينات المقاومة الحساسة للحرارة تكون – غالبًا – أقل فاعلية فى الحرارة العالية منها فى الحرارة المنخفضة.

٥ – ومما يعقد صورة التفاعل (كما فى حالتى صدأ الكتان والبياض الزغبى فى الخس) وجود جينات مثبطة تتعارض مع نواتج التفاعلات بين جينات المقاومة وجينات عدم الضراوة؛ مما يقف عقبة أمام عملية التعرف بين تلك النواتج، وهو الذى يقود إلى تفاعل المقاومة؛ ليس هذا فقط، بل إن الجينات المثبطة قد تكون حساسة للحرارة العالية ولا يظهر فعلها تحت تلك الظروف (عن Strange ١٩٩٣).

استخدام العوائل المفرقة فى تحديد وتمييز السلالات الفسيولوجية

عدد السلالات الفسيولوجية التى يمكن التعرف عليها

يتوقف عدد السلالات التى يمكن تحديدها والتعرف عليها على عدد جينات المقاومة المتاحة والمتواجدة فى عدد من أصناف أو سلالات العائل، وهى التى تعرف باسم الأصناف أو السلالات المفرقة differentials. وطالما أن كل جين للمقاومة يمكن أن يميز حالتين للتفاعل مع المسبب المرضى (تفاعل متوافق compatible) وآخر غير متوافق incompatible) فإنه يمكن – نظريًّا – تمييز عدد 2^n من السلالات، حيث ن هى عدد جينات المقاومة المتاحة.

وعمليًّا .. فإن تقسيم سلالات المسبب المرضى يعتمد كلية على مجموعة الأصناف والسلالات المفرقة المستخدمة؛ بما يعنى أن الاسم المعطى لأى سلالة لا يكون – أبدًا –

نهائيًا، ولكن إلى حين؛ إذ إن الجينات الأخرى للضراوة – أو لعدم الضراوة – التى قد تحملها تلك السلالة لا يمكن تحديدها إلا باختبار تلك السلالة على عدد أكبر من العوائل المفرقة التى تحتوى على عدد أكبر من جينات المقاومة، حيث قد يمكن تمييز ما كان يعد سلالة واحدة إلى سلالتين أو أكثر.

هذا وتميز – عادة – السلالات الفسيولوجية للفطريات على أساس محتواها من جينات الضراوة أى على أساس جينات المقاومة التى يمكنها التغلب عليها. بينما تميز السلالات الفسيولوجية للبكتيريا على أساس جينات عدم الضراوة، أى على أساس جينات المقاومة التى لا يمكنها التغلب عليها (عن De Wit ١٩٩٢).

يتم اختيار الأصناف أو العوائل المفرقة أو المميزة على أساس مقاومتها للمسبب المرضى، إلا أن محتواها الجينى لا يكون – عادة – معروفًا.

وعند استخدام تلك الأصناف فى التمييز بين سلالات المسبب المرضى يكون من المفضل احتواء كل صنف على جين مختلف من جينات المقاومة الرأسية. ويُقدر عدد السلالات التى يمكن التمييز بينها بمقدار $س^{ن}$، حيث س تمثل عدد أنواع الاستجابات الممكنة للحقن بالمسبب المرضى، بينما تمثل ن عدد الأصناف المميزة المتوفرة. وعادة .. فإن العائل يستجيب للحقن إما بالمقاومة، وإما بالإصابة، وبذا .. تكون س بقيمة ٢، ولكن قد تكون أعلى من ذلك إذا زاد عدد الاستجابات للحقن (أى إذا زادت ردود أفعال العائل) عن ٢.

وتجدر الإشارة إلى أنه فى حالات عدم العلم بجين أو جينات المقاومة التى يحملها كل واحد من الأصناف المميزة، أو العلم بوجود أكثر من جين للمقاومة فى أى منها، فإن السلالات الفسيولوجية التى يميز بينها قد يتكون كل منها من أكثر من طراز باثولوجى pathotype واحد، ولكن عندما يحتوى كل صنف مميز على جين واحد للمقاومة تكون السلالات الفسيولوجية التى يميز بينها – فى واقع الأمر – طرزًا باثولوجية مختلفة (عن Singh ١٩٩٣).

وبفرض أن الأصناف المفرقة تقسم – فقط – إلى مقاومة وقابلة للإصابة، فإن عدد السلالات التى يمكن التمييز بينها يكون – كما أسلفنا – $٢^{ن}$، حيث ن هو عدد الأصناف؛ وبذا .. فإنه يمكن التمييز بين $٢^{٢}$ = ٤ سلالات عند استخدام جينين (صنفين) للمقاومة، و $٢^{٣}$ = ٨ سلالات عند استخدام ٣ جينات (٣ أصناف) للمقاومة، كما يتبين من جدولى (٤–١٨)، و (٤–١٩).

جدول (٤–١٨): أنواع التفاعلات المرضية الممكنة عند توفر صنفين مميزين.

	سلالات المسبب المرضى (R)			
	عدم التوافق		التوافق	
الصنف (V)	R_1	R_2	R_3	R_4
V_1	R	R	S	S
V_2	R	S	R	S

R = مقاوم resistant، و S = قابلة للإصابة susceptible.

جدول (٤–١٩): أنواع التفاعلات المرضية عند توفر ثلاثة أصناف مميزة.

	سلالات المسبب المرضى (R)							
الصنف (V)	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5	R_6	R_7	R_8
V_1	R	R	R	S	S	S	S	R
V_2	R	R	S	R	S	S	R	S
V_2	R	S	R	R	S	R	S	S

R = مقاوم resistant، و S = قابلة للإصابة susceptible.

يتبين مما تقدم أن نوع رد الفعل الحادث يتوقف على توافيق الأصناف المميزة (جينات المقاومة) وسلالات المسبب المرضى المستخدمة. ومن البديهى أن السلالات التى تشترك معًا فى تفاعلاتها مع مجموعة الأصناف المميزة تكون مجرد عزلات isolates لسلالة واحدة. وعلى الرغم من اختيارنا للأصناف المميزة التى يمكنها التمييز بين أكبر عدد من سلالات المسبب المرضى، فإن مجموعة السلالات المميزة المستعملة قد يشترك بعضها فى جين واحد للمقاومة، وبديهى أن رد فعل الأصناف التى تشترك – معًا – فى

جين واحد للمقاومة يكون متماثلاً مع مختلف سلالات المسبب المرضى. وتكون المجموعة المثالية من الأصناف المميزة هى التى يحمل كل صنف معها جينًا مختلفًا لمقاومة سلالة واحدة من المسبب المرضى، ذلك لأن الأصناف التى تحمل أكثر من جين للمقاومة لن يمكنها التمييز بين عديد من السلالات (عن Chahal & Gosal ٢٠٠٢).

نظم ترقيم أو ترميز السلالات الفسيولوجية

تتباين الطرق المتبعة لإعطاء الرموز، أو الأرقام لتمييز السلالات الفسيولوجية عن بعضها البعض كما يلى:

١ – تأخذ سلالات فطريات الذبول الفيوزارى أرقامًا متتابعة .. فمثلاً تعرف السلالات: ١، ٢، ٣ من الفطر *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*، وتعرف ١٢ سلالة – تأخذ الأرقام من ١ إلى ١٢ – من الفطر *F. oxysporum* f. sp. *pisi*.

٢ – يرمز لسلالات الفطر *Phytopthora infestans* المسبب لمرض الندوة المتأخرة فى البطاطس بأرقام مركبة مثل: 1، و 1,2، و 1,2,3، و 1,2,3,4 ... إلخ.

٣ – يرمز لسلالات الفطر *Colletotrichum lindemuthianum* المسبب لمرض الأنثراكتوز فى الفاصوليا بالحروف اليونانية ألفا α، وبيتا β، وجاما γ إلى تو τ.

٤ – تأخذ سلالات الفطر *Uromyces phaseoli* فى الفاصوليا رموزًا يتكون كل منها من أحرف وأرقام (عن Dixon ١٩٨١).

كذلك يختلف الأساس الذى يقوم عليه ترميز التركيب الوراثى للسلالات القادرة على كسر المقاومة فى الفطريات – جذريًا – عنه فى البكتيريا. ففى الفطريات تعطى جينات الضراوة القادرة على كسر المقاومة رمزًا يقابل رمز الجين أو الجينات التى يمكن لتلك السلالات التغلب عليها. وعلى العكس .. تعطى جينات الضراوة القادرة على كسر المقاومة فى البكتيريا رمزًا يقابل رمز الجين أو الجينات التى لا يمكن لتلك السلالات التغلب عليها، كما يظهر فى جدول (٤–٢٠؛ عن Pierre ١٩٩٢).

أمثلة على استخدام العوائل المفرقة فى تمييز السلالات الفسيولوجية

نذكر – فيما يلى – بعض الأمثلة عن استخدام العوائل المفرقة فى تمييز السلالات الفسيولوجية للمسببات المرضية، وهى تعد بمثابة تطبيقات عملية لنظرية الجين للجين.

جدول (٤–٢٠): نظام تسمية السلالات الفطرية والبكتيرية حسبما إذا كانت قادرة على التغلب على جين أو جينات المقاومة فى عوائلها، والتفاعل الذى يحدث بين العائل والسلالة.

	السلالات الفطرية		السلالات البكتيرية	
التركيب الوراثى	سلالة ١	سلالة ٢	سلالة ١	سلالة ٢
للعائل	a_1A_2	A_1a_2	A_1a_2	a_1A_2
$R_1R_1\ r_2r_2$	C	I	I	C
$r_1r_1R_2R_2$	I	C	C	I

C = تفاعل متوافق compatible؛ أى إن النبات قابل للإصابة.

I = تفاعل غير متوافق incompatible؛ أى إن النبات مقاوم.

ملحوظة: فى هذا المثال .. اعتبر العائل ثنائى التضاعف أصيل والمسبب المرضى أحادى المجموعة الكروموسومية، علمًا بأنه تحدث التفاعلات ذاتها الموضحة فى الجدول إذا ما كان العائل سائدًا خليطًا فى أى من جينى المقاومة.

أولاً: الأمراض الفطرية

١ – المقاومة لمرض الصدأ الأصفر فى القمح:

يسبب الفطر *Puccinia striformis* مرض الصدأ الأصفر فى القمح، الذى تعرف له تسعة أصناف مفرقة يحتوى كل منها على عامل (جين) مختلف للمقاومة (جدول ٤–٢١).

جدول (٤–٢١): عوامل المقاومة للفطر *Puccinia striformis* (المسبب لمرض الصدأ الأصفر فى القمح) فى الأصناف المفرقة.

الصنف المفرق	الجين	عامل المقاومة
Chinese 116	1	1
Heine VII	2	2
Vilmorin 23	3a + 4a	3

تابع جدول (٤-٢١):

الصنف المفرق	الجين	عامل المقاومة
Hybrid 46	3b + 4b	4
Thiticum spelta album	5	5
Heines kolbein	6	6
Lee	7	7
Compair	8	8
Riebesl 47/51	9	9

وتبعًا لنظرية الجين للجين فإن قدرة الطفيل على إصابة صنف ما تتوقف على احتوائه على عامل (جين) للضراوة يقابل أى عامل (جين) للمقاومة فى العائل، ويكون موجها ضده. فأى صنف يحمل عامل المقاومة R_1 لا يصاب إلا بسلالة - أو سلالات - الفطر التى تحمل عامل الضراوة (جدول ٤-٢٢).

جدول (٤-٢٢): علاقة الجين بالجين فى أصناف القمح والفطر *Puccinia striformis* المسبب لمرض الصدأ الأصفر (عن Parry ١٩٩٠).

السلالات المفترضة للفطر وعوامل V											أصناف القمح	
A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	1,2,3,4,6	1,2,3,4,5,6,7,8,9	عوامل R	
												أصناف مفرقة
S	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	1	Chinese 166
R	S	R	R	R	R	R	R	R	S	S	2	Heine V11
R	R	S	R	R	R	R	R	R	S	S	3	Vilmorin 23
R	R	R	S	R	R	R	R	R	S	S	4	Hybrid 46
R	R	R	R	S	R	R	R	R	R	S	5	*Triticum spelta album*
R	R	R	R	R	S	R	R	R	S	S	6	Heines Kolben
R	R	R	R	R	R	S	R	R	R	S	7	Lee
R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	S	8	Compair
R	R	R	R	R	R	R	R	S	R		9	Riebesel 47/51
												أصناف أخرى
S	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	1	Galahad
R	R	R	R	R	R	S	R	R	R	S	7	Brock
R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	S	9	Slejpner
R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	2,6	Norman
R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	1,2,4	Fenman
R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	1,2,6	Longbow

وبذا .. يمكن تحديد عوامل المقاومة التى يحملها أى صنف جديد من القمح. فمثلاً .. يتضح من الجدول أن الصنف Galahad قابل للإصابة بسلالات الفطر A، و J، و K التى تحتوى جميعها على عامل الضراوة V_1، وبذا .. فإن هذا الصنف لابد أن يكون حاملاً لعامل المقاومة R_1. أما الصنف الذى يحمل عدة عوامل للمقاومة .. فإنه لا يصاب إلا بالسلالة (أو السلالات) التى تحتوى على عوامل الضراوة المقابلة لجميع عوامل المقاومة. وبسبب انتشار زراعة الأصناف التى يحمل كل منها عدة عوامل للمقاومة نجد أن سلالات الفطر التى تنتشر على نطاق واسع هى التى تحمل كل منها عدة عوامل للضراوة مثل السلالة J. بينما يقل كثيرًا انتشار السلالات التى تحمل عاملاً واحدًا للضراوة مثل السلالات A إلى I.

أما السلالات الفائقة Super races – مثل السلالة K – فإنه يقل انتشارها كذلك نظرًا لحملها لعديد من عوامل الضراوة التى لا تعد ضرورية لإصابة عديد من الأصناف الأخرى التى تنتشر فى الزراعة.

٢ – المقاومة لمرض التفحم المغطى فى القمح:

تستخدم ثلاثة أصناف للتفريق بين ثمانى سلالات من الفطر *Tilletia cares* المسبب لمرض التفحم Bunt كما فى جدول (٤–٢٣).

جدول (٤–٢٣): استخدام الأصناف المفرقة فى التمييز بين سلالات الفطر ***Tilletia cares*** المسبب لمرض التفحم **Bunt** فى القمح.

الصنف	الاستجابة لسلالة الفطر رقم[أ]							
	١	٢	٣	٤	٥	٦	٧	٨
Martin	R	R	R	S	R	S	S	S
Selection 403	R	R	S	R	S	R	S	S
Tukey	R	S	R	R	S	S	R	S

(أ) S = قابل للإصابة، و R = مقاوم.

٣ – المقاومة لمرض البياض الزغبى فى الخس

يعد مرض البياض الزغبى فى الخس الذى يسببه الفطر *Bremia lactucae* من

الأمثلة البارزة على سرعة ظهور سلالات الفطر الفسيولوجية القادرة على كسر المقاومة، وعلى نظرية الجين للجين؛ فما أن ينتج المربى صنفًا جديدًا مقاومًا من الخس وتنتشر زراعته على نطاق واسع، إلا وينتج الفطر – فى أربع سنوات – سلالة جديدة قادرة على كسر مقاومة ذلك الصنف؛ وبذا .. تعددت الأصناف المقاومة، وتعددت سلالات الفطر التى اكتشفت فى مناطق مختلفة من العالم دون دراية بحقيقة العلاقة بينها؛ مما أدى إلى اختلاط الأمور. وظل هذا الوضع قائمًا إلى أن أجريت دراسات مفصلة لاختبار آليلية جينات المقاومة، ومدى القرابة بين سلالات الفطر، والعلاقة بين العائل والطفيل.

وتبعًا لـ Ryder (١٩٨٦) .. فقد أنتج أكثر من ١٢٠ صنفًا من الخس ذات مقاومة متخصصة (رأسية) لسلالات معينة من البياض الزغبى خلال الفترة من ١٩٢٥ إلى ١٩٨٥. كما ذكر Ilott وآخرون (١٩٨٨) وجود نحو ١٣ جينًا سائدًا لمقاومة البياض الزغبى فى الخس، بالإضافة إلى جينات أخرى لم يمكن التعرف عليها وتحديد علاقتها بالجينات الأخرى بعد. ويبين جدول (٤–٢٤) العلاقة بين جينات المقاومة (Dm) فى العائل وجينات الضراوة فى الفطر.

جدول (٤–٢٤): عوامل الضراوة Virulence القادرة على التغلب على المقاومة التى توفرها مختلف جينات المقاومة (Dm) فى بعض أصناف الخس الأمريكية (عن Ryder ١٩٨٦).

جين المقاومة		سلالات الفطر (جينات الضراوة) التى:	
(Dm)	الأصناف الحاملة له	لا يمكها إحداث الإصابة	يمكها إحداث الإصابة
صفر	Empire, Ithaca, White Boston	لا توجد	صفر
٥	Valmaine	١–٤ ، ٦–١١	٥
٦	Grand Rapids	١–٥ ، ٧–١١	٦
٧	Vanguard 75, Mesa 659	١–٦ ، ٨–١١	٧
٨	Valverde, Valrio, Valtemp	١–٧ ، ٩–١١	٨
٨ + ٧	Salinas, Calmar, Montemar	١–٦ ، ٩–١١	٨ + ٧

٤ – المقاومة للندوة المتأخرة فى البطاطس:

يعرف فى البطاطس ١٢ جينًا لمقاومة سلالات الفطر المسبب للندوة المتأخرة تأخذ

الرموز R_1، و R_2 ... إلخ حتى R_{12}، ولقد عرفت طرزًا باثولوجية قادرة على التغلب على كل جين منها (جدول ٤-٢٥).

٥ - المقاومة لمرض البياض الزغبى فى القرعيات:

أظهر اختبار استعملت فيه عديد من عزلات الفطر *Pseudoperonospora cubensis* (حُصل عليها من بقع موضعية لإصابات الفطر فى مناطق مختلفة من العالم) فى عدوى ٢٦ صنفًا تنتمى إلى ١٣ نوعًا وتحت نوع من ٧ أجناس من العائلة القرعية .. أظهر هذا الاختبار وجود خمسة طرز باثولوجية من الفطر أمكن تمييزها بالعوائل المفرقة كما هو مبين فى جدول (٤-٢٦).

جدول (٤-٢٥): تقسيم للطرز الباثولوجية **pathotypes** للفطر ***Phytophthora infestans*** مبنى على أساس تفاعلها مع ١٢ عائل مميز من أصناف البطاطس يحمل كل منها جينًا مختلفًا للمقاومة (من R_1 إلى R_{12}) (عن Singh ١٩٩٣).

جين المقاومة فى	الطراز الباثولوجى للفطر											
العوائل المميزة	$P_{(1)}$	$P_{(2)}$	$P_{(3)}$	$P_{(4)}$	$P_{(5)}$	$P_{(6)}$	$P_{(7)}$	$P_{(8)}$	$P_{(9)}$	$P_{(10)}$	$P_{(11)}$	$P_{(12)}$
R_1	S											
R_2		S										
R_3			S									
R_4				S								
R_5					S							
R_6						S						
R_7							S					
R_8								S				
R_9									S			
R_{10}										S		
R_{11}											S	
R_{12}												S

ملحوظة: لم يُظهَر بالجدول سوى تفاعلات القابلية للإصابة (S). يمكن التعرف على الطرز الباثولوجية المركبة التى تحمل أكثر من جين واحد للضراوة (مثل $P_{(1,2)}$ أو $P_{(1,5,8,12)}$ بضراوتها على جينات العائل القابلة لها (R_1, R_2، و R_1, R_5, R_8, R_{12} على التوالى). ويعنى تفاعل القابلية للإصابة للعائل أن الطراز الباثولوجى يعد قادرًا على إصابته **virulent**، بينما يعنى تفاعل المقاومة أن الطراز الباثولوجى غير قادر على إصابته **avirulent**.

ثانيًا: الأمراض البكتيرية

١ – المقاومة لمرض اللفحة الهالية فى الفاصوليا:

يبدو أن بالبكتيريا *Pseudomonas syringae* عدة جينات تتحكم فى القدرة على إحداث الإصابة فى العوائل التى تُصاب بها، كما تتحكم فى تفاعلها مع غير عوائلها. وعلى سبيل المثال .. فإنه اكتشفت فى البكتيريا *P. syringae* pv. *phaseolicola* – مسبب مرض اللفحة الهالية فى الفاصوليا – مجموعة من جينات القدرة على إحداث الإصابة أعطيت الرمز hrp، ووجد أنها تُحمل فى منطقة كروموسومية قدرت بنحو 20kb ويشار إليها بالاسم hrp cluster؛ هذه الجينات تتحكم فى قدرة البكتيريا على إصابة الفاصوليا، وفى حث استجابة فرط الحساسية فى غير عوائلها (عن Lindgren وآخرين ١٩٨٨).

جدول (٤–٢٦): الطرز الباثولوجية المقترحة لعزلات البكتيريا *Pseudoperonospora cubensis* المتحصل عليها من مناطق مختلفة من العالم (Thomas وآخرون ١٩٨٧).

العائل	العزلة (الدولة)				
	C1 (اليابان)	C2 (اليابان)	M1، و M2 (اليابان)، و 83، و 85 (إسرائيل)	C (الولايات المتحدة)	T (الولايات المتحدة)
Cucumis sativus	+	+	+	+	+
C. melo var. *reticuatus*	+	+	+	+	+
C. melo var. *conomon*	-	+	+	+	+
C. melo var. *acidulus*	-	-	+	+	+
Citrullus lanatus	-	-	-	+	+
Cucurbita spp.	-	-	-	-	+

+ : التفاعل شديد التوافق (شدة ظهور الأعراض المرضية)، – : التفاعل ضعيف أو معدوم التوافق (اختفاء أو ضعف الأعراض المرضية).

ويوضح جدول (٤–٢٧) تطبيق نظرية الجين للجين فى أصناف الفاصوليا وسلالات البكتيريا *P. syringae* pv. *phaseolicola*.

٢ – المقاومة لمرض اللفحة البكتيرية فى البسلة (جدول ٤–٢٨):

جدول (٤-٢٧): علاقة الجين بالجين فى أصناف الفاصوليا وسلالات البكتيريا *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* (عن Vivian وآخرين ١٩٩٧).

سلالة *P. syringae* pv. *phaseolicola*														
9	8	7	6	5	4	3	2	1						
1	.	1	.	1	.	.	.	1						
.	.	2	.	2	2	.	2	.						
.	.	.	.	.	3	3	.	.	جين عدم الضراوة					
.	.	.	.	4	.	.	.	.						
5	5	.	.	.	.	.	5	.	جين المقاومة					صنف الفاصوليا
+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	Canadian Wonder
+	+	+	+	-	+	+	+	+	.	4	.	.	.	A52 (ZAA54)
+	+	+	+	+	-	-	+	+	.	.	3	.	.	Tendergreen
-	+	-	+	-	+	+	+	-	.	4	.	.	1	Red Mexican UI3
+	+	+	+	-	-	+	-	+	.	.	.	2	.	1072
+	+	+	+	-	-	-	+	+	.	4	3	.	.	A53 (ZAA55)
-	-	-	+	-	-	-	-	+	5	4	3	2	.	A43 (ZAA12)
-	+	-	+	-	-	-	+	-	.	4	3	.	1	Guatemala 196-B

S = قابل للإصابة، و R = مقاوم، و . = الجين غائب.

جدول (٤-٢٨): علاقة الجين بالجين فى أصناف البسلة وسلالات البكتيريا *Pseudomonas syringae* pv. *pisi* (عن Vivian وآخرين ١٩٩٧).

سلالة *P. syringae* pv. *pisi*													
7	6	5	4	3	2	1							
.	.	.	.	.	.	1							
2	.	2	.	.	2	.							
3	.	.	.	3	.	3							
4	.	4	4	.	.	4	جين عدم الضراوة						
.	.	5	.	.	.	.							
.	.	6?	.	.	.	6?	جين المقاومة						صنف البسلة
+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	Kelvedon Wonder
-	+	-	+	+	-	+	.	.	.	.	2	.	Early Onward
-	+	+	+	-	+	-	.	.	.	3	.	.	Belinda
-	+	-	-	+	+	-	6?	.	4	.	.	.	Hurst Greenshaft
-	+	-	-	-	+	-	.	.	4	3	.	.	Partridge
-	+	-	-	+	-	-	.	.	4	.	2	.	Sleaford Triumph
-	+	-	+	-	-	-	.	5	.	3	2	1	Vinco
-	+	-	-	-	-	-	.	.	4	3	2	.	Fortune

S = قابل للإصابة، و R = مقاوم، و . = الجين غائب.

٣ – المقاومة لمرض اللفحة البكتيرية فى الأرز (جدولا ٤–٢٩، و ٤–٣٠):

جدول (٤–٢٩): جينات المقاومة للبكتيريا *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* المسببة لمرض اللفحة البكتيرية فى الأرز، وتفاعلاتها مع السلالات الفيليبينية من البكتيريا (عن Kush ١٩٩٢).

الجين	الكروموسوم الحامل له	التفاعل مع السلالات الفيليبينية من البكتيريا (أ)					
		١	٢	٣	٤	٥	٦
Xa-1	٤	S	S	S	S	S	S
Xa-2	٤	S	S	S	S	S	S
Xa-3	١١	R	R	R	R	R	S
Xa-4	١١	R	S	S	MR	R	S
xa-5	٥	R	R	R	MR	R	S
Xa-7	--	R	R	R	S	R	S
xa-8	—	R	R	R	R	R	S
Xa-10	١١	S	R	S	S	R	S
Xa-11	--	S	S	S	S	S	S
Xa-12	٤	S	S	S	S	S	S
xa-13	٥	S	S	S	R	R	R
Xa-14	—	S	S	S	S	R	S

أ : R = مقاوم resistant، و S = قابل للإصابة susceptible، و MR = متوسط المقاومة moderately resistant.

جدول (٤–٣٠): مجموعات الأرز الصنفية مصنفة حسبما تحمله من جينات المقاومة للفحة البكتيرية، وتفاعلاتها مع السلالات الفيليبينية من البكتيريا (عن Kush ١٩٩٢).

المجموعة الصنفية	جين أو جينات المقاومة	التفاعل مع السلالات الفيليبينية من البكتيريا					
		١	٢	٣	٤	٥	٦
Java 14	Xa-3	R	R	R	R	R	S
TKM 6	Xa-4	R	S	S	MR	R	S
DZ 192	xa-5	R	R	R	MR	R	S
CAS 209	Xa-10	R	R	S	S	R	S
BJ 1	xa-5 + xa-13	R	R	R	R	R	R
Mand Ba	Xa-4 + Xa-10	R	R	S	MR	R	S
DV 85	xa-5 + Xa-7	R	R	R	MR	R	S

ثالثاً: الأمراض الفيروسية

١ – المقاومة لفيرس موزايك الطماطم فى الطماطم:

يعد فيرس موزايك الطماطم ToMV من أكثر فيروسات الطماطم شيوعًا، وهو فيرس رنا ينتقل ميكانيكيًا. ويعد قريبًا جدًا من فيرس موزايك التبغ TMV. وتُعرف خمس سلالات من الفيرس يمكن تمييزها بتفاعلاتها مع أربعة تراكيب وراثية من الطماطم (جدول ٤–٣١).

جدول (٤–٣١): العلاقة بين جينات المقاومة فى الطماطم وسلالات فيرس موزايك الطماطم.

التركيب الوراثى للطماطم	سلالات فيرس موزايك الطماطم				
	0	1	2	1.2	2^2
(+/+)	S	S	S	S	S
Tm1/Tm1	T	S	T	S	R
Tm2/Tm2	R	R	S	S	R
$Tm2^2/Tm2^2$	R	R	R	R	S

+/+ : تركيب وراثى برى لا يحمل أى جينات للمقاومة.

S : قابل للإصابة، و T : متحمل، و R : مقاوم.

يعد الجين $Tm2^2$ أهم جينات المقاومة لفيرس موزايك الطماطم، وقد استخدم على نطاق واسع فى أصناف الطماطم التجارية. هذا .. وبينما يمنع الجين Tm1 تكاثر الفيرس، فإن الجين Tm2 يمنع حركة الفيرس. أما المقاومة التى يتحكم فيها الجين $Tm2^2$ فإنها تعتمد على أحداث معينة يتعرف خلالها ناتج الجين على الفيرس، وليس على وظائف خاصة ببروتين حركة الفيرس المعروف باسم 30-kDa movement protein (عن Spence ١٩٩٧).

هذا .. وتعطى التراكيب الوراثية الخليطة (كما فى الأصناف الهجين) تفاعلات مع مختلف سلالات الفيرس تختلف عما سبق بيانه فى جدول (٤–٣١)؛ فمثلاً:

أ – يعطى التركيب الوراثى +/Tm1 تفاعل تحمل للمقاومة مع السلالتين 0، و 2، وتفاعل قابلية للإصابة مع السلالتين 1، و 1.2.

ب – يعطى التركيب الوراثى Tm2/+ تفاعل فرط حساسية (تحلل جهازى) مع السلالتين 0، و 1، وتفاعل قابلية للإصابة مع السلالتين 2، و 1.2.

جـ – يعطى التركيب الوراثى $Tm2^2/+$ تفاعل فرط حساسية مع جميع سلالات الفيرس.

د – يعطى التركيب الوراثى Tm1/Tm2 تفاعل مقاومة مع السلالتين 0، و 2، وتفاعل فرط حساسية مع السلالة 1، وتفاعل قابلية للإصابة مع السلالة 1.2.

هـ – يعطى التركيب الوراثى $Tm2/Tm2^2$ تفاعل مقاومة مع السلالات 0، و 1، و 2 وتفاعل فرط حساسية مع السلالة 1.2 (عن Stevens & Rick ١٩٨٦).

٢ – المقاومة لفيرس موزايك الفاصوليا العادى فى الفاصوليا:

يمكن تمييز ١٠ سلالات (طرز باثولوجية pathotypes) من فيرس موزايك الفاصوليا العادى bean common mosaic virus باستعمال الأصناف المفرقة من الفاصوليا (جدول ٤-٣٢). ومن بين تلك السلالات العشر فإن خمسًا [هى: NL1/US1، و NL7، و US5 (Florida)، و US2 (NY15)، و NL4/US5 (Mexican)] لا تحدث تحللاً، وأربع [هى: NL2، و NL6، و US3 (Idaho)، و US4 (Western)] تحدث تحللاً يعتمد على درجة الحرارة. أما السلالات NL3، و NL5، و NL8 فهى تحدث تحللاً لا يعتمد على درجة الحرارة.

تقسم أصناف الفاصوليا المفرقة لسلالات الفيرس إلى مجموعتين رئيسيتين تحتوى أصناف إحداهما على الجين I، بينما لا تحتوى أصناف المجموعة الأخرى عليه. ولقد وجدت ١١ مجموعة مقاومة، وكانت السلالتان IVT7214، وIVT7233 مقاومتين لسلالات الفيرس العشر، كما وجدت علاقة جين بالجين بين جينات المقاومة المتخصصة bc-1، و $bc-1^2$، و bc-2، و $bc-2^2$ وبين السلالات التى تنتمى إلى نفس الرقم الكودى (عن Hall ١٩٩١).

جدول (٤-٣٢): المجموعات الباثولوجية pathogenicityy groups لفيرس موزايك الفاصوليا العادى BCMV، وجينات المسبب المرضى pathogens وسلالاته strains، والأصناف المفرقة differential cultivars وجينات المقاومة (عن Hall ١٩٩١).

المجموعة الباثولوجية للفيرس BCMV Pathogenicity Group												
VII		VI		V	IV	III	II	I				
جين الفيرس BCMV Pathogene												
P $1^2.2^2$		P1.1^2.2		P1.2	P1.1^2		P2	P1	P0			
سلالات الفيرس BCMV Strain[a]												
				NL6								
NL4				US3					NL1			
US6	NL5	NL3	NL2	US2	US4	US5	NL8	NL7	US1	جينات المقاومة	الأصناف المفرقة	مجموعة المقاومة بالفاصوليا
											أصناف مفرقة بدون الجين I	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+[b]		Dubbele Witte Sutter Pink Stringless Green Refugee	1
+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	*bc-u,*[c] *bc-1*	Imuna Redlands Greenleaf C Puregold Wax	2
+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	*bc-u, bc-*1^2	Redlands Greenleaf B Great Northern UI 123	3
-	+	+	+	+	-	-	+	-	-	*bc-u, bc-2*	Michelite 62 Sanilac Red Mexican UI 34	4
-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	*bc-u, bc-1, bc-2*	Pinto UI 114	5
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*bc-u, bc-*1^2*, bc-*2^2	Great Northern UI 31 Monroe Red Mexican UI 35	6
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*bc-u, bc-2, bc-3*	IVT 7214	7
											أصناف مفرقة بها الجين I	
-	+n	+n	±n	-	±n	-	+n	-	-	*1*	Widusa Black Turtle Soup 1	8
-	+n	+n	±n	-	±n	-	-n	-	-	*bc-1, 1*	Top Crop Improved Tendergreen Jubila	9
-	+n	±n	-	-	±n	-	-n	-	-	*bc-*1^2*, 1*	Amanda	10
-	-n	-n	-	-	-	-	-n	-	-	*bc-u, bc-*1^2*, bc-*2^2*, 1*	IVT 7233	11

a : السلالات US1، و US2، و US3، و US4، و US5، و US6 هى – على التوالى – السلالات New York 15، و Idaho، و Western، و Florida، و Mexican.

b: + = قابل للإصابة مع موزايك جهازى، و – = مقاوم وبدون أى أعراض جهازية، و n+ = قابل للإصابة مع ظهور تحلل موضعى بالعروق وتحلل جهازى لا يعتمد على درجة الحرارة، و n± = قابل للإصابة مع ظهور تحلل جهازى يعتمد على درجة الحرارة، حيث يزداد عدد النباتات التى يظهر بها تحلل جهازى مع ارتفاع درجة الحرارة، أما التحلل الموضعى فيكون قليلاً أو معدومًا، و n– = مقاوم بدون أى تحلل جهازى، ولكن مع ظهور بقع موضعية متحللة صغيرة جدًّا.

c: bc-u = جين متنح غير مرتبط بسلالات معينة، و bc-1، و $bc\text{-}1^2$، و bc-2، و $bc\text{-}2^2$، و bc-3 جينات متنحية ترتبط بسلالات معينة، و I = جين سائد لا يرتبط بسلالات معينة.

٣ – المقاومة لفيرس إكس البطاطس فى الباطس:

لقد درست جيدًا التفاعلات التى تحدث بين مختلف عزلات (سلالات) فيرس إكس البطاطس (PVX) وجينات المقاومة فى البطاطس: Nb، و Nx، و Rx (جدول ٤–٣٣). إن جميع سلالات الفيرس (باستثناء سلالة من أمريكا الجنوبية تعرف باسم PVX_{HB}) تُقَابَل بمقاومة قصوى فى البطاطس الحاملة للجين Rx، بينما تُحدث بقع متحللة محلية فى *Gomphrena globosa*. أما السلالة PVX_{HB} فإنها تُحدث إصابة جهازية فى البطاطس الحاملة للجين Rx، وتصيب *G. globosa* دون تكوين لبقع (عن Spence ١٩٩٧).

جدول (٤–٣٣): استجابة سلالات فيرس إكس البطاطس (PVX) لجينات المقاومة للفيرس فى البطاطس.

التراكيب الوراثية للبطاطس	مجموعة ١ (DX)	مجموعة ٢ (CP2)	مجموعة ٣ (UK3)	مجموعة ٤ (CP4)	سلالة HB
Nx, Nb, rx	HR	HR	HR	S	S
nx, Nb, rx	HR	HR	S	S	S
Nx, nb, rx	HR	S	HR	S	S
nx, nb, Rx	ER	ER	ER	ER	S

HR: فرط الحساسية، و S: قابلية للإصابة، و ER: مقاومة قصوى.

رابعًا: الأمراض النيماتودية

تختلف الأنواع النباتية كثيرًا فى طرق تطفلها، وتعد أكثر طرز التطفل النيماتودى بدائية هى تلك التى تبقى فيها النيماتودا خارج النبات (ectoparasites) وتتغذى بدفع رمحها إما فى خلايا البشرة كما فى حالة النوعين *Trichodorus*، و *Tylenchorhynchus*، وإما فى الخلايا التى تليها كما فى حالة النوعين *Rotylenchus*، و *Xiphinema*.

وفى المقابل فإن النيماتودا الداخلية التطفل (endoparasitic) تدخل بأجسامها كليًا أو جزئيًا فى الأنسجة النباتية لتتغذى وتكمل دورة حياتها، وتكون بعض أنواعها مهاجرة migratory مثل النوعين: *Pratylenchus*، و *Radopholus*، بينما تبقى أنواع أخرى ساكنة فى مكانها sedentary وتتغذى على عدد محدود من خلايا الجذر التى تمر بتحورات كبيرة، كما فى كل من نيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne* spp. (حيث تتكون الخلايا العملاقة)، ونيماتودا الحوصلات *Globodera* spp.، و *Heterodera* spp. (حيث تتكون خلايا الـ syncytia). تتشكل هذه الخلايا المَحوَّرة المغذية للنيماتودا من النسيج الوعائى للنبات وتبقى دائمة بفعل إفرازات المرئ esophagal secretions التى تحقنها النيماتودا، وتعد ضرورية لتطور النيماتودا وتكاثرها.

كذلك يتفاوت عدد عوائل الأنواع النيماتودية المختلفة تفاوتًا كبيرًا؛ فنجد - مثلاً - أن مدى عوائل النيماتودا الخارجية التطفل يكون كبيرًا غالبًا، بنما نجد أن النيماتودا الداخلية التطفل تكون غالبًا أكثر تخصصًا، مثل تخصص *Globodera* spp. على الباذنجانيات، و *Heterodera avenae* على محاصيل الحبوب. هذا إلا إنه قد تحدث تباينات كبيرة جدًا فى الجنس الواحد كما فى حالة نيماتودا تعقد الجذور؛ فبينما يصل عدد عوائل *M. incognita* إلى ٣٠٠٠ نوع نباتى فإن النوعين *M. megatyla*، و *M. pini* لا يصيبان سوى الصنوبريات *Pinus* spp.

كذلك تُحدد سلالات النيماتودا على أساس قدرتها على التكاثر على نباتات معينة (أجناس مختلفة) لعدد من العوائل المفرقة. وعلى سبيل المثال .. وجدت تباينات كبيرة جدًا فى مدى عوائل سلالات النيماتودا *Ditylenchus dipsaci*؛ مما سمح بتمييز ٣٠ سلالة.

وقد وضع المصطلح طراز باثولوجى pathotype للإشارة إلى عشيرة نيماتودية يمكنها التكاثر على تركيب وراثى معين من نوع نباتى ما، بينما لا يمكن لعشائر نيماتودية أخرى من نفس النوع أن تتكاثر على ذلك التركيب الوراثى النباتى. ومن الأمثلة على ذلك النظام الدولى القياسى الذى وضع لتمييز خمسة طرز باثولوجية من *Globodera rostochiensis* وثلاثة من *G. pallida* باختبار قدرتها على التكاثر على سبع سلالات من أنواع مختلفة من الجنس *Solanum* (عن Castagnone-Sereno ٢٠٠٢).

ولقد وجدت المقاومة للنيماتودا وأدخلت فى الأصناف الزراعية - أساسًا - بالنسبة للنيماتودا الشديدة التخصص، مثل:

Globodera	*Heterodera*	*Meloidagyne*
Rotylenchulus	*Tylenchulus*	*Ditylenchus*

وجميع هذه النيماتودا تبقى ساكنة داخل عوائلها بعد إصابتها لها (أى إنها sedentary endoperasitic).

وقد تكون المقاومة فعالة ضد جميع الأنواع النيماتودية التى تتبع جنسًا معينًا، أو ضد عدد من أنواع الجنس الواحد، أو ضد نوع واحد، أو ضد بعض الطرز أو السلالات التى تندرج تحت نوع ما.

وبالنسبة للمقاومة للنيماتودا الأقل تخصصًا، مثل النيماتودا التى تتحرك داخل عوائلها بعد إصابتها لها (الـ migratory endoparasitic) من الجنسين: *Aphelenchoides*، و *Pratylenchus*، فإنها قد طورت فى حالات قليلة فقط.

أما بالنسبة للنيماتودا الخارجية التطفل ectoparasitic، فإنه لم تُطَوَّر مقاومة لها فى الأصناف التجارية إلاّ فى حالات معدودة، مثل المقاومة للنيماتودا *Xiphinema* فى العنب (عن Roberts ٢٠٠٢).

ونلقى - فيما يلى - مزيدًا من الضوء على بعض الأنواع النيماتودية الهامة:

١ – نيماتودا تعقد الجذور:

يعرف نحو ٥٠ نوعًا من نيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne* spp.، لكن ٩٩٪ من عينات نيماتودا تعقد الجذور التى جمعت من مختلف أنحاء العالم كانت من ٤ أنواع رئيسية هى:

Meloidogyne incognita	*M. javanica*
M. arenaria	*M. hapla*

تنتشر الأنواع الثلاثة الأولى فى المناطق الحارة التى يكون معدل درجة الحرارة القصوى فيها ٣٦°م أو أقل، بينما يوجد النوع الرابع فى المناطق الباردة التى يصل فيها انخفاض الحرارة إلى ١٥°م تحت الصفر، لكنها لا تنتشر إلاّ فى المناطق التى يكون معدل الحرارة القصوى فيها ٢٧°م أو أقل، وهى التى تبعد عن خط الاستواء بأكثر من ٣٥°م شمالاً أو جنوبًا.

وبدارسة ٦٦٢ عينة من نيماتودا تعقد الجذور من مختلف أنحاء العالم وجد أنها كانت موزعة على الأنواع والسلالات المختلفة كما يلى (عن Taylor وآخرين ١٩٨٢).

النوع	السلالة	النسبة
M. incognita		٤٦,٦٨
	غير محددة السلالة	٤,٢٣
	١	٣٢,١٨
	٢	٤,٥٣
	٣	٤,٨٣
	٤	٠,٩١
M. javanica		٣٩,٧٣
M. arenaria		٦,٦٥
	١	٠,٣٠
	٢	٦,٣٤
M. hapla		٦,١٩
M. exigua		٠,٤٥
M. chitwoodi		٠,١٥
M. oryzae		٠,١٥

وتميز سلالات النيماتودا بستة عوائل مفرقة كما هو مبين فى جدول (٤-٣٤). وتجدر الإشارة إلى أن سلالات النيماتودا تميز باستعمال أنواع محصولية مختلفة. وليس باستخدام أصناف مختلفة لمحصول واحد، كما فى حالات السلالات الفسيولوجية من الفطريات والبكتيريا. ولمزيد من التفاصيل عن هذا الموضوع .. يراجع Taylor & Sasser (١٩٧٨)، و Hadisoeganda & Sasser (١٩٨١).

جدول (٤-٣٤): التمييز بين سلالات وأنواع الجنس *Meloidogyne* باستخدام العوائل المفرقة (عن Taylor وآخرين ١٩٨٢).

نوع النيماتودا	الاستجابة للنيماتودا فى الأنواع المحصولية (أ، ب)					
والسلالة	القطن	التبغ	الفلفل	البطيخ	الفول السودانى	الطماطم
M. incognita						
سلالة ١	R	R	S	S	R	S
سلالة ٢	R	S	S	S	R	S
سلالة ٣	S	R	S	S	R	S
سلالة ٤	S	S	S	S	R	S
M. javanica	R	S	R/S	S	R	S
M. arenaria						
سلالة ١	R	S	S	S	S	S
سلالة ٢	R	S	R/S	S	R	S
M. hapla	R	S	S	R	S	S

(أ) أعطيت شدة الإصابة درجات على مقياس من صفر إلى ٥، واعتبرت شدة إصابة صفر، ١، ٢ مقاومة (R)، و ٣، و ٤، و ٥ قابلة للإصابة (S). أما R/S فتعنى أن أيًا من الحالتين ممكنة.

(ب) استخدمت الأصناف التالية من مختلف المحاصيل:

المحصول	الصنف
القطن	Deltapine 16
التبغ	NC 95
الفلفل	California Wonder
البطيخ	Charleston Gray
الفول السودانى	Florunner
الطماطم	Rutgers

وتعرف سلالتان – على الأقل – من نيماتودا تعقد الجذور *M. incognita* قادرتين على إصابة الطماطم الحاملة لجين المقاومة Mi، هما:

١ – السلالة الطبيعية التى تعرف باسم natural virulent، وهى سلالة تتواجد فى الأراضى الزراعية بصورة طبيعية، فهى لم تتكون نتيجة لضغوط انتخابية عليها. (بسبب زراعة الطماطم المقاومة فى تلك الأراضى)، وربما كان ظهورها نتيجة تعرض عشائر النيماتودا الطبيعية لجينات مقاومة خلال مراحل تطورية لها فى أزمنة سابقة. تتميز هذه السلالة بقدرتها على التكاثر على الطماطم المقاومة بنفس كفاءة تكاثرها على الطماطم القابلة للإصابة.

٢ – سلالة تتكون فى خلال ٦–١٢ جيلاً من تعرض عشيرة النيماتودا لطماطم مقاومة. وعلى الرغم من السرعة التى تظهر بها تلك السلالة فإن كفاءتها فى التكاثر تكون منخفضة على الطماطم المقاومة، حيث لم تتعد – بعد ٢٥ جيلاً من الانتخاب – ٦٠٪ إلى ٦٤٪ من كفاءة تكاثرها على الطماطم القابلة للإصابة.

ونظرًا لأن الأنواع الهامة من نيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne* spp. تتكاثر لاجنسيًّا بطريقة التكوين البكرى الإجبارى (يكون التكوين البكرى فى *M. hapla* اختياريًّا)، فإن التحليل الوراثى التقليدى القائم على الانعزالات المندلية لا محل له فيما يتعلق بالعوامل المتحكمة فى مدى العوائل والضراوة مقابل جينات المقاومة(عن Roberts ١٩٩٥).

٢ – نيماتودا حوصلات البطاطس (جدول (٤–٣٥):

حالات مرضية لا تخضع لنظرية الجين للجين

على الرغم من التسليم – على نطاق واسع – بصحة نظرية الجين للجين، فقد اكتشفت حالات لم تنطبق عليها تلك النظرية، كما يلى

١ – وجد أنه فى التفاعل بين السلالة رقم واحد من الفطر *Cochliobolus carbonum* وجين الذرة المقاوم Hm1 أن جين المقاومة هذا يكون قادرًا على إنتاج بروتين يمكنه وقف سمية مركب ينتجه المسبب المرضى يكون ضروريًّا للضراوة.