مفهوم المقاومة الرأسية والأفقية

لتوضيح مفهوم طرازى المقاومة الرأسية والأفقية نأخذ – كمثال – المقاومة للفطر *Phytophthora infestans* المسبب لمرض الندوة المتأخرة فى البطاطس، وهو مرض يدخل ضمن تلك التى أطلق عليها Van der Plank اسم الأمراض ذات الفائدة المركبة Compound Interest Diseases (أى التى تزداد فيها سرعة انتشار الوباء بنسبة متزايدة تشبه الفائدة المركبة) كما تكثر فى هذا المرض السلالات الفسيولوجية للمسبب المرضى، وجينات المقاومة فى العائل.

جينات المقاومة الرأسية ونظام تسمية وتمييز سلالات المسبب المرضى

لم يكن يعرف – حتى عام ١٩٥٣ – سوى أربعة جينات رئيسية Major Genes لمقاومة الندوة المتأخرة فى البطاطس، وهى الجينات R_1، و R_2، و R_3، و R_4. وقد استخدمت هذه الجينات الأربعة فى تمييز ١٦ سلالة من الفطر *P. infestsns* المسبب للمرض، كما هو مبين فى جدول (٥–١)، حسبما اقترح Black عام ١٩٥٣.

وتبعًا لهذا النظام .. فإن أى صنف من البطاطس يكون قابلاً للإصابة بجميع سلالات الفطر *P. infestans* عندما لا يحمل أيًا من جينات R المسئولة عن المقاومة، أى عندما يكون تركيبه الوراثى rrrr (لأن البطاطس رباعية التضاعف، ولكن يشار إلى التركيب الوراثى الأصيل – من الآن فصاعدًا – برمز آليل واحد؛ أى يكون التركيب الوراثى: r). إلا أن الأمر يختلف عند وجود جينات R المسئولة عن المقاومة. فعندما يحمل الصنف الجين R_1 .. فإنه يكون مقاومًا لجميع سلالات الفطر التى لا تحمل الرقم 1 (وهو رمز جين الضراوة – فى الفطر – القادر على كسر المقاومة التى يؤمنها الجين R_1) وهى السلالات (0)، و (2)، و (3)، و (4)، و (2,3)، و (2,4)، و (3,4)، و (2,3,4)، بينما يكون الصنف ذاته قابلاً للإصابة بجميع سلالات الفطر التى تحمل الرقم ١، وهى: (1)، و (1,2)، و (1,3)، و (1,4)، و (1,2,3)، و (1,2,4)، و (1,3,4)، و (1,2,3,4).

كذلك فإنه عندما يحمل الصنف جينات المقاومة R_1، و R_3، و R_4 فإنه يكون قابلاً

جدول (٥-١): العلاقة بين جينات المقاومة (R-genes)، وسلالات الفطر *P. infestans* المسبب للندوة المتأخرة فى البطاطس.

التركيب الوراثى للعائل	سلالة الفطر *P. infestans*															
	0	1	2	3	4	1,2	1,3	1,4	2,3	2,4	3,4	1,2,3	1,2,4	1,3,4	2,3,4	1,2,3,4
r	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
R_1	R	S	R	R	R	S	S	S	R	R	R	S	S	S	R	S
R_2	R	R	S	R	R	S	R	R	S	S	R	S	S	R	S	S
R_3	R	R	S	R	R	S	R	S	R	S	S	S	R	S	S	S
R_4	R	R	R	S	R	S	R	S	R	S	S	R	S	S	S	S
$R_1 R_2$	R	R	R	R	R	S	R	R	R	R	R	S	S	R	R	S
$R_1 R_3$	R	R	R	R	R	R	S	R	R	R	R	S	R	S	R	S
$R_1 R_4$	R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	R	R	S	S	R	S
$R_2 R_3$	R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	S	R	R	S	S
$R_2 R_4$	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	S	R	S	S
$R_3 R_4$	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	S	S	S
$R_1 R_2 R_3$	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	R	S
$R_1 R_2 R_4$	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	S
$R_1 R_3 R_4$	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	S
$R_2 R_3 R_4$	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S
$R_1 R_2 R_3 R_4$	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S

للإصابة بجميع سلالات الفطر التى تحمل الأرقام 1، و 3، و 4 (وهى رموز جينات الضراوة – فى الفطر – القادرة على كسر المقاومة التى تؤمنها الجينات R_1، و R_3، و R_4 على التوالى) وهى السلالات (1,3,4) و (1,2,3,4)، ولكن يكون هذا الصنف مقاومًا لجميع السلالات الأخرى للفطر التى لا تحمل الأرقام (جينات الضراوة) 1، و 3، و 4 مجتمعة.

وعندما وضع هذا النظام لتحديد العلاقة بين سلالات الفطر *P. infestans*، وجينات المقاومة له فى البطاطس .. لم يكن يعرف سوى أربعة جينات فقط للمقاومة، ولكن جينات أخرى كثيرة اكتشفت بعد ذلك. فمثلاً .. كان يعرف تسعة جينات لمقاومة الفطر فى عام ١٩٦٨، وكان هذا العدد – يسمح بتمييز $٥١٢ = ٢^{٩}$ سلالة من الفطر. وقد أمكن بالفعل التعرف على معظم السلالات البسيطة. وعدد من السلالات المعقدة مثل (1,2,3,4,5,6,7,8)، و (1,2,3,4,5,6,7,8,9).

وفى عام ١٩٦٩ اكتشف جينان آخران ليصل إجمالى عدد جينات المقاومة الرأسية المعروفة آنذاك إلى أحد عشر جينًا، كان يقابلها أحد عشر جينًا للضراوة أعطيت الأرقام من ١ إلى ١١، تبعًا لجين المقاومة الرأسية الذى يمكن لكل منها التغلب عليه. وقد اكتشفت سلالة معقدة من الفطر تحمل ١٠ جينات للضراوة، وهى السلالة (1,2,3,4,5,7,8,9,10,11).

وبينما يحمل عدد كبير من أصناف البطاطس جينًا واحدًا أو جينين للمقاومة الرأسية. فإن أصنافًا قليلة تحمل ثلاثة جينات أو أربعة، ولا توجد حاليًا أية أصناف تحمل أكثر من هذا العدد من جينات المقاومة الرأسية. فمثلاً .. يحمل الصنف Pentland Dell الجينات R_1، و R_2، و R_3، ولا تصيبه سلالة الفطر (4) بأية درجة يعتد بها. وقد أدخل هذا الصنف فى الزراعة فى بريطانيا فى عام ١٩٦١، وظل خاليًا من أية إصابة بالندوة المتأخرة حتى عام ١٩٦٧ حينما ظهرت بعض الإصابات التى أعقبها وباء شديد للمرض فى عام ١٩٦٨. وفى خلال هذين الموسمين .. ظهر على الصنف ما لا يقل عن ٢٣ سلالة جديدة من الفطر المسبب للمرض، كان بعضها يحمل تسعة جينات للضراوة.

وجدير بالذكر أن معظم جينات R التى توجد فى البطاطس حُصِل عليها – على الأغلب – من النوع *S. demissum* السداسى التضاعف، وهى جينات لا تتحكم إلا فى مقاومة النموات الخضرية القوية فقط لسلالات الفطر *P. infestans*، ذلك لأن الدرنات قد تصاب بسلالات من الفطر لا تصيب النموات الخضرية، كما أن النموات الخضرية التى دخلت مرحلة الشيخوخة Senescence تفقد جزءًا من مقاومتها.

وبالرغم من أن هذا النظام يتميز بالمرونة التى تسمح بإضافة أية جينات جديدة للمقاومة الرأسية. وتمييز السلالات الجديدة من الفطر .. إلا أنه يؤخذ عليه أن السلالات التى تميز فى أى وقت تكون فى واقع الأمر خليطًا من عدد من السلالات التى لا يمكننا تمييزها عن بعضها بما هو متاح لنا من جينات للمقاومة. فمثلاً .. لم يكن ممكنًا قبل اكتشاف الجينين R_5، و R_6 تمييز أية سلالة من الفطر قادرة على كسر مقاومتهما. وبذا .. فإن سلالة الفطر التى عُرِفت قبل اكتشاف هذين الجينين – على أنها (1,2,3,4) ربما كانت فى واقع الأمر هى هذه السلالة. أو أيًّا من السلالات: (1,2,3,4,5) أو (1,2,3,4,6) أو (1,2,3,4,5,6)، وهى سلالات أمكن تمييزها بالفعل بعد اكتشاف الجينين R_5، و R_6.

ومع استمرار اكتشاف مزيد من جينات المقاومة R-genes (وهى التى يتحصل عليها من النوع *S. demissum*) .. أصبحت المشكلة أكثر تعقيدًا. ثم ازدادت حدتها لدى اكتشاف جينات إضافية لمقاومة الفطر فى الأنواع *S. stoloniferum*، و *S. bulbocastanum*، و *S. polytrichon* وغيرها. وقد اقترح – لتحجيم المشكلة – قصر استخدام هذا النظام لتمييز سلالات الفطر على جينات المقاومة المتحصل عليها من *S. demissum* فقط. ولكن هذا الاقتراح لم يلق قبولاً لأنه ليس من المنطقى التفريق بين جينات المقاومة لنفس الفطر لمجرد اختلاف مصادرها.

وقد يكون من المفضل قصر استخدام هذا النظام على حالات الجينات القوية Strong R-genes فقط. لأن سلالات الفطر التى تكون قادرة على كسر مقاومة هذه الجينات لا تظهر بالفعل إلا بعد اكتشاف هذه الجينات، ونقلها إلى أصناف جديدة محسنة، وإدخال هذه الأصناف فى الزراعة على نطاق واسع. هذا بينما وجدت سلالات من الفطر

قادرة على كسر مقاومة الجينات الضعيفة Weak R-genes قبل نقل هذه الجينات إلى الأصناف التجارية وإدخالها فى الزراعة. ومما يزيد من أهمية هذا الاقتراح لحسم مشكلة تعدد جينات المقاومة وتعدد سلالات الفطر أنه لا تعرف سوى ثلاثة جينات قوية فقط، هى: R_1، و R_2، و R_3، أما بقية الجينات فتعد ضعيفة. وبذا فإن استخدام هذا النظام مع الجينات الأربعة فقط يسمح بتمييز ثمانى سلالات للفطر، هى: (0)، و (1)، و (2)، و (3)، و (1,2)، و (1,3)، و (2,3)، و (1,2,3). أما السلالات الأخرى للفطر .. فإنها تعتبر ضمن أى من السلالات التالية:

السلالة (0) حينما لا تحمل أيا من الأرقام 1، أو 2، أو 3 فى تركيبها.

السلالة (1) حينما لا تحمل أيا من الرقمين 2، أو 3 فى تركيبها.

السلالة (2) حينما لا تحمل أيا من الرقمين 1، أو 3 فى تركيبها.

السلالة (3) حينما لا تحمل أيا من الرقمين 1، أو 2 فى تركيبها.

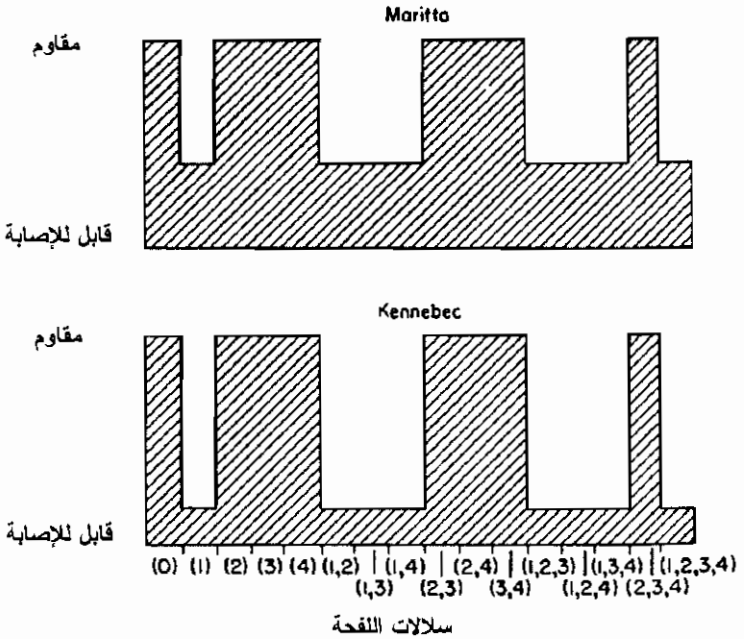
ويعد هذا الاقتراح – أو هذا التعديل – أفضل الخيارات المتاحة – ليمكن إتباع هذا النظام لتقسيم سلالات الفطر بكفاءة. وإذا اكتشف مستقبلاً جين قوى آخر .. فإن النظام يتسع – حينئذٍ – لتمييز ١٦ سلالة بعد نقل هذا الجين لأصناف جديدة، واستخدام هذه الأصناف فى الزراعة على نطاق واسع. ومما يدعم هذا التعديل لنظام السلالات أن كل ما يهمنا عملياً – هى السلالات القادرة على كسر مقاومة الأصناف المنتشرة بالفعل فى الزراعة.

مظهر المقاومة الرأسية والأفقية

كما سبق أن أوضحنا .. فإن المقاومة تكون رأسية عندما يكون الصنف مقاومًا لبعض سلالات الطفيل، وتكون المقاومة أفقية عندما يكون الصنف مقاومًا – بدرجة واحدة – لجميع سلالات الطفيل.

ويوضح شكل (٥–١) الفرق بين نوعى المقاومة بالنسبة لصنفين من البطاطس هما: Kennebec، و Maritta. يحمل كلا الصنفين الجين R_1 المسئول عن المقاومة للفطر *P. infestans*، يكسب هذا الجين النباتات الحاملة له مقاومة ضد سلالات الفطر: (0)،

و (2)، و (3)، و (4)، و (2,3)، و (2,4)، و (3,4)، و (2,3,4). يتبين ذلك فى الشكل حيث نجد أن المقاومة لهذه السلالات تامة فى كلا الصنفين.

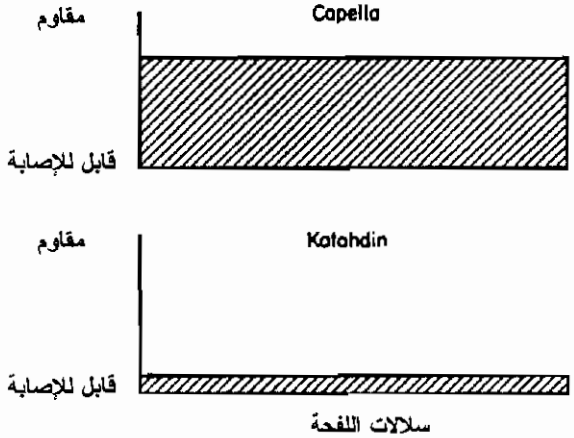


شكل (٥-١):مظهر المقاومة فى صنفين من البطاطس يحملان الجين R_1 للمقاومة الرأسية، ولكنهما يختلفان فى مستواهما من المقاومة الأفقية (يراجع المتن للتفاصيل).

أما بالنسبة لسلالات الفطر الأخرى (التى تحمل الرقم 1 الخاص بجين الضراوة المقابل لجين المقاومة R_1) فإن الصنفين يختلفان فى درجة مقاومتهما، وإن كان كل منهما يحمل نفس المستوى من المقاومة لجميع هذه السلالات .. فنجد أن الصنف Kennebec يصاب بهذه السلالات بدرجة أكبر من إصابة الصنف Marritta، ويعنى ذلك أن الصنف الأخير يحمل مستوى أعلى من المقاومة الأفقية للندوة المتأخرة عن الصنف الأول.

ويوضح شكل (٥-٢): الحالة التى تكون عليها المقاومة فى الأصناف التى لا تحمل أية جينات للمقاومة الرأسية. ويتبين من الشكل أن الصنفين Capella، و Katahdin (وهما لا يحملان أية جينات للمقاومة الرأسية) يختلفان فى درجة مقاومتهما للندوة

المتأخرة، ولكن كلاً منهما يصاب بنفس الدرجة – أو يحمل نفس الدرجة من المقاومة – لجميع سلالات الفطر.



شكل (٥–٢): مظهر المقاومة فى صنفين من البطاطس خاليان من المقاومة الرأسية ويختلفان فى مستواهما من المقاومة الأفقية.

يعد الصنف Katahdin قابلاً للإصابة بشدة تحت ظروف الحقل، وإذا كان الجو مناسبًا للإصابة، ولم يكافح المرض بالرش بالمبيدات .. فإن النموات الخضرية تموت بسرعة؛ مما يدل على أن المقاومة الأفقية التى توجد بهذا الصنف منخفضة (وبالرغم من ذلك .. فهو ليس أكثر الأصناف قابلية للإصابة).

أما الصنف Capella .. فهو كذلك لا يحمل أية جينات للمقاومة الرأسية. إلا أن مقاومته الأفقية عالية إلى درجة ربما تكون أعلى من المقاومة الأفقية التى توجد فى أى صنف تجارى آخر من البطاطس، حيث يلاحظ أن الإصابة بالندوة المتأخرة تتقدم فى هذا الصنف ببطء شديد حتى ولو كانت الظروف الجوية مناسبة للإصابة.

وتجدر الإشارة إلى أن أى صنف قد يخلو من المقاومة الرأسية، إلا أنه لا يعقل أن يخلو تمامًا من المقاومة الأفقية، فلا توجد المقاومة الرأسية بمفردها أبدًا. ولا يمكن للمرء أن يتخيل انعدام المقاومة الأفقية فى صنف ما؛ لأن ذلك يعنى أن الكائن المرضى يمكن أن تنتب جراثيمه، ويخترق خلايا بشرة العائل، وينمو، وينتج جراثيم جديدة كما لو كان ناميًا على بيئة صناعية.

ويبين شكل (٥-٣) مثالاً افتراضيًا لمقاومة أصناف تختلف فى محتواها من المقاومة الرأسية، وفى مستواها من المقاومة الأفقية.

وتجدر الإشارة إلى أن المقاومة الأفقية تتوفر فى النبات قبل حدوث الإصابة بالمسبب المرضى، برغم أن تأثيرها لا يظهر إلا بعد تعرض النبات للإصابة. وعلى العكس من ذلك فإن المقاومة الرأسية لا تعمل إلا بعد التعرض للإصابة. فمثلاً .. نجد فى حالة مقاومة الندوة المتأخرة فى البطاطس أن جراثيم جميع سلالات الفطر المسبب للمرض تخترق أنسجة أوراق جميع الأصناف أيًا كانت مقاومتها الرأسية. ولا يبدأ التمييز بين السلالات إلا بعد ذلك، حيث تظهر حالات فرط الحساسية ضد سلالات الفطر التى يقاومها الصنف بجينات المقاومة الرأسية المناسبة.

وراثة وطبيعة المقاومة الأفقية

تبعًا لـ Van der Plank فإن المقاومة الأفقية قد يتحكم فيها عدد محدود (Oligogenic)، أو عدد كبير (Polygenic) من الجينات، وهذه الجينات ليست خاصة بالمقاومة Non specialized resistance genes، وإنما توجد طبيعيًا فى النباتات السليمة، وتتحكم فى العمليات الحيوية العادية (وبالمقارنة .. فإن المقاومة الرأسية يتحكم فيها جينات متخصصة فى المقاومة).

أما Abdallah & Hermsen (١٩٧١) .. فقد قسما المقاومة الأفقية - التى أطلقا عليها اسم المقاومة المتجانسة Uniform Resistance - إلى طرازين. ترجع المقاومة الأفقية فى أحد هذين الطرازين إلى جينات غير متخصصة Non-specialized genes، وهى جينات تتحكم أساسًا فى صفات نباتية أخرى غير المقاومة، ولكنها تسهم فى المقاومة بطريقة غير مباشرة. وينشأ هذا الطراز من المقاومة غالبًا فى عشائر العائل التى توجد فى مناطق منعزلة عن تلك التى يوجد فيها الطفيل بحالة مستوطنة. أما عن الطراز الثانى .. فيتحكم فيه جينات متعددة متخصصة فى المقاومة Specialized Polygenes ولكنها لا تكون متخصصة ضد سلالات من المسبب المرضى Race-non specific. وتتحكم هذه الجينات فى تمثيل المركبات المسئولة عن إكساب العائل خاصية المقاومة. ويعتقد أن هذا