الضراوة الكمية Aggressiveness، والضراوة النوعية Virulence .. وراثتهما والعلاقة بينهما

تتضمن خاصية التطفل Pathogenicity كلا من مستوى ضراوة الطفيل، أو ضراوته الكمية Aggressiveness (قدرة سلالاته على التغلب على جينات المقاومة فى العائل) وضراوته النوعية Virulence؛ فجميع سلالات المسبب المرضى Pathogen تعد ممرضة Pathogenic، سواء أكانت هذه السلالات تتفاعل مع أصناف العائل، أم لا تتفاعل. وجدير بالذكر أن السلالات التى تختلف فى مستوى الضراوة الكمية لا تتفاعل مع أصناف العائل التى تختلف فى مستوى مقاومتها الأفقية، بينما تتفاعل السلالات التى تختلف فى ضراوتها النوعية مع أصناف العائل التى تختلف فى مقاومتها الرأسية.

هذا .. ولا يتوفر أى دليل على وجود ارتباط موجب بين الضراوة الكمية، والضراوة النوعية، ولكن قد يوجد ارتباط سالب بينهما؛ إذ إن زيادة الضراوة النوعية قد تؤدى إلى خفض الضراوة الكمية.

وعندما تكون الظروف البيئية مناسبة لزيادة شدة الإصابة بمرض ما، فإن المرء لا يمكنه الحكم على ما إذا كان سبب هذه الزيادة هو حدوث زيادة فى مستوى الضراوة الكمية للطفيل، أم أنه نقص فى مستوى المقاومة الأفقية للعائل تحت هذه الظروف.

وتورث الضراوة النوعية عادة كصفة بسيطة monogenic، أو كصفة يتحكم فيها عدد قليل من الجينات Oligogenic، بينما تورث الضراوة الكمية – عادة – كصفة يتحكم فيها عدد كبير من الجينات Polygenic. ومع ذلك فقد توجد حالات كمية من الضراوة النوعية – التى يتحكم فيها عدد كبير من الجينات – ولكن لم يُتعرف عليها بعد.

تأثير المقاومة الرأسية والأفقية فى تقدم الأوبئة

تأثير المقاومة الرأسية

تقتصر مناقشتنا لهذا الموضوع على "الأمراض ذات الفائدة المركبة" Compound Interest Diseases التى تنتشر فيها الأوبئة بطريقة الربح المركب، وتسببها فطريات مثل

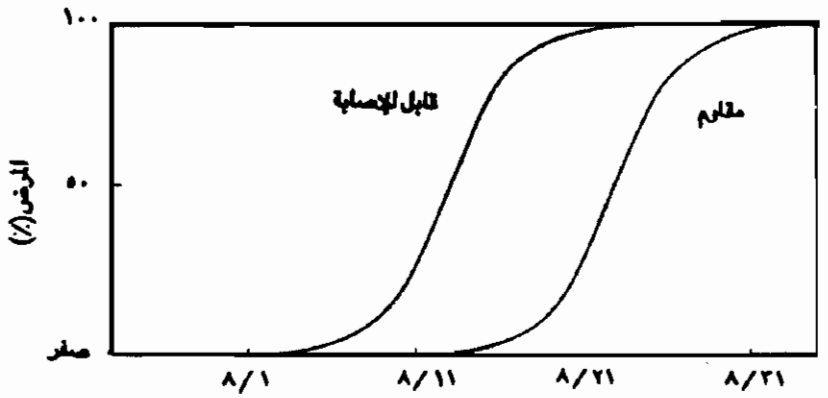
Phytopthora infestans، و *Puccinia graminis*؛ ففى أمراض كهذه .. تؤدى المقاومة الرأسية إلى تأخير البداية الملحوظة للوباء، لأنها تخفض كمية اللقاح Inoculum الفعالة التى يبدأ منها الوباء، وتلك هى الفائدة الوحيدة للمقاومة الرأسية. ولنضرب – مثلاً على ذلك – المقاومة للندوة المتأخرة فى البطاطس.

نفترض وجود حقلين متجاورين من البطاطس، وينمو بأحدهما صنف لا يحمل أى جينات R للمقاومة الرأسية للندوة المتأخرة، بينما ينمو بالآخر صنف يحمل الجين R_1، أى إنه يقاوم عدة سلالات من الفطر، وهى جميع السلالات التى لا تحمل الرقم 1 مثل (0)، و (2)، و (3)، و (4)، و (2,3) ... إلخ. فإذا افتراضنا أن ٩٩٪ من سلالات الفطر التى تصل إلى الحقل هى من هذه السلالات .. كان معنى ذلك أن ٩٩٪ من جراثيم الفطر لا تصيب إلا نباتات الصنف الأول الذى لا يحمل الجين R_1، بينما الـ ١٪ الباقية من جراثيم الفطر التى تصل إلى الحقل تكون من سلالات مثل: (1)، و (1,2)، و (1,3)، و (1,4)، و (1,2,3) ... إلخ، ويمكنها إصابة كلا الصنفين. فبالنسبة لهذه السلالات الأخيرة .. يتساوى الصنف الحامل للجين R_1 مع الصنف الخالى من جينات المقاومة الرأسية.

وبناء على ما تقدم .. فإن الإصابة تبدأ فى الصنف الخالى من المقاومة الرأسية بعدد من جراثيم الفطر يبلغ مائة ضعف عدد الجراثيم التى يمكن أن تصيب الصنف الحامل للجين R_1. وبذا تكون المقاومة الرأسية قد خفضت اللقاح الأولى Initial Inoculum إلى ٠,٠١ مما كان مقدرًا أن يحدث. وهذا اللقاح الأولى هو الذى يحدث الإصابات الأولية Initial Lesions، التى يبدأ منها الفطر فى التكاثر، والمرض فى الانتشار فى الحقل.

يستمر معدل الزيادة فى أعداد جراثيم الفطر بعد ذلك بنفس المستوى فى كلا الصنفين الخالى من المقاومة الرأسية، والحامل للجين R1، ولكن نظرًا لأن اللقاح الأولى يبلغ فى الصنف الحامل للجين R_1 ٠,٠١ مما يكون فى الصنف الخالى من المقاومة الرأسية؛ لذا .. فإن البداية الملحوظة للوباء يتأخر ظهورها فى الصنف الحامل للجين R_1 لفترة مساوية لتلك التى تلزم لمضاعفة اللقاح Inoculum مائة مرة. ويستفاد من ذلك أن خفض اللقاح يؤخر ظهور الوباء (شكل ٥-٤).

يفترض فى شكل (٥-٤) أن اللقاح الفطرى Fungal Inoculum وصل إلى الحقل فى النصف الثانى من شهر يوليو، إلا أن نسبة الإصابة كانت منخفضة جدًّا إلى درجة يصعب معها ملاحظتها فى الشكل. ففى هذا المثال .. يفترض أن النسبة المئوية لإصابة النموات الخضرية كانت ٠,١٪ فى الصنف غير الحامل للمقاومة الرأسية، و ٠,٠٠١٪ فى الصنف الحامل للجين R_1، وتلك تقديرات تعادل - تقريبًا - بقعة مرضية واحدة بكل نبات فى الصنف الخالى من المقاومة الرأسية، وبقعة مرضية واحدة بكل ١٠٠ نبات من الصنف الحامل للجين R_1.



شكل (٥-٤): تأثير المقاومة الرأسية على تقدم الوباء المرضى.

تعد هذه الأرقام قريبة من الواقع بدرجة كافية، إلا إنها منخفضة إلى درجة لا تسمح بتوضيحها على الرسم البيانى (شكل ٥-٤). ومع تقدم المرض .. فإنه يمكن تسجيله على الرسم ابتداء من أول أغسطس بالنسبة للصنف الخالى من المقاومة الرأسية، وبعد عشرة أيام أخرى فى الصنف الحامل للجين R_1؛ أى إن المقاومة الرأسية أخرت بداية ظهور الوباء بمقدار عشرة أيام، وهو الوقت الذى لزم لزيادة عدد أجزاء الفطر القادرة على إحداث الإصابة Infective Propagules بمقدار مائة ضعف.

ويلاحظ من شكل (٥-٤): تشابه منحنيى تقدم المرض فى الصنفين تشابهًا تامًّا، مع استمرار تأخر منحنى الصنف الحامل للجين R_1 بمقدار ١٠ أيام. وقد افترض - توخيًا للبساطة - أن معدل الإصابة Infection Rate كان ثابتًا فى الصنفين. ويستفاد من ذلك

أن الجين R_1 لم يبطئ من سرعة تقدم المرض بعد حدوث العدوى الأولية، ذلك لأن السلالات القادرة على إحداث المرض فى أى من الصنفين تنمو وتتكاثر وتتجرثم وتعاود الإصابة بنفس السرعة فى كليهما.

وتجدر الإشارة إلى أن الجين R_1 يؤخر بدء ظهور الوباء بعدد من الأيام يتناسب عكسيًا مع مدى توفر السلالات التى يمكنها إصابة الصنف الحامل لهذا الجين. فلو فرض مثلاً وزرع أحد أصناف البطاطس الحاملة للجين R_1 لعدة سنوات فى نفس المنطقة .. فإن السلالات التى يمكنها إصابة هذا الصنف تصبح شائعة جدًا إلى درجة أن اللقاح الأولى تزيد نسبته كثيرًا عما فى المثال السابق، وبذا .. تقل كثيرًا الفترة التى يتأخر فيها بدء ظهور الوباء. ومع استمرار زراعة الأصناف الحاملة لنفس جين المقاومة الرأسية يزداد انتشار السلالات القادرة على إصابة تلك الأصناف، وتقل كفاءة الجين بنفس المعدل إلى أن تنعدم فائدته تمامًا.

التأثير المتبادل للمقاومة الرأسية والضراوة النوعية Virulence

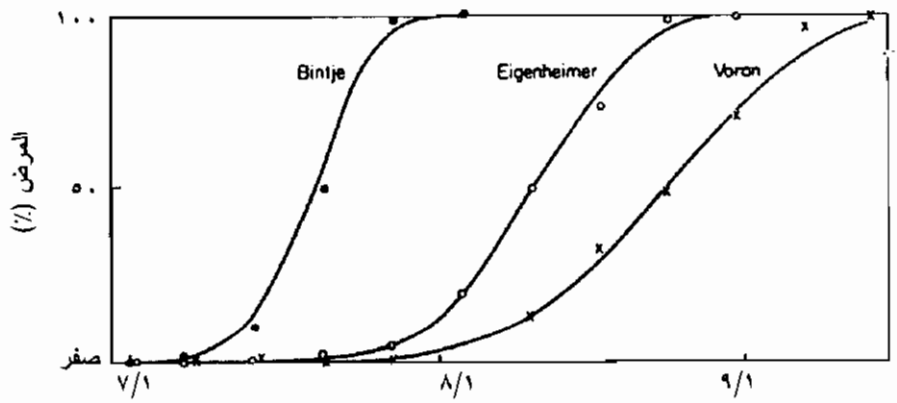
افترضنا فى المثال الموضح فى شكل (٥-٤) أن ١٪ فقط من جراثيم الفطر كانت قادرة على إصابة الصنف الحامل للجين R_1، وأن معدل الإصابة Infection Rate كان بالقدر الذى يساعد على بدء ظهور الوباء بعد ١٠ أيام. لكن .. لو فرض أن نسبة الجراثيم القادرة على إصابة هذا الصنف كانت ١٠٪ بدلاً من ١٪، وأن معدل الإصابة ظل كما هو .. فإن التأخير فى بدء ظهور الوباء سينخفض إلى ٥ أيام فقط. ولو ارتفعت نسبة الجراثيم القادرة على إصابة هذا الصنف إلى ٥٠٪، فإن التأخير فى بدء ظهور الوباء سيتقلص إلى يوم ونصف اليوم فقط. أما لو كانت جميع الجراثيم قادرة على إصابة الصنف .. فلن يحدث أى تأخير فى بداية ظهور الوباء. وبذا .. يتساوى الصنف الحامل للجين R_1 مع الصنف الخالى منه.

يستدل مما تقدم على أنه كلما ازداد انتشار السلالات القادرة على أحداث الإصابة فى الأصناف ذات المقاومة الرأسية (السلالات الـ Virulent على هذه الأصناف) قلت أهمية المقاومة الرأسية فى تأخير بداية ظهور الوباء. وفى المقابل .. فإن التوسع فى

زراعة الأصناف ذات المقاومة الرأسية يعد السبب الرئيسى فى انتشار السلالات القادرة على كسر مقاومة هذه السلالات. أى إن الإقبال على زراعة صنف معين ذى مقاومة رأسية مرغوب فيها يؤدى تدريجيًا إلى القضاء على مقاومة هذا الصنف وجميع الأصناف الأخرى التى تحمل نفس جينات المقاومة الرأسية.

تأثير المقاومة الأفقية

على خلاف المقاومة الرأسية .. فإن المقاومة الأفقية لا تؤخر بداية ظهور الوباء، ولكنها تبطء تقدمه بعد أن يبدأ، ويتضح ذلك من المثال التالى المبين فى شكل (٥-٥).



شكل (٥-٥): تأثير المقاومة الأفقية على تقدم الوباء المرضى.

يظهر فى الشكل متوسطات تقدم الإصابة بالندوة المتأخرة فى ١١٧ حقلاً مزروعة بثلاثة أصناف من البطاطس تتشابه فى خلوها من جينات المقاومة الرأسية R-genes، ولكنها تختلف فى مستوى مقاومتها الأفقية للمرض .. فالصنف فوران Voran يعد مقاومًا، بينما يعتبر الصنف إيجنهيمر Eigenheimer متوسط المقاومة، والصنف بنجى Bintje أكثرها قابلية للإصابة.

لم تستخدم المبيدات الفطرية لمقاومة المرض فى هذه الحقول، وكما هو مبين فى الشكل .. لوحظ أن الإصابة بدأت فى جميع الأصناف فى وقت واحد هو أول شهر يوليو، إلا أن سرعة تقدم المرض اختلفت كثيرًا بين الأصناف، فبينما تقدمت الإصابة

بسرعة كبيرة فى الصنف بنجى وأتت على جميع النباتات فى خلال شهر واحد. فإن تقدم الإصابة كان بطيئًا جدًا فى الصنف فوران، بينما كان الصنف إيجنهيمر وسطًا بينهما.

كان معدل تقدم المرض منخفضًا فى الصنف فوران مقارنة بالصنف بنجى. ويرجع ذلك إلى عدة أسباب. منها ما يلى:

١ – قلة عدد الجراثيم التى تتمكن من دخول المجموع الخضرى للنبات وتكون بقعًا مرضية.

٢ – بطء تكون البقع المرضية.

٣ – احتياج الفطر إلى وقت أطول لتكوين جيل جديد من الجراثيم.

٤ – تكوّن عدد أقل من الجراثيم الجديدة.

وتجدر الإشارة إلى أن الأصناف الثلاثة – فى المثال السابق – تصاب بجميع سلالات الفطر. ولكن الاختلاف بينها يكون فى سرعة تطور المرض وسرعة تقدم الوباء. ونظرًا لأن المقاومة الأفقية تحد من إصابة النباتات، لذا .. فإنها تحد من كمية اللقاح الذى يبقى فى الدرنات المصابة – بالتربة – إلى الموسم التالى. أى إنها تؤخر – بطريقة غير مباشرة – من بدء ظهور الوباء فى الموسم التالى.

ولقد أثيرت بعض الاعتراضات على نظرية Van der Plank بشأن المقاومة الأفقية. ولكنها كانت منصبة على حالات مرضية خاصة .. فقد ذكر Crill وآخرون أن المقاومة غير ذات قيمة بالنسبة لمرض الذبول الفيوزارى فى الطماطم. كما اقترح Crill & Jones (١٩٧٢) استخدام مصطلح قدرة التحمل العديدة الجينات Polygenic Tolerance بدلاً من مصطلح المقاومة الأفقية، لأن المصطلح الأول يصف – بشكل أفضل – حالات الإصابة بالذبول الفيوزارى فى أصناف مثل Rutgers، و Marglobe.

التأثير المشترك للمقاومتين الرأسية والأفقية

لو فرض وكانت نسبة الجراثيم القادرة على إصابة صنف يحمل الجين R_1 هى ١٪

كما في المثال المبين في شكل (٥-٤)، ولكن كان معدل الإصابة Infection Rate نصف المعدل المفترض في هذا المثال .. فإن ذلك يعني تأخر ظهور الوباء بمقدار عشرين يومًا بدلاً من عشرة أيام، وهو ما يعني تضاعف فاعلية المقاومة الرأسية. ويستدل من ذلك أن معدلات الإصابة العالية تخفض من فاعلية المقاومة الرأسية، بينما تزيد المعدلات المنخفضة من فاعليتها. وبرغم أن العوامل البيئية تلعب دورًا كبيرًا في التأثير على معدل الإصابة، إلا أن المقاومة الأفقية تلعب دورًا أكثر أهمية في هذا المجال، حيث تؤدي زيادة مستوى المقاومة الأفقية إلى خفض معدل الإصابة؛ الأمر الذي يزيد من فاعلية المقاومة الرأسية.

يوضح شكل (٥-٦) مثالاً افتراضيًا لتأثير كل من المقاومتين الرأسية والأفقية على تقدم الوباء، حيث تظهر منحنيات تقدم المرض لأربعة أصناف (أ، ب، جـ، د) كما يلي:

أ - لا يحمل أية جينات للمقاومة الرأسية، بينما يحمل مستوى منخفضًا من المقاومة الأفقية.

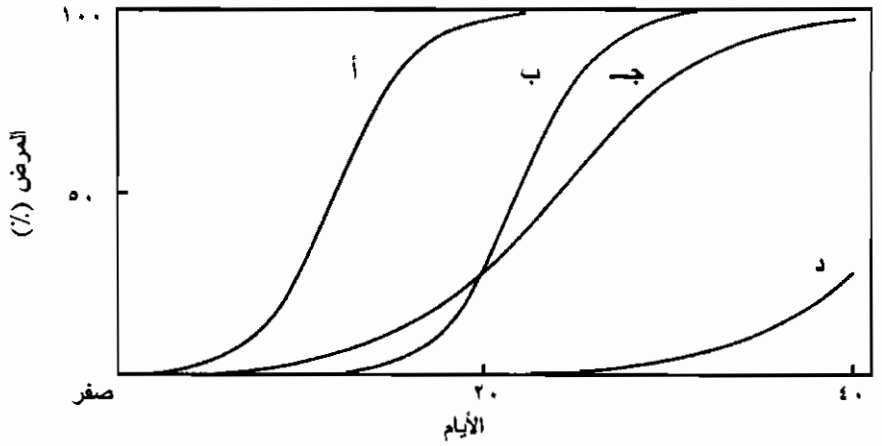
ب - يحمل مقاومة رأسية - تكفي لتأخير بداية ظهور الوباء بمقدار عشرة أيام - كما يحمل نفس المستوى المنخفض للمقاومة الأفقية الذي يوجد في الصنف (أ).

جـ - لا يحمل أية جينات للمقاومة الرأسية مثل الصنف (أ)، ولكنه يحمل مستوى من المقاومة الأفقية أعلى مما في الصنف (أ) إلى درجة تكفي لجعل معدل الإصابة Infection Rate نصف تلك التي تحدث في الصنف (أ).

د - يحمل مقاومة رأسية مماثلة لتلك التي يحملها الصنف (ب)، كما يحمل مقاومة أفقية مماثلة لتلك التي يحملها الصنف (جـ).

يتضح من شكل (٥-٦) أن منحنيات تقدم الإصابة متشابهة في الأصناف التي تحمل نفس المستوى من المقاومة الأفقية، فيتشابه منحنى الصنف (أ) مع (ب)، ومنحنى الصنف (جـ) مع (د)، ولكن في حين تأخرت بداية ظهور الوباء بمقدار ١٠ أيام في الصنف (ب) - مقارنة بالصنف (أ) - فإن ذلك التأخير كان بمقدار ٢٠ يومًا في الصنف

(د) مقارنة بالصنف (جـ) – لأن المقاومة الأفقية التى توجد فى الصنف (د) خفضت معدل الإصابة إلى النصف، وضاعفت الوقت الذى لزم لزيادة اللقاح Inoculnm الذى خفضته المقاومة الرأسية التى يحملها هذا الصنف.



شكل (٥–٦): التأثير المشترك للمقاومتين الرأسية والأفقية على تقدم الوباء المرضى.

وخلاصة القول .. فإن الجمع بين المقاومة الأفقية والمقاومة الرأسية معًا فى صنف واحد يؤدى إلى جعله مقاومًا بدرجة عالية. ففى المثال السابق كانت المقاومة الرأسية للصنف (د) مماثلة للمقاومة الرأسية التى يحملها الصنف (ب)، كما كانت مقاومته الأفقية مماثلة لتلك التى يحملها الصنف (جـ)، ومع ذلك فقد كانت إصابة الصنف (د) متأخرة إلى درجة يصعب معها حدوث أى ضرر اقتصادى.

هذا .. ويتوقف مدى التأخير فى بداية ظهور الوباء على مدى فاعلية المقاومة الرأسية، كما يتوقف مدى التأخير فى تقدم المرض على مدى فاعلية المقاومة الأفقية، علمًا بأن كليهما يتوفر منهما عدد لا نهائى من المستويات. وبين Van der Plank (١٩٦٨) الأساس الرياضى لطريقة رسم منحنى تقدم المرض فى مختلف حالات المقاومة.

التوازن بين المقاومة الرأسية والضراوة النوعية Virulence

ظهور السلالات الجديدة القادرة على كسر المقاومة الرأسية

لو استعنّا بالندوة المتأخرة فى البطاطس كمثال فى هذا الشأن .. لوجدنا أنه قد حدث