الرأسية لسلالة ما (بزيادة عدد الـ V-genes التى تحتوى عليها السلالة) ترتبط بانخفاض مستوى الضراوة الأفقية Aggressiveness لهذه السلالة (أى قدرتها على إصابة العائل والتكاثر وإحداث الضرر). وأكبر دليل على صحة ذلك سرعة اختفاء السلالات ذات الضراوة الرأسية المعقدة بمجرد التوقف عن زراعة الأصناف المقابلة لها الحاملة للمقاومة الرأسية المعقدة.

وجدير بالذكر أن الانخفاض فى مستوى الضراوة الأفقية لسلالة ما من المسبب المرضى يماثل تمامًا الزيادة فى المقاومة الأفقية للعائل. وبذا .. فإن أى انهيار للمقاومة الرأسية المعقدة يعنى تعرضها للإصابة بسلالات منخفضة الضراوة، فيصبح العائل كما لو كان ذا مقاومة أفقية عالية (عن Robinson ١٩٧١، و ١٩٨٠).

المقاومة المستدامة

مقدمة

إن المقاومة التى تستمر فاعلة لفترة طويلة (الـ durable) – أى المقاومة المستدامة sustainable – هى تلك التى لا يتغلب عليها المسبب المرضى على الرغم من زراعتها على نطاق واسع على مدى فترة زمنية طويلة فى ظروف تناسب المسبب المرضى.

يتبين من هذا التعريف للمقاومة المستدامة أو الـ durable صعوبة تقديرها كميًّا، وأنها تتباين كثيرًا تبعًا لطبيعة تلك المقاومة، والظروف البيئية، والوضع الحالى لعشيرة العائل، وغالبًا ما يعتمد الحكم على مقاومة ما بأنها durable أو غير ذلك على الخبرة معها.

كذلك لا يمكن تحديد المقاومة الـ durable على أساس نوعها أو طبيعتها. فمثلاً .. يعتبر بعض الباحثين أن المقاومة الكمية هى مقاومة durable، بينما المقاومة البسيطة تكون سريعة الفقد ephemeral، هذا بينما يعتبر آخرون أن المقاومة التى تقلل من معدل تزايد المرض هى durable، بينما تلك التى تمنع حدوث الإصابة ليست durable. إلاّ إنه تعرف حالات كثيرة للمقاومة لا تنطبق عليها تلك التقسيمات.

وكل ما يمكن التوصل إليه حاليًا أن أى مقاومة تتسبب فى حدوث أى نوع من التفاعل بين العائل والمسبب المرضى قد تكون سريعة الفقد بسبب احتمالات حدوث انتخاب للجينات التى تعيق تلقى إشارة ذلك التفاعل. ومن ناحية أخرى فإن المقاومة التكوينية constitutive resistance التى تعتمد على عدم قدرة العائل على توفير بعض الاحتياجات الضرورية للمسبب المرضى تكون غالبًا durable (عن Wolfe & Gessler ١٩٩٢).

هذا .. ويوجد فى الطبيعة سباق محموم لاهوادة فيه بين المسببات المرضية التى تهاجم الأنواع النباتية ومقاومة تلك الأنواع لها. وهو سباق يلعب دورًا كبيرًا ومؤثرًا فى تطور كليهما. ومن المفهوم التطورى نجد أن كل أنواع المقاومة تكون فى نهاية المطاف مؤقتة. فالمقاومة التى تبقى إلى ما لانهاية absolute durability لا وجود لها.

وفى الزراعة نجد أن قدرة المقاومة على البقاء durability تتباين كذلك، حيث تتراوح مدة بقائها من جزء من السنة حينما تظهر السلالات الباثولوجية – القادرة على كسر المقاومة – فى المراحل الأخيرة من برنامج التربية، إلى أكثر من ١٣٠ عامًا كما هو الحال – مثلاً – مع مقاومة أصول العنب لمنّ الفيللوكسيرا aphid *Phylloxera*.

ولقد عُرّفت المقاومة الـ durable بأنها تلك التى تبقى فعالة بينما هى تستعمل على نطاق واسع فى الزراعة لفترة طويلة من الزمن فى ظروف بيئية مناسبة لظهور المرض. هذا .. وتتباين – كثيرًا – فترة بقاء المقاومة فعالة باختلاف المحصول، وجين المقاومة، والمسبب المرضى. يستدل على ذلك من جدول (٥–٣)، الذى يتضح منه تباين تلك الفترة من سنة واحدة إلى ١٨ سنة فى مقاومة خمسة أصناف من القمح للصدأ الأصفر. ومن ثلاث سنوات إلى ٢٠ عامًا فى مقاومة خمسة أصناف من الشعير للبياض الدقيقى. وذلك خلال الفترة من ١٩٥٥ إلى ١٩٩٤ فى هولندا (عن Parlevliet ٢٠٠٢).

وتعد المقاومة الـ durable ضرورية فى المحاصيل المعمرة حتى لا تقضى سلالات المسببات المرضية الجديدة على الاستثمارات التى وضعت فيها. وعلى سبيل المثال .. لم

تكن مقاومة التفاح لكل من البياض الدقيقى والجرب مُرْضية إلى أن اكتشفت بعض حالات المقاومة الـ durable لكلا المرضين (عن Wolfe & Gessler ١٩٩٢).

جدول (٥-٣): عدد سنوات بقاء المقاومة فعالة فى خمسة أصناف من القمح ضد الصدأ الأصفر، وخمسة أصناف من الشعير ضد البياض الدقيقى، وذلك بعد زراعة تلك الأصناف على نطاق واسع فى هولندا (عن Parlevliet ٢٠٠٢).

القمح		الشعير	
الصنف	عدد السنوات	الصنف	عدد السنوات
Tadorna	١	Ramona	٣
Flevina	٥	Aramir	٥
Norda	٨	Impala	٥
Felix	١٥	Beflor	٨
Arminda	١٨	Minerva	٢٠

مدى انتشار المقاومة المستدامة ضد كل من المسببات المرضية المتخصصة وغير المتخصصة

توجد مجموعة من المسببات المرضية تتطور فيها السلالات بسهولة كبيرة، وهى التى يعرف - فى مقابلها - عديد من جينات المقاومة المتخصصة. ويبين جدول (٥-٤) أمثلة لتلك المسببات المرضية التى يمكنها كسر المقاومة فى فترات قصيرة للغاية بعد إدخال الأصناف الحاملة لجينات المقاومة فى الزراعة. ومن أهم خصائص تلك الحالات أن المقاومة تكون بفرط الحساسية، وأن كل المسببات المرضية تكون من الفطريات والبكتيريا (لا يوجد من بينها فيروسات)، وأن جميع تلك المسببات إما biotrophic، وإما semibiotrophic.

أما المقاومة ضد المسببات المرضية غير المتخصصة (الـ generalists) مثل المقاومة ضد الفطر *Sclerotinia sclerotiorum* فهى - كما هو معلوم - ذات طبيعة كمية وراثيًا وتبقى فعالة لفترات طويلة. ولا يعرف ظهور أى سلالات متخصصة منها.

وبين تلك المجموعتين من المسببات المرضية (المتخصصة specialists وغير المتخصصة generalists) يوجد كثير من المسببات المرضية التى يتباين مدى عوائلها بين الضيق نسبيًا والواسع نسبيًا، ومن بين المسببات المرضية التى عُرفت فيها سلالات باثولوجية وكانت المقاومة ضدها فعالة لفترات طويلة highly durable تلك المبينة فى جدول (٥-٥). وتعرف من تلك المجموعة من المسببات المرضية ما هو ذا مدى عائلى ضيق نسبيًا. ولم تعرف فيها سلالات باثولوجية، وكانت المقاومة ضدها فعالة منذ بداية إدخالها فى الزراعة، كما فى حالات: *Cladosporium cucumerinum*، و *Corynespora melonis* فى الخيار، و *Periconia circinata* فى السورجم، و *Pseudocercosporella herpotrichoides* فى القمح، و *Cochlibolus victoriae* فى الشوفان.

جدول (٥-٤): أمثلة لمسببات مرضية لمحاصيل متنوعة توجد فيها مقاومة متخصصة قليلة البقاء non-durable وعديد من السلالات الباثولوجية للمسبب المرضى. B = biotrophic، و HB = hemi-biotrophic، و S = specialist ذا مدى ضيق من العوائل.

المسبب المرضى	طبيعته	العائل	عدد جينات المقاومة R-genes
فطريات			
Puccinia hordei	B,S	الشعير	< ١٥
P. coronata	B,S	الشوفان	< ٣٠
P. sorghi	B,S	الذرة	< ٢٥
P. triticina	B,S	القمح	< ٤٠
Melampsora lini	B,S	الكتان	< ٣٠
Blumeria graminis f. sp. *hordei*	B,S	الشعير	< ٣٠
Bremia lactucae	B,S	الخس	< ١٦
Cladosporium fulvum	B,S	الطماطم	< ١١
Phytophthora infestans	HB,S	البطاطس	< ١١
Rhynchosporium secalis	HB,S	الشعير	< ١٠
Colletorichum lindemuthianum	HB,S	الفاصوليا	< ١٠
Magnaporthe grisea	HB,S	الأرز	< ١٦
بكتيريا			
Xanthomonas oryzae pv. *oryzae*	HB,S	الأرز	< ١٨
Pseudomonas syringae pv. *phaseolicola*	HB,S	الفاصوليا	٥

جدول (٥-٥): أمثلة لمسببات مرضية لمحاصيل معينة توجد فى كل منها أعداد قليلة من جينات المقاومة المتخصصة وعدد قليل من السلالات الباثولوجية للمسبب المرضى. V = فطريات الذبول الوعائى، و S = متخصصة specialist، و MS = متخصصة بدرجة متوسطة، و G = غير متخصصة generalist، و B = biotrophic، و HB = hemibiotrophic.

المسبب المرضى	طبيعته	العائل
فطريات		
Fusarium oxysporum f. sp. *lycopersici*	V,S	الطماطم
F. oxysporum f. sp. *pisi*	V,S	البسلة
F. oxysporum f. sp. *conglutinans*	V,S	الكرنب
Cochiliobolus carbonum	N,S	الذرة
Ascochyta pisi	HB, S	البسلة
فيروسات		
Tobacco mosaic virus	B,MS	الطماطم
Potato virus X	B, MS	البطاطس
Potato virus Y	B, BS	البطاطس
Peanut mottle virus	B, MS	الفول السودانى
Bean common mosaic virus	B, MS	الفاصوليا
Bean yellow mosaic virus	B, G	الفاصوليا
Soybean mosaic virus	B, MS	الفاصوليا
Pea seedborne mosaic virus	B, MS	البسلة
Barley yellow mosaic virus	B, MS	الشعير

وللفيروسات خصائصها التى تميزها عن المسببات المرضية الأخرى. فهى تتباين فى مدى عوائلها من المدى الضيق جدًا (كما فى الـ Andean potato latent virus) إلى الواسع جدًا (كما فى فيروسات موزايك الطماطم، وموزايك التبغ، وذبول الطماطم المتبقع)، ولا يبدو أن لمستوى التخصص أى علاقة بمدى فاعلية المقاومة واستمرارها. وحتى مع تطوير الفيرس لسلالات جديدة فإن المقاومة ضدها غالبًا ما تكون فعالة لفترات طويلة durable، حتى ولو كانت المقاومة بسيطة فى وراثتها ومن نوعية فرط الحساسية (عن Parlevliet ٢٠٠٢).

المقاومة ضد المسببات المرضية المتخصصة

تكون المقاومة ضد المسببات المرضية المتخصصة specialists من الفطريات والبكتيريا قصيرة البقاء غالبًا non-durable، وهى تتميز - عادة - بوجود عديد من جينات المقاومة الرئيسية السائدة، وكثيرًا ما يوجد ارتباط بين مواقع جينات المقاومة، مع تواجد سلاسل من الآليلات المتعددة للموقع الجينى الواحد، ومواقع أخرى معقدة complex loci. يتمثل ذلك بوضوح فى صدأ الكتان الذى يسببه الفطر *Melampsora lini* الذى يُعرف له أكثر من ٣٠ جينًا للمقاومة تقع فى ٧ مواقع أو مناطق كروموسومية دقيقة أعطيت الرموز K، و L، و M، و N، و P، و D، و Q، مع وجود ارتباط بين المنطقتين N، و P، وكذلك بين المنطقتين N، و K، وتتكون المنطقة N مما لا يقل عن موقعين مرتبطين بشدة. أما المنطقة M فهى تحمل ٤ مواقع شديدة الارتباط. وبالمقارنة .. توجد بالمنطقة L ١٤ آليلاً لاهى بالآليلات المتعددة فى سلوكها، ولا تقع فى مواقع شديدة الارتباط.

تعمل تلك الجينات الرئيسية للمقاومة على أساس نظرية الجين للجين مع جينات عدم الضراوة avirulence genes فى المسبب المرضى. فنجد عند حدوث الإصابة أن مُنتَج جين عدم الضراوة يتم التعرف عليه بواسطة مُنتَج جين المقاومة المقابل له؛ لِتُستَحث سلسلة من الأحداث، تتضمن موت سريع ومحلى لخلايا العائل التى اخترقها المسبب المرضى - فيما يعرف بفرط الحساسية - مما يقود إلى المقاومة.

توجد جينات رئيسية هامة لا تستحث حالة فرط الحساسية، مثل جينات: Sr2 المسئول عن مقاومة القمح لصدأ الساق، و Lr34 المسئول عن مقاومة القمح - كذلك - لصدأ الأوراق، و ml-o المسئول عن مقاومة الشعير للبياض الدقيقى. هذه الجينات تعمل من خلال آلية أخرى غير فرط الحساسية، وهى جينات استمرت فعالة - ومازالت - بعد سنوات طويلة من استعمالها على نطاق واسع فى الأصناف المنتشرة فى الزراعة، فهى تتحكم فى مقاومة تحتفظ بفاعليتها (durable).

ولقد أوضحت الدراسات أن حالات المقاومة ضد الفطريات المتخصصة - والتى تستمر

فاعليتها لفترات طويلة – تكون – غالبًا – ذات طبيعة كمية. حيث يتحكم فيها – عادة – عديد من الجينات القليلة التأثير، وإن كانت تأثيراتها إضافية. وتتواجد المقاومة القليلة الجينات oligogenic أو العديدة الجينات polygenic على مستوى منخفض إلى متوسط فى معظم الأصناف –لغالبية المحاصيل المزروعة – ضد كل المسببات المرضية. تظهر تلك المقاومة الكمية بعد أن يفقد جين المقاومة الرئيسى (الـ R gene) فاعليته. ويعبر عنها – أحيانًا – باسم المقاومة المتخلفة (أو المتبقية) residual. وغالبًا .. لا يكون مستوى تلك المقاومة المتخلفة مناسبًا أو كافيًا للعمل على تجميعه – بالتربية – فى مستويات أعلى. ويستدل من الدراسات الوراثية التى أجريت فى هذا المجال أن تلك المقاومة يتحكم فيها ٢–٣ جينات كما فى الذرة ضد *Puccinia sorghi* وفى القمح ضد *P. triticina*، وإلى عديد من الجنيات كما فى الشعير ضد *P. hordei*، والقمح ضد *P. graminis* f. sp. *tritici*، والأرز ضد *Xanthomonas oryzae* pv. oryzae، والذرة ضد كل من *Cochlioblus heterostrophus*، و *Setosphaeria turcica*. كذلك تعرف مقاومة حقل فى البطاطس ضد *Phytophthora infestans*، وفى الشعير ضد *Rhynchosporium secalis* (عن Parlevliet ٢٠٠٢).

هذا إلا أنه تعرف حالات كثيرة من المقاومة البسيطة ضد فطريات متخصصة احتفظت بفاعليتها لفترات طويلة جدًا، ومن أمثلتها ما يلى:

١ – أظهرت المقاومة البسيطة لاصفرار الكرنب (الذبول الفيوزارى) الذى يسببه الفطر *Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans* فاعلية كبيرة منذ عشرينيات القرن الماضى حينما أدخلت فى الأصناف التجارية.

٢ – ظلت المقاومة الكمية الجزئية لصدأ الأوراق فى الشعير (الذى يسببه الفطر *Puccinia hordei*) – فى صنفى الشعير Minerva، و Vada – على نفس الدرجة من الفاعلية منذ إدخالهما فى الزراعة فى عام ١٩٥٥.

٣ – على الرغم من أن كل حالات المقاومة للبياض الدقيقى فى الشعير لم تكن durable. إلاّ أن المقاومة التى يوفرها الجين mlo – وهى بسيطة كغيرها من حالات المقاومة – تعد durable. وقد أرجعت تلك الحالة إلى أن الجين melo يؤثر سلبيًا فى

معدل تكوين الحليمات الفطرية الماصة papilla فى العائل؛ مما يحد من اختراق المسبب المرضى لخلايا البشرة.

٤ - تعرف حالات كثيرة لم يتمكن فيها المسبب المرضى - بعد - من تطوير سلالات قادرة على كسر الجينات التى تتحكم فيها، ومن أمثلة ذلك مقاومة البطاطس لكل من فيرس إكس البطاطس (الجين Rx) وفيرس واى البطاطس (الجين Ry)، والجين المتنحى لمقاومة لفحة فيكتوريا فى الشوفان.

ولا شك أن هناك عوامل كثيرة يمكن أن تؤثر فى طول فترة احتفاظ المقاومة بفاعليتها، مثل مدى انتشار زراعة الأصناف الحاملة لتلك المقاومة، والإجراءات التى تتخذ لخفض مستوى المسبب المرضى فى بيئة الزراعة (عن Singh ١٩٩٣، و Parlevliet ٢٠٠٢).

المقاومة ضد المسببات المرضية غير المتخصصة

تكون المقاومة ضد المسببات المرضية غير المتخصصة generalists (وهى تلك التى تصيب أكثر من نوع نباتى) .. تكون - غالبًا - ذات طبيعة كمية وفعالة لفترات طويلة highly durable، كما أن المقاومة لإحداها قد تكون فعالة - كذلك - ضد المسببات المرضية غير المتخصصة الأخرى القريبة منها.

ومن الأمثلة على ذلك الطبيعة الكمية للمقاومة ضد *Sclerotinia sclerotiorum* فى المحاصيل التى درست فيها، مع عدم وجود سلالات باثولوجية متخصصة من الفطر، وكذلك المقاومة ضد *S. minor* فى دوار الشمس. وفى الذرة يسبب عفن حبوب الكوز عددًا من الفطريات غير المتخصصة مثل *Fusarium monoliforme*، وبعض أنواع الفيوزاريم الأخرى القريبة، بالإضافة إلى *Diplodia zeae*. ولقد ثبت أن المقاومة ضد عفن حبوب الكوز ذات طبيعة كمية، وأنها فعالة ضد عديد من تلك المسببات.

لقد وجدت حالات كثيرة من المقاومة البسيطة التامة فى عديد من المحاصيل ضد عديد من الفيروسات، وتنوعت فترة فاعلية تلك المقاومات (أى حالة الـ durability بها)

من قصيرة جدًّا (كما فى حالة مقاومة الجين Tm1 فى الطماطم ضد فيرس موزايك التبغ) إلى طويلة جدًّا (كما فى حالة مقاومة الجين Tm2 فى الطماطم والجين N فى التبغ ضد فيرس موزايك التبغ كذلك). وفى واقع الأمر أن الجين Tm1 يعد استثناءً؛ ذلك لأن معظم حالات المقاومة البسيطة ضد الفيروسات تكون فعالة لفترات طويلة. وعلى خلاف حالات فرط الحساسية ضد كل من الفطريات والبكتيريا والتى تكون فاعليتها لفترات قصيرة جدًّا، فإن حالات فرط الحساسية ضد الفيروسات تستمر فعالة لفترات طويلة – كذلك فإن مقاومة الجين Tm1 فى الطماطم لا تكون بفرط الحساسية، بينما نجد أن مقاومة الجينين Tm2، و $Tm2^2$ – الأكثر دوامًا وفاعلية – هى بفرط الحساسية.

ويبدو أن المقاومة ضد الفيروسات تخضع لنظرية الجين للجين فى عديد من الحالات، كما فى فيروسات: موزايك التبغ فى الطماطم والفلفل، وإكس البطاطس وواى البطاطس فى البطاطس، وموزايك الفاصوليا العادى فى الفاصوليا.

كثيرًا ما تُطور الفيروسات سلالات مقابلة لجينات المقاومة البسيطة، وخاصة تلك التى تكون بطريق فرط الحساسية، إلاّ أن تلك السلالات لا يكون بمقدورها الانتشار لأنها تكون غالبًا مُضعفة، ومن أمثلة ذلك السلالات التى تظهر مقابلة للجينين Tm2، و $Tm2^2$ المسئولين عن المقاومة لفيرس موزايك التبغ فى الطماطم. وليس ذلك بالأمر المستغرب نظرًا للصغر الشديد للجينوم الفيروسى وعدم إشفاره إلاّ لعدد محدود من البروتينات، وجميعها هامة لبقاء الفيرس وتكاثره.

وكما فى حالة الفطريات والبكتيريا، فإن المقاومة الكمية ضد الفيروسات غالبًا ما تكون فعالة لفترات طويلة، ولقد عرفت مقاومات كمية من هذا النوع ضد عديد من فيروسات البطاطس، مثل PVA، و PVM، و PVS، و PVX، و PVY، و PLRV.

ويبين جدول (٥–٦) ملخصًا بمدى شيوع الطرز المختلفة من المقاومة ضد مختلف أنواع المسببات المرضية، ومتوسط دوام فاعلية تلك المقاومات (عن Parlevliet ٢٠٠٢).

وسائل تحقيق المقاومة المستدامة

اقُترِحَ تهريم pyramiding جينات المقاومة (إضافتها واحدًا تلو الآخر فى سلالة أو صنف واحد من المحصول) كوسيلة لجعلها durable، إلا أن ذلك الاقتراح يفترض أمرين، هما:

١ – أن أى من الجينات التى جُمِّعت معًا لم يسبق لها التعرض للمسبب المرضى فى منطقة الزراعة.

٢ – أن سلالة المسبب المرضى القادرة على كسر مقاومة الجين الأول – إن وجدت – لا تكون قادرة على تكوين عشيرة بحجم كبير كافٍ يسمح بانتخاب طفرات منها قادرة على كسر مقاومة الجين الثانى، وهكذا.

وإن لم تتوفر تلك الفروض فإن الصنف لن يكون – غالبًا – durable.

جدول (٥–٦): مدى شيوع الطرز المختلفة للمقاومة ضد الأنواع المختلفة من المسببات المرضية، ومتوسط دوام فاعلية (durability) تلك المقاومات (عن Parlevliet ٢٠٠٢).

طراز المقاومة	الفطريات والبكتيريا				الفيروسات	
	ذوات المدى العائلى المحدود		ذوات المدى العائلى الواسع		أيًا كان مداها العائلى	
	مدى الشيوع[أ]	دوام الفاعلية[ب]	مدى الشيوع	دوام الفاعلية	مدى الشيوع	دوام الفاعلية
بسيطة مع فرط الحساسية	٥	١	١	–	٣	٢ إلى ٤
بسيطة مع غير فرط الحساسية	٢	٤	١	–	٣	١ إلى ٥
كمية	٥	٥	٤	٥	٥	٥

أ – مدى الشيوع: ١ – غائب أو منخفض للغاية، و ٢ – قليل الشيوع، و ٣ – متوسط الشيوع، و ٤ – كثير الشيوع، و ٥ – موجود دائمًا تقريبًا.

ب – فترة دوام الفاعلية (durability): ١ – بدون فترة بقاء تذكر non-durable، و ٢ – قليل البقاء، و ٣ – متوسط البقاء، و ٤ – بقاء بفاعلية لفترة طويلة durable، و ٥ – بقاء بفاعلية لفترة طويلة جدًا highly durable.

وتجدر الإشارة إلى أن جميع حالات المقاومة الـ durable المعروفة لنا قد تعرفنا عليها بعد مرور فترة طويلة من تطويرها؛ فلم يكن الانتخاب لها من أهداف التربية ابتداءً. يتمثل

ذلك بوضوح فى حالات كثيرة، مثل أصداء الحبوب والتى تُعرف فيها حالات كثيرة من المقاومة الـ durable ضد صدأ الساق وصدأ الأوراق والصدأ الأصفر فى القمح. وفى حالة صدأ الساق فإن جميع الجينات: Sr2، و Sr26، و Sr31، و Sr36 توفر مقاومة durable، إلاّ أن Sr2 هو أكثرها استعمالها نظرًا لتواجده فى كثير من أقماح الـ CIMMYT. وبالنسبة لصدأ الأوراق فإن المقاومة الـ durable توفرها مجموعة من الجينات المصاحبة لكل من الجينات Lr12، و Lr13، و Lr34. وأما بالنسبة للصدأ الأصفر فإن المقاومة الـ durable تتوفر فى مجموعة من الأصناف، مثل القمح الفرنسى Cappelle-Desprez الذى يحتوى على مجموعة من الجينات التى تتحكم فى صفة المقاومة تلك.

وقد قدم Leach وآخرون (٢٠٠١) عديدًا من الأدلة على أن المقاومة التى يتحكم فيها جينات تفرض على المسبب المرضى أن يفقد قدرًا كبيرًا من قدرته على المنافسة والتكاثر والبقاء حتى يتغلب عليها هى – غالبًا – مقاومة فاعلة لفترة طويلة (durable). ولا شك أن القدرة على التنبؤ بطول فترة فاعلية جينات المقاومة – خاصة الجينات الرئيسية R genes – يعد أمرًا مرغوبًا فيه حتى يكون الاستثمار فى كل من تربية النبات والهندسة الوراثية اقتصاديًا. وما لم تكن هناك وسيلة لتحقيق ذلك التنبؤ (بفترة فاعلية المقاومة) فإنه لا يمكن أن يعرف مدى فاعليتها إلاّ بعد أن تكسر المقاومة بالفعل.

وعلى الرغم من أن غالبية حالات كسر المقاومة تحدث – خاصة – عندما تكون المقاومة بسيطة ويتحكم فيها جين رئيسى R gene يُحدث تأثيره بخاصية فرط الحساسية .. فإنه تعرف حالات عديدة ظلت فيها المقاومة البسيطة فعالة لفترات طويلة جدًا، ومن أبرز الأمثلة على ذلك مقاومة الكرنب البسيطة للفطر *Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans* مسبب مرض الاصفرار، ومقاومة الجين Lr34 للفطر *Puccinia triticina* مسبب مرض صدأ الأوراق فى القمح، ومقاومة الجينين Xa3، و Xa4 للبكتيريا *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* مسببة مرض اللفحة البكتيرية فى الأرز. إن توفر مثل هذه الأمثلة – وغيرها – على مقاومة الجينات الرئيسية التى تبقى فاعلة

لفترات طويلة يعطى الأمل فى إمكان استخدام المزيد منها فى برامج التربية إن أمكن التنبؤ بفاعليتها قبل الشروع فى برامج التربية.

وتزداد فرصة استمرار قوة المقاومة للفيروسات فى الحالات التالية:

١ – عندما يتطلب الأمر حدوث عدة طفرات متزامنة فى الفيرس لكى تتكون سلالة جديدة قادرة على كسر المقاومة، كما فى حالة مقاومة جين التبغ N لفيرس موزايك التبغ (جدول ٥–٧).

جدول (٥–٧): قوة بقاء فاعلية المقاومة **durability** مقارنة بعدد طفرات الفيرس التى تلزم لكسرها.

المحصول	الجين	قوة بقاء فاعلية المقاومة durability	عدد تغيرات الأحماض الأمينية التى تلزم لكسر المقاومة
البطاطس	N6	ضعيفة	١
	Nx	ضعيفة	١ (أو ٢)
الكرنبيات	TuRBO1	ضعيفة	١
الطماطم	Tm-1	ضعيفة	٢
	Tm-2	متوسطة	٢
التبغ	va	متوسطة إلى جيدة	٤
الطماطم	$Tm\text{-}2^2$	جيدة جدًا	٢
البطاطس	Rx1	جيدة جدًا	٢
التبغ	N	ممتازة	عديدة
البطاطس	Ry	مطلقة (إلى الآن)	كثيرة

٢ – إذا ما وجد جينين أو أكثر للمقاومة للفيرس – معًا – فى العائل الواحد؛ الأمر الذى يستلزم حدوث طفرتين – أو أكثر – فى الفيرس فى آن واحد لكى تكون السلالة الجديدة المتكونة قادرة على البقاء.

٣ – عندما تؤدى المقاومة إلى حصر تواجد الفيرس فى الخلية التى وصلها الفيرس فقط، ومن أمثلة ذلك ما يلى:

أ – اقتصار تواجد فيرس موزايك الطماطم على الخلايا المحقونة فقط عندما تحمل الطماطم الجين $Tm\text{-}2^2$.

ب – وقف تكاثر فيرس إكس البطاطس سريعًا بعد حقن البطاطس الحاملة للجين Rx1 بالفيرس.

جـ – منع البطاطس الحاملة للجين Ry لتكاثر فيرس واى البطاطس (عن Harrison ٢٠٠٢).

ويستدل من واقع الحال فى عديد من الأمثلة أن تأقلم المسببات المرضية على حالات المقاومة الكمية التى يتحكم فيها عديد من الجينات يعد أمرًا صعبًا للغاية، حتى مع الفطريات والبكتيريا المتخصصة، إلا إنه يعرف استثناءًا واحدًا لتلك القاعدة، وذلك فى مقاومة صنف البطاطس بمبرنال Pimpernal للفطر *P. infestans*. هذا الصنف لا يحتوى على أى جينات رئيسية (R genes) للمقاومة، بينما هو يحمل مستوى كبيرًا من المقاومة فى كل من النموات الخضرية والدرنات. ويتحكم فى مقاومة الحقل للنموات الخضرية عديد من الجينات، وهى مقاومة فعالة لفترات طويلة highly durable. كذلك فإن مقاومة الدرنات كمية وفعالة لفترات طويلة، إلاّ أنهما مستقلتان. وقد ذكرت حالات تدهورت فيها مقاومة الدرنات فى هذا الصنف – بعد فترة طويلة من زراعته على نطاق واسع، إلاّ أن تلك العزالات لم يكن لها ذات الضراوة على أصناف أخرى (عن Parlevliet ٢٠٠٢).

ولقد اقترح Van den Bosch & Gilligan (٢٠٠٣) ثلاثة مقاييس للـ durability تعتمد على موديلات وبائية epidemiological models تربط ما بين ديناميكية العشائر population dynamics ووراثة العشائر population genetics.

ولمزيد من التفاصيل عن المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار .. يراجع Lamerti وآخرين (١٩٨٣).