عزلات الفيرس على حرارة ٣٠°م. وبالمقارنة .. أكسب الجين Tm2 النباتات مقاومة سائدة ضد ٨٠٪ من سلالات الفيرس عند ١٧°م، وضد ٣٤٪ فقط منها عند حرارة ٣٠°م. أما الجين $Tm2^a$ (وهو $Tm2^2$) .. فقد أكسب النباتات مقاومة سائدة ضد ٥٨٪ من عزلات الفيرس عند ١٧°م، وضد ٧٪ منها فقط عند ٣٠°م (عن Van der Plank ١٩٨٤).

٤ – تواجد مسببات مرضية أخرى والتفاعل معها:

من أمثلة حالات تأثر المقاومة بالتفاعل بين المسببات المرضية المختلفة التى قد تتواجد معًا ما يلى:

أ – مقاومة الذبول الفيوزارى وذبول فيرتيسيلليم فى الطماطم:

يتحكم فى مقاومة كل من الفطرين جين واحد سائد؛ الجين I فى حالة مقاومة الذبول الفيوزارى، والجين Ve فى حالة المقاومة لذبول فيرتسيليم. وبينما لا يكسب الجين المسئول عن مقاومة الذبول الفيوزارى نباتات الطماطم مقاومة ضد الفطر المسبب لذبول فيرتسيليم *Verticiilum albo-atrum* عند تعريض النباتات لفطر الفيرتسيليم فقط، فإنه يكسبها مقاومة ضد هذا الفطر عندما تتعرض النباتات لكلا الفطرين – الفيوزاريم والفيرتسيليم –، وبذا .. تبدو النباتات كما لو كانت حاملة لجين المقاومة للفيرتسيليم حتى ولو لم تكن حاملة له.

ب – مقاومة الذبول الفيوزارى ونيماتودا تعقد الجذور فى الطماطم:

يتحكم الجين Mi فى المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور والجين I فى المقاومة للذبول الفيوزارى. ولكن الجين I يصبح عديم الفاعلية ضد فطر الفيوزاريم فى حالة تعريض النباتات للإصابة بالنيماتودا. ولذا .. فإنه عند وجود المسببين المرضين معًا فى التربة فإن ظهور تأثير الجين I من عدمه يتوقف على وجود أو غياب الجين Mi.

طرز ومستويات المقاومة لمسببات الأمراض

تكثر المصطلحات المستخدمة فى وصف طرز ومستويات المقاومة للأمراض. وقد ذكرنا العديد منها. وسيأتى ذكر المزيد. ولكننا نلقى الآن بعض الضوء على طرز معينة من المقاومة.

تحمل الإصابة Tolerance

يمكن الاستفادة من النباتات القادرة على تحمل الإصابة Tolerant فى الزراعة عند عدم توفر المقاومة فى الأصناف التجارية، ولكن ذلك الأمر لا يخلو من المخاطر، خاصة فى حالات الأمراض الفيروسية، ذلك لأن الأصناف القادرة على تحمل الإصابة تصاب بالمسبب المرضى الذى سرعان ما ينتشر بأعداد هائلة فى مساحات كبيرة، خاصة عندما يكون تكاثر المحصول خضريًا. وبذا .. تصبح هذه النباتات مصدرًا للإصابة لكل من الأصناف الأخرى من المحصول التى تكون أقل تحملاً للإصابة، وللمحاصيل الأخرى التى تصاب بنفس المسبب المرضى. كما قد تتأثر هذه الأصناف ذاتها – القادرة على تحمل الإصابة – فى حالات الإصابة الشديدة بالمسبب المرضى. ومما لا شك فيه أن وجود أعداد كبيرة من النباتات المصابة يعطى فرصة أكبر لظهور طفرات جديدة من المسبب المرضى قد تكون أكثر ضراوة من السلالات المنتشرة بالفعل.

ومن المخاطر الأخرى التى تترتب على زراعة الأصناف القادرة على تحمل الإصابة تعرض النباتات لأمراض خطيرة أحيانًا لدى إصابتها بفيرس آخر معين. ففى الطماطم مثلاً .. لا تُحدث الإصابة بأى من فيروسى موزايك التبغ، أو إكس البطاطس أعراضًا شديدة، أو نقصًا كبيرًا فى المحصول، ولكن تواجد الفيروسين معًا يصيب الطماطم بمرض التخطيط المزدوج double streaak، وهو مرض خطير يقضى على محصول الطماطم. وتزيد مخاطر هذا المرض عندما تكون أصناف الطماطم المزروعة قادرة على تحمل الإصابة بفيرس موزايك التبغ.

إن المقاومة والقدرة على تحمل الإصابة خاصيتان مختلفتان تورثان مستقلتين، وعلى المربى أن يستفيد من كلتيهما إن وجدتا معًا فى نفس المحصول. وبينما تعمل المقاومة على إبقاء الطفيل خارج النبات .. فإن القدرة على تحمل الإصابة تعمل على الحد من تأثير الطفيل على النبات بعد إصابته له.

ولمزيد من التفاصيل عن القدرة على تحمل الإصابة والتربية لتلك الخاصية .. يراجع Buddenhagen (١٩٨١).

فرط الحساسية

تعمل فرط الحساسية Hypersensitivity – من جانب العائل – إلى موت جميع الخلايا التى أصابها الطفيل، وكذلك جميع الخلايا المجاورة لها بسرعة شديدة، الأمر الذى يؤدى إلى عزل الطفيل ويمنع انتشاره فى بقية أجزاء النبات. تؤدى هذه الحالة إلى جعل النباتات تامة المقاومة تحت ظروف الحقل، ولذا .. فإنها تسمى أحيانًا – باسم مناعة الحقل Field Immunity.

هذا .. إلا أن مدى جدوى فرط الحساسية فى مقاومة الطفيل يتوقف على نوع الطفيل، وطبيعة الإصابة، وطريقة حدوثها؛ ففى حالات الإصابات الجهازية التى تجرى بتطعيم نباتات مصابة على أخرى سليمة .. نجد أن الطعم يشكل مصدرًا متجددًا للطفيل. الذى يؤدى – فى نهاية الأمر – إلى موت النباتات المطعوم عليها إن كانت ذات حساسية مفرطة لهذا الطفيل. وتظهر هذه الحالة – بوضوح – فى الإصابات الفيروسية، حيث يظهر التحلل – بداية – فى أنسجة القمم النامية، ثم ينتقل منها إلى بقية أجزاء النبات إلى أن يقضى عليه. ولذا .. يفضل إجراء اختبار التطعيم للكشف عن حالات فرط الحساسية فى حالات الأمراض الفيروسية.

تورث حالة فرط الحساسية – عادة – كصفة بسيطة. ومن أمثلتها حالات المقاومة لفيروسات البطاطس A، و X^B، و Y^c، و X التى تتحكم فيها الجينات السائدة N_a، و N_b، و N_c، و N_x على التوالى، علمًا بأن فيرس البطاطس X^B هو سلالة من فيرس البطاطس X، وفيرس البطاطس Y^c هو سلالة قليلة الأهمية من الفيرس الهام PVY. كذلك تشترك الجينات N_x، و N_b فى تحديد حالات فرط الحساسية لفيرس X البطاطس الذى يتوفر منه أربع مجموعات من السلالات تأخذ الأرقام ١، و ٢، و ٣، و ٤؛ فالنباتات التى لا تحمل أيًّا من الجينين السائدين تكون قابلة للإصابة بجميع السلالات. بينما تكون النباتات الحاملة لكلا الجينين السائدين قابلة للإصابة بمجموعة السلالات رقم ٤ فقط، وذات حساسية مفرطة لمجموعات السلالات الثلاث الأخرى .. وهكذا. كما هو مبين فى جدول (٦–٣) (عن Wiersema ١٩٧٢).

جدول (٦-٣): العلاقة بين جينات فرط الحساسية ومجموعات سلالات فيرس إكس البطاطس (PVX).

الصنف	التركيب الوراثى	مجموعة السلالات(أ)			
		١	٢	٣	٤
Arran Banner	$n_x n_b$	S	S	S	S
Epicure	$N_x n_b$	R	S	R	S
Arran Victory	$n_x N_b$	R	R	S	S
Ceaigs Defiance	$N_x N_b$	R	R	R	S

(أ): R مفرط فى الحساسية (مناعة حقلية)

S قابلة للإصابة.

المقاومة القصوى

يستخدم مصطلح المقاومة القصوى Extreme Resistance (أو المناعة Immunity) - عادة - فى وصف بعض حالات المقاومة للفيروسات، حيث يكون النبات مقاومًا لجميع سلالات الفيرس .. حتى ولو أجريت العدوى بطريقة التطعيم. ويبدو أن المقاومة القصوى هى حالة قصوى لفرط الحساسية.

لا تؤدى العدوى بطريق التطعيم للنباتات ذات المقاومة القصوى - كما ذكرنا - إلى موت النباتات. كما يحدث بالنسبة للنباتات ذات الحساسية المفرطة، ولكن قد تظهر بها أحيانًا بعض النقط المتحللة. كما يمكن عزل آثار من الفيرس منها - خاصة من الجذور.

وإذا أجرى تطعيم مزدوج لنبات مصاب بفيرس ما على آخر ذى مقاومة قصوى لهذا الفيرس، وهذا بدوره مطعم على نبات ثالث سليم ولكنه قابل للإصابة بنفس الفيرس .. فإنه يمكن عزل الفيرس من النباتين الأول والأخير، بينما يندر عزله من القطعة الوسطية. التى تسمح - فقط - بمرور الفيرس من خلالها دون أن يتكاثر فيها.

ومن أمثلة حالات المقاومة القصوى مقاومة البطاطس لفيرس إكس البطاطس التى يتحكم فيها جين واحد (X_i)، ولفيروسى Y، و A البطاطس اللذين يتحكم فيهما جين

واحد آخر؛ حيث نجد فى الأجيال الانعزالية أن النباتات ذات المقاومة القصوى لفيرس Y تكون ذات مقاومة قصوى لفيرس A كذلك (عن Wiersema ١٩٧٢).

المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار (المستدامة)

عَـرَّف Johnson (١٩٨٣) المقاومـة ذات القـدرة العاليـة علـى الاسـتمرار (المقاومـة المستدامة sustainable أو المتينة durable) بأنها المقاومة التى تستمر فعالـة فـى حمايـة الصنف الحامل لها من المسبب المرضى أو الآفة مع استمرار زراعة ذلك الصنف فى بيئـة مناسبة لهذا المسبب المرضى أو تلك الآفة. ولم يحدد Johnson فترة معينـة يمكـن بعـدها اعتبار المقاومة مستدامة، بل ترك ذلك لكل حالة مرضية على حدة.

وجدير بالذكر أن المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار ليسـت مرادفـا للمقاومـة الأفقية، وهى قد تكون بسيطة، أو يتحكم فيها عدد قليل، أو كبير من الجينات.

وقد أسلفنا فى الفصل الخامس شرح طبيعة هذا النوع مـن المقاومـة. ونعـرض – فيمـا يلى – لمزيد من الأمثلة على وراثتها.

من أمثلة المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار ما يلى:

١ – مقاومة بعض أصناف الكرنب لمرض الاصفرار (الذبول الفيـوزارى) الـذى يسـببه الفطر *Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans*، وهـى مقاومـة رأسـية أدخلـت فـى الزراعة فى أوائل القرن الماضى.

٢ – المقاومة الجزئية لعديد من أصناف الشـعير لـمرض الصـدأ البنـى. الـذى يسـببه الفطر *Puccinia hordei*، وهى مقاومة كمية اعتمد فيها إنتـاج الأصـناف الجديـدة علـى استبعاد أكثر الأصناف حساسية للفطر من برنامج التربية.

٣ – مقاومة بعض أصناف القمح للفطر *Septoria nordorum*، وهى مقاومة كمية.

٤ – مقاومة أصناف البطاطس التى تحمل جينات فرط الحساسية لبعض الفيروسـات مثل جينات N_x، و N_a التـى تكسـب النباتـات مقاومـة لفيروسـى PVX، و PVA علـى التوالى. علمًا بأن بعض الأصناف التى تحمل هذين الجينين تزرع منذ أكثر من مائة عـام دون أن تظهر سلالات فيروسية جديدة قادرة على كسر مقاومة أى منهما.

٥ – صنف البطيخ Conqueror الذى أنتج فى عام ١٩١١ كصنف مقاوم لمرض الذبول الفيوزارى.

٦ – صنف فاصوليا الليما Hopi 5989 الذى أنتج فى عام ١٩٣٢ كصنف مقاوم لنيماتودا تعقد الجذور، وما زال على درجة عالية من المقاومة (Russell ١٩٧٨).

٧ – مقاومة الطماطم للفطر *Alternaria tomato* المسبب لمرض تبقع رأس المسمار: يتحكم فى هذه المقاومة جين واحد أدخل فى الأصناف التجارية منذ عام ١٩٢٦، ومنذ ذلك الحين لم يعد للمرض أية أهمية.

٨ – مقاومة الفطر *Periconia circinata* المسبب لمرض مِللو Melo فى الذرة الرفيعة: اكتشفت المقاومة الرأسية للمرض فى نبات واحد من ثلاثة نباتات سليمة وجدت فى واحد من عدة حقول ظهر فيها المرض بحالة وبائية فى عام ١٩٦٢. ويعد هذا النبات هو مصدر المقاومة للمرض فى جميع الأصناف التى أنتجت منذ ذلك الحين (Crill ١٩٧٧).

٩ – مقاومة البطاطس للفطر *Synchytrium endobioticum* المسبب لمرض التثأل.

١٠ – مقاومة الخيار للفطر *Cercospora melonis* المسبب لمرض تبقع الأوراق السركسبورى: أدخل الصنف المقاوم Butchers Disease Resister فى الزراعة فى عام ١٩٣٠، ونقلت مقاومته إلى الأصناف الحديثة التى استمرت فى الحفاظ على مقاومتها (Fletcher ١٩٨٤).

١١ – مقاومة الفاصوليا للفطر *Colletotrichum lindemuthianum*، التى يتحكم فيها جين واحد.

١٢ – مقاومة الخيار للفطرين *Cladosporium cucumerinum*، و *Corynespora cassiicola* اللذين يتحكم فى كل منهما جين واحد.

١٣ – مقاومة الخيار لفيرس موزايك الخيار التى يتحكم فيا ثلاثة جينات.

١٤ – مقاومة الخس لفيرس موزايك الخس، وهى مقاومة بسيطة.

١٥ – مقاومة البسلة للفطر *Fusarium oxysporium* f. *pisi*. ويتحكم فيها جين واحد.

١٦ – مقاومة السبانخ للفطر *Peronospora spinaciae* المسبب لمرض البياض

الزغبى. ويتحكم فيها زوجان من الجينات، ولفيرس موزايك الخيار، وهى صفة بسيطة (عن Dixon ١٩٨١).

١٧ – حالات المقاومة الأفقية ضد الندوة المتأخرة فى البطاطس (Johnson ١٩٨٣).

١٨ – مقاومة الطماطم للفطر *F. oxysporum* f. *lycopersici* التى يتحكم فيها جين واحد سائد. ظلت هذه المقاومة فعالة فى مقاومة المرض بالرغم من ظهور سلالة جديدة من الفطر قادرة على إصابة النباتات الحاملة لجين المقاومة، لأن انتشارها ظل محدودًا.

وبالمقارنة مع حالات المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار نجد – كما قدر Borlaug – أن متوسط عمر زراعة الصنف الجديد المقاوم لصدأ الساق فى القمح ٤ سنوات فى المكسيك، و ٥ سنوات فى كولومبيا. ويرجع السبب فى قصر تلك الفترة إلى وجود عوائل المسبب المرضى طول العام فى تلك المناطق الاستوائية؛ مما يسمح باستمرار تكاثر السلالات الجديدة العالية الضراوة عليها (Briggs & Knowles ١٩٦٧).

١٩ – جينا البطاطس N_b، و N_x:

يتحكم كل من الجينين N_b، و N_x – منفردين – فى مقاومة البطاطس لفيرس إكس البطاطس، ويتواجد واحد من أيهما فى كثير من أصناف البطاطس، ويمكن كسر المقاومة التى يوفرها أى منهما من خلال طفرة فيروسية واحدة، وهى التى ظهرت – بالفعل – فى حالات كثيرة، وخاصة تلك التى كانت قادرة على كسر مقاومة الجين N_b. هذا إلا أن الطفرات القادرة على كسر مقاومة جينا المقاومة – معًا – أقل شيوعًا وأقل قدرة على البقاء فى الطبيعة (عن Harrison ٢٠٠٢).

٢٠ – جينا الطماطم Tm-1، و $Tm\text{-}2^2$:

عند زراعة أصناف طماطم تحمل الجين Tm-1 لمقاومة فيرس موزايك الطماطم فى الصوبات فإن سلالات الفيرس القادرة على إصابة النباتات الحاملة لهذا الجين غالبًا ما تظهر فى خلال ستة شهور مسببة أعراضًا طبيعية للموزايك، ولا تلبث السلالة الجديدة أن تصبح هى السائدة فى الصوبة. وإذا ما استبدلت زراعة تلك الأصناف الحاملة للجين

Tm-1 بأصناف أخرى قابلة للإصابة بالفيرس فإن الانتخاب يأخذ طريقًا عكسيًّا حيث تكون السلالة الجديدة القادرة على كسر مقاومة الجين Tm-1 أقل قدرة على البقاء من السلالة العادية. أما فى حالة زراعة أصناف الطماطم الحاملة للجين $Tm\text{-}2^2$ فإن. ظهور سلالات الفيرس القادرة على كسر المقاومة التى يوفرها هذا الجين يعد أمرًا نادرًا، وهى – إن تكونت – لا تكون قادرة على التكاثر والانتشار فى الأصناف المقاومة، ولا تكون قادرة على المنافسة مع السلالة العادية فى الأصناف القابلة للإصابة.

٢١ – جينا البسلة sbm-1، و sbm-2:

يوفر هذان الجينان مقاومة تامة للبسلة ضد الإصابة بفيرس موزايك البسلة المحمول بالبذور، ولا تعرف أى حالات كسرت فيها تلك المقاومة بتكوين سلالات جديدة من الفيرس.

٢٢ – جينا التبغ 'N، و N:

يوفر هذان الجينان مقاومة للتبغ ضد فيرس موزايك التبغ من خلال تفاعل فرط الحساسية، ولكنهما يختلفان كثيرًا فى القدرة على البقاء واستمرار الفاعلية ضد سلالات الفيرس الجديدة؛ فبينما تكسر مقاومة الجين 'N بسهولة فإن الجين N أثبت قدرة عالية على استمرار فاعليته تحت ظروف الحقل.

٢٣ – جين البطاطس Rx1:

يوفر هذا الجين مقاومة قصوى للبطاطس ضد فيرس إكس البطاطس بمنع الفيرس من التكاثر فى مرحلة مبكرة جدًّا من الإصابة، فضلاً عن إن بروتوبلاست خلايا البطاطس الحاملة لهذا الجين – والتى تحقن بجين إكس البطاطس – تصبح غير قادة على دعم تكاثر فيروسات أخرى غير قريبة منه، مثل فيرس موزايك التبغ وفيرس موزايك الخيار. وحتى إذا ما وصلت إلى نباتات البطاطس الحاملة للجين Rx1 سلالة من فيرس إكس البطاطس قادرة على كسر مقاومة هذا الجين (وهى التى يكون بها طفرتان معينتان فى الغلاف البروتينى) فإن تلك السلالة لا يمكنها التكاثر فى نباتات البطاطس الحاملة للجين Rx1 إذا ما كان قد سبق ذلك حقنها بسلالة فيرس إكس البطاطس العادية.

٢٤ – جين البطاطس Ry:

لا يعرف أى طراز من فيرس واى البطاطس قادر على كسر مقاومة الجين Ry فى البطاطس (عن Harrison ٢٠٠٢).

أمثلة متنوعة لحالات وراثة المقاومة للأمراض وخصائصها

نوضح – فيما يلى – أمثلة متنوعة لبعض حالات وراثة المقاومة للأمراض وخصائصها (عن Walker ١٩٥٩، و ١٩٦٦ إلا إذا ذكر خلاف ذلك).

حالات مقاومة يتحكم فى وراثتها جين واحد

من أمثلة حالات المقاومة للأمراض التى يتحكم فى وراثتها جين واحد ما يلى:

العائل	المرض/الأعراض	الطفيل	المقاومة
الفاصوليا	تبرقش	**Pod Mottle Virus**	سائدة
الفاصوليا	موزايك	**Bean Mosaic Virus**	سائدة
الفاصوليا	البياض الزغبى	***Pytophthora phaseoli***	سائدة
الفاصوليا	البياض الدقيقى	***Erysiphe polygoni***	سائدة
الفاصوليا	الصدأ	***Uromyces phaseoli typica***	سائدة
الخيار	الجرب	***Cladosporium cucumerinum***	سائدة
الخس	البياض الدقيقى	***Erysiphe cichoracearum***	سائدة
البسلة	الذبول الفيوزارى	***Fusarium oxysporum* f. *pisi***	سائدة
البسلة	البياض الدقيقى	***Erysiphi pisi***	متنحية
الفلفل	موزايك	**Pepper Mosaic Virus**	سائدة
السبانخ	البياض الزغبى	***Peronospora effusa***	سائدة
السبانخ	موزايك	**Cucuwber Mosaic Virus**	سائدة
الطماطم	ذبول فيرتسيليم	***Verticillium albo-artum***	سائدة
الطماطم	الذبول الفيوزارى	***Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici***	سائدة
الطماطم	تبقع الأوراق السبتورى	***Septoria lycopersici***	سائدة
الطماطم	ذبول متبقع	**Tomato Spotted Wilt Virus**	متنحية
الطماطم	عفن الرقبة	***Alternaria solani***	ذات سيادة غير تامة
الفاصوليا	موزايك أصفر	**Yellow Bean Mosaic Virus**	متنحية