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

العائل	المرض/الأعراض	الطفيل	المقاومة
فول الصويا	البثرات البكتيرية		متنحية
الكرنب	الاصفرار	*Fusarium oxysporum* f. *conglutinans*	طراز A – سائدة
الفجل	الصدأ الأبيض	*Albugo candida*	بسيطة
الخيار	الذبول البكتيرى	*Erwinia tracheiphila*	بسيطة
البسلة	الجذر الوردى	*Pyrenochaeta terrestris*	بسيطة
الفاصوليا	موزايك الفاصوليا العادى	Common Bean Mosaic Virus	متنحية (الجين a)
الكرنب	العفن الأسود	*Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Russell ١٩٧٨)	سائدة
القنبيط	العفن الأسود	*X. campestris* pv. *campestris* (Jamwal & Sharma ١٩٨٦)	سائدة
البطاطا	نيماتودا تعقد الجذور	*Meloidogyne* spp. (Abobaker وآخرون ١٩٨٤)	سائدة

هذا .. ويعرف أكثر من ٢٠ جينًا للمقاومة لسلالات مختلفة من صدأ الأوراق فى القمح، بينما يزيد عدد الجينات الخاصة بمقاومة صدأ الساق عن ٣٠ جينًا (عن Singh ١٩٩٣).

حالات مقاومة يتحكم فى وراثتها زوجان من الجينات

من أمثلة حالات المقاومة التى يتحكم فى وراثتها زوجان من الجينات ما يلى:

العائل	المرض/الأعراض	الطفيل	المقاومة
البصل	البياض الزغبى	*Peronospora destructor*	الجينان سائدان
فاصوليا الليما	تبرقش		الجينان سائدان
الفاصوليا	موزايك	Common Bean Mosaic Virus	الجينيان متنحيان

ويُستدل من دراسات Barker وآخرين (١٩٩٤) أن مقاومة البطاطس (السلالتان G7032، و G7445) لفيرس التفاف أوراق البطاطس يتحكم فيها زوجان من الجينات السائدة غير المرتبطة والمكملة لبعضهما البعض، بمعنى أن كليهما ضرورى لاكتساب صفة المقاومة.

حالات مقاومة يتحكم فى وراثتها ثلاثة أزواج من الجينات

من أمثلة حالات المقاومة التى يتحكم فى وراثتها ثلاثة أزواج من الجينات ما يلى:

العائل	المرض/الأعراض	الطفيل	المقاومة
البصل	الاسوداد	*Colletotrichum circinans*	تؤثر فيها السيادة والتفوق
البسلة	لفحة أسكوكيتا	*Ascochyta pisi*	الجينات سائدة
الخيار	الموزايك - مرحلة الأوراق الفلقية	Cucumber Mosaic Virus	الجينات مكملة لبعضها
الفاصوليا	موزايك	Common Bean Mosaic Virus	الجينات l، و s، و a

حالات مقاومة يتحكم فى وراثتها أكثر من ثلاثة أزواج من الجينات

من أمثلة حالات المقاومة التى يتحكم فى وراثتها أكثر من ثلاثة أزواج من الجينات ما يلى:

العائل	المرض/الأعراض	الطفيل	المقاومة
الصليبيات	تدرن الجذور	*Plasmodiophora brassicae*	
الفاصوليا	عفن الجذر الفيوزارى	*Fusarium oxysporum* f. *solani*	جينات مكملة لبعضها
الكرنب	الاصفرار	*Fusarium oxysporum* f. *conglutinans*	طراز B
الطماطم	تلطيخ الأوراق	*Fulvia fulva*	جينات رئيسية

حالات تتنوع فيها وراثة المقاومة بين مختلف المصادر

تعد المقاومة لفيرس موزايك الفاصوليا العادى Common Bean Mosaic Virus فى الفاصوليا من الحالات القليلة التى تختلف فيها وراثة المقاومة ما بين زوج واحد، وزوجين. وثلاثة أزواج من الجينات كما يلى:

١ - يتحكم فى المقاومة البسيطة جين واحد متنح يأخذ الرمز a.

٢ - تتوفر مقاومة أخرى ضد بعض سلالات الفيرس، ويتحكم فيها جينان متنحيان يأخذان الرمزين s، و a، كما فى الأصناف: Michelite، و Sanilac، وسلالات Great Northern.

٣ – تتوفر مقاومة ثالثة توجد فى معظم أصناف الفاصوليا الخضراء (مثل الصنف: Corbet Refugee) ويتحكم فيها جين سائد I مثبط لتأثير الجينين S، و A الخاصين بالقابلية للإصابة، وبذا .. يصبح الصنف مقاومًا. وتعد هذه المقاومة فعالة ضد جميع سلالات الفيرس.

وجدير بالذكر أن المقاومة فى الحالتين الأولى والثانية تكون متنحية، بينما تظهر المقاومة فى الحالة الثالثة سائدة، لأن الجين السائد I يظهر تأثيره حتى وإن لم يحمل النبات جينات المقاومة المتنحية s، و a.

ويبين جدول (٦–٤) أمثلة أخرى لحالات تتنوع فيها وراثة المقاومة بتنوع المصادر.

جدول (٦–٤): وراثة المقاومة غير البسيطة لبعض الأمراض فى بعض المحاصيل الزراعية (عن Agrawal ١٩٩٨).

المحصول	المقاومة	
	المحدودة الجينات oligogenic	المتعددة الجينات polygenic
المحاصيل الحقلية:		
القمح	أصداء الساق، التفحم المغطى – البياض الدقيقى – لفحة الأوراق – عفن الجذور العادى – تلطخ الأوراق	تلطخ العصافة – common bunt
الشعير	صدأ الساق – صدأ الأوراق – اللفحة – البياض الدقيقى – التفحم السائب	—
الشوفان	صدأ التاج	—
الأرز	فيرس grassystunt – لفحة الأوراق البكتيرية – فيرس tungro	—
الذرة	اللفحة – لفحة الأوراق الشمالية – الصدأ الجنوبى – فيرس تقزم الذرة	البياض الزغبى – التخطيط البنى –لفحة أوراق الذرة الجنوبية – عفن الساق – التفحم – عفن الكوز
السورجم	صدأ السورجم	العفن الفحمى – عفن الحبوب الفيوزارى
الحمص	اللفحة – الذبول	—
الفول	—	التبقع الفحمى

تابع جدول (٦-٤).

المحصول	المقاومة	
	المحدودة الجينات oligogenic	المتعددة الجينات polygenic
فول الصويا	الموزايك - فيتوفثورا - الصدأ - تسوس الساق	--
دوار الشمس	الذبول	--
الكتان	البياض الدقيقى	--
البرسيم الحجازى	الذبول - فيتوفثورا	--
القطن	الذبول البكتيرى	--
الخضر:		
البسلة	اللفحة - فيرس مزايك البسلة - البياض الدقيقى	--
اللوبيا	فيرس التبرقش المصفر - فيرس موزايك اللوبيا - فيرس موزايك الخيار - تبقع أوراق سركسبورا - لفحة الأوارق البكتيرية	--
الفاصوليا	تبقع الأوراق الزاوى	العفن الأبيض - عفن الجذور الرايزكتونى - عفن بذور بثيم - الذبول الطرى - اللفحة الهالية
البامية	فيرس الموزايك واصفرار العروق	--
الخيار	تبقع الأوراق الزاوى	--
القنبيط	--	العفن الأسود
الكرنب	العفن الأسود	--
الخس	البياض الزغبى	--
الكرفس	الاصفرار الفيوزارى	--

ولمزيد من التفاصيل حول وراثة المقاومة للأمراض .. يراجع Boller & Meins (١٩٩٢). كما يتناول Staskawicz وآخرون (١٩٩٥) موضوع الوراثة الجزيئية لمقاومة الأمراض.

حالات خاصة بالمقاومة للأمراض الفيروسية

حصر حالات وراثة المقاومة للأمراض الفيروسية

إن المقاومة للفيروسات يتحكم فيها – فى معظم المحاصيل الزراعية – جين واحد سائد، وربما يرجع شيوع تلك المقاومة البسيطة إلى بحث المربين عنها أثناء برامج التربية، كما أن السيادة غير التامة قد تكون مجرد انعكاس لجرعة الجين فى الجيرمبلازم المختبر، أو بسبب العوامل البيئية. ويبين جدول (٦–٥) ملخصًا بعدد حالات المقاومة التى درست وطبيعة وراثتها.

جدول (٦–٥): ملخص بعدد جينات المقاومة للفيروسات المعروفة (عن Hull ٢٠٠٢).

حالات المقاومة	البسيطة Monogenic	القليلة الجينات Oligogenic والمتعددة polygenic
السيادة	٨١	١٠
التنحى	٤٣	٢٠
السيادة غير التامة	١٥	٦
غير المعروفة	—	٤
المجموع	١٣٩	٤٠

وكان Provvidenti & Hampton (١٩٩٢) قد قاما بعمل حصر لحالات المقاومة لعدد ٥٦ فيروسًا من الـ Potyviridae فى ٣٣٤ نوعًا نباتيًا، وتبين أن غالبيتها كانت بسيطة وسائدة (٦٠ جينًا للمقاومة)، أو بسيطة ومتنحية (٣٩ جينًا للمقاومة)، بينما ظهرت بعض الحالات التى تحكم فيها جينين أو أكثر للمقاومة.

ويبين جدول (٦–٦) أمثلة متنوعة لحالات مقاومة سائدة، وأخرى غير تامة السيادة، وثالثة تبدو فيها المقاومة متنحية.

كما يقدم جدول (٦–٧) لعديد من حالات المقاومة البسيطة للفيروسات مع عرض لخصائصها.

أما جدول (٦–٨) فيعطى ملخصًا لحالات المقاومة للفيروسات ومدى انتشار تواجد السلالات القادرة على كسر تلك المقاومات.

جدول (٦-٦): أمثلة لحالات المقاومة للفيروسات فى المحاصيل الزراعية (عن Hull ٢٠٠٢).

جين المقاومة	النوع النباتي	الفيرس	تواجد السلالات القادرة على كسر المقاومة
المقاومة السائدة			
N	*Nicotiana glutinosa*	فيرس موزايك التبغ TMV	لا توجد
N'	*N. sylvestris*	فيرس موزايك التبغ	توجد
[أ]Zym	*Cucurbita moschata*	فيرس موزايك الزوكينى الأصفر ZYMV	لا توجد
Tm-2	*Lycopersicon esculentum*	فيرس موزايك التبغ	توجد
$Tm\text{-}2^2$	*L. esculentum*	فيرس موزايك التبغ	توجد
Nx, Nb	*Solanum tuberosum*	فيرس إكس البطاطس PVX	توجد
By, By-2	*Phaseolus vulgaris*	فيرس موزايك الفاصوليا الأصفر BYMV	توجد
Rsv_1, Rsv_2	*Glycine max*	فير موزايك فول الصويا SbMV	توجد
المقاومة غير تامة السيادة:			
Tm-1	*L. esculentum*	فيرس موزايك التبغ	توجد
L1,L, L3	*Capsicum* spp.	فيرس موزايك التبغ	توجد
جينان	*Hordeum vulgare*	فيرس موزايك الشعير المخطط BSMV	توجد
عدة جينات	*Vigna sinensis*	فيرس موزايك اللوبيا الجنوبى SCPMV	؟
المقاومة تبدو متنحية:			
By-3	*P. vulgaris*	فيرس موزايك الفاصوليا الأصفر	لا توجد
Sw_2, Sw_3, Sw_4	*L. esculentum*	فيرس ذبول الطماطم المتبقع TSWV	توجد

أ - يتحكم فى المقاومة ثلاثة جينات، هى Zym-1، و Zym-2، و Zym-3، ولكن الجين Zym-1 فقط هو الأساسى، بينما يخفض الجينان Zym-2، و Zym-3 درجة القابلية للإصابة.

جدول (٦–٧): أمثلة على بعض حالات المقاومة للفيروسات وخصائصها (عن Fraser ١٩٩٠).

جين المقاومة	المحصول	الفيرس(أ)	خصائص المقاومة أو جين المقاومة	تواجد السلالات القادرة على كسر المقاومة
جين سائد	لفت الزيت	TuMV	مناعة	توجد
Rcv	فول الصويا	CCMV	فرط الحساسية	توجد
جين سائد	اللوبيا	CPMV	مثبط للبروتييز الفيروسى – فعال فى البروتوبلاست	توجد
Wmv	الفاصوليا	WMV-2	يمنع الإصابة الجهازية ويسمح بتكوين البقع الموضعية	لا توجد
Hsw	الفاصوليا	WMV-2	فرط الحساسية	لا توجد
Wmv	*Cucumis metuliferus*	PRV	مناعة – فعال فى البروتوبلاست	لا يعرف
عدة جينات سائدة من أنواع *Solanum* البرية	البطاطس	PVY	فرط الحساسية	توجد
Ry	البطاطس	PVY	مناعة – فعال فى البروتوبلاست	لا توجد
جين سائد	البطاطس	PLRV	يمنع تكاثر الفيرس	لا يعرف
جين ذو سيادة غير تامة	اللوبيا	SBMV	فعَّال جهازيًا	لا يعرف
جين ذو سيادة غير تامة	الكرنب	TuMV	فعَّال جهازيًا	توجد
جين ذو سيادة غير تامة (Tlc)	الطماطم	TYLCV	فعَّال جهازيًا	لا يعرف
جينان متنحيان	الزوان	RMV	يمنع تكاثر الفيرس وحركته	توجد
zym	الخيار	ZYMV	يمنع تكاثر الفيرس	لا توجد
sbm1, 2, 3, 4 (٤ جينات مستقلة التأثير)	البسلة	PSbMV	يمنع تكاثر الفيرس، وظهور الأعراض والانتقال بطريق البذور	توجد

تابع جدول (٦-٧).

جين المقاومة	المحصول	الفيرس(أ)	خصائص المقاومة أو جين المقاومة	تواجد السلالات القادرة على كسر المقاومة
جينان	الكوسة	CMV	مقاومة الانتشار من الأوراق التى حدثت فيها الإصابة	لا توجد
جينان (؟)	التبغ	TEV	الحد من شدة الأعراض	لا يعرف
جينان (A_1، و B_1)	القمح	MSSMV	فعّال جهازيًا	لا يعرف
٢-٣ جينات	الذرة	MCDV	الحد من ظهور المرض	لا يعرف
مقاومة كمية	الزوان	RMV	مقاومة للإصابة بالفيرس	لا توجد

أ – الفيروسات المشار إليها فى الجدول هى كما يلى:

CCMV: Cowpea chlorotic mottle virus

CPMV: Cowpea mosaic virus

WMV-2: watermelon mosaic virus-2

SBMV: southern bean mosaic virus

TYLCV: tomato yellow leaf curl virus

PRV: papaya ringspot virus

PVY: potato virus Y

RMV: ryegrass mosaic virus

ZYMV: zucchini yellow mosaic virus

CMV: cucumber mosaic virus

TEV: tobacco etch virus

WSSMV: wheat spindle streak mosaic virus

MCDV: maize chlorotic dwarf virus

PLRV: potato leaf roll virus

PSbMV: pea sead-borne mosaic virus

TuMV: turnip mosaic virus

جدول (٦–٨): ملخص لحالات المقاومة للفيروسات والسلالات الفيروسية القادرة على كسر المقاومة (عن Fraser ١٩٩٠).

الأساس الوراثى	عدد حالات المقاومة
جين واحد سائد للمقاومة	٣٨
جين واحد ذو سيادة غير تامة	١٣
جين واحد متنح	١٨
إجمالى حالات المقاومة البسيطة	٦٩
مقاومة يتحكم فيها عدد محدود من الجينات أو تؤثر فيها جينات محورة	١٨
العدد الإجمالى	٨٧

	مظهر المقاومة			
	مناعة	بقع موضعية	تحديد موضعى جزئى	فعالة جهازيًا	غير معروفة
جينات سائدة	٥	٢٢	١	٣	٨
جينات ذو سيادة غير تامة	صفر	صفر	٤	١١	صفر
جينات متنحية	٦	صفر	٣	٩	٤

	تواجد السلالات القادرة على كسر المقاومة		
	توجد	لا توجد	غير معروفة
جينات سائدة	٢٠	٤	١٦
جينات ذو سيادة غير تامة	٩	٣	٣
جينات متنحية	٩	٤	٨
المجموع	٣٨	١١	٢٧

التباينات فى وراثة المقاومة للأمراض الفيروسية

على الرغم من أن غالبية حالات المقاومة للفيروسات التى دُرست وجد أنه يتحكم فى كل منها جين واحد، فإنه تُعرف – كما أسلفنا ذكره – بعض الحالات التى كانت وراثتها مخالفة لذلك وأكثر تعقيدًا، ومن أمثلة ذلك ما يلى:

١ – تؤثر أحيانًا الخلفية الوراثية للصنف المقاوم على مدى فاعلية المقاومة، كما فى حالة مقاومة الشعير لفيرس اصفرار وتقزم الشعير – وهى مقاومة بسيطة تظهر على صورة قدرة على التحمل – وتعتمد على مدى نمو الصنف ذاته.

٢ – فى حالات قليلة وجد أن المقاومة يتحكم فيها عدد محدود من الجينات، أى إنها oligogenic، كما فى حالة مقاومة الفاصوليا لفيرس موزايك الفاصوليا العادى.

٣ – تبين فى حالات أخرى أن المقاومة كانت كمية، ولكن حدث أحيانًا – عندما درست نفس الحالات أن تغير استنتاج الباحثين بشأن وراثة المقاومة، ولا شك أن مرد ذلك هو إلى عوامل من قبيل زيادة إحكام السيطرة على العوامل البيئية أثناء إجراء اختبارات المقاومة، واستخدام دلائل متنوعة على مستويات الإصابة غير شدة الأعراض المرضية (مثل الاختبارات السيرولوجية)، واستخدام المعلمات الوراثية.

٤ – تُعرف بعض الحالات التى تكون فيها المقاومة سائدة أو متنحية – كما تبدو من دراسة شدة أعراض الإصابة – إلا أن النباتات الخليطة فى صفة المقاومة يتكاثر فيها الفيرس بدرجة متوسطة بين التركيبين الوراثيين الأصيلين.

٥ – يتحكم أحيانًا جينًا واحدًا فى المقاومة لأكثر من فيرس، ومن الأمثلة على ذلك ما يلى:

أ – يتحكم جين واحد متنح فى مقاومة الفلفل لكل من فيرس واى البطاطس، وفيرس إتش التبغ.

ب – يتحكم جين واحد متنحٍ – كذلك – (الجين mo) فى مقاومة البسلة لكل من فيرس موزايك الفاصوليا الأصفر BYMV، وفيرس موزايك البطيخ رقم ٢ WMV-2.

جـ – تتماثل أو تتشابه وتتقارب بشدة الجينات السائدة التى تتحكم فى تفاعل فرط الحساسية فى الفاصوليا ضد كل من فيرس موزايك الفاصوليا العادى BCMV، وفيرس موزايك اللوبيا (ذات العيون السوداء) BICMV، وفيرس موزايك فول الصويا SMV، وفيرس موزايك اللوبيا المنقول بالمنّ CAbMV، وفيرس موزايك البطيخ.

٦ – نجد أحيانًا أن وراثة المقاومة تكون سائدة سيادة تامة إذا ما أخذت الأعراض فى الاعتبار، ولكنها تكون بدرجة أقل فى التركيب الوراثى الخليط عن الأصيل إذا ما أخذ تركيز الفيرس فى النبات فى الحسبان، وذلك كما فى حالة الجين Tm-1 لمقاومة فيرس موزايك التبغ فى الطماطم، وقد يحدث الأمر ذاته فى حالات المقاومة المتنحية كما

فى حالة الجين bc-1 لمقاومة موزايك الفاصوليا العادى فى الفاصوليا (عن Fraser ١٩٩٠).

٧ – كثيرًا ما نجد أن جينات المقاومة لعدد من الفيروسات تتجمع فى مناطق محددة من الكروموسومات، ومن أمثلة ذلك ما يلى:

أ – جينات المقاومة فى البسلة لسلالة العدس من كل من: فيرس موزايك البسلة المنقول بالبذور PSbMV، وفيرس موزايك الفاصوليا الأصفر BYMV، وفيرس موزايك البطيخ رقم ٢ WMV-2، وفيرس اصفرار عروق الكلايتوريا Clitoria yellow vein virus (CYVV) ، والسلالة NL-8 من فيرس موزايك الفاصوليا العادى BCMV، وجميعها متنحية وترتبط بشدة على الكروموسوم رقم ٢.

ب – يوجد ارتباط قوى بين جينى المقاومة لكل من فيرس موزايك البطيخ WMV وفيرس موزايك الزوكينى الأصفر ZYMV فى القاوون.

جـ – يوجد كذلك ارتباط قوى بين جينات المقاومة لكل من سلالة البطيخ لفيرس بقع الباباظ الحلقية PRSV-W، وفيرس موزايك الزوكينى الأصفر ZYMV، وفيرس موزايك البطيخ WMV، وفيرس موزايك البطيخ المغربى MWMV فى الخيار (عن Hull ٢٠٠٢).

بعض خصوصيات وراثة المقاومة للأمراض الفيروسية

١ – الارتباط بين وراثة المقاومة ومظهرها:

تظهر – عادة – ارتباطات معينة بين وراثة المقاومة ومظهر المقاومة فى حالات الأمراض الفيروسية، فنجد – مثلاً – أن المقاومة السائدة سيادة تامة ترتبط – عادة – بحالات المقاومة التى يتحدد فيها تواجد الفيرس فى موضع الإصابة ذاته، لتتكون بقع محلية. أما المقاومة ذات السيادة غير التامة فإن محدودية البقع المتكونة فيها تكون جزئية. وقد يحدث فيها انتشار جهازى للفيرس فى النباتات. أما المقاومة المتنحية فإن الفيرس قد ينتشر فيها جهازيًا، أو أنها قد تظهر على صورة مناعة تامة (عن Fraser ١٩٩٢).

٢ – شيوع حالات تحمل الإصابة:

من الأمثلة الكلاسيكية على تحمل الإصابات الفيروسية حالة صنف التبغ أمباليما Ambalema الذى يصاب بفيرس موزايك التبغ جهازيًّا ويتكاثر الفيرس بداخل النبات، ولكن تبدو النباتات المصابة طبيعية المظهر تمامًا تحت ظروف الحقل. ويتحكم فى تلك الصفة زوجين من الجينات المتنحية، هما: r_{m1}، و r_{m2}، وربما تؤثر فيها – بدرجة ضعيفة – جينات أخرى كذلك.

٣ – ندرة حالات المناعة:

لم تسجل سوى حالات قليلة جدًّا من المناعة ضد الإصابات الفيروسية، ومن أمثلة ذلك تلك التى وجدت فى سبعة أصناف من الراسبرى ضد فيرس اصفرار عروق الراسبرى RVCV. وفى بعض أصناف اللفت السويدى ضد فيرس موزايك اللفت TuMV. وفى بعض أصناف الشعير ضد فيرس موزايك الشعير الأصفر BaYMV.

٤ – شيوع حالات فرط الحساسية:

إن فرط الحساسية لفيرس ما تعنى تكوّن بقع محلية متحللة دون حدوث إصابة جهازية، بما يعنى أن فرط الحساسية تعد بمثابة مقاومة فعالة تحت ظروف الحقل. ومن أمثلة ذلك حالة تفاعل التحلل necrotic reaction ضد فيرس موزايك التبغ التى اكتشفت فى *N. glutionsa* والتى نقلت إلى عديد من أصناف التبغ.

٥ – تواجد حالات من المقاومة المستدامة:

من بين حالات المقاومة للفيروسات النباتية التى دامت لفترات طويلة، ما يلى:

أ – مقاومة الفاصوليا لفيرس موزايك الفاصوليا العادى BCMV. وهى المقاومة التى اكتشفت فى صنف الفاصوليا القديم Corbett Refugee، والتى تم إدخالها فى عديد من أصناف الفاصوليا.

ب – مقاومة بنجر السكر لفيرس التفاف قمة البنجر BCTV، التى تم الانتخاب لها منذ عشرينيات القرن الماضى.

جـ – مقاومة فيرس موزايك اللفت TuMV فى الخس (عن Hull ٢٠٠٢).

حالات خاصة بالمقاومة للأمراض النيماتودية

يتحكم فى معظم حالات المقاومة المعروفة ضد النيماتودا الداخلية التطفل جينًا واحدًا رئيسيًا، كما أن معظم تلك الحالات تكون فيها الإصابة (اختراق يرقات النيماتودا لجذور العائل) مصاحبة بتحلل موضعى شبيه بتفاعل فرط الحساسية.

ولقد ظهرت بالفعل – فى عديد من الحالات – عشائر نيماتودية كانت قادرة على إصابة النباتات الحاملة لجين المقاومة، كما يظهر فى جدول (٦–٩).

جدول (٦–٩): بعض حالات المقاومة للنيماتودا التى ظهرت مقابلها عشائر نيماتودية قادرة على إصابتها (عن Castagnone-Serena ٢٠٠٢).

النوع النباتى	جين المقاومة	النوع النيماتودى
Vigna unguiculata	Rk	*Meloidogyne incognita*
Lycopersicon esculentum	Mi	*M. incognita*، و *M. javanica*، و *M. arenaria*
Solanum fendleri	Rmc	*M. chitwoodi*
Capsicum annuum	Me	*M. incognita*
Solanum tuberosum	Hl	*Globodera rostochiensis*
Beta spp.	$Hs1^{Pro-1}$	*Heterodera schachtii*
Glycine max	(كمية)	*H. glycines*
Avena sterilis	جينات A، و B، و C	*H. aveneae*

ولقد أمكن تحت الظروف المتحكم فيها فى الصوبات انتخاب سلالات من *M. incognita* كانت قادرة على إصابة نباتات الطماطم الحاملة للجين Mi، مع تحقيق زيادة مضطردة فى ضراوتها، ظهرت فى صورة زيادة فى أعداد الأفراد النيماتودية التى كانت قادرة على كسر جين المقاومة جيلاً بعد جيل. ولكن تجدر الإشارة إلى أن هذا الاختبار لم يكن ناجحًا لا مع كل عشائر النيماتودا التى درست ولا مع كل جينات المقاومة التى اختبرت.

إلاّ أن ذلك لا يعنى عدم ثبات أى مقاومة ضد النيماتودا، بل إن العكس هو الصحيح. ومن أكثر حالات المقاومة للنيماتودا – المعروفة – ثباتًا حالة الجين Hl المسئول عن مقاومة البطاطس للنيماتودا *Heterodera rostochiensis* الذى استعمل على

نطاق واسع فى أصناف البطاطس منذ سبعينيات القرن العشرين دون أن تظهر عشائر نيماتودية قادرة على إصابتها (عن Castagnone-Sereno ٢٠٠٢).

وراثة المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى بعض محاصيل الخضر بصورة عامة

تتوفر المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى عديد من الأصناف التجارية لمحاصيل الخضر، ومن أمثلة ذلك ما يلى:

المحصول	مصدر المقاومة	وراثة المقاومة
الطماطم	Anahu، و Small Fry، و VFN8	جين واحد سائد (Mi) لمقاومة الأنواع النيماتودية *M. incognita*، و *M. javanica*، و *M. arenaria*
الفلفل	Santanka	جين واحد سائد لمقاومة *M. incognita*
الفاصوليا	Alabama No. 1، و Manoa Wonder	ثلاثة أزواج من الجينات لمقاومة *M. incognita*
اللوبيا	Mississipi Silver	جين واحد سائد (Rk) لمقاومة *M. incognita*، و *M. javanica*
البطاطا		جين واحد سائد لمقاومة *M. incognita*، و *M. javanica*

هذا .. وحتى بداية ثمانينيات القرن العشرين كان يعرف أكثر من ٤٥٠ صنفًا نباتيًا من ١٣ عائلة يحمل كل منها مقاومة لنوع واحد – على الأقل – من أنواع الجنس *Meloidogyne* (عن Fussuliotis ١٩٨٥، و Kalloo ١٩٨٨).

وراثة المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى الطماطم

لقد أمكن التعرف على مصادر كثيرة للمقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى النوع *L. peruvianum*، وعلى الرغم من أن كثيرًا من تلك المصادر كانت حساسة للحرارة العالية (حيث تفقد فيها المقاومة فى حرارة تزيد عن ٢٨°م، كما هو الحال بالنسبة للجين Mi)، إلا أن بعضها كان أقل حساسية، حيث استمرت مقاومة النباتات فى بعض السلالات فى حرارة وصلت إلى ٣٢°م. كذلك أمكن التعرف على مصادر لمقاومة النوع

النيماتودى *M. hapla* الذى لا يقاومه الجين *Mi*. وعن طريق إكثار السلالات الجديدة المقاومة من *L. peruvianum* بالعقل ثم التلقيح بينها وبين السلالات المتوافقة معها من بين السلالات المقاومة وغير المقاومة للنيماتودا، وكذلك من خلال التلقيحات الرجعية .. أمكن تمييز سبعة جينات جديدة سائدة للمقاومة أعطيت الرموز من Mi-2 إلى Mi-8 (جدول ٦-١٠).

جدول (٦-١٠): جينات المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى أنواع الجنس *Lycopersicon* (عن Williamson ١٩٩٨).

الجين	المصدر[أ]	الخصائص	الوراثة
(Mi-1 =) Mi	*L. peruvianum* PI 1128657	المقاومة لكل من *M. incognita*، و *M. javanica*، و *M. arenaria*، وهى تفقد فى حرارة تزيد عن ٣٠°م.	يوجد على الذراع القصير للكروموسوم السادس، وأمكن عزله
Mi-2	PI270435-2R2	المقاومة لـ *M. incognita* على حرارة ٣٢°م	لا يرتبط بأى من Mi أو Mi-3، ولكنه يرتبط بـ Mi-8
Mi-3	PI126443-1MH	المقاومة لـ *M. incognita*	يوجد على الذراع القصير للكروموسوم ١٢ ويرتبط بـ Mi-5
Mi-4	LA1708-1	المقاومة لـ *M. javanica*، و *M. incognita* على ٣٢°م	--
Mi-5	PI126443-1MH	المقاومة لكل من *M. incognita*، و *M. javanica* على ٣٢°م	يرتبط بالجين Mi-3 على الكروموسوم ١٢
Mi-6	PI270435-3MH	المقاومة لـ *M. incognita* على ٣٢°م	يرتبط بالجين Mi-7
Mi-7	PI270435-3MH	المقاومة لـ *M. incognita* على ٢٥°م	يرتبط بالجين Mi-6
Mi-8	PI270435-2R2	المقاومة لـ *M. incognita* على ٢٥°م	يرتبط بالجين Mi-2
--	L. chilense	المقاومة لـ *M. javanica*	--
	LA2884	وغير حساس للحرارة	--

أ - الرموز التى تلى الشرطة خاصة بسلالة معينة من الـ PI أو الـ LA المذكور.

ولقد أمكن عزل جينين مختلفين من نفس المنطقة الكروموسومية التى يوجد بها الجين Mi. أعطيا الرمزين Mi-1.1، و Mi-1.2. وقد أظهرت عمليات التحول الوراثى للطماطم - القابلة للإصابة بالنيماتودا - بكل من هذين الجينين أن وجود Mi-1.2 وليس Mi-1.1 -

هو المسئول – وحده – لإكساب النباتات صفة المقاومة. كذلك تبين أن النباتات المحولة وراثيا بالجين Mi-1.2 كانت مقاومة – كذلك – لمن البطاطس؛ بما يعنى أن الجين الذى كان قد أعطى الرمز Meu-1 – والذى كان يعد مسئولاً عن مقاومة الطماطم لمن البطاطس – هو ذاته الجين Mi. هذا وقد كان أول اكتشاف للصلة بين المقاومتين عندما وجد أن جميع أصناف الطماطم المحتوية على الجين Mi كانت مقاومة – كذلك – لمن البطاطس.

ومن بين جميع جينات الـ Mi الجديدة فى الطماطم، حظى الجين Mi-3 بأكبر قدر من اهتمام الباحثين. وعن طريق معلم PCR باسم NR14 أمكن تحديد مكان الجين Mi-3 على الذراع القصير للكروموسوم ١٢؛ أى إنه لا يرتبط بالجين Mi الذى يقع على الكروموسوم ٦.

هذا ولا يكسب الجين Mi-3 نباتات الطماطم مقاومة تامة كتلك التى يكسبها الجين Mi، حيث يحدث تكاثر ضعيف للنيماتودا فى وجود الجين Mi-3؛ الأمر الذى يندر حدوثه فى وجود الجين Mi. كذلك فإن سيادة الجين Mi-3 ليست تامة، حيث يكون مستوى المقاومة أعلى فى النباتات التى تحمل الجين بحالة أصيلة.

يوفر الجين Mi-3 مقاومة ضد عديد من عزلات *M. incognita*، و *M. javanica* التى يمكنها إصابة النباتات الحاملة للجين Mi (عن Williamson ١٩٩٨).

وراثة المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى الباذنجان

لا تتوفر المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى الباذنجان *Solanum melongena*. وعلى الرغم من توفر المقاومة فى النوع *S. sisymbrifolium* فإنه لا يتهجن مع الباذنجان؛ الأمر الذى حدى بالباحثين إلى محاولة نقل صفة المقاومة منه إلى الباذنجان عن طريق دمج بروتوبلاست النوعين معًا. وكما فى الأب المقاوم *S. sisymbrifolium* فإن الهجين الجسمى بينه وبين الباذنجان لم يحدث فيه أى تكاثر للنيماتودا على الرغم من احتواء جذوره – كما الأب المقاوم – على ثآليل كثيرة لا يوجد فيها سوى يرقات صغيرة غير ناضجة جنسيًا (عن Fassuliotis ١٩٩٠).

وراثة المقاومة لنيماتودا حوصلات البطاطس فى الجنس *Solanum*

تتوفر المقاومة لنيماتودا حوصلات البطاطس *Globodera pallida* فى عديد من الأنواع البرية للجنس *Solanum*، لعل من أبرزها المقاومة التى تتوفر فى النوع الثنائى التضاعف *S. vernei*. إلاّ أن نقل المقاومة منه إلى البطاطس لم يكن أمرًا سهلاً لأنها صفة كمية. كما لا توجد حدود فاصلة بين مختلف التراكيب الوراثية فى استجابتها للعدوى بالنيماتودا إضافة إلى ضعف خصوبة *S. vernei* وقلة أعداد البذور التى تتكون عند التهجين بينه وبين البطاطس (عن Fassuliotis ١٩٩٠).