لا تظهر أعراض المرض إلا فى الأصناف القابلة للإصابة فقط، وهى التى يفرز فيها الفطر سمومه التى تُحدث الأعراض المشاهدة؛ أى إن المقاومة ترجع إلى قدرة النباتات المقاومة على الحد من إفراز الفطر لسمومه فيها؛ وبذا.. فإن استعمال سموم الفطر فى تقييم المقاومة فى حالات كهذه — يؤدى إلى نتائج خاطئة.

استعمال مزارع الأنسجة فى اختبارات مقاومة الأمراض

يلجأ مربو النبات إلى إجراء اختبارات مقاومة الأمراض فى مزارع الأنسجة؛ بهدف تقييم الجيرمبلازم للمقاومة أحيانًا، وبهدف انتخاب التباينات الوراثية المقاومة — التى قد تتوفر فى مزارع الأنسجة — فى أغلب الأحيان.

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*	سائدة
الخيار	الجرب	*Cladosporium cucumerinum*	سائدة
الخس	البياض الدقيقى	*Erysiphe cichoracearum*	سائدة

يتبع

العائل	المرض/ الأعراض	الطفيل	المقاومة
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
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* (١٩٧٨ Russell)	سائدة
القنبيط	العفن الأسود	*X. campestris* pv. *campestris* (١٩٨٦ Jamwal & Sharma)	سائدة
البطاطا	نيماتودا تعقد الجذور	*Meloidogyne* spp. (١٩٨٤ وآخرون Abobaker)	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	الجينان 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 I، 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	تلطخ 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 Samlac، وسلالات Greal 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 (٨-١) أمثلة أخرى لحالات تتنوع فيها وراثة المقاومة بتنوع المصادر.

جدول (٨–١): وراثة المقاومة غير البسيطة لبعض الأمراض فى بعض المحاصيل الزراعية (عن Agrawal ١٩٩٨).

	المقاومة	
المحصول	المحدودة الجينات oligogenic	المتعددة الجينات polygenic
البصلة	اللفحة – فيرس مزايك البصلة – البياض الدقيقى	–
اللوبيا	فيرس التبرقش المصفر – فيرس موزايك اللوبيا – فيرس موزايك الخيار – تبقع أوراق سركسبورا – لفحة الأوراق 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 بحالات 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 (٨-٢) ملخصًا بعدد حالات المقاومة التى درست، وطبيعة وراثتها.

جدول (٨-٢): 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 Potyvirıdae 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 (٨-٣) أمثلة متنوعة لحالات مقاومة سائدة، وأخرى غير تامة السيادة، وثالثة تبدو فيها المقاومة متنحية

كما يقدم جدول (٨-٤) لعديد من حالات المقاومة البسيطة للفيروسات مع عرض لخصائصها.

جدول (٨-٣): أمثلة لحالات المقاومة للفيروسات فى المحاصيل الزراعية (عن Hull ٢٠٠٢).

جين المقاومة	النوع النباتى	الفيرس	تواجد السلالات القادرة على كسر المقاومة
المقاومة السائدة			
Zym[1]	*Cucurbita moschata*	فيرس موزايك الزوكينى الأصفر ZYMV	لا توجد
Tm-2	*Solanum lycopersicum*	فيرس موزايك التبغ	توجد
Tm-2^2	*S. lycopersicum*	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*	فيرس موزايك فول الصويا SbMV	توجد
المقاومة غير تامة			
السيادة:			
Tm-1	*S. lycopersicum*	فيرس موزايك التبغ	توجد
L1,L2, 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	*S. lycopersicum*	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 (٨–٤): 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
Rcv	فول الصويا	CCMV	فرط الحساسية	توجد
جين سائد	اللوبيا	CPMV	مثبط للبروتييز الفيروسي – فعال في البروتوبلاست	توجد
Wmv	القاصوليا	WMV-2	يمنع الإصابة الجهازية ويسمح بتكوين البقع الموضعية	لا توجد
Hsw	القاصوليا	WMV-2	فرط الحساسية	لا توجد
Wmv	*Cucumis metuliferus*	PRV	مناعة – فعال في البروتوبلاست	لا يعرف
عدة جينات سائدة من أنواع *Solanum* البرية	البطاطس	PVY	فرط الحساسية	توجد
Ry	البطاطس	PVY	مناعة – فعال في البلاوتوبلاست	لا توجد
جين سائد	البطاطس	PLRV	يمنع تكاثر الفيرس	لا يعرف
جين ذو سيادة غير تامة	اللوبيا	SBMV	فعّال جهازيًا	لا يعرف
جين ذو سيادة غير تامة	الكرنب	TuMV	فعّال جهازيًا	توجد
جين ذو سيادة غير تامة (Tlc)	الطماطم	TYLCV	فعّال جهازيًا	لا يعرف
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
جينان	الكوسة	CMV	مقاومة الانتشار من الأوراق التي حدثت فيها الإصابة	لا توجد

أ– الفيروسات المشار إليها في الجدول هي كما يلي

CCMV: cowpea chlorotic mottle virus

ZYMV: zucchini yellow mosaic virus

CPMV: cowpea mosaic virus

CMV: cucumber mosaic virus

WMV-2: watermelon mosaic virus-2
SBMV: southern bean mosaic virus
TYLCV: tomato yellow leaf curl virus
PRV: papaya ringspot virus
PLRV: potato leaf roll virus
PVY: potato virus Y
PSbMV: pea seed-borne mosaic virus

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

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

أ- يتحكم جين واحد متنحٍ 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.

ج- 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

٣- 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.

ج-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)

حالات خاصة بالمقاومة للأمراض النيماتودية

يتحكم فى معظم حالات المقاومة المعروفة ضد النيماتودا الداخلية التطفل جينًا واحدًا رئيسيًّا، 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 (٨-٥).

جدول (٨-٥): 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*
Solanum lycopersocum	Mi	*M. arenaria*، *M. javanica*، *M. incognita*
Solanum fendleri	Rmc	*M. chitwoodii*
Capsicum annuum	Me	*M. incognita*
Solanum tuberosum	H1	*Globadera rostochiensis*
Beta spp.	Hs1 $^{pro-1}$	*Heterodera schachtii*
Glycine max	(كمية)	*H. glycines*

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 H1 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).

هذا.. وتتوفر 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*
القاصوليا	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*

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 Fassuliotis ١٩٨٥، و Kalloo ١٩٨٨).