الفصل الخامس

التربية لمقاومة نيماتودا تعقد الجذور

مصادر المقاومة لمختلف أنواع وسلالات النيماتودا ووراثتها

اختبر Bailey (١٩٤١) ٩٥ صنفًا تجاريًا من الطماطم، و٤٢٠ سلالة من أنواع مختلفة من الطماطم من الجنس *Solanum*، ووجد أن جميع أصناف الطماطم والسلالات المختبرة من كل من: *S. lycopersicum*، و *S. corneliomulleri*، و *S. habrochaites* كانت قابلة للإصابة؛ إلا أنه وجدت المقاومة بدرجة عالية فى ١١ سلالة من النوع *S. peruvianum* من بين ٢٥ سلالة اختبرها الباحث من هذا النوع. كذلك وجد Alexander (١٩٥٩) المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى السلالة PI 212407 من *S. peruvianum*.

وفى عام ١٩٤٤ .. قام P. G. فى جامعة كاليفورنيا بإجراء التهجين الصعب: *S. lycopersicum* cv. Michigan State Forcing × *S. peruvianum* PI 128657، واستعان ببيئة صناعية لزراعة الأجنة الناتجة من التهجين، وهى فى مرحلة مبكرة من نموها — لتجنب اندثارها؛ وهو الأمر الذى يحدث إذا تُركت الأجنة فى النسيج الأمى لثمار الطماطم. وقد حصل V. M. Watts بولاية أركنساه Arkansas على عُقَل من نباتات الجيل الأول لهذا الهجين النوعى، واستخدمها فى إنتاج أول وثانى تلقيح رجعى إلى الطماطم، مع استعمال الطماطم كأم، ونشرت دراسته فى عام ١٩٤٧. أُرسلت أنسال التلقيح الرجعى الثانى إلى محطة التجارب الزراعية فى هاواى؛ حيث أجرى Frazier & Dennett تلقيحات رجعية إضافية إلى الطماطم، ونشرت دراستهما فى عام ١٩٤٧.

استمر برنامج التربية لمقاومة نيماتودا تعقد الجذور بعد ذلك بواسطة كل من Gilbert ومعاونيه فى هاواى، و Smith فى كاليفورنيا مستخدمين السلالات التى أنتجها Frazier.

ومع استمرار التلقيحات الرجعية وانتخاب النسب فى برنامجين مستقلين.. أُنتج فى كاليفورنيا الصنف VFN 8 (واسمه الأصلى VFN 36-8) كأول صنف مقاوم للنيماتودا، وتبعه — فى هاواى — الصنف أناهُوْ Anahu، وعدد من السلالات الأخرى المقاومة. ترجع المقاومة فى كلا الصنفين إلى نبات واحد من نباتات الجيل الثانى للتلقيح النوعى الذى أجراه P. G. Smith؛ وترجع إلى هذين الصنفين جميع مصادر المقاومة الحالية لنيماتودا تعقد الجذور فى أصناف الطماطم التجارية؛ وعليه.. فإن المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور التى تتوفر — حاليًا — فى عشرات من أصناف الطماطم التجارية ترجع — فى الأصل — إلى سلالة برية واحدة من النوع *S. peruvianum* هى: PI 128657 (عن Hawaii Agr. Exp. Sta. ١٩٥٨، و Medina Filho & Stevens ١٩٨٠).

هذا.. إلاّ أن C. M. Rick شكك — فى مقال له بتعاونية وراثة الطماطم — فى المصدر المعروف على نطاق واسع لصفة المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور، وهو السلالة PI 128657 من *S. peruviannum*، والذى أنتج منه Paul Smith أول هجين مع الطماطم التجارية بالاستعانة بمزارع الأجنة، والذى يرجع إليه كل أصناف الطماطم التى تحمل الجين Mi (Rick ١٩٩٣).

أجريت عديد من الدراسات على وراثة المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور المتحصل عليها من *S. peruvianum*. ففى عام ١٩٤٦ وجد McFarlane وآخرون أن هذه المقاومة سائدة (عن Hawaii Agr. Exp. Sta. ١٩٥٨). وفى العام التالى.. توصل Watts (١٩٤٧) إلى أن المقاومة للنوع *M. incognita* يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية السائدة. وفى عام ١٩٤٩ ذكر Frazier & Dunett أن المقاومة يتحكم فيها زوج واحد أو زوجان من العوامل السائدة (عن Medina–Filho & Stevens ١٩٨٠). وقد تلا ذلك توصل Gilbert (١٩٥٦)، و Gilbert & McGuire (١٩٥٦) إلى أن مقاومة نيماتودا تعقد الجذور يتحكم فيها جين واحد سائد يوجد بالكروموسوم الرابع، وقد أُعطى هذا الجين الرمز Mi. وفى نفس العام توصل Barham & Sasser إلى نتائج مماثلة؛ حيث ذكرا أن المقاومة لكل من

M. incognita، و *M. incogita acrita*، و *M. javanica*، و *M. arenaria* يتحكم فيها جين واحد سائد. إلا أن Barham & Winstead (١٩٥٧) عادا وأكدا أن المقاومة لهذه الأنواع من النيماتودا يتحكم فيها جين واحد ذو سيادة غير تامة. وفى نفس الوقت أكد Thompson & Smith (١٩٥٧) وجود جين واحد سائد يتحكم فى المقاومة للنيماتودا *M. incognita acrita*، وربما — أيضًا — للنوع *M. javanica*، واستبعدا — كليًا — أن يتحكم فى المقاومة زوجان من الجينات.

ولقد تأكدت نتائج الدراسات السابقة بدراسات أخرى تالية لها، فلقد وجد Singh وآخرون (١٩٧٤) أن المقاومة فى كل من الأصناف VFN 8، و Nematex يتحكم فيها جين واحد سائد. وأكد Hernardez وآخرون (١٩٦٥) أن المقاومة للنيماتودا *M. incognita* يتحكم فيها جين واحد سائد. كذلك وجد Kalloo وآخرون (١٩٧٨) أن المقاومة لكل من *M. incognita*، و *M. javanica* يتحكم فيها جين واحد سائد.

هذا.. ومن المتفق عليه الآن أن المقاومة المتحصل عليها من التلقيح الأصلى مع *S. peruvianum* يتحكم فيها جين سائد يقع فى المنطقة 35 cM من الكروموسوم السادس (وليس الرابع كما ذكر سابقًا)، ويأخذ هذا الجين الرمز Mi؛ نسبة إلى نوع النيماتودا *M. incognita*، الذى استخدم فى الاختبار الأصلى للمقاومة بواسطة Gilbert & McGuire (١٩٥٦)، وأن هذا الجين يتحكم فى المقاومة لكل نوع من الأنواع *M. incognita*، و *M. javanica*، و *M. arenaria*، إلا أنه لا يكسب النباتات مقاومة للنوع *M. hapla* (عن Medina Filho & Stevens ١٩٨٠). وقد وجد Ker وآخرون (١٩٨٠) أن الجينين Mi، و Cf-2 (الذى يتحكم فى المقاومة لفطر *Cladosporum*) يقعان عند الموقعين ٣٥، و ٤٣ على التوالى بالذراع الطويلة للكروموسوم السادس.

وقد أظهرت دراسة استُخدم فيها الهجين FM-2 الذى يحمل الجين Mi والسلالة IIHR-550 المقاومة التى استخدمت فى إنتاج الهجين أن عدد يرقات الانسلاخ الثانى

للنيماتودا (J2) التى اخترقت جذور السلالة المقاومة كان أقل جوهريًا من العدد الذى اخترق جذور الهجين، وأن هذا العدد الأخير كان أقل جوهريًا من العدد الذى اخترق جذور الهجين، وأن هذا العدد الأخير كان أقل جوهريًا من العدد الذى اخترق جذور صنف الكنترول القابل للإصابة. وفى الوقت الذى لم يحدث فيه تطور لأى يرقة اخترقت الجذور إلى إناث بالغة فى السلالة المقاومة، فإن عددًا قليلاً جدًا من اليرقات التى اخترقت جذور الهجين أنتجت كتلاً من البيض (Rao وآخرون ١٩٩٨).

سلالات وأنواع نيماتودا تعقد الجذور القادرة على كسر مقاومة الجين Mi

تمكن Riggs & Winstead (١٩٥٩) من إنتاج سلالات جديدة من النيماتودا قادرة على كسر المقاومة التى يوفرها الجين Mi. وقد وجد الباحثان أن عدوى النباتات المقاومة — بأى من ثلاثة أنواع مختلفة من النيماتودا — تؤدى إلى تكوّن أعداد قليلة من الثآليل الصغيرة على جذور النباتات؛ وبإكثار النيماتودا التى كانت فى هذه الثآليل.. تمكن الباحثان — فى غضون ثلاثة أجيال نيماتودية — من الحصول على عشائر جديدة من كل نوع من أنواع النيماتودا الثلاثة، كانت قادرة على إصابة النباتات الحاملة للجين Mi، فى حين أن العشائر الأصلية للنيماتودا لم يكن لديها تلك القدرة. هذا.. إلا أنه يبدو أن سلالات كهذه لا تتكون فى الظروف الطبيعية؛ حيث لم تظهر سلالة واحدة من أى نوع من أنواع النيماتودا الثلاثة استطاعت كسر مقاومة الجين Mi منذ إدخاله فى الأصناف المقاومة وإلى وقتنا الحاضر.

ولقد أظهرت سلالات من النيماتودا *M. incognita* – قادرة على كسر مقاومة الجين Mi – درجة عالية من الثبات استمرت لفترة الدراسة التى دامت لـ ١٨ جيلاً دون أن تفقد أى منها القدرة على كسر مقاومة الجين Mi (Castagnone-Sereno وآخرون ١٩٩٣).

وأمكن التعرف على عدة سلالات من *S. peruvianum* كانت قادرة على مقاومة سلالة نيماتودا تعقد الجذور 557R من النوع *M. incognita* القادر على كسر مقاومة الجين Mi. وجد أن تلك المقاومة يتحكم فيها جين واحد سائد أُعطى الرمز Mi3، وأن هذا الجين — أو جين آخر شديد الارتباط به — يُكسب النباتات مقاومة للنيماتودا (السلالة الأصلية والسلالة 557R) فى حرارة ٣٢°م، وهى الحرارة التى تنهار معها مقاومة الجين Mi. وقد أمكن التعرف على الواسمة الوراثية NR14 على الكروموسوم ١٢ قريبًا من الجين Mi3 (Yaghoobi وآخرون ١٩٩٥).

وظهرت فى إسبانيا سلالة من *M. javanica* كانت قادرة على كسر مقاومة الجين Mi (Ornat وآخرون ٢٠٠١).

ولقد أمكن التعرف على واسمة RAPD خاصة بعشائر النيماتودا القادرة على كسر مقاومة الجين Mi، ولم تختلف تلك الواسمة بين العشائر التى انتخبت للضراوة تحت ظروف الصوبة عن تلك التى انتخبت تحت ظروف الحقل (Xu وآخرون ٢٠٠١).

وتأكدت قدرة سبع عزلات من *M. javanica* على إصابة كلٍ من الأصناف الحاملة لجين المقاومة Mi والأصناف غير الحاملة له، وتكونت الخلايا العملاقة بجذورها جراء الإصابة على الرغم من حملها للجين Mi (Iberkleid وآخرون ٢٠١٤).

وقد اكتُشف نوع جديد من نيماتودا تعقد الجذور على الفول السودانى، أُطلق عليه اسم *Meloidogyne haplanaria*، وتبين أنه يصيب الطماطم كذلك، بما فى ذلك أصناف الطماطم التى تحمل الجين Mi (Joseph وآخرون ٢٠١٦).

تأثير درجة الحرارة على المقاومة

أوضح الكثيرون أن المقاومة الوراثية لنيماتودا تعقد الجذور فى الطماطم تفقد فى درجات الحرارة العالية، فوجد Holtzman (١٩٦٥) أن النباتات التى انتخبت للمقاومة فى حرارة أقل من ٣٠°م كانت قابلة للإصابة فى درجات الحرارة الأعلى من ذلك. كما درس Dropkin (١٩٦٩) تأثير درجة الحرارة على مقاومة الصنف Nematex، ووجد أن

نسبة يرقات النيماتودا التى اخترقت الجذور كانت ٢٪ فقط فى ٢٥، و٢٨°م، وأن ٩٠٪ من اليرقات التى اخترقت الجذور أحيطت بخلايا متحللة خلال ساعات قليلة من اختراقها للجذر؛ نتيجة فرط حساسية العائل إزاءها، بينما ازدادت نسبة اليرقات التى اخترقت الجذور فى ٣٣°م إلى ٨٧٪، وانخفضت بشدة نسبة اليرقات التى أحيطت بخلايا متحللة عقب اختراقها للجذور. وقد حصل الباحث على هذه النتيجة مع كل من ثلاثة أنواع من النيماتودا استخدمها فى الدراسة، وهى *M. javanica*، و *M. incognita acrita*، و *M. arenaria thamesi*. وبالمقارنة.. فلم يكن لدرجة الحرارة أية تأثيرات على نسبة اليرقات التى أمكنها الاستمرار فى النمو بعد اختراق جذور الصنف القابل للإصابة إنترابرايز Enterprise؛ حيث كانت هذه النسبة ٧٧٪ فى حرارة ٢٥°م، و ٧٥٪ فى حرارة ٢٨°م، و ٨١٪ فى حرارة ٣٢°م.

وتتحدد المقاومة أو القابلية للإصابة بنيماتودا تعقد الجذور خلال الـ ٢٤–٤٨ ساعة الأولى من اختراق اليرقات للجذور، ولا يكون لدرجة الحرارة تأثير فى المقاومة بعد ذلك.

وقد أوضحت دراسات Brueske & Dropkin (١٩٧٣) وجود ارتباط بين درجة الحرارة ومحتوى الجذور من الفينولات الحرة فى الصنف المقاوم Nematex؛ ففى حرارة ٢٧°م (وهى الدرجة التى تحتفظ فيها النباتات المقاومة للنيماتودا بمقاومتها) تتكون مناطق بنية متحللة فى مواضع اختراق اليرقات للجذور، بينما يقل ذلك التحلل بشدة — وربما لا يحدث — فى حرارة ٣٢°م (وهى الدرجة التى تُفقد فيها المقاومة). وتبين لدى مقارنة الفينولات فى جذور بادرات عرضت أو لم تعرض للنيماتودا فى درجتى حرارة ٢٧°م، و٣٢°م أن مستوى الفينولات الحرة انخفض بشدة فى حرارة ٢٧°م، وكان الانخفاض فى البادرات التى تعرضت للنيماتودا بدرجة أكبر مما فى البادرات السليمة. أما فى حرارة ٣٢°م.. فإن النقص فى محتوى الجذور من الفينولات الحرة كان أكثر تأثرًا بهذا الارتفاع فى درجة الحرارة منه بالإصابة. كما لوحظت زيادة فى نشاط إنزيم الفينوليز Phenolase فى كل من الجذور المقاومة المعدية بالنيماتودا فى حرارة ٢٧°م، والجذور القابلة للإصابة المعدية وغير المعدية فى حرارة ٣٢°م، بينما لم تحدث أية زيادة فى نشاط الإنزيم فى الجذور المقاومة غير المعدية فى حرارة ٢٧°م.

ويذكر Ammati وآخرون (١٩٨٥، و ١٩٨٦) أن السلالة PI 128657 من النوع *S. peruvianum* هى المصدر الأصلى للجين Mi المسئول عن مقاومة كل من *M. incognita*، و *M. javanica*، و *M. arenaria*، وأن هذا الجين قد نقل إلى الصنف VFN 8، ثم إلى جميع الأصناف التى اشتقت مقاومتها منه بعد ذلك. وقد وجد الباحثون أن مستوى تكاثر السلالة رقم ١ من نوع النيماتودا *M. incognita* لم يختلف فى كل من الصنف VFN 8 والسلالة البرية PI 128657 — سواء أجرى الاختبار على حرارة ٢٥، أم على ٣٢°م — مما يدل على أن الخلفية الوراثية للطماطم لم تؤثر فى المقاومة. كما كانت كل من السلالة البرية والصنف مقاومين للنيماتودا فى حرارة ٢٥°م، إلا أنهما كانا قابلين للإصابة فى حرارة ٣٢°م.

ولقد دُرس تأثير حرارة ٢٨، و٣١، و٣٤، و٣٧°م على مقاومة مزارع الجذور من التراكيب الوراثية Mi-1/Mi-1، و Mi-1/mi-1، و mi-1/mi-1 لكل من *M. incognita*، و *M. arenaria*، ووُجد أن كلاً من التراكيب الوراثية الأصيلة والخليطة فى الجين Mi-1 كانت متماثلة فى مقاومتها لنوعى النيماتودا، واستمرت مقاومتها بارتفاع الحرارة حتى ٣١°م، وانهارت جزئيًا فى ٣٤°م، واختفت فى ٣٧°م. وعمومًا.. فإنه بارتفاع درجة الحرارة تباينت التراكيب الوراثية فى مدى حساسية مقاومة الجين Mi-1 للنيماتودا (Abdul-Baki وآخرون ١٩٩٦).

وجدير بالذكر أن فقد المقاومة التى يتحكم فيها الجين Mi فى حرارة تزيد عن ٢٨°م يحدث إذا استمر تعرضها للحرارة العالية — ولو لمدة يومين فقط — بعد عدواها بالنيماتودا، حيث تتطور عليها مظاهر الإصابة كاملة، حتى مع تعرضها لحرارة مناسبة للمقاومة (أقل من ٣٢°م) بعد ذلك (Williamson ١٩٩٨).

مصادر ووراثة المقاومة للنيماتودا فى الحرارة العالية وجينات أخرى للمقاومة

لقد أمكن التعرف على مصادر كثيرة للمقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى النوع *S. 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.

إن المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور — التى تبقى فعالة فى الحرارة العالية — تتوفر فى بعض سلالات النوع البرى *S. peruvianum*، مثل: PI 270435، و PI 126443. وقد وجد أن هذه المقاومة بسيطة وسائدة، وأن الجين الذى يتحكم فيها ليس آليليًا للجين Mi الخاص بمقاومة نيماتودا تعقد الجذور فى الطماطم، وقد أُعطى لهذا الجين الجديد الرمز Mi-2. وبينما يظهر تأثير الجين Mi-2 فى حرارة ٣٠°م وفى الحرارة الأقل من ذلك، فإن الجين Mi — الذى يتوفر كذلك فى نفس سلالتى النوع البرى — يظهر تأثيره — فقط — فى حرارة ٢٥°م أو أقل من ذلك (Scott وآخرون ١٩٩١، و Cap وآخرون ١٩٩٣).

ووُجدت مقاومة ثابتة للنيماتودا *M. javanica* على ٣٢°م فى السلالة PI 270435-2R2 من *S. peruvianum*، ويتحكم فيها جين واحد سائد، يختلف عن جين المقاومة السائد الذى وجد — كذلك — فى السلالة PI 126443-1MH من نفس النوع، وأيضًا عن الجين السائد الذى وجد فى السلالة PI 270435-3MH، وجميعها مقاومات ثابتة فى الحرارة العالية. وبدا أن بعض الجينات التى تتحكم فى المقاومة للنوع *M. javanica* تختلف عن تلك التى تتحكم فى المقاومة للنوع *M. incognita*. كذلك وجدت فى النوع *S. chilense* مقاومة للنوع *M. javanica* ثابتة على ٣٢°م (Vermis & Roberts ١٩٩٦أ).

وأظهرت دراسة أخرى (Vermis & Roberts ١٩٩٦ب) أن مقاومة السلالات الثلاث التى أسلفنا بيانها للنيماتودا *M. incognita* يتحكم فيها جينات سائدة غير آليلية، واقتُرحت لها الرموز: Mi-5 لجين السلالة PI 126443-1MH، و Mi-6 لجين السلالة PI 1270435-3MH — وهما فعّالان فى حرارة ٣٢°م —، و Mi-7 لجين آخر للسلالة PI 270435-3MH، Mi-8 لجين السلالة PI 270435-2R2، وهما فعّالان فى حرارة ٢٥°م.

واقتُرح جين آخر M-4، يوجد فى السلالة LA1708 من *S. peruvianum* ويتحكم فى مقاومة ثابتة حراريًا ضد العزلة W من *M. arenaria*، وهى العزلة القادرة على كسر المقاومة الثابتة حراريًا فى السلالات 2R2، و 3MH، و 1MH (Vermis & Roberts ١٩٩٦ ج).

وعن طريق إكثار السلالات الجديدة المقاومة من *S. 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 ٥–١).

جدول (٥–١): جينات المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى أنواع الجنس ***Solanum*** (عن Williamson ١٩٩٨، و٢٠٠٩).

الجين	المصدر[أ]	الخصائص	الوراثة
(Mi-1=) Mi	*S. 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	PI 270435-2R2	المقاومة لـ *M. incognita* على حرارة ٣٢°م	لا يرتبط بأى من Mi أو Mi-3، ولكنه يرتبط بـ Mi-8
Mi-3	PI 126443-1MH	المقاومة لـ *M. incognita* وللسلالات التى تصيب النباتات التى تحمل الجين Mi-1	يوجد على الذراع القصير للكروموسوم ١٢ ويرتبط بـ Mi-5
Mi-4	LA 1708-1	المقاومة لـ *M. javanica*، و *M. incognita* على ٣٢°م	-
Mi-5	PI 126443-1MH	المقاومة لكل من *M. incognita*، و *M. javanica* على ٣٢°م	يرتبط بالجين Mi-3 على الكروموسوم ١٢
Mi-6	PI 270435-3MH	المقاومة لـ *M. incognita* على٣٢°م	يرتبط بالجين Mi-7
Mi-7	PI 270435-3MH	المقاومة لـ *M. incognita* على٢٥°م وللسلالات التى تصيب Mi-1	يرتبط بالجين Mi-6
Mi-8	PI 270435-2R2	المقاومة لـ *M. incognita* على ٢٥°م	يرتبط بالجين Mi-2
-	L. chilense	المقاومة لـ *M. javanica*	-
	LA 2884	وغير حساس للحرارة	-

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

يوفر الجين Mi-1 (سابقًا: Mi) مقاومة ضد أنواع نيماتودا تعقد الجذور *M. incognita*، و *M. javanica*، و *M. arenaria*، ولكنه لا يوفر مقاومة ضد *M. hapla* أو *M. enterolobii*.

كما أن الجين Mi-1 يُكسب النباتات مقاومة ضد بعض عزلات من البطاطس والذبابة البيضاء.

وكان هذا الجين قد نُقل إلى الطماطم من *S. peruvianum* بالاستعانة بمزارع الأجنة حوالى عام ١٩٤٠.

يوفر هذا الجين المقاومة بتفاعل فرط الحساسية.

يقع الجين على الكروموسوم ٦، وأمكن التعرف على واسمتين له، هما: Rex-1 (واسمة PCR/CAPS)، و VMi1 (واسمة PCR)، يمكن عن طريقهما تمييز التراكيب الوراثية الخليطة فى الجين بسهولة، إلا إنهما قد يُعطيا نتائج إيجابية زائفة إذا كان مصدر الذراع القصير للكروموسوم ٦ من *S. peruvianum* أو أنواع برية أخرى.

أُدخل هذا الجين فى عديد من أصناف الطماطم التجارية، ويعيبه عدم فاعليته فى حرارة تزيد عن ٣٠°م، وارتباطه ببعض الصفات غير المرغوب فيها، وعدم فاعليته مع بعض السلالات الجديدة التى أمكنها كسر مقاومته.

لقد ظهر عديد من السلالات القادرة على كسر مقاومة الجين Mi-1 فى عديد من المناطق المتباعدة عن بعضها البعض. ظهرت تلك السلالات فى كل من النوعين *M. incognita*، و *M. javanica*. وهى سلالات مختلفة؛ حيث تباينت فى قدرتها على التكاثر على الفلفل.

ويقع الجين السائد Mi-3 على الذراع القصير للكروموسوم ١٢، وهو يوجد فى بعض سلالات *S. corneliomulleri* (سابقًا: *L. peruvianum*).

وأمكن التعرف على واسمات دنا (واسمات PCR تسمى NR14) لهذا الجين. يُوفر الجين Mi-3 مقاومة ضد سلالات النيماتودا التى تكسر مقاومة الجين Mi-1.

يُوفر الجين Mi-3 –كذلك – مقاومة على حرارة تصل إلى ٣٢°م.

يُكسب الجين Mi-3 النباتات مقاومة بفرط الحساسية، ولكن قد تتكون بعض الخلايا العملاقة وقد يحدث بعض التطور للنيماتودا، وتتكون بعض كتل البيض.

وقد جرت محاولات لنقل الجين Mi-3 للطماطم باستخدام السلالة القنطرية MSK93، وهى هجين معقد بين الطماطم والنوع البرى *S. peruvianum*.

لم يمكن – بعد – نقل أى من جينات المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور – عدا Mi-1 – لأصناف الطماطم التجارية (Williamson ١٩٩٨، و ٢٠٠٩).

كذلك 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 وراثيًا بالجين Mi-1.2 كانت مقاومة – كذلك – لمن البطاطس؛ بما يعنى أن الجين الذى كان قد أُعطى 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).

وتحمل السلالة LA2157 من *S. peruvianum* مقاومة ثابتة حراريًّا على ٣٢°م لكل من *M. incognita*، و *M. javanica*، و *M. hapla*، ويتحكم فيها جين واحد سائد يقع على الكروموسوم ٦ قريبًا من واسمة RFLP – هى TG178 — ضمن موقع عنقود جينات للمقاومة resistance gene cluster بالقرب من الجين Mi-1 (Vermis وآخرون ١٩٩٩).

وقد أظهرت السلالتان LA 2157، و LA 2334 من *S. peruvianum* مقاومة لنيماتودا تعقد الجذور *M. javanica* على كل من ٢٥، و٣٢°م؛ بما يعنى أنهما تحملان مقاومة ثابتة فى الحرارة العالية بصورة أصيلة وراثيًّا، فى الوقت الذى انعزلت فيه سلالات أخرى من نفس النوع (LA1626، و LA1708، و LA2185، و LA2326، و LA2328) لصفة المقاومة فى الحرارة العالية؛ أى أنها كانت خليطة وراثيًّا فى صفة المقاومة، بينما كانت سلالات أخرى من نفس النوع (LA392، و LA2163) وعدة سلالات من *S. chilense* أصيلة فى قابليتها للإصابة بالنيماتودا على كل من ٢٥، و ٣٢°م (Veremis & Roberts ٢٠٠٠).

التأثير المتعدد للجين Mi على مقاومة المن والذبابة البيضاء

على خلاف ما كان يُعتقد بأن المقاومة لمنّ البطاطس *M. euphorbiae* يتحكم فيها جين Meu1 شديد الارتباط بالجين Mi، فقد ثبت أن الجين Mi هو — وحده — المسئول عن المقاومة للنيماتودا والمن (Rossi وآخرون ١٩٩٨).

وتأكيدًا لذلك.. أمكن عزل جين أُعطى الرمز Mi-1.2 (وذلك تمييزًا له عن جين آخر فى موضع قريب منه أُعطى الرمز Mi-1.1)، واستُخدم فى التحويل الوراثى لنباتات طماطم قابلة للإصابة بنيماتودا تعقد الجذور؛ فأصبحت مقاومة (الأمر الذى لم يتحقق بالتحويل الوراثى بالجين Mi-1.1)، وكان هذا الجين (Mi-1.2) شبيها بدرجة كبيرة للجين Prf المسئول عن مقاومة الطماطم للبكتيريا *Pseudononas syringae*. وقد أكدت عملية التحويل الوراثى بالجين Mi-1-2 أنه هو نفسه الجين Meu-1 الذى كان يُعرف بمسئوليته عن مقاومة من البطاطس. وكان الواضح من قبل أن الطماطم المقاومة للنيماتودا تُقاوم — كذلك — المن، وأن الجينين شديدا الارتباط، إلاّ أن ظهور المقاومة للمن فى الطماطم التى حُوِّلت وراثيًا بجين المقاومة للنيماتودا Mi-1-2 أوضحت أن الجينين هما — فى الحقيقة — جين واحد (Williamson ١٩٩٨).

وتزداد حالات موت من البطاطس *M. euphorbiae* ٤–٩ مرات وتقل فترة حياة الإناث ثلاث مرات على النباتات التى تحمل الجين Mi-1.2 (الذى يتحدد بالواسمة Mi23)، مقارنة بما يحدث على النباتات التى تحمل الآليل المتنحى للجين، وتبين أن آلية تلك المقاومة هى بالتضادية الحيوية (Godzina وآخرون ٢٠١٠ أ).

وتبين أن نباتات الطماطم التى تحمل الجين Mi-1.2 لمقاومة نيماتودا تعقد الجذور والمن لا تقاوم العنكبوت الأحمر العادى (Godzina وآخرون ٢٠١٠).

ومن المعلوم أن معدل إصابة الطماطم بالطراز Q من الذبابة البيضاء يزيد عن معدل إصابتها بالطراز B. وبمقارنة وضع بيض الطرازين على النباتات التى تحمل جين المقاومة للنيماتودا Mi .. وجد أن إناث الطراز Q تقل جوهريًا فى وضع بيضها عما يحدث مع إناث الطراز B، وذلك مقارنة بما يحدث مع الأصناف التى لا تحمل الجين Mi. ويُستفاد مما تقدم وجود مقاومة تعتمد على عدم التفضيل antixenosis، والتضادية الحيوية antibiosis ضد طراز Q من الذبابة البيضاء فى نباتات أصناف الطماطم التجارية التى تحمل الجين Mi (Mombela وآخرون ٢٠٠١).

وفى دراسة أخرى وجد أن المقاومة للذبابة البيضاء فى النباتات التى تحمل الجين Mi مردها إلى عوامل فى البشرة أو فى خلايا النسيج الوسطى تثبط الحشرة من الوصول إلى نسيج اللحاء، ولكن ما أن يصل قليم الحشرة إلى إحدى أوعية اللحاء فإن سلوكها لا يختلف بعد ذلك فى كل من الأصناف الحاملة للجين Mi وغير الحاملة له؛ ويبدو أن نسغ اللحاء يُعد — فى كل الأصناف — مقبولاً للذبابة البيضاء (Jiang وآخرون ٢٠٠١).

طرق التقييم للمقاومة

تعتمد طرق التقييم الشائعة لمقاومة نيماتودا تعقد الجذور على الفحص المباشر للجذور المصابة فى النباتات الصغيرة النامية فى تربة ملوثة — بشدة — بالنيماتودا. تزرع البذور فى التربة المصابة مباشرة، أو قد تزرع أولاً فى تربة معقمة، ثم تشتل النباتات الصغيرة فى التربة المصابة.

ويلزم — لكى يكون التقييم دقيقًا — أن يتضمن الاختبار أصنافًا معروفة بمقاومتها، وأخرى تعرف بقابليتها للإصابة لمقارنة الأصناف المختبرة بها. ويظهر فى غضون ٣–٨ أسابيع من بدء الاختبار (حسب درجة الحرارة) عدد كبير من العقد على جذور النباتات القابلة للإصابة، بينما تكون جذور النباتات المقاومة خالية من تلك الأعراض. تقلع النباتات حين التأكد من ظهور الإصابة على نباتات المقارنة القابلة للإصابة، وتغسل جذورها، ثم تفحص، وتقسم إلى درجات حسب شدة الإصابة. تكون النباتات الأصيلة فى صفة المقاومة خالية — غالبًا — من أية أعراض، بينما قد تظهر عقد قليلة الحجم والعدد على جذور النباتات الخليطة فى صفة المقاومة. أما النباتات القابلة للإصابة.. فتظهر بجذورها عقد أكثر عددًا وأكبر حجمًا.

وتُحدث العدوى بنيماتودا تعقد الجذور — عادة — إما بخلط تربة الزراعة بكمية من الجذور المصابة بعد تقطيعها إلى أجزاء صغيرة (Abdel-Al & Hassan ١٩٦٥)، وإما بإضافة عدد معلوم من بيض ويرقات النيماتودا لكل إناء (أصيص أو حوض زراعة) من تلك المستخدمة فى الزراعة (Hassan وآخرون ١٩٨٠).