بسلالة الفيرس CMVsatellite RNA بنفس درجة قابلية الطماطم للإصابة . كذلك اكتشفت المقاومة الجزئية لفيرس تبرقش الخيار فى النوع S. lycopersicoides ؛ حيث وجد أنه يصاب بالفيرس دون أن تظهر عليه أية أعراض . وتصاب نباتات هذا النوع – أيضاً – بسلالة الفيرس CMV satellite RNA غير أن الأعراض تظهر متأخرة ، وربما لا تؤدى الإصابة إلى موت النباتات كما هى الحال فى الطماطم (Jacquemond & Laterrot ١٩٨١) . ومن المعروف أن النوع S. lycopersicoides يتهجن بسهولة مع الطماطم ، إلا أن نباتات الجيل الأول تكون عقيمة بدرجة عالية .

التربية لمقاومة الأمراض النيماتودية

التربية لمقاومة نيماتودا تعقد الجذور

أولاً : مصادر المقاومة

اختبر Bailey (١٩٤١) ٩٥ صنفاً تجارياً من الطماطم ، و ٤٢٠ سلالة من أنواع مختلفة من الجنس Lycopersicon ، ووجد أن جميع أصناف الطماطم والسلالات المختبرة من : L. esculentum ، و L. glandulosum ، و L. hirsutum ، و L. pimpinellifolium

كانت قابلة للإصابة ؛ إلا أنه وجدت المقاومة بدرجة عالية فى ١١ سلالة من النوع L. peruvianum من بين ٢٥ سلالة اختبرها الباحث من هذا النوع . كذلك وجد Alexander (١٩٥٩) المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى السلالة P.I.212407 من L. peruvianum .

وفى عام ١٩٤٤ .. قام P.G. Smith فى جامعة كاليفورنيا بإجراء التهجين الصعب :

L. esculentum cv.Michigan State Forcing x L. peruvianum P.I. 128657 ، واستعان ببيئة صناعية لزراعة الأجنة الناتجة من التهجين ، وهى فى مرحلة مبكرة من نموها – لتجنب اندثارها ، وهو الأمر الذى يحدث إذا تركت الأجنة فى النسيج الأمى لثمار الطماطم . وقد حصل V.M. Watts بولاية أركنساه Arkansas على عقل 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 . أرسلت 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 .. أنتج 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 -حاليا - فى عشرات من أصناف الطماطم التجارية ترجع - فى الأصل - إلى سلالة برية واحدة من النوع L. peruvianum هى : P.I.128657 (عن Hawaii Agr. Exp. Sta. ١٩٥٨ ، و Medina Filho & Stevens ١٩٨٠) .

تتوفر المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور - فى الوقت الحاضر - فى عديد من الأصناف التجارية ؛ بعضها صادقة التربية ، وأكثرها من الهجن . وقد أعطى Hadisoeganda & Sasser (١٩٨٢) بياناً بنتائج اختبار ٥٠ صنفاً من تلك المعروفة بمقاومتها لنيماتودا تعقد الجذور . كانت أغلب هذه الأصناف مقاومة لأنواع النيماتودا Meloidogyne incognita ، و M. javanica ، و M. arenaria ؛ إلا أن جميعها كانت قابلة للإصابة بالنوع M. hapla . كما قام Hassan وآخرون (١٩٨٠) ، و Desouki وآخرون (١٩٨٢) باختبار نحو ٤٠ صنفاً وسلالة من الطماطم المعروفة بمقاومتها لنيماتودا تعقد الجذور ، ووجدوا أن جميعها كانت مقاومة - تحت الظروف المصرية - لكل من M. incognita ، و M. javanica .

هذا . وقد تمكن Riggs & Winstead (١٩٥٩ أ) 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 – في غضون ثلاثة أجيال نيماتودية – من الحصول على عشائر جديدة من كل نوع من أنواع النيماتودا الثلاثة ، كانت قادرة على إصابة النباتات الحاملة للجين Mi، في حين أن العشائر الأصلية للنيماتودا لم يكن لديها تلك القدرة . هذا .. إلا أنه يبدو أن سلالات كهذه لاتتكون 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 .

ثانيا : وراثة المقاومة

أجريت عديد من الدراسات على وراثة المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور المتحصل عليها من L. 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 زوج واحد سائد يوجد بالكروموسوم الرابع ، وقد أعطى 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 – أيضاً – للنوع M. javanica ، واستبعدا – كلياً – أن يتحكم فى المقاومة زوجان من الجينات .

ولقد تأكدت نتائج الدراسات السابقة بدراسات أخرى حديثة نسبياً ؛ 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 Kallo & Bhatti (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 L. peruvianum يتحكم فيها جين سائد يقع فى المنطقة 35 cM من الكروموسوم السادس (وليس الرابع كما ذكر سابقاً) ، ويأخذ هذا الجين الرمز Mi ؛ نسبة إلى نوع النيماتودا M. incognita ، الذى استخدم فى الاختبار الأصلى للمقاومة بواسطة Gilbert & McGuire (١٩٥٥) ، 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 Kerr 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 .

وبالرغم من كل ماتقدم بيانه – من دراسات يؤكد بعضها بعضا – بخصوص وراثة المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور فى الطماطم .. فقد توصل آخرون إلى نظام مختلف – كلية – لوراثة المقاومة . ففى عام ١٩٧٣ توصل Sidhu & Webster إلى أن مقاومة نيماتودا تعقد الجذور فى الطماطم يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية السائدة ، وزوج ثالث متنح ، ورمزاً إلى هذه الجينات بالرموز : LMi R_1 ، و LMi R_2 ، و $Lmir_3$. وقد أوضحا أن الجين LMiR1 – الذى يوجد فى الصنف Nematex – يرتبط بشدة بالجين $LMiR_2$ ، الذى يوجد فى الصنف Small Fry 1 ؛ حيث قدرت المسافة بينهما بنحو ٦٥ر٠ وحدة عبور. كما بين الباحثان أن الجين Mi – الذى يوجد فى الصنف Anahu – إما أن يكون هو ذاته الجين $LMiR_1$ ، وإما أن يكون أليلاً له فى نفس الموقع . هذا .. إلا أنهما لم يتوصلا إلى أية علاقة تربط بين الجين $LMir_3$ – الذى يوجد فى الصنف Cold Set 1 – وجينات المقاومة الأخرى ؛ وعللا ذلك باحتمال وجود عوامل ستوبلازمية ، أو بتأثير درجة الحرارة فى فاعلية هذا الجين .

وفى دراسة أخرى .. اكتشف الباحثان أليلاً آخر للجين $LMiR_1$ هو LMi R_{11} ، وذكرا

أنه المسئول عن المقاومة الجزئية للنيماتودا فى الصنف Rutgers ، ولم يستبعدا أن يكون هذا الأليل مماثلاً للأليل الأصلى $LMiR_1$ ، مع اختلاف تأثيره فى الخلفيات الوراثية المختلفة (عن Sidhu & Webster ١٩٨١) . ومن ناحية أخرى لقح Fatunla & Salu (١٩٧٧) الصنف Ife 1 القابل للإصابة مع الصنفين المقاومين Rossol ، و Nematex ، واستدلا من دراستهما على أن المقاومة - فى كل منهما - يتحكم فيها جين واحد . وبتلقيح الصنفين المقاومين معاً .. انعزلت فى الجيل الثانى نباتات قابلة للإصابة بنسبة $\frac{١}{١٦}$ .. ، واستنتجا من ذلك اختلاف الجين المسئول عن المقاومة فى الصنفين .

ثالثاً : 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 أولا فى تربة معقمة ، ثم تشتل النباتات الصغيرة فى التربة المصابة .

ويلزم - لكى يكون التقييم دقيقاً - أن يتضمن الاختبار أصنافاً 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 - غالباً - 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 عددا وأكبر حجما .

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) .

ومن الأهمية بمكان التحكم فى درجة الحرارة التى يجرى عليها الاختبار ؛ لما لذلك من تأثير فى شدة الإصابة . وتتراوح أفضل درجة حرارة لذلك من ٢٢ – ٢٥°م ؛ ففى هذا المجال الحرارى تظهر أعراض الإصابة فى غضون ٤-٦ أسابيع . وتطول المدة عن ذلك بانخفاض درجة الحرارة عن ٢٢°م إلى أن تتوقف الإصابة تماماً فى حرارة ١٠ – ١٢°م ، كما تقصر المدة عن ذلك بارتفاع درجة الحرارة عن ٢٥°م . إلا أن ارتفاعها إلى درجة حرارة ثابتة مقدارها ٣٠°م ، أو أعلى من ذلك يؤدى إلى كسر المقاومة وإصابة النباتات المقاومة والقابلة للإصابة على حد سواء (Holtzman ١٩٦٥) .

وقد حدث تقدم كبير فى طريقة التقييم لنيماتودا تعقد الجذور فى الطماطم بعد أن قام Rick & Fobes عام ١٩٧٤ بدراسة الإنزيمات المتشابة isoenzymes التى توجد فى الطماطم ، وفصلها بطريقة الـ starch gel electrophoresis .

وقد تبين لهما أن صنف الطماطم VFN 8 وخمسة أصناف أخرى مقاومة لنيماتودا تعقد الجذور – تختلف عن بقية الأصناف المختبرة – التى كانت قابلة للإصابة بالنيماتودا – فى الأيزو إنزيمات الخاصة بالـ acid phosphate ؛ فكانت الأصناف القابلة للإصابة تحمل الأليل $Aps\text{-}1^{+}$ ، بينما احتوت الأصناف المقاومة على الأليل $Aps\text{-}1^{1}$. هذا .. مع العلم بأن الأليل الأخير لم يكن معروفاً قبل ذلك إلا فى النوع البرى L. peruvianum . وبتلقيح نبات مقاوم للنيماتودا ذى تركيب وراثى $Aps\text{-}1^{1}$ $Aps\text{-}1^{1}$ مع نبات آخر قابل للإصابة ذى تركيب وراثى $Aps\text{-}1^{+}$ $Aps\text{-}1^{+}$ .. انعزل الجيل الثانى ++ ، و +1 ، و 11 بنسبة ١٦ : ١٩ : ١٠ على التوالى ، وكانت النباتات ذات التركيب الوراثى ++ وحدها هى القابلة للإصابة بالنيماتودا ؛ لذا .. افتُرِضَ وجود علاقة بين الأليل $Aps\text{-}1^{1}$ والمقاومة ؛ مردها إما إلى وجود تأثير متعدد للجين ، وإما لوجود ارتباط وثيق بين هذا الجين و الجين المسئول عن المقاومة . ولكن استبعد الاحتمال الأول (أن يكون الأليل $Aps\text{-}1^{1}$ ذا تأثير متعدد) بعد اكتشاف وجود الأليل $Aps\text{-}1^{+}$ فى بعض النباتات المقاومة ؛ وبذا .. تأكد أن العلاقة ليست سوى ارتباط وثيق بين الجين $Aps\text{-}1^{1}$ ، والجين Mi المسئول عن المقاومة للنيماتودا .

وتدل المشاهدات على أن هذا الارتباط لابد أن يكون وثيقاً ؛ لأن الجينين انتقلا معاً من النوع البرى L. peruvianum إلى الصنف VFN 8 ، ثم إلى الأصناف الأخرى المقاومة

للنيماتودا التى أنتجت بعده ، برغم إجراء عديد من التلقيحات الرجعية . إلا أن الجين $Aps\text{-}1^1$ لا يوجد إلا فى الأصناف التى حصلت على مقاومتها من الصنف VFN 8، بينما يوجد الجين $APS\text{-}1^+$ فى الصنف Anahu وجميع الأصناف التى حصلت على مقاومتها منه ؛ مما يدل على أن العبور حدث فى الأجيال المبكرة أثناء إنتاج الصنف Anahu . وعندما لقح الصنفان المقاومان Short Red Cherry (و تركيبه الوراثى $Aps\text{-}1^1$ $Aps\text{-}1^1$) مع الصنف Nematex (وتركيبه الوراثى $Aps\text{-}1^+$ $Aps\text{-}1^+$) .. كانت جميع نباتات الجيل الثانى مقاومة للنيماتودا ، بينما انعزلت بالنسبة للموقع الجينى Aps-1 الأمر الذى يفيد اشتراكهما فى نفس جين المقاومة .

ولكى يمكن الاستفادة من هذا الارتباط الشديد بين جين المقاومة Mi ، والجين Aps-1 .. فإن النباتات – التى تستخدم كمصدر للمقاومة – يجب أن يكون تركيبها الوراثى $Aps\text{-}1^1$ $Aps\text{-}1^1$. يتوفر هذا التركيب الوراثى فى الصنف VFN 8 ، والأصناف الأخرى التى حصلت على مقاومتها منه . يجرى التقييم بسهولة كبيرة ؛ بالاستعانة بطريقة الفصل الكهربائى electrophoresis التى يمكن بواسطتها تمييز التراكيب الوراثية $Aps\text{-}1^1$ $Aps\text{-}1^1$ ، و $Aps\text{-}1^+$ $Aps\text{-}1^1$ ، و $Aps\text{-}1^+$ $Aps\text{-}1^+$ عن بعضها البعض ، وهى التى تكون – على التوالى – مقاومة أصيلة ، ومقاومة خليطة ، وقابلة للإصابة أصيلة ؛ بسبب الارتباط الشديد بين الجينين Mi ، و $Aps\text{-}1^1$ (شكل ٤–٢) . يستخدم للاختبار أى جزء من أنسجة النباتات المختبرة ، وإن كان التقييم يجرى – عادة – على بادرات عمرها ثلاثة أسابيع . يعمل الفصل الكهربائى على تمييز الأيزو إنزيمات isozymes التى يتحكم فى إنتاجها الأليلان $Aps\text{-}1^1$ ، و $Aps\text{-}1^+$.

تتميز هذه الطريقة – لتقييم نيماتودا تعقد الجذور – بمايلى :

١ – التوفير فى الوقت والجهد .

٢ – لا يلزم إجراء اختبار النسل للتمييز بين النباتات المقاومة الأصيلة والمقاومة الخليطة؛ نظراً لأن الاختبار يميز بينهما مباشرة .

٣ – يمكن انتخاب النباتات المقاومة فى طور البادرة ، ثم شتلها فى الحقل لتقييم الصفات البستانية ، وهو ما يصعب تحقيقه عند التقييم للمقاومة بالطريقة العادية .

٤ – يمكن تقييم النباتات للمقاومة فى أى وقت ، وفى أية مرحلة للنمو من بداية الإنبات

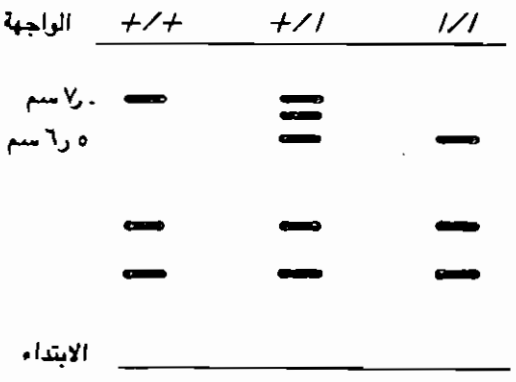
وحتى الحصاد . كما يمكن إجراء التقييم على عينات الأوراق المجمدة ، وعلى المتوك الجافة للنباتات التى تؤخذ منها البذور .

٥ – يمكن إجراء الاختبار بسرعة على نباتات عمرها ثلاثة أسابيع ، مع الحصول على نتائج مؤكدة ، بينما يلزم مرور من ٦ – ١٠ أسابيع ليمكن إجراء الاختبار بالطريقة العادية ، مع احتمال فقد بعض النباتات بسبب الإصابة بالذبول الطرى ، وإفلات البعض الآخر من الإصابة بالنيماتودا .

٦ – يمكن لشخص واحد تقييم نحو ١٤٠ نباتاً يومياً .

٧ – يمكن التعاون بين موقعين بحثيين ؛ بإجراء اختبار المقاومة بهذه الطريقة فى أحدهما، وتقييم النباتات المنتخبة للصفات البستانية فى الموقع الآخر .

التركيب الوراثى للموقع الجينى *Aps - 1*



شكل (٤ – ٢) : طرز الـ banding عند الفصل الكهربائى electrophoresis للتراكيب الوراثية الأصيلة والخليطة فى موقع الـ Aps-1 . الواجهة على مسافة ٨ر٥ سم . مسافة الارتحال مبينة على اليسار . النطاقان (الشريطان) السفليان خاصان بمواقع جينية أخرى (عن Medina Filho & Stevens ١٩٨٠) .

هذا .. ويعطى Medina Filho & Stevens (١٩٨٠) التفاصيل العملية لتقييم مقاومة

النيماتودا بهذه الطريقة ، مع استعمال الـ starch gel electrophoresis .

رابعاً : طبيعة المقاومة

وجد Riggs & Winstead (١٩٥٩) أن يرقات النيماتودا يمكنها اختراق جذور النباتات المقاومة ، إلا أن الخلايا المصابة سريعاً ما تموت لفرط حساسيتها ؛ وبذا .. تجد اليرقة نفسها محاطة بنسيج متحلل ؛ فلا تلبث أن تموت هى الأخرى . ويبدو أن حالة فرط الحساسية – هذه – تنشأ تحت تأثير السموم التى تفرزها النيماتودا (Barham & Win-stead ١٩٥٧) . وتكون النتيجة النهائية لحالة فرط الحساسية عدم قدرة النيماتودا على النشاط والنمو لانحصارها داخل خلايا متحللة (Hung &Rohde ١٩٧٣) .

وبمقارنة الجذور بمقاومة السويقة الجنينية العليا فى الصنف Nematex عند درجة حرارة ٢٨ – ٣٣°م (وهو المدى الذى تفقد فيه النباتات المقاومة مقاومتها وتصاب بالنيماتودا) .. وجد Dropkin (١٩٦٩) أن مقاومة السويقة الجنينية العليا كانت أعلى بكثير من مقاومة الجذور ؛ حيث لم يخترقها سوى ٨ – ١٥٪ من اليرقات ، ولم ينمُ بداخلها سوى عدد قليل منها .

وقد وجدت علاقة مباشرة بين المقاومة للنيماتودا M. incognita ومحتوى جذور النباتات من مركب التوماتين tomatine . وتراوح الحد الأدنى اللازم من التوماتين – لكى يكون النبات مقاوماً – من ٣ر٨ – ٦ر١ مجم / جم وزناً جافاً . وتراوح محتوى جذور الأصناف العالية المقاومة من التوماتين من ٩ر١٠ – ٤ر١٢ مجم / جم وزناً جافاً . كذلك كانت الأصناف العالية المقاومة مرتفعة فى نشاط إنزيمات الكاتاليز Catalase ، و والبيروكسيديز Peroxi-dase ، والبولى فينول أوكسيديز polyphenoloxidase ، وهى الإنزيمات التى يعتقد أن لها دوراً في تمثيل التوماتين (Okopnyi & Sadykin ١٩٧٧) .

وتأكيداً لذلك .. وجد Cantliffe (١٩٨١) تناسباً طردياً بين درجة مقاومة النيماتودا ومحتوى النبات من الفينولات ؛ فكان أعلى مستوى من الفينولات فى صنف من الطماطم وسلالة من L. peruvianum المنيعتين ضد الإصابة بالنيماتودا ، ثم تدرج مستوى الفينولات بالنقصان فى أصناف الطماطم المقاومة ؛ فالأصناف التى تتحمل الإصابة ،

فالأصناف القابلة للإصابة . كما توصل Wehner & Gritton (١٩٨١) إلى أن حامض الكلوروجنيك Chlorogenic acid – الذى يعد من أهم المركبات الفينولية التى توجد طبيعياً فى جذور الطماطم – يتركز فى الإندوبرمز . وقد كان أعلى تركيز له فى الصنف المقاوم نيمارد Nemared ، ثم فى الصنف المتوسط المقاومة Hawaii 7153 ، ثم السلالة القابلة للإصابة B5 .

كذلك وجد Gangully & Dasgupta (١٩٨٠) زيادة فى نشاط إنزيمى الـ peroxidase، و الـ IAA - oxidase عقب العدوى بالنيماتودا ، وكانت الزيادة فى الصنف المقاوم SL20 أكبر مما فى الصنف القابل للإصابة Pusa Ruby .

وقد أجريت – أيضاً – دراسات على علاقة المقاومة للنيماتودا بمنظمات النمو ، فوجد Dropkin وآخرون (١٩٦٩) أن معاملة نباتات الطماطم من الصنف المقاوم Nematex بالكاينتين وبعض السيتوكينينات الأخرى أفقدها المقاومة للنيماتودا M. incognita acrita، وصاحب ذلك فقدها – أيضاً – لخاصية فرط الحساسية المسئولة عن المقاومة .

كما توصل Staden & Dinalla (١٩٧٧) إلى أن الجذور السليمة من نباتات الطماطم القابلة للإصابة تحتوى على كميات من السيتوكينينات الطبيعية أكبر من الجذور السليمة للنباتات المقاومة ، ويزداد محتوى الجذور من السيتوكينينات – فى كلاً الصنفين – عند عدواها بالنيماتودا ، وهو ما يعضد الرأى القائل بأن السيتوكينينات ربما كانت أحد العوامل الهامة التى تتحكم فى تكوين الخلايا العملاقة giant cells ، التى يعد وجودها ضرورياً لتطفل النيماتودا .

خامساً : 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 درجة 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 درجتى ٢٥ ، و ٢٨°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 درجة 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 إنتربرايز 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 اختر اق اليرقات للجذور ، ولا يكون لدرجة الحرارة تأثير فى المقاومة بعد ذلك . يتبين ذلك من نتائج دراسة أجريت على نباتات الصنف المقاوم نيماتكس Nematex ، وهذه النتائج هى :

أ – بتعريض النباتات ليرقات النيماتودا لمدة خمسة أيام فى درجة حرارة ٢٨°م لم يستمر نمو أى من اليرقات التى اخترقت الجذور .

ب – بتعريض النباتات ليرقات النيماتودا المدة يوم واحد فى درجة حرارة ٢٨°م ، ثم لمدة أربعة أيام في حرارة ٣٢°م .. فإن ٣٠٪ من اليرقات التى اخترقت الجذور فى اليوم الأول أمكنها النمو خلال الأيام التالية .

جـ – بتعريض النباتات ليرقات النيماتودا لمدة يوم واحد فى حرارة ٣٢°م ، ثم لمدة أربعة أيام – فى غياب النيماتودا – فى حرارة ٢٨°م .. فإن ٣٣ ٪ من اليرقات التى اخترقت الجذور فى اليوم الأول أمكنها النمو فى الأيام التالية .

د – بتعريض النباتات ليرقات النيماتودا لمدة يومين فى حرارة ٣٢°م ، ثم لمدة ثلاثة أيام – فى غياب النيماتودا – فى حرارة ٢٨°م .. فإن ٥٠ ٪ من اليرقات التى اخترقت الجذور خلال اليومين الأول والثانى أمكنها النمو فى الأيام التالية .

هـ - بتعريض النباتات للنيماتودا لمدة ٢ - ٣ أيام فى حرارة ٣٢°م ، ثم لمدة شهر - فى غياب النيماتودا - فى حرارة ٢٧°م .. تكونت ثآليل كثيرة ، وظهر جيل جديد من بيض النيماتودا .

وقد أوضحت دراسة لاحقة(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 تفقد 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 تأثراً 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 في حرارة ٢٧°م .

ويذكر Ammati وآخرون (١٩٨٥ ، و ١٩٨٦) أن السلالة P.I.128657 من النوع L. peruvianum فى 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 P.I. 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 . كذلك وجد الباحثون أن السلالة رقم P.I.126443 من النوع L. giandulosum ، والسلالة رقم P.I.270435 من النوع L. peruvianum (وكلتاهما

مقاومة لكل من M. hapla ، و M. incognita) ، والسلالتين رقما P.I.129152 ، و LA 2157 من النوع L. peruvianum (وكلتاهما مقاومتان للنيماتودا M. incognita فقط) كانت – جميعها – على درجة عالية من المقاومة للسلالة رقم ١ من M. incognita فى كل من درجتى الحرارة ٢٥ ، و٣٢°م . كذلك وجد الباحثون أن السلالتين الخضريتين 1-MH ، و5-MH المكثرتين من السلالة P.I. 126440 للنوع L. glandulosum – والمقاومتين للنوع M. hapla كانتا متوسطتىْ القابلية للإصابة بالنوع M. javanica فى درجة حرارة ٢٥°م ، وشديدتىْ القابلية للإصابة فى حرارة ٣٢°م . وتدل هذه النتائج على وجود جين أو جينات أخرى غير الجين Mi ، تكسب النباتات مقاومة للنيماتودا في الحرارة العالية .

التربية لمقاومة النيماتودا الكلوية

تتوفر المقاومة للنيماتودا الكلوية Reinform Nematode بدرجة عالية فى السلالة P.I.375937 للنوع L. pimpinellifolium . كما ذكر – فى مصر – أن الصنف VFN 8 على درجة متوسطة من المقاومة (عن Valdez ١٩٧٩) .

التربية لمقاومة النباتات الزهرية المتطفلة

التربية لمقاومة الهالوك

قام Abu Gharbieh وآخرون (١٩٧٨) فى الأردن باختبار ١٠١ صنف وسلالة من الطماطم لمقاومة نوع الهالوك Orobanche ramosa ، ووجدا أنها – جميعاً – كانت غير مقاومة ، ولا تتحمل الإصابة ، إلا أن ثمانية أصناف منها أظهرت قدراً يسيراً من القدرة على تحمل الإصابة . وكان Avdev & Shcherbinin (١٩٧٥) . قد اختبرا أكثر من ١٠٠ صنف وسلالة من الطماطم والأنواع البرية القريبة ، ووجدا درجة عالية من المقاومة لنوع الهالوك O. aegyptiaca فى سلالة الطماطم 43-1 . كما قيم Hassan & Abdel-Ati (١٩٨٦) – فى مصر – ٢٧ صنفاً تجارياً من الطماطم ، و ٢٤ سلالة من خمسة أنواع برية من الجنس Lycopersicon تحت ظروف الإصابة الطبيعية فى حقل موبوء بشدة بالهالوك . وقد أصيبت بشدة – فى هذه الدراسة - جميع الأصناف والسلالات المختبرة ، فيما عدا السلالة LA 716 من L. pennellii (ولكن لا تعد نتائج هذه السلالة مؤكدة ؛ لأنه لم يتبق