

الفصل الخامس

وراثة المقاومة للأمراض

إن نجاح برامج التربية لمقاومة الأمراض يتوقف إلى حد كبير - على إلمام المربي بكل جوانب وراثية صفة المقاومة ، لكي يمكنه توجيه برنامج التربية ، وإجراء اختبارات التقييم بالكيفية التي تسمح بانتخاب النباتات المقاومة - خلال الأجيال المتتالية في برامج التربية بأبسط الطرق . وبتناول في هذا الفصل أهم ما يتعين دراسته في هذا الشأن . أما عن كيفية إجراء التجارب الوراثية لدراسة تلك الأمور فيمكن الرجوع إليها في أحد المراجع المتخصصة في أسس تربية النبات ، مثل حسن (١٩٩١) .

وقد كان R.H.Biffen هو أول من طبق قوانين مندل على وراثية المقاومة للأمراض ، وكان ذلك على مرض الصدأ المخطط في القمح الذي يسببه الفطر *Puccinia glumarum* ، وقد بدأ Biffen دراسته بعد اكتشاف قوانين مندل مباشرة ، ونشرها في عام ١٩٠٥ ، حيث قدم أول دليل علمي على أن المقاومة للأمراض صفة وراثية تتعزل مثلما الصفات النباتية الأخرى ، وكانت المقاومة للمرض - في هذه الدراسة - صفة بسيطة ومتنحية .

الجوانب التي يتعين معرفتها عن وراثية المقاومة

نلقى فيما يلي - نظرة سريعة عن أهم الجوانب التي يتعين دراستها بخصوص وراثية المقاومة للأمراض ، ونؤجل التفاصيل إلى الأجزاء اللاحقة من هذا الفصل . إن أهم هذه الأمور مايلي :

١ - عدد الجينات المتحكمة في المقاومة ، سواء أكانت المقاومة بسيطة ، أم كمية .

- ٢ - التفاعلات الأليلية (أى ما إذا كانت المقاومة سائدة ، أم متنحية) .
- ٣ - التفاعلات غير الألية (التفوق Epistasis).
- ٤ - الوراثة السيتوبلازمية Cytoplasmic Inheritance .
- ٥ - درجة توريث صفة المقاومة Heritability .

قد تكون درجة التوريث على النطاق العريض Broad Sense ، وهى النسبة المئوية للجزء من الاختلافات الكلية الذى يعود لأسباب وراثية ، وقد تكون على النطاق الضيق Narrow Sense وهى الاختلافات الوراثية التى تعود إلى الإضافة - كنسبة مئوية من الاختلافات الكلية . وكلما زادت درجة التوريث - خاصة على النطاق الضيق - كلما كان الانتخاب للصفة أكثر فاعلية . وتنخفض عادة درجة التوريث كلما زاد تأثر الصفة بالعوامل البيئية ، إلا أنه توجد أمثلة عديدة لدرجات التوريث المرتفعة ، مثل المقاومة للذبول الفيوزارى فى البطاطا التى قدرت درجة توريثها - على النطاق الضيق - بنحو ٨٦٪ (Jones ١٩٦٩).

٦- درجة النفاذية Penetrance

هى النسبة المئوية لظهور صفة المقاومة على النباتات التى تحمل جينات المقاومة . وعن الطبيعى أن الانتخاب لصفة المقاومة يكون أسهل وأسرع كلما ازدادت درجة تفرانيتها . ولحسن الحظ فإن المقاومة لمعظم الأمراض ذات نفاذية عالية ، ومثال ذلك المقاومة للذبول الفيوزارى فى الطماطم ، حيث وجد أنه بزيادة تركيز اللقاح Inoculum يمكن إحداث الإصابة فى ٩٦ ٪ من النباتات القابلة للإصابة دون أن تتأثر النباتات المقاومة الأصيلة (Alon وآخرون ١٩٧٨) .

٧ - تأثير الجينات المحورة Modifying Genes :

حيث يمكن لجين ما أن يثبط ، أو يغير ، أو يحفز من تأثير جين آخر ، وتعرف الجينات المؤثرة على فعل جينات أخرى باسم الجينات المحورة .

٨ - العوامل المؤثرة على وراثية صفة المقاومة ، مثل : عمر النبات ، ومختلف العوامل البيئية ، وسلالة المسبب المرضى ، وتركيز اللقاح ... الخ .

٩ - الارتباط بين المقاومة ، والصفات النباتية الأخرى سواء أكانت تلك الصفات مرغوبة

أم غير مرغوبة ، علما بأن الإنتخاب لصفة المقاومة يمكن أن يجرى بكفاءة عالية عند ارتباط المقاومة بصفة مرغوبة وظاهرة ، كما فى حالة ارتباط المقاومة لمرض الاسوداد فى البصل بلون البصلة .

١٠- تأثير جين أوجينات المقاومة لمسبب المرض على مسببات الأمراض الأخرى ، مثل حالة مقاومة البسلة لكل من فيروس موزايك البطيخ رقم ٢ ، وموزايك الفاصوليا العادى التى يتحكم فيها جين واحد متتح (Schroeder & Provvidenti ١٩٧٠).

١١ - تأثير جين أوجينات المقاومة على السلالات المختلفة للمسبب المرضى :

يمكن أن يكسب الجين الواحد النبات الحامل له مقاومة ضد أكثر من سلالة واحدة من سلالات المسبب المرضى . ومن أمثلة ذلك مقاومة صنف القمح Kanred لإحدى عشرة سلالة من الفطر *P. graminis tritici* (وهى مقاومة يتحكم فيها جين جين واحد) ، والصنف Turkey 3055 الحامل للجين T المسئول عن المقاومة لخمس عشرة سلالة من الفطر *T. caries* والصنف Rio الحامل للجين M المسئول عن المقاومة لثمانى سلالات من الفطر *T. foetida* (Allard ١٩٦٠).

وبينما قد يُكسب الجين الواحد النبات مقاومة لأكثر من سلالة من المسبب المرضى ، فإنه لا يشترط تشابه وراثته المقاومة لجميع هذه السلالات ؛ ففي الذرة .. نجد أن الجين Rp3 يكسب النباتات مقاومة سائدة ضد السلالة 901 من الفطر *Puccinia sorghi* المسبب للصدأ ، كما يكسبها أيضا مقاومة متنحية ضد السلالة 903 من نفس الفطر . وقد فشلت محاولات العثور على جين آخر ، فى موقع الجين Rp3 أو قريبا منه (عن Manners ١٩٨٢). كما وجد أن المقاومة للفطر *P. striformis* فى القمح (والتى يتحكم فيها جينان) تكون سائدة ضد بعض سلالات الفطر ، ومتنحية ضد سلالات أخرى منه .

١٢- تأثير الخلفية الوراثية للنبات على وراثته المقاومة :

قد تؤثر الخلفية الوراثية للنبات على وراثته مقاومته للأمراض ؛ ففي القمح .. وجد أن الجين Lt2 المسئول عن المقاومة للفطر *P. recondita tritici* (المسبب لمرض صدأ الأوراق) يكون سائدا وهو فى الخلفية الوراثية للصنف Red Bobs ، بينما يكون متنحيا وهو فى الخلفية الوراثية للصنف Thatcher (عن Van der Plank ١٩٨٤)

عدد الجينات التي تتحكم فى مقاومة الامراض

نوضح - فيما يلى - أمثلة لحالات مختلفة من وراثة المقاومة للأمراض من حيث عدد الجينات التي تتحكم فى المقاومة .

أولاً: حالات مقاومة يتحكم فى وراثتها جين واحد

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

المقاومة	الطفيل	المرض	العائل
سائدة	Pod Mottle Virus	فيريلى	الفاصوليا
سائدة	Bean Mosaic Virus	تبرقش الفاصوليا	الفاصوليا
سائدة	<u>Pytophthora phaseoli</u>	البياض الزغبي	الفاصوليا
سائدة	<u>Erysiphe polygoni</u>	البياض النقيى	الفاصوليا
سائدة	<u>Uromyces phaseoli typica</u>	الصدأ	الفاصوليا
سائدة	<u>Chladosporium cucumerinum</u>	الجرب	الخيار
سائدة	<u>Erysiphe cichoracearum</u>	البياض النقيى	الخص
سائدة	<u>Fusarium oxysporum f . pisi</u>	الذبول الفيوزارى	البسلة
متحية	<u>Erysiphi pisi</u>	البياض النقيى	البسلة
سائدة	Pepper Mosaic Virus	تبرقش الفلفل	الفلفل
سائدة	<u>Peronospora effusa</u>	البياض الزغبي	السيانخ
سائدة	Cucuwber Mosaic Virus	التبرقش	السيانخ
سائدة	<u>Verticillim albo - atrum</u>	ذبول فيرستيليم	الطماطم
سائدة	<u>Fusarium oxysporum f . sp. lycopersici</u>	الذبول الفيوزارى	الطماطم
سائدة	<u>Septoria lycopersici</u>	تبقع الأوراق السبترى	الطماطم
متحية	Tomato Spotted Wilt Virus	الذبول المتبقع	الطماطم
ذات سيادة غير تامة	<u>Alternaria solani</u>	عفن الرقبة	الطماطم
متحية	Yellow Bean Mosaic Virus	تبرقش الفاصوليا الأصفر	الفاصوليا
متحية		البثرات البكتيرية	فول الصويا
طراز A-سائدة	<u>Fusarium oxysporum f . conglutinans</u>	الاصفرار	الكرنب
بسيطة	<u>Albugo candida</u>	الصدأ الأبيض	الفجل
بسيطة	<u>Erwinia tracheiphila</u>	الذبول البكتيرى	الخيار
بسيطة	<u>Pyrenochaeta Terrestris</u>	الجذر الوردى	البسلة
متحية (الجين a)	Common Bean Mosaic Virus	موازيك الفاصوليا العادى	الفاصوليا
سائدة	<u>Xanthomonas campestris pv. campestris</u> (١٩٧٨ Russell)	العفن الأسود	الكرنب

المقاومة	الطفيل	المرض	العائل
سائدة	<u>X. campestris pv. campestris</u> (١٩٨٦ Jamwal & Sharma)	العفن الأسود	القنبيط
سائدة	<u>Meloidogyne spp.</u> (Abobaker وآخرون ١٩٨٤)	نيماتودا تعقد الجذور	البطاطا

ثانيا : حالات مقاومة يتحكم في وراثتها زوجان من الجينات

من أمثلة حالات المقاومة التي يتحكم في وراثتها زوجان من الجينات مايلي :

المقاومة	الطفيل	المرض	العائل
الجينات سائدان	<u>Peronospora destructor</u>	البياض الزغبي	البصل
الجينات سائدان		التبرقش	فاصوليا اللميا
Common Bean Mosaic Vi- a و s rus	الجينات متحيان :	فيريوس موزايك الفاصوليا العادي	الفاصوليا

ثالثا : حالات مقاومة يتحكم في وراثتها ثلاثة أزواج من الجينات

من أمثلة حالات المقاومة التي يتحكم في وراثتها ثلاثة أزواج من الجينات ما يلي :

المقاومة	الطفيل	المرض	العائل
تؤثر فيها السيادة والتفوق	<u>Colletotrichum circinans</u>	الاسوداد	البصل
الجينات سائدة	<u>Ascochyta pisi</u>	لفحة أسكوكيتا	البسلة
الجينات مكملة لبعضها	Cucumber Mosaic Virus	التبرقش - مرحلة الأوراق الفلجية	الخيار
الجينات I و s و a		فيريوس موزايك الفاصوليا العادي	الفاصوليا

رابعا : حالات مقاومة يتحكم في وراثتها أكثر من ثلاثة أزواج من الجينات

من أمثلة حالات المقاومة التي يتحكم في وراثتها أكثر من ثلاثة أزواج من الجينات مايلي:

المقاومة	الطفيل	المرض	العائل
	<i>Plasmodiophora brassicae</i>	تورن الجذور	الصليبيات
الجينات مكاملة لبعضها	<i>Fusarium oxysporum f. solani</i>	عفن الجذر الفيوزاري	الفاصوليا
طراز B	<i>Fusarium oxysporum f. conglutinans</i>	الاصفرار	الكرنب
جينات رئيسية	<i>Fulvia fulva</i>	تلخ الأوراق	الطماطم

خامسا : حالات تتنوع فيها وراثه المقاومة بين مختلف المصادر

تعد المقاومة لفيروس موزايك الفاصوليا العادي Common Bean Mosaic Virus في الفاصوليا من الحالات القليلة التي تختلف فيها وراثه المقاومة ما بين زوج واحد ، وزوجين ، وثلاثة أزواج من الجينات كما يلي :

١ - يتحكم في المقاومة البسيطة جين واحد متتح يأخذ الرمز a .

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

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

وجدير بالذكر أن المقاومة في الحالتين الأولى والثانية تكون متتحية ، بينما تظهر المقاومة في الحالة الثالثة سائدة ، لأن الجين السائد I يظهر تأثيره حتى وإن لم يحمل النبات جينات المقاومة المتتحية s ، و a (عن Walker ١٩٥٩ ، و ١٩٦٦) .

خصائص وراثه المقاومة للأمراض

تتميز وراثه المقاومة لبعض الأمراض بخصائص معينة ، ويفيد الإلمام بها في إجراء برامج التربية للمقاومة على الوجه الاكمل ، ومن تلك الخصائص ما يلي :

ارتباط المقاومة بصفة نباتية ظاهرة

تعتبر المقاومة للفطر *Colletotrichum circinans* المسبب لمرض الاسوداد أو التهبب Smudge في البصل من أبرز الأمثلة على ارتباط المقاومة بصفة مورفولوجية واضحة ، كما تعد مثالا للمقاومة التي يتحكم فيها ثلاثة جينات مستقلة يحدث بينها تفاعلات غير أليلية ، والمقاومة التي ترجع إلى وجود مركبات كيميائية معينة بالنبات قبل حدوث الإصابة ففي هذا المرض .. ترتبط المقاومة للفطر بلون الحراشيف الخارجية للأبصال ، حيث تكون المقاومة عالية في الأبصال الحمراء والصفراء ، ومتوسطة في الأبصال الوردية والكريمة اللون ، بينما تكون الأبصال البيضاء قابلة للإصابة . ويتحكم في وراثته كلا الصفتين ثلاثة أزواج من الجينات كما يلي (عن Walker ١٩٥٧) :

المقاومة	لون الأبصال	التركيب الوراثي
عالية	حمراء	R - C - ii
عالية	صفراء	rr C - ii
متوسطة	وردية	R - C - Ii
متوسطة	كريمة	rr C - Ii
لا توجد	بيضاء	R - C - II
لا توجد	بيضاء	rr C - II
لا توجد	بيضاء	R - cc I-
لا توجد	بيضاء	R - cc ii
لا توجد	بيضاء	rr cc Ii
لا توجد	بيضاء	rr cc ii

وقد أوضح Clarke في عام ١٩٤٤ (عن Jones & Mann ١٩٦٣) ضرورة وجود العامل الوراثي السائد (C) لظهور أى تلوين بالأبصال .. فكل الأبصال ذات التركيب الوراثي CC تكون بيضاء اللون . وتكون الأبصال حمراء اللون عن وجود الجينين R ، و C معا ، و تصبح الأبصال صفراء اللون عندما يوجد الأليل المتنحي r بحالة أصيلة مع الجين السائد C .

كذلك يوجد جين ثالث (I) نو سيادة غير تامة ، ويؤثر على لون الأبصال كما يلي:

١ - تكون الأبيصال بيضاء اللون عند وجوده بحالة سائدة أصيلة ، أيا كانت الجينات الأخرى الموجودة معه .

٢ - عند وجوده بحالة متنحية أصيلة .. يتحدد اللون بالجينين C ، و R كما سبق بيانه .

٣ - أما عند وجوده بحالة خليطة .. فإن اللون يكون وديا في وجود الجين C ، و R بحالة سائدة ، و كرميا عند وجود الجين C بحالة سائدة ، و الجين R بحالة متنحية أصيلة . (II)

وتبين من الدراسات التي أجريت على طبيعة المقاومة للمرض أن الحراشيف الخارجية للبطيخ الملون تحتوى على مادتين فينوليتين قابلتين للذوبان فى الماء هما : الكايتكول Catechol ، و حامض البروتوكايتكوك Protocatechuic Acid ، وهما سامتان للفطر المسبب لمرض الاسوداد . تنوب المادتان فى الماء الأرضى حول البطيخ ، وبذا .. تمنعان الفطر من إصابة الأبيصال .

وقد وجد أن الأوراق المتشحمة الداخلية لا تكون مقاومة للفطر إذا أزييت الحراشيف الخارجية للبطيخ ، ويرجع ذلك - غالبا - إلى أن المواد السامة للفطر لا تنتشر بسهولة فى الأوراق المتشحمة الداخلية كما يحدث فى الحراشيف الميتة الخارجية .

كذلك وجد ارتباط قوى فى الخيار بين الجين Bw المسئول عن مقاومة البكتيريا Erwinia tracheophila المسببة لمرض الذبول البكتيرى ، والجين M الخاص بحالة الجنس المؤنث ، مقابل حالة الأزهار الكاملة . ومن المعروف أن حالة الجنس فى الخيار يتحكم فيها عاملان وراثيان هما :

١ - العامل M المسئول عن إنتاج أزهار مؤنثة وآلية m المسئول عن إنتاج أزهار كاملة.

٢ - العامل F الذى يتحكم فى عدد العقد التى تظهر عليها أزهار منكورة على الساق الرئيسية قبل بدء ظهور الأزهار المؤنثة أو الكاملة .

ونظرا لانعزال العاملين M ، و F مستقلين عن بعضهما البعض ؛ لذا .. تتكون أربعة تراكيب وراثية كما يلى :

الشكل الظاهري	التركيب الوراثي
Monoecious وحيد الجنس وحيد المسكن	M - ff
Gynoecious مؤنث	M - F -
Andromonoecious أزهار مذكرة وأزهار خنثى	mm ff
Hermaphroditic أزهار خنثى فقط	mm F -

وبذا .. فإن النبات المقاوم للبكتيريا يمكن أن يكون مؤنثا ، أو وحيد الجنس وحيد المسكن (عن Iezsoni & Peterson ١٩٨٠) .

التعدد الأليلي لجينات المقاومة

تعتبر المقاومة للفطر *Melampsora lini* المسبب لمرض الصدأ في الكتان مثالا لحالة التعدد الأليلي لجينات المقاومة للأمراض ، فقد وجد Flor أن المقاومة لهذا المرض يتحكم فيها عدة أليلات في خمسة مواقع جينية كم يلي :

عدد الأليلات المقاومة	الموقع
١	K
١٢	L
٦	M
٣	N
٤	P

ومن الطبيعي أن تعدد أليلات المقاومة في نفس الموقع الجيني يُحد من العدد الكلي لعدد جينات المقاومة التي يمكن إدخالها في الصنف الواحد .

كذلك يتحكم في المقاومة للفطر *Puccinia sorghi* المسبب للصدأ العادي في الذرة الجين Rpl الذي يعرف له ١٥ أليلا تميز بأحد الحروف من a إلى n إلى جانب رمز الجين . وباستثناء الأليل المنتحي rpl المسئول عن القابلية للإصابة (عند وجوده بحالة أصيلة) .. فإن جميع الأليلات الأخرى سائدة ومسئولة عن المقاومة للفطر (Day ١٩٧٤) .

اختبار الأليلية Allelism Test

يستفاد من اختبارات الأليلية في تحديد ما إذا كانت المصادر المختلفة لمقاومة مرض ما يتحكم فيها جين واحد أم جينات مختلفة ، وبذا .. يمكن تجنب تكرار جهود التربية إذا ثبت وجود نفس جين - أو جينات - المقاومة للمرض في المصادر المختلفة ، وجميع وتركيز المقاومة إذا ثبت اختلاف الجينات التي تتحكم فيها بين مختلف المصادر .

ومن أمثلة اختبارات الأليلية تلك التي أجريت على الأصناف المقاومة للفطر *Bremia lactucae* المسبب لمرض البياض الزغبي في الخس ، حيث وجد ما يلي (Zink 1973).

١ - تحتوي الأصناف : Red Salad Bowl ، Bourguignonne ، و Salad Trim ، Calicel ، و Calmar ، و E - 4 ، و Valrio ، و Imperial 410 ، و Valtemp ، و Valverde على مقاومة بسيطة وسائدة متحصل عليها من إحدى سلالات *L. serriola* الروسية المنشأ هي P.I.91532 .

٢ - يحتوى الصنف Meikoningen على مقاومة بسيطة وسائدة يتحكم فيها جين آخر غير المتحصل عليه من السلالة P.I.91532 . وأوضحت اختبارات الأليلية أن الجينين يورثان مستقلين عن بعضهما البعض .

٣ - يحتوى كل من الصنفين Proeftuin's Blackpool ، و Ventura على مقاومة يتحكم فيها جينان سائدان متشابهان في كلا الصنفين ، هما - أى الجينان - يختلفان عن الجين المتحصل عليه من السلالة P.I.91532 .

٤ - تحتوي السلالة P.I. 164937 على مقاومة يتحكم فيها جينان سائدان ، يتمثل أحدهما مع الجين المتحصل عليه من السلالة P.I.91532 (جلول ٥ - ١) .

المقاومة الكمية Quantitative Resistance

تكون الانعزالات في حالات المقاومة التي يتحكم فيها عدد كبير من أزواج الجينات المستقلة حسب مفكوك المعادلة ذات الحدين : $(r + s)^n$ ، حيث :

$n =$ عدد الأليلات المنعزلة .

جدول (١-٥) : نتائج اختبارات الأليلية لجينات المقاومة للبياض الزغبى فى الخس .

الاحتمال (p)	قيمة مربع كاي (χ^2)	الإنعزال		التلقيح
		مصاب	مقاوم	
٠.٧٠ - ٠.٩٥	(١ : ٣)	٠.١١١	٤٦	١٤٦ GL118 x Meikoningen
٠.٧٠ - ٠.٩٥	(: ١٥)	٠.٠٠٤	٣٣	٤٨٩ GL118 x Ventura
٠.٥٠ - ٠.٧٠	(١ : ١٥)	٠.٣٣٧	٧٨	١٢٥٢ Calmar x Meikoningen
٠.٥٠ - ٠.٧٠	(١ : ١٥)	٠.٢٥١	٢٥	٣٣٨ GL118 x P.Blackpool
٠.٧٠ - ٠.٩٥	(١ : ٦٢)	٠.٠٢٩	٢٢	١٤٣٨ Calmar x P.Blackpool
٠.٧٠ - ٠.٩٥	(١ : ٦٢)	٠.٠٥٧	١٩	١٢٦٥ Calmar x Ventura

r ، s : أليلات المقاومة ، والقابلية للإصابة على التوالي .

فعندما يتحكم فى الصفة عامل وراثى واحد (زوج من الأليلات) تصبح $n = ٢$ ،
ويصبح مفكوك المعادلة كما يلى :

$$(r + s)^2 = r^2 + 2rs + s^2$$

أى إن الجيل ينعزل بنسبة ١ مقاوم أصيل : ٢ خليط : ١ قابل للإصابة أصيل .

وعندما يتحكم فى الصفة زوجان من الجينات تصبح $n = ٤$ ، ويصبح مفكوك المعادلة كما يلى :

$$(r+s)^4 = r^4 + 4r^3s + 6r^2s^2 + 4rs^3 + s^4$$

أى إن الانعزال فى الجيل الثانى يصبح بنسبة ١ : ٤ : ٦ : ٤ : ١ . وبذا .. فإن مفكوك المعادلة يعطى ههما من النسب الانعزالية كما يلى :

النسبة الانعزالية للفئات المظهرية

عدد العوامل الوراثية

١ : ٢ : ١	١
١ : ٤ : ٦ : ٤ : ١	٢
١ : ٦ : ١٥ : ٢٠ : ١٥ : ٦ : ١	٣
١ : ٨ : ٢٨ : ٥٦ : ٧٠ : ٥٦ : ٢٨ : ٨ : ١	٤

أى إن عدد الفئات المظهرية يكون دائما : $2n + 1$

وعندما تكون n كبيرة بقدر كاف .. فإن عدد الفئات المظهرية المنعزلة يزداد إلى درجة إعطاء توزيع مستمر لشدة الإصابة في الجيل الثانى دون وجود أية فواصل مميزة بين تلك الفئات .

ويجب ملاحظة الافتراضين التاليين بشأن تطبيق المعادلة السابقة :

١ - أن جميع المواقع الجينية متساوية من حيث تأثيرها على صفة المقاومة .

٢ - أن تأثير هذه الجينات إضافى ، وأن كل التباين الوراثى إضافى ، لأن السيادة التامة لهذه الجينات - إن وجدت - تغير الانعزالات من ١ : ٢ : ١ إلى ١ : ٣ : ١ ، ومن ١ : ٤ : ٦ : ٤ : ١ إلى ١ : ١٥ : ١٠ : ٦ : ٤ : ١ ... وهكذا تظهر دائما فئتان مظهرتان فقط ، مما يعنى استمرارية الاختلافات مهما كثرت أعداد الجينات المتحركة فى صفة المقاومة (Van der Plank ١٩٨٢) .

ومن أمثلة المقاومة الكمية : مقاومة النباتات البالغة للصدأ فى القمح وغيره من النجيليات (Walker ١٩٦٦) ، ومقاومة الفاصوليا العادية للفطر *Fusarium solani* f. *phaseoli* المسبب لمرض عفن الجنور الجاف (Hassan وآخرون ١٩٧١) والمقطن *Thielaviopsis basicola* المسبب لمرض عفن الجنور الأسود (Hassan وآخرون ١٩٧١ ب) .

ومن حالات الوراثة الكمية كذلك القدرة على تحمل الإصابة بفيرس تجعد أوراق الطماطم الأصفر فى السلالتين LA121 ، و LA373 من النوع البرى *L. pimpinellifolium* . وقد أوضحت دراسات Hassan وآخرون (١٩٨٤) أن مقاومة هاتين السلالتين كانت متنحية

جزئيا ، وذات نفاذية غير كاملة ، وقدرت درجة توريثها على النطاق الضيق بنحو ٥٢ ر . ، و ٢٧ ر . فى السلالتين على التوالى ، كما قدرت نسبة التباين الإضافى من التباين الوراثى الكلى لصفة القدرة على تحمل الإصابة بنحو ٦١ ٪ ، و ٤٤ ٪ فى السلالتين على التوالى أيضا .

المقاومة البسيطة الكاذبة Pseudomonogenic Resistance

أطلق Van der Plank (١٩٨٤) هذا المصطلح على حالات المقاومة التى تتميز بعدم استمرارية الاختلافات Discontinuous Variations بالرغم من تحكم عدة جينات فى وراثتها ، وهى إحدى خصائص أمراض " الجين للجين " Gene for Gene Diseases التى يُقابل فيها كل جين للمقاومة فى العائل بجين للضراوة فى المسبب المرضى .

يمكن فى أمراض كهذه أن يتحكم زواج واحد من الجينات فى المقاومة أيا كانت أزواج الجينات الأخرى - المسئولة عن المقاومة - التى توجد معه . ففى القمح ... يوجد ٢٥ جينا على الأقل تتحكم فى المقاومة للفطر *P.recondita tritici* المسبب لمرض صدا الأوراق . تأخذ هذه الجينات الرمز الأساسى Lr .

ويمكن لزواج واحد من الجينات (Lr Lr) أن يجعل النبات مقاوما برغم وجود أزواج الجينات المتنحية (lr lr) فى بعض أو كل الـ ٢٤ موقعا جينيا الأخرى . وتحدث هذه الحالة عند وجود أى من هذه الآليات بحالة سائدة ، أى أن جرعة واحدة من المقاومة (Lr) تسود على ٦٩ جرعة من القابلية للإصابة (lr) .

والفرق الأساسى بين حالة المقاومة البسيطة الكاذبة ، وبين وراثة الصفات العادية - فى حالات السيادة التامة - أن نسب التراكيب الوراثية المنعزلة فى الجيل الثانى تكون دائما $3/4$ (حيث (ن) تمثل عدد أزواج العوامل الوراثية المنعزلة) ، بينما يكون عدد الأشكال المظهرية كما يلى :

٢ ن للصفات العادية مع السيادة التامة .

٣ ن للصفات العادية مع غياب السيادة

شكل مظهرى واحد أو شكلان مظهريان على الأكثر فى حالات المقاومة البسيطة الكاذبة

(مع توفر شرط السيادة التامة لجميع الجينات) . يظهر الشكل المظهري الوحيد (يكون خاصا بالقابلية للإصابة) عندما تفقد جميع جينات المقاومة فاعليتها بسبب وجود جينات للضراوة تقابلها فى المسبب المرضى . أما الشكلان المظهريان فيكونان خاصين بالمقاومة والقابلية للإصابة عندما يكون أحد ، أو بعض ، أو كل جينات المقاومة فعالة . وعندما تكون جميع جينات المقاومة محتفظة بفاعليتها ، فإن الانعزالات الوراثية تظهر - فى الجيل الثانى - كما يلى :

الانعزال فى الجيل الثانى

عدد أنواع الجينات	مقاوم	قابل للإصابة
٢	٨	١
٢	٢٦	١
٤	٨٠	١
ن	١ - ٣	١

علما بأن النباتات القابلة للإصابة فى هذا المثال (عندما تحتفظ جميع جينات المقاومة بفاعليتها) تمثل التركيب الوراثى الأصيل المنتقى فى جميع الجينات .

ولقد تم التعرف على نحو ٢٠ - ٤٠ جينا للمقاومة فى حالات أمراض كثيرة كهذه (أمراض الجين للجين) منها : صدأ الساق فى القمح (*P. graminis tritici*) ، وصدأ الأوراق فى القمح (*P. recondita tritici*) وصدأ التاج فى الشوفان (*P. coronata avenae*) ، والبياض الدقيقى فى الشعير (*Erysiph graminis hor-*) وصدأ الكتان (*Melampsora lini*) . وتوجد عديد من الحالات المرضية الأخرى التى يعرف فيها عدد أقل من جينات المقاومة .

وتسمح حالة عدم استمرارية التباين فى الشكل المظهري فى التعرف على جينات المقاومة كل على حدة ، وتأخذ هذه الجينات أرقاما فى سلسلة إلى جانب رمز أساسى لها ، مثل : Sr فى حالة صدأ الساق (Stem Rust) ، و Lr فى حالة صدأ الأوراق (Leaf Rust) و Yr فى حالة الصدأ المخطط أو الأصفر (Yellow Rust) ، و Pm فى حالة البياض

الدقيقى (Powdery Mildew) ، وH₂ فى حالة المقاومة لنبابة هسيان (Hessian fly) ...
وهكذا . ويستخدم الحرف r للإشارة إلى المقاومة (resistance) فى رموز معظم هذه
الجينات ، بل إنه يستخدم كرمز أساسى لجينات المقاومة للنودة المتأخرة فى البطاطس .

وأهم ما يميز هذه المجموعات من جينات المقاومة أنها :

١ - لا تتأثر كثيرا بتركيز اللقاح Inoculum عند إجراء اختبارات المقاومة .

٢ - لا تتأثر كثيرا بالعوامل البيئية باستثناءات قليلة .

ارتباط الجينات المسنولة عن المقاومة بعضها ببعض

من أمثلة الارتباطات المرغوبة بين الجينات حالة المقاومة للفطر *Erysiphe graminis*
المسبب لمرض البياض الدقيقى فى الشعير ، حيث أوضحت الدراسات الوراثية أن المقاومة
يتحكم فيها ١٧ أليلا - على الأقل - توجد فى سبعة مواقع جينية على الأقل ، وأن أحد
عشر أليلا من هذه الأليلات - تحمل فى الموقع MI- a أو بالقرب منه على الكروموسوم
رقم ٥ ، وترتبط معظم هذه الجينات ببعضها ، وتورث كمجموعة واحدة . ويفيد هذا الارتباط
فى إبقاء هذه الجينات معا حتى عندما لا يجرى الانتخاب إلا لبعضها فقط . إلا أن العبور
يمكن أن يفصل بين هذه الجينات عند الرغبة فى ذلك (Russell ١٩٧٨) .

المقاومة السيتوبلازمية Cytoplasmic Resistance

تتحكم فى المقاومة لبعض مسببات الأمراض عوامل سيتوبلازمية ، أى أنها تورث عن
طريق السيتوبلازم ، ومن أمثلة ذلك ما يلى :

١ - الإصابة بفيرس X البطاطس فى الجنس *Capsicum* :

تحدث العدوى بفيرس X البطاطس إصابة جهازية بالتبرقش فى النوع *C. annuum*
بينما تكون الأعراض على صورة بقع موضعية متحللة فى النوع *C. pendulum*
وتكون أعراض الإصابة فى الجيل الأول للهجين بينهما على صورة تبرقش جهازى عند
استخدام *C. annuum* كأم فى التهجين ، بينما تكون على صورة بقع موضعية عند
استخدام *C. pendulum* كأم .

ب - تعتبر الإصابة بالفطر *Cochliobolus heterostrophus* المسبب لمرض لفحة الأوراق الجنوبية في الذرة من أشهر حالات الوراثة السيتوبلازمية . ظهر المرض بصورة وراثية على جميع هجن الذرة التي تحتوي على سيتوبلازم تكساس " أو الـ T cytoplasm خلال عامي ١٩٧٢ ، و١٩٧٣ ، ثم تبين أن هذا السيتوبلازم يحمل صفة القابلية للإصابة بالمرض ، علما بأن جميع هذه الهجن كانت تحتوي على مصدر واحد للسيتوبلازم (T cytoplasm) الذي تتوفر فيه صفة العقم الذكري السيتوبلازمي .

ولا يمكن التعرف على حالات الوراثة السيتوبلازمية إلا بعد إجراء التلقيحات العكسية ودراستها . ونظرا لأن هذه التلقيحات لم تجر في عديد من الدراسات .. فإنه من المعتقد أن تأثير السيتوبلازم على وراثة المقاومة للأمراض لم يأخذ حقه من الدراسة .

تأثير وراثة المقاومة بعوامل أخرى

تتأثر وراثة المقاومة للأمراض بعوامل أخرى بيئية وحيوية ، نذكر منها ما يلي :

١ - سرعة نمو العائل :

أوضحت الدراسات الوراثة أن الجين Yd2 المسئول عن المقاومة لفيروس التقزم الأصفر في الشعير barley yellow dwarf virus يكون سائدا سيادة تامة ، أو متتحيا تماما حسب سرعة نمو نباتات الشعير .

٢ - عمر النبات :

تختلف أحيانا وراثة المقاومة لنفس المرض باختلاف عمر النبات عند إجراء اختبار تقييم المقاومة . فمثلا .. تكون مقاومة الخيار لفطر *Cladosporium cucumerinum* - المسبب لمرض الجرب بسيطة وذات سيادة غير تامة في طور البادرات الصغيرة جدا ، ولكن السيادة تكون تامة في مراحل النمو الأخرى . وبذا .. يمكن في هذه المرحلة المبكرة من النمو تمييز النباتات الأهيلة عن الخليطة في صفة المقاومة . ويتعين عند إجراء اختبار المقاومة لهذا المرض أن تكون درجة الحرارة من ١٧ - ١٨ م ° ، علما بأنه تصعب إصابة النباتات القابلة للإصابة في درجة حرارة ٢٢ م ° أو أعلى من ذلك .

٣- درجة الحرارة السائدة :

تتأثر المقاومة للأمراض كثيرا بدرجة الحرارة ، وهو أمر نتناوله بالتفصيل في موضع آخر من هذا الكتاب . كما قد تؤثر درجة الحرارة السائدة على وراثية المقاومة للعرض ، ومن أمثلة ذلك ما يلي :

أ - يكون الجين Sr6 المسئول عن المقاومة للفطر *P. graminis tritici* في القمح سائدا في درجة حرارة ١٨م° أو أقل ، ولكنه يكون متنحيا في درجة حرارة أعلى من ٢٤م° .

ب - أكسب الجين Tm1 نباتات الطماطم مقاومة سائدة لنحو ٥٢٪ من عزلات فيروس موزايك الدخان على درجة حرارة ١٧م° ، بينما كانت النباتات قابلة للإصابة بجميع عزلات الفيروس على حرارة ٣٠م° . وبالمقارنة .. أكسب الجين Tm2 النباتات مقاومة سائدة ضد ٨٠٪ من سلالات الفيروس عند ١٧م° ، وضد ٢٤٪ فقط منها عند حرارة ٣٠م° أما الجين Tm2^a .. فقد أكسب النباتات مقاومة سائدة ضد ٥٨٪ من عزلات الفيروس عند ١٧م° ، وضد ٧٪ منها فقط عند ٣٠م° (عن Van der Plank ١٩٨٤) .

٤ - تواجد مسببات مرضية أخرى والتفاعل معها :

من أمثلة حالات تأثر المقاومة بالتفاعل بين المسببات المرضية المختلفة التي قد تتواجد معا ما يلي :

أ - مقاومة الذبول الفيوزارى وذبول فيرتيسيليم في الطماطم :

يتحكم في مقاومة كل من الفطرين جين واحد سائد ؛ الجين I في حالة مقاومة الذبول الفيوزارى ، والجين Ve في حالة المقاومة لذبول فيرتيسيليم ، وبينما لا يكسب الجين المسئول عن مقاومة الذبول الفيوزارى نباتات الطماطم مقاومة ضد الفطر المسبب لذبول فرتيسيليم *Verticillium albo-atrum* عند تعريض النباتات لفطر الفيرتيسيليم فقط ، فإنه يكسبها مقاومة ضد هذا الفطر عندما تتعرض النباتات لكلا الفطرين - الفيوزاريم والفيرتيسيليم - ، وبذا .. تبدو النباتات كما لو كانت حاملة لجين المقاومة للفيرتيسيليم 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 الفيوزاريوم فى حالة تعريض النباتات للإصابة بالنيماتودا . ولذا .. فإنه عند وجود المسببين المرضيين معا فى التربة فإن ظهور تأثير الجين I من عدمه يتوقف على وجود أو غياب الجين Mi .

طرز ومستويات المقاومة لمسببات الأمراض

تكثُر المصطلحات المستخدمة فى وصف طرز ومستويات المقاومة للأمراض ، وقد ذكرنا العديد منها ، وسيأتى ذكر المزيد ، ولكننا نلقى الآن بعض الضوء على الطرز التالية من المقاومة : تمهيدا لدراسة المقاومة الرأسية والأفقية فى الفصل التالى .

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 خفريا . وبذا .. تصبح هذه النباتات مصدرا للإصابة لكل من الأصناف الأخرى من المحصول التى تكون أقل تحملا 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 أحيانا لدى إصابتها بفيروس آخر معين . ففى الطماطم مثلا .. لا تحدث الإصابة بأى من فيروسى تبرقش الدخان ، أو إكس البطاطس أعراضا شديدة ، أو نقصا كبيرا فى المحصول ، ولكن تواجد الفيروسين معا يصيب الطماطم بمرض

التخطيط المزدوج double streak ، وهو مرض خطير يقضى على محصول الطماطم .
وتزيد مخاطر هذا المرض عندما تكون أصناف الطماطم المزروعة قادرة على تحمل الإصابة
بفيروس تبرقش النخان .

إن المقاومة والقدرة على تحمل الإصابة خاصيتان مختلفتان تورثان مستقلتين ، وعلى
المرسى أن يستفيد من كليهما إن وجدتا معا 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 .

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

فرط الحساسية Hypersensitivity

تؤدى فرط الحساسية - 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 أحيانا - باسم مناعة
الحقل Field Immunity .

هذا .. إلا أن مدى جنوى 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 مصدرا متجددا للطفيل ، الذى
يؤدى - فى نهاية الأمر - إلى موت النباتات المطعم 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 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 التي تتحكم فيها الجينات السائدة N_B ، و N_C ، و N_X على التوالي ، علمابان فيروس البطاطس X^B هو سلالة من فيروس البطاطس X ، و فيروس البطاطس Y^C هو سلالة قليلة الأهمية من الفيروس الهام PVY . كذلك يشترك الجينات N_X ، و N_B في تحديد حالات فرط الحساسية لفيروس X البطاطس الذي يتوفر منه أربع مجموعات من السلالات تأخذ الأرقام ١ ، و ٢ ، و ٣ ، و ٤ ، فالنباتات التي لا تحمل أيا من الجنيين السائدين تكون قابلة للإصابة بجميع السلالات ، بينما تكون النباتات الحاملة لكلا الجنيين السائدين قابلة للإصابة بمجموعة السلالات رقم ٤ فقط ، وذات حساسية مفرطة لمجموعات السلالات الثلاث الأخرى .. وهكذا كما هو مبين في جدول (٥-٢) (عن Wiersema ١٩٧٢) .

جدول (٥ - ٢) : العلاقة بين جنيات فرط الحساسية ومجموعات سلالات فيروس X البطاطس

(PVX) .

مجموعة السلالات (١)				التركيب	الصف
٤	٣	٢	١	الوراثي	
S	S	S	S	$n_X n_B$	Arran Banner
S	R	S	R	$N_X n_B$	Epicure
S	S	R	R	$n_X N_B$	Arran Victory
S	R	R	R	$N_X N_B$	Ceaigs Defiance

(١) R : مفرط في الحساسية (مناعة حقلية)

S قابل للإصابة .

المقاومة القصوى Extreme Resistance

يستخدم مصطلح المقاومة القصوى (أو المناعة Immunity) - عادة - في وصف

بعض حالات المقاومة للفيروسات ، حيث يكون النبات مقاوما لجميع سلالات الفيروس .. حتى ولو أجريت العدوى بطريقة التطعيم . ويبدو أن المقاومة القصوى هي حالة قصوى لفرط الحساسية .

لا تؤدي العدوى بطريقة التطعيم للنباتات ذات المقاومة القصوى - كما ذكرنا - إلى موت النباتات ، كما يحدث بالنسبة للنباتات ذات الحساسية المفرطة ، ولكن قد تظهر بها - أحيانا بعض النقاط المتحللة ، كما يمكن عزل آثار من الفيروس منها - خاصة من الجنور .

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

ومن أمثلة حالات المقاومة القصوى مقاومة البطاطس لفيروس X البطاطس التي يتحكم فيها جين واحد (X_1) ، ولفيروس Y ، و A البطاطس اللذين يتحكم فيهما جين واحد آخر ؛ حيث نجد في الأجيال الانعزالية أن النباتات ذات المقاومة القصوى لفيروس Y تكون ذات مقاومة قصوى لفيروس A كذلك (عن Wiersema 1972)

المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار Durable Resistance

عرّف Johnson (1982) المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار (المقاومة المتينة durable resistance) بأنها المقاومة التي تستمر فعالة في حماية الصنف الحامل لها من المسبب المرضي أو الآفة مع استمرار زراعة ذلك الصنف في بيئة مناسبة لهذا المسبب المرضي أو تلك الآفة . ولم يحدد Johnson فترة معينة يمكن بعدها اعتبار المقاومة "متينة" ، بل ترك ذلك لكل حالة مرضية على حدة .

وجدير بالذكر أن المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار ليست مرادفا للمقاومة الأفقية ، وهي قد تكون بسيطة ، أو يتحكم فيها عدد قليل ، أو كبير من الجينات .

ومن أمثلة المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار Durable Resistance ما يلي :

١ - مقاومة بعض أصناف الكرنب لمرض الاصفرار (الذبول الفيوزارى) الذى يسببه الفطر Fusarium oxysporum f. sp. conglutinans ، وهى مقاومة رأسية أدخلت فى الزراعة فى بداية هذا القرن .

٢ - المقاومة الجزئية لعدد من أصناف الشعير لمرض الصدأ البنى ، الذى يسببه الفطر Puccinia hordei ، وهى مقاومة كمية اعتمد فيها إنتاج الأصناف الجديدة على 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 الفيروسات مثل جينات N_x ، و N_a التى تكسب النباتات مقاومة لفيروسى PVX ، و PVA على التوالى ، علما بأن بعض الأصناف التى تحمل هذين الجينين تزرع منذ أكثر من مائة عام 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 الجنور ، 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 ملو 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 التناكل .

- ١٠ - مقاومة الخيار للفطر *Cercospora melonis* المسبب لمرض تبقع الأوراق السرکسبورى : 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 موزيك الخيار التى يتحكم فيها ثلاثة جينات .
- ١٤ - مقاومة الخس لفيرس موزيك الخس ، وهى مقاومة بسيطة .
- ١٥ - مقاومة البسلة للفطر *Fusarium oxysporium* f. *pisii* ، ويتحكم فيها جين واحد .
- ١٦ - مقاومة السبانخ للفطر *Peronospora spinaciae* المسبب لمرض البياض الزغبى، ويتحكم فيها زوجان من الجينات ، وفيرس موزيك الخيار ، وهى صفة بسيطة (عن Dixon ١٩٨١) .
- ١٧ - المقاومة التى يؤمنها الجين Tm - 2² ضد فيرس موزيك النخان فى الطماطم .
- ١٨ - حالات المقاومة الأنقية ضد النوة المتأخرة فى البطاطس (Johnson ١٩٨٣) .
- ١٩ - مقاومة الطماطم للفطر *E. 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 محدودا .
- وبالمقارنة مع حالات المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار نجد - كما قدر Bor-laug - أن متوسط عمر زراعة الصنف الجديد المقاوم لصدأ الساق فى القمح ٤ سنوات

في المكسيك ، وه سنوات في كولومبيا ، ويرجع السبب في قصر تلك الفترة إلى وجود عوامل المسبب طول العام في تلك المناطق الاستوائية ، مما يسمع باستمرار تكاثر السلالات الجديدة العالية الضراوة عليها (Briggs & Knowles ١٩٦٧) .

ولزيد من التفاصيل عن المقاومة ذات القدرة العالية على الاستمرار .. يراجع Lamerti وأخرون (١٩٨٣) .

مقارنة بين المقاومة البسيطة والكمية

يلخص جدول (٥ - ٣) أوجه الاختلاف بين كل من المقاومة البسيطة والكمية وتعد هذه المقارنة مدخلا للفصل التالي عن المقاومتين الرأسية والأفقية .

وجه المقارنة	المقاومة البسيطة	المقاومة الكمية
المظهر العام	تكون واضحة تماما - تظهر في أي مرحلة من الثمر ، أو على النباتات البالغة فقط .	لا تكون تامة الواضح - تظهر عادة في طور البادرة ولكنها تزيد مع تقدم النبات نحو النضج
طبيعة المقارنة	ترجع إلى مناعة النبات ، أو فرط حماسيته للطفيل	ترجع إلى نقص معدلات ودرجة الإصابة ، وتقدم المرض ، وتكاثر المسبب المرضي
الكفاءة	عالية الكفاءة ضد سلالات معينة من المسبب المرضي	تختلف ، ولكنها تكون ضد جميع سلالات المسبب المرضي.
الوراثة	يتحكم فيها جين واحد ذو تأثير رئيسي .	يتحكم فيها عدة جينات ذات تأثيرات صغيرة ، ولكنها متجمعة.
الثبات	مرضه اللقد الفجائي بالسلالات الجديدة من المسبب المرضي .	لا تتأثر بالتغيرات في جينات الضراوة التي يحملها المسبب المرضي.
الأسماء الأخرى التي تعرف بها	الرأسية Vertical	الأفقية Horizontal
	التخصصية السلالة Race - specific	غير المتخصصة السلالة Race - non - specific
	البادرة Seedling	النبات الناضج Mature Plant
	المفرقة Differential	النبات البالغ Adult Plant
	البسيطة Monogenic	العتل Field
		المتجانسة Uniform