الفصل السابع

السلالات الفسيولوجية لمسببات الأمراض

كان Eriksson – عام ١٨٩٤ – هو أول من أوضح أن الأنواع الفطرية تحتوى على سلالات تختلف فى تطفلها ، أى فى قدرتها على إحداث المرض ؛ فقد وجد أن فطر الصدأ الأسود Puccinia graminis المعزول من نباتات القمح المصابة لم يمكنه إصابة الشوفان ، والشيلم ، وبعض النجيليات الأخرى . وتبين أن العزلات التى أخذت من مدى من العوائل كانت قادرة على إصابة عوائل معينة دون غيرها . وقد حدى ذلك بـ Eriksson إلى تقسيم النوع P. graminis إلى عدة تحت أنواع Subspecies .

وقد تبين بعد ذلك أن أنواع وتحت أنواع الفطريات تختلف فى قدرتها على إصابة أصناف وسلالات العائل الواحد . وكان Barrus عام ١٩١١ هو أول من أوضح ذلك بتمييزه لسلالتين (ألفا ، وبيتا) من الفطر Colletotrichum lindemuthianum (المسبب لمرض الأنثراكنوز) اختلفتا فى قدرتيهما على إصابة أصناف الفاصوليا . كما تبين – فيما بعد كذلك بواسطة Stakman وغيره وجود عدد كبير من السلالات الفسيولوجية ضمن كل من تحت أنواع P. graminis التى حددها Eriksson .

وتعرف السلالات الفسيولوجية Physiological Races بأنها مجاميع من الفطريات أو البكتيريا تنتمى إلى نفس النوع ، وتتشابه مورفولوجيا وفسيولوجيا ، ولكنها تتميز بتباين قدراتها على إحداث الإصابة فى أصناف النوع النباتى (العائل) الواحد (عن Dixon ١٩٨٤) .

إن طفرات المسببات المرضية التى تكون قادرة على إصابة الأصناف الحاملة لجينات معينة من جينات المقاومة الرأسية تتولد وتتواجد - بصورة طبيعية - على جميع النباتات سواء أكانت حاملة لتلك الجينات ، أم غير حاملة لها ، ولكنها تظل مختفية إن كان تواجدها فى حقول غير مقاومة لها ، وتظهر - ويمكن ملاحظتها - إن وجدت هذه الطفرات أو نسلها على صنف مقاوم لها . ولذا .. فإن معدل العثور على طفرات كهذه فى الطبيعة يكون منخفضاً بالنسبة لمعدل ظهورها تحت ظروف المختبر .

ومن وجهة نظر الطفيل .. فإن الطفرات الطبيعية التى تؤدى إلى زيادة الضراوة تعنى فاقدا له ؛ لأن ظهورها على الأصناف غير القابلة للإصابة يعنى ضعفاً فى قدرتها على البقاء على تلك الأصناف .

وعموما .. فإن جينات المقاومة الرأسية التى تكون السلالات القادرة على التغلب عليها متواجدة من قبل إدخال هذه الجينات فى أصناف تجارية فى جينات ضعيفة ، ومن أمثلتها الجينات :R4 ، و R_5 ، وR_{11} ، (Van der Plank ١٩٨٢) .

نشأة السلالات الفسيولوجية

تحتوى السلالات الفسيولوجية الجديدة على جينات جديدة للضراوة تكون قادرة على كسر جينات المقاومة التى تتوفر فى الأصناف التجارية المزروعة . إلا أن أية سلالة جديدة قد تكون - فى واقع الأمر - خليطا من عديد من التباينات الوراثية للمسبب المرضى ؛ فيما يتعلق بالصفات المورفولوجية ، والفسيولوجية ، وربما كذلك فى صفات الضراوة الخاصة بعوائل أخرى تحتوى على جينات أخرى للمقاومة .. إلا أنها تشترك جميعاً فى جين الضراوة المسئول عن كسر مقاومة جين المقاومة فى العائل . ونتناول - فيما يلى - كيفية نشأة السلالات الفسيولوجية فى مختلف المسببات المرضية .

أولاً : الفطريات

تنشأ السلالات الفسيولوجية الجديدة من الفطريات بالوسائل التالية :

١ - الطفرات الجسمية

تعد الطفرات الجسمية Somatic Mutations أكثر الطرق التى تظهر بها السلالات الفسيولوجية الجديدة فى الفطريات ، ذلك لأن احتمال حدوث طفرة فى الجين المسئول عن الضراوة هو احتمال كبير – مهما انخفضت نسبة حدوثه – بالقياس بالأعداد الفلكية لخلايا الفطر – التى يمكن أن تحدث فيها الطفرة – فى أية منطقة جغرافية . وتتوقف قدرة أى طفرة من هذا القبيل – على البقاء – على مدى تأثير هذه الطفرة على العمليات الأيضية الطبيعية للفطر ، وعلى قدرة السلالة الحاملة لها على منافسة السلالات الأخرى ؛ الأمر الذى يتوقف على مدى التوافق – أو عدم التوافق – بين كل منها والأصناف المنتشرة فى الزراعة. وجدير بالذكر أن طفرات الضراوة تتراكم واحدة تلو الأخرى فى نفس العزلة الفطرية ، مما يؤدى إلى ظهور سلالات معقدة Complex Races .

تختلف نسبة حدوث الطفرات باختلاف الفطريات وباختلاف الجينات نفسها (كما فى النباتات الراقية) . كما تختلف الطفرات فى أشكالها المورفولوجية ، وفى نموها ، وضراوتها ، وشدة إحداثها للإصابة aggressiveness . وقد تمكن Flor من إنتاج طفرات من الفطر Melampsora lini المسبب لمرض صدأ الكتان بتعريض جراثيم الفطر اليوريدية لأشعة X ، أو للأشعة فوق البنفسجية .

وإذا حدثت الطفرة فى طور ثنائى التضاعف (٢ ن) ، أو ثنائى النواة dicaryotic (ن + ن) فإنها لا تظهر إلا إذا كانت سائدة . ولذا .. تبقى طفرات الزيادة فى الضراوة مستترة ؛ لأن معظمها متنح إلا فى الحالات التالية :

أ – عندما تحدث نفس الطفرة فى النواة الأخرى بالـ dicaryon ، وذلك احتمال ضئيل للغاية .

ب – بعد مرور الفطر خلال مراحل التكاثر الجنسى واتحاد نواتين بهما نفس العامل المتنحى معاً .

جـ – عندما تجتمع نواتان بهما نفس الطفرة فى dicaryon جديد .

وفيما يتعلق بأعداد الطفرات التى يمكن ظهورها فى أى حقل .. فهى كثيرة للغاية ، ويتضح ذلك من المثالين التاليين :

أ – الفطر Erysiphe graminis hordei المسبب لمرض البياض الدقيقى فى الشعير :

يُقدّر عدد البقع المرضية بنحو $^{9}10$ بقعة / هكتار ، تنتج كل منها $^{4}10$ جرثومة كونيدية يومياً . فإذا كانت المساحة المزروعة بالشعير (فى الولايات المتحدة فى عام ١٩٧٥) ٣.٥ × $^{6}10$ هكتاراً ، وكان معدل حدوث الطفرات $^{-7}10$ .. فإن ذلك يعنى أن الفطر ينتج ٣.٥ × $^{12}10$ طفرة يومياً فى الولايات المتحدة ، و ٣.٥ × $^{5}10$ طفرة مزدوجة .

ب – الفطر Puccinia recondita فى القمح :

إذا كانت ١ ٪ من المساحة الورقية للقمح مغطاة ببثرات يوريدية ناضجة تنتج كل منها ٣٠٠ جرثومة من كل ملليمتر مربع يوميا .. فإن عدد الجراثيم اليوريدية التى تنتج يوميا بكل هكتار يصبح $^{11}10$ جرثومة . فإذا كان معدل حدوث الطفرات لموقع جينى معين هو واحد فى المليون .. فإن ذلك يعنى ظهور ١٠٠ ألف طفرة يومياً فى كل هكتار من القمح (عن Van der Plank ١٩٨٢) .

٢ – التكاثر الجنسى والانعزالات الوراثية

لا يعد التكاثر الجنسى ضروريا فى الفطريات لكى تظهر سلالات فسيولوجية جديدة ، ولكنه يعمل – فى حالة وجوده – على ظهور انعزالات جديدة للجينات عند الانقسام الاختزالى من خلال التوزيع الاعتباطى للكروموسومات ، والعبور الكروموسومى . ومع أن ذلك لا يؤدى إلى ظهور جينات جديدة للضراوة ، إلا أنه يسمح بتكوين طرز جديدة من المسبب المرضى تحتوى على توافيق جديدة من جينات الضراوة ، والجينات التى تجعلها أكثر قدرة على البقاء .

٣ – حالة تعدد الأنوية المختلفة وراثياً

يوجد بكل فطر من ١ – ٣ حالات لأعداد الهيئات الكروموسومية ، حسب نوع الفطر ، وهذه الحالات هى :

أ – الحالة الأحادية Haploid (ن) :

توجد الحالة الأحادية للكروموسومات فى خلايا عديد من الفطريات ، وفى أنواع كثيرة

من الجراثيم ، مثل الجراثيم الكونيدية .

ب – الحالة الثنائية Diploid (٢ ن) :

توجد الحالة الثنائية بعد تزاوج نواتين أحاديتين . ويطلق على اتحاد خليتين جنسيتين – تحتوى كل منهما على نواة واحدة أو أكثر – اسم Plasmogamy ، كما يطلق على عملية اتحاد النوايا اسم Caryogamy . ويتطلب الرجوع إلى الحالة الأحادية عملية الانقسام الاختزالى .

جـ – حالة تعدد الأنوية Karyotic (ن + ن) :

يطلق على الحالة التى توجد فيها نواتان أحاديتان غير مندمجتين فى نفس الخلية اسم dikaryotic ، لأن الكروموسومات توجد فى صورة (ن + ن) . ولو وجد أليل سائد فى إحدى النواتين ، ونظيره المتنحى فى النواة الأخرى فإن الأليل السائد هو الذى يظهر تأثيره.

وتقضى الفطريات المتطفلة معظم دورة حياتها بين الطور الأحادى (ن) ، والطور الـ dicaryotic (ن + ن) ، مع فترة قصيرة بينهما فى الطور الثنائى (٢ ن) .

وعندما تتحد الخلايا الأحادية لتكوين الـ dikaryon فإن الميسيليوم الجديد إما أن يطلق عليه اسم homothallic إذا كانت الخليتان من نفس الميسيليوم ، وإما أن يسمى heterothallic إذا كانت الخليتان من ميسيليومات مختلفة ذات أنواع تناسلية مختلفة . وكان Blakeslee – فى عام ١٩٠٤ – هو أول من اكتشف ظاهرة الـ heterothallism .

يطلق على الخلية التى تحتوى على نواتين أو أكثر مختلفة وراثياً اسم Heterokaryon، ولهذه الظاهرة دور كبير فى ظهور السلالات الجديدة من فطريات الأصداء والتفحمات .

٤ – الانعزالات الجسمية للجينات

تتكون أنوية ثنائية (٢ ن) أحيانا فى الخلايا الفطرية المتعددة الأنوية المختلفة وراثياً heterokaryons باندماج نواتين معاً . ويتبع ذلك – أحياناً – حدوث انعزالات فى هذه الأنوية عند انقسامها ميتوزيا ، نتيجة لما يعرف باسم العبور

الميتوزى Mitotic Crossing Over ، الذى يتبعه الرجوع إلى الحالة الأحادية . وتظهر هذه الانعزالات الجديدة عندما تتكون الجراثيم الكونيدية – وهى غير جنسية – من واحدة من الخلايا المختلفة وراثياً . وقد أطلق Pontecorvo على هذه الظاهرة اسم الدورة خارج الجسمية Parasexual Cycle ، أو Parasexuality .

٥ – التغيرات الوراثية غير النووية

يوجد عديد من الأمثلة على الوراثة السيتوبلازمية لصفات هامة فى الفطريات ، مثل معدل النمو والضراوة . فمثلا .. تعود ضراوة الفطر P.graminis f. sp. avenae المسبب لمرض صدأ الساق فى الشوفان إلى الجين E الذى يورث سيتوبلازميا ، كذلك ترجع ضراوة إحدى سلالات الفطر P. graminis f. sp. tritici على صنف القمح Marquis إلى عامل سيتوبلازمى لا ينتقل إلا عن طريق هيفات الفطر التى تحتوى على السيتوبلازم (عن Dixon ١٩٧٨ ، Manners ١٩٨٢) .

ثانياً: البكتيريا

تعتبر الطفرات أهم مصدر للاختلافات الوراثية فى البكتيريا ، بما فى ذلك ظهور السلالات الفسيولوجية الجديدة الأكثر ضراوة . ونظرا لأن الخلايا البكتيرية أحادية ، لذا .. فإن الطفرات المتكونة تظهر فى الحال . كما تظهر التباينات الجديدة أيضا عن طريق الانعزالات الوراثية التى تحدث بعد اندماج Conjugation خليتين بكتيريتين مختلفتين وراثيا وانتقال المحتوى الكروموسومى – أو جزء منه – من إحدى الخليتين إلى الخلية الأخرى . كذلك تستطيع البكتيريا إنتاج تراكيب وراثية جديدة من خلال ظاهرتى الـ transformation ، والـ transduction ، والتى تتطلب وجود فيروسات بكتيرية bacteriophage لحدوثها .

ثالثاً: الفيروسات

تعد الطفرات الوسيلة الوحيدة التى تظهر بها التباينات الوراثية الجديدة فى الفيروسات. وبالنظر إلى أن الفيروسات توجد بأعداد فلكية فى النباتات ، لذا .. فإنه يتوقع ظهور أعداد كبيرة من الطفرات فى النبات الواحد ، مهما كانت معدلات ظهور الطفرات منخفضة .

وتتعرض الفيروسات النباتية لنقص ، أو لزيادة فى ضراوتها عندما يحقن بها عائل معين لعدة مرات متتالية ؛ لأن العائل يحفز استمرار تكاثر سلالة معينة دون غيرها ، ومن أمثلة ذلك ما يلى :

١ – انخفاض ضراوة فيرس تجعد قمة البنجر بعد مروره عدة مرات فى Chenopodium murale .

٢ – زيادة ضراوة فيرس إكس البطاطس PVX بعد مروره عدة مرات فى شجرة الطماطم Cyphomandra betacea .

وفى حالات كهذه .. تكون السلالات المختلفة فى شدة ضراوتها متواجدة معاً منذ البداية، ولكن العائل يشجع على تكاثر إحداها على حساب الأخريات (عن Smith ١٩٧٧) .

نظم ترقيم أو ترميز السلالات الفسيولوجية

تتباين الطرق المتبعة لإعطاء الرموز ، أو الأرقام لتمييز السلالات الفسيولوجية عن بعضها البعض كما يلى :

١ – تأخذ سلالات فطريات الذبول الفيوزارى أرقاماً متتابعة .. فمثلاً تعرف السلالات : ١ ، ٢ ، ٣ من الفطر Fusarium oxysporum f.sp. lycopersici ، وتعرف ١٢ سلالة – تأخذ الأرقام من ١ إلى ١٢ – من الفطر F. oxysporum f.sp. pisi .

٢ – يرمز لسلالات الفطر Phytopthora infestans المسبب لمرض الندوة المتأخرة فى البطاطس بأرقام مركبة مثل :1 ، و 1,2 ، و 1,2,3 ، و 1,2,3,4 ... الخ .

٣ – يرمز لسلالات الفطر Colletotrichum Lindemuthianum المسبب لمرض الأنثراكنوز فى الفاصوليا بالحروف اليونانية ألفا α ، وبيتا β ، وجاما γ إلى تو τ .

٤ – تأخذ سلالات الفطر Uromyces phaseoli فى الفاصوليا رموزاً يتكون كل منها من أحرف وأرقام .

٥ – كانت أول محاولة للابتعاد عن هذه الطرق فى إعطاء الرموز للسلالات الفسيولوجية

استخدام ما يعرف باسم النظام الثنائى Binary System فى الفطر Plasmodiophora brassicae المسبب لمرض تدرن الجذور فى الصليبيات ، والذى يعرف منه أكثر من ٣٠ سلالة .

ويفيد هذا النظام – بصفة خاصة – فى توضيح العلاقة بين العوائل المقاومة والسلالات الفسيولوجية القادرة على إصابتها ، وفيه يأخذ كل عائل مفرق differential host رقما هو (٢ ن) ، أما السلالة فتعطى رقماً هو مجموع أرقام العوائل التى تصيبها . فمثلا إذا كانت السلالة قادرة على إصابة العوائل المفرقة $٢^{٢}$ ، $٢^{٤}$ .. فإنها تعطى الرقم $٢^{٢} + ٢^{٤} =$ ٤ + ١٦ = ٢٠ . ونظراً لأن أى أس للرقم ٢ هو رقم أكبر من مجموع كل الأسس السابقة لنفس الرقم ، لذا .. فإن رقم السلالة يبين بجلاء العوائل التى تصيبها . ويمكن الرجوع إلى تفاصيل هذا النظام فى Dixon (١٩٨١) .

نظرية الجين للجين Gene for Gene Theory

تنص هذه النظرية على أن كل جين – فى العائل – يتحكم فى استجابته للمسبب المرضى ، يقابله جين آخر – فى المسبب المرضى – يتحكم فى قدرته على إصابة العائل . ولا يمكن التعرف على أى جين فى العائل ، أو فى المسبب المرضى إلا فى وجود الجين المناظر له .

ويعد Flor هو مؤسس هذه النظرية التى توصل إليها فى عام ١٩٤٢ من دراساته على المقاومة للفطر Melampsora lini المسبب لصدأ الكتان (Flor ١٩٧١) ، ونأخذ – كمثال لشرح النظرية – دراساته على وراثة المقاومة لسلالتى الفطر رقمى ٢٢ ، و٢٤ فى صنفى الكتان Ottawa ، و Bombay ، وضراوة هاتين السلالتين على نفس الصنفين عند تهجين السلالتين معاً (جدولا ٧–١ ، و ٧–٢) . توضح النتائج بجلاء أن جينين سائدين يتحكمان فى المقاومة فى العائل ، وأن جينين متنحيين يتحكمان فى الضراوة فى المسبب المرضى كمايلى :

جدول (٧-١) : وراثة المقاومة للسلالتين ٢٢ ، و ٢٤ من الفطر Melampsora lini فى صنفين من الكتان .

سلالة الفطر	صنف الكتان		الجيل الأول للصنفين	الجيل الثانى للصنفين		
	Ottawa (LLnn)	Bombay (llNN)	(LlNn)	(L-N-)	(L-nn)	(llN-)	(llnn)
٢٢ (vLvl VNVN)	يصاب	مقاوم	مقاوم	مقاوم	يصاب	مقاوم	يصاب
٢٤ (VLVL vNvN)	مقاوم	يصاب	مقاوم	مقاوم	مقاوم	يصاب	يصاب
نسب الانعزالات المشاهدة فى الجيل الثانى				١١٠	٣٢	٤٥	٩
نسب الانعزالات المتوقعة فى الجيل الثانى (٩ : ٣ : ٣ : ١)				١٠٩	٣٦	٣٦	١٢

جدول (٧-٢) : وراثة ضراوة سلالتى الفطر Melampsora lini رقما ٢٢ ، ٢٤ على صنفين من الكتان (عن Manners ١٩٨٢) .

صنف الكتان	سلالة الفطر		الجيل الأول للسلالتين	الجيل الثانى للسلالتين			
	٢٢ (vLvLVNVN)	٢٤ (VLVLvNvN)	(VLvLVNvN)	(VL-VN-)	(vLvLVN-)	(VL-vNvN)	(vLvlvNvN)
Ottawa (LLnn)	يصاب	مقاوم	مقاوم	مقاوم	يصاب	مقاوم	يصاب
Bombay (llNN)	مقاوم	يصاب	مقاوم	مقاوم	مقاوم	يصاب	يصاب
نسب الانعزالات المشاهدة فى الجيل الثانى				٧٨	٢٧	٢٣	٥
نسب الانعزالات المتوقعة فى الجيل الثانى (٩ : ٣ : ٣ : ١)				٧٥	٢٥	٢٥	٨

يلاحظ فى جدولى (٧-١) ، (٧-٢) أن L ، و N يمثلان أليلى المقاومة السائدين فى العائل ، بينما يمثل l ، و n الأليلين المتنحيين للقابلية للإصابة ، كما يمثل vL ، و vN الأليلين المتنحيين للضراوة Virulence فى الفطر، بينما يمثل VL، و VN الأليلين المتنحيين

الخاصين بعدم القدرة على إحداث الإصابة Avirulence فى الفطر .

ففى الصنف Ottawa يوجد الجين L الذى يكسب الصنف مقاومة ضد سلالة الفطر رقم ٢٤ ، إلا أن هذا الجين ليس فعالاً ضد سلالة الفطر رقم ٢٢ . أما الصنف Bombay فإنه يحمل الجين الذى يكسبه مقاومة ضد سلالة الفطر رقم ٢٢ ، ولكنه ليس فعالاً ضد سلالة الفطر رقم ٢٤ .

ومن جانب الفطر .. فإن السلالة رقم ٢٢ تحمل الجين vL الذى يكسبها القدرة على إصابة الصنف Ottawa ، بينما تحمل السلالة رقم ٢٤ الجين vN الذى يكسبها القدرة على إصابة الصنف Bombay . وفى كل حالة كانت نسبة الانعزالات فى الجيل الثانى قريبة مما هو متوقع على أساس انعزال زوجين من الجينات المستقلة ، مما يدل على أن L ، و N كانا مستقلين فى العائل ، و VL ، و VN كانا مستقلين فى الفطر . وجدير بالذكر أن نسبة الانعزالات فى الجيل الثانى لتلقيح سلالتى الفطر (جدول ٧ – ٢) كانت مماثلة لمايحدث فى الكائنات الثنائية التضاعف ؛ لأن كل مزرعة كانت ثنائية الأنوية Dikaryon ، ونشأت من إخصاب Pycnium (Day ١٩٧٤) .

وقد أوضحت الدراسات الأولى التى أجراها Flor أن المقاومة لصدأ الكتان يتحكم فيها ٢٥ أليلاً فى خمسة مواقع جينية كما يلى :

الموقع	عدد أليلات المقاومة	الأليلات السائدة	أليل القابلية للإصابة
K	١	K	k
L	١١	L إلى L10	l
M	٦	M إلى M5	m
N	٣	N إلى N2	n
P	٤	P إلى P3	p

وتجدر الإشارة إلى أن أى صنف ثنائى التضاعف لايمكن أن يكون أصيلاً فى أكثر من خمسة أزواج من جينات المقاومة .

وبناء على نتائج دراسات Flor .. فقد اقترح أن جينات الضراوة – فى المسبب المرضى – تكون دائما متنحية ، إلا أن الدراسات اللاحقة على مسببات مرضية أخرى أوضحت أن الضراوة يمكن أن تكون أحياناً سائدة . وعندما يكون المسبب المرضى أحاديا فى طوره المتطفل – كما فى معظم الفطريات الزقية على سبيل المثال – فإن السيادة والتنحى لايمكن ظهورهما .

وقد وجد أن نظرية الجين للجين تنطبق على عديد من الحالات المرضية التى تتباين مسبباتها ما بين الفطريات ، والبكتيريا ، والفيروسات ، والنيماتودا ، والحشرات ، والنباتات المتطفلة (جدول ٧-٣) .

وأغلب الحالات التى تنطبق عليها النظرية تكون فيها المقاومة بسيطة ، أو يتحكم فيها عدد محدود من الجينات ، ولكن توجد حالات قليلة ذات مقاومة كمية .

ونتناول بالشرح – فيما يلى – عدداً من الحالات الأخرى التى تنطبق عليها نظرية الجين للجين غير المقاومة للصدأ فى الكتان ، من خلال دراستنا للعوائل المفرقة واستخدامها فى تمييز السلالات الفسيولوجية .

ولمزيد من التفاصيل عن التفاعل بين العائل والطفيل فى الأمراض النباتية .. يراجع Gallegly (١٩٦٨) ، Day (١٩٧٤) ، Van der Plank (١٩٨٤) .

استخدام العوائل المفرقة فى تمييز السلالات الفسيولوجية

يتم التعرف على السلالات الفسيولوجية باستخدام العوائل المفرقة Ditferential Hosts ، وأفضل مجموعات العوائل المفرقة هى التى يحمل كل واحد من أفرادها جيناً واحداً للمقاومة ، حتى لايُخفى فعل الجين جيناً أو جينات أخرى . ويلزم للتعرف على ($٢^{ن}$) سلالة فسيولوجية من المسبب المرضى مجموعة تضم (ن) من العوائل المفرقة التى يحتوى كل منها على جين مختلف للمقاومة ؛ ويعنى ذلك أن الأمر يتطلب دراسة عدد (ن) من كل من جينات المقاومة فى العائل ، ونفس العدد من جينات الضراوة فى المسبب المرضى .

جدول (٧-٣) : بعض الحالات المرضية التى تتمشى مع نظرية الجين للجين .

العائل	المرض	القطر المسبب للمرض
القمح	البياض الدقيقى	Powdery mildew	ysiphe graminis f. sp. tritici
القمح	صدأ الساق الأسود	Black stem rust	uccinia graminis f. sp. tritici
القمح	الصدأ البنى	Borwn rust	uccinia recondita
القمح	الصدأ الأصفر	Yellow rust	uccinia striiformis
القمح	التفحم السائب	Loose smut	stilago tritici
القمح	التفحم النتن	Bunt (stinking	lletia caries
القمح	التفحم المتقزم	smut)	lletia contraversa
القمح	التفحم المغطى	Dwarf bunt	lletia foetida
الشعير	البياض الدقيقى	Common bunt	ysiphe graminis f. sp. hordei
الشعير	التفحم المغطى	Powery mildew	stilago hordei
الشوفان	صدأ الساق الأسود	Covered smut	uccinia graminis f. sp. avenae
الشوفان	التفحم السائب	Black stem rust	stilago avenae
الذرة	الصدأ	Loose smut	uccinia sorghi
البطاطس	التبرقش الخفيف	Rust	otato virus X
البطاطس	الندوة المتأخرة	Mild mosaic	ytophthora infestans
البطاطس	التئالل	Late blight	chytrium endobioticum
الطماطم		Wart	obacco mosaic virus
الطماطم	الذبول المتبقع		omato spotted wilt virus
الطماطم	تلطخ الأوراق	Spotted wilt	lvia fulva
الخس	البياض الزغبى	Leaf mould	remia lactucae
التفاح	الجرب	Downy mildew	enturia inaequalis
الكتان	الصدأ	Scab	elampsora lini
البن	الصدأ	Rust	emileia vastatrix
دوار الشمس	الصدأ	Rust	uccinia helianthi
فول الصويا	عفن الجذور والساق	Rust	ytophthora megasperma f. sp. glycin-
القطن	الندوة البكتيرية	Root and stem rot	a
الفاصوليا	الصدأ	Bacterial blight	anthomonas malvacearum
الطماطم	موزايك الدخان	Rust	romyces phaseoli

وفيما يلى نذكر بعض الأمثلة عن استخدام العوائل المفرقة فى تمييز السلالات الفسيولوجية للمسببات المرضية .

١ – المقاومة لمرض الصدأ الأصفر فى القمح :

يسبب الفطر Puccinia striformis مرض الصدأ الأصفر فى القمح ، الذى تعرف له تسعة أصناف مفرقة يحتوى كل منها على عامل (جين) مختلف للمقاومة (جدول ٧–٤) .

جدول (٧–٤) : عوامل المقاومة للفطر Puccinia striforis (المسبب لمرض الصدأ الأصفر فى القمح) فى الأصناف المفرقة .

الصنف المفرق	الجين	عامل المقاومة
Chinese 116	1	1
Heine VII	2	2
Vilmorin 23	3a + 4a	3
Hybrid 46	3b + 4b	4
Triticum spelta album	5	5
Heines kolbein	6	6
Lee	7	7
Compair	8	8
Riebesl 47/51	9	9

وتبعاً لنظرية الجين للجين فإن قدرة الطفيل على إصابة صنف ما تتوقف على احتوائه على عامل (جين) للضراوة يقابل أى عامل (جين) للمقاومة فى العائل ، ويكون موجها ضده . فأى صنف يحمل عامل المقاومة R_1 لايصاب إلا بسلالة – أو سلالات – الفطر التى تحمل عامل الضراوة (جدول ٧–٥) .

جدول (٧-٥) : علاقة الجين بالجين فى أصناف القمح والفطر Puccinia striformis المسبب لمرض الصدأ الأصفر (عن Parry ١٩٩٠) .

السلالات المفترضة للفطر وعوامل V												أصناف القمح
A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	1,2,3,4,6	1,2,3,4,5,6,7,8,9	عوامل R	
												أصناف مفرقة
S	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	1	Chinese 166
R	S	R	R	R	R	R	R	R	S	S	2	Heine V11
R	R	S	R	R	R	R	R	R	S	S	3	Vilmorin 23
R	R	R	S	R	R	R	R	R	S	S	4	Hybrid 46
R	R	R	R	S	R	R	R	R	R	S	5	Triticum spelta album
R	R	R	R	R	S	R	R	R	S	S	6	Heines Kolben
R	R	R	R	R	R	S	R	R	R	S	7	Lee
R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	S	8	Compair
R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	S	9	Riebesel 47/51
												أصناف أخرى
S	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	1	Galahad
R	R	R	R	R	S	R	R	R	R	S	7	Brock
R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	S	9	Slejpner
R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	2.6	Norman
R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	1,2,4	Fenman
R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	1,2,6	Longbow

وبذا .. يمكن تحديد عوامل المقاومة التى يحملها أى صنف جديد من القمح . فمثلاً .. يتضح من الجدول أن الصنف Galahd قابل للإصابة بسلالات الفطر A ، و J ، و K التى تحتوى جميعها على عامل الضراوة V1 ، وبذا .. فإن هذا الصنف لابد أن يكون حاملاً

لعامل المقاومة R1 . أما الصنف الذى يحمل عدة عوامل للمقاومة .. فإنه لايصاب إلا بالسلالة (أو السلالات) التى تحتوى على عوامل الضراوة المقابلة لجميع عوامل المقاومة ، وبسبب انتشار زراعة الأصناف التى يحمل كل منها عدة عوامل للمقاومةنجد أن سلالات الفطر التى تنتشر على نطاق واسع هى التى تحمل كل منها عدة عوامل للضراوة مثل السلالة J ، بينما يقل كثيراً انتشار السلالات التى تحمل عاملاً واحداً للضراوة مثل السلالات A إلى I .

أما السلالات الفائقة Super races – مثل السلالة K – فإنه يقل انتشارها كذلك نظرا لحملها لعديد من عوامل الضراوة التى لا تعد ضرورية لإصابة عديد من الأصناف الأخرى التى تنتشر فى الزراعة .

٢ – المقاومة لمرض التفحم المغطى فى القمح :

تستخدم ثلاثة أصناف للتفريق بين ثمانى سلالات من الفطر Tilletia cares المسبب لمرض التفحم Bunt كما فى جدول (٧–٦) .

جدول (٧–٦) : استخدام الأصناف المفرقة فى التمييز بين سلالات الفطر Tilletia cares المسبب لمرض التفحم Bunt فى القمح .

الصنف	الاستجابة لسلالة الفطر رقم (١) :							
	١	٢	٣	٤	٥	٦	٧	٨
Martin	R	R	R	S	R	S	S	S
Selection 403	R	R	S	R	S	R	S	S
Tukey	R	S	R	R	S	S	R	S

(١) S = قابل للإصابة ، و R = مقاوم .

٣ – المقاومة لمرض البياض الزغبى فى الخس :

يعد مرض البياض الزغبى فى الخس الذى يسببه الفطر Bremia lactucae من

البارزة على سرعة ظهور سلالات الفطر الفسيولوجية القادرة على كسر المقاومة ، وعلى نظرية الجين للجين ؛ فما أن ينتج المربى صنفاً جديداً مقاوماً من الخس وتنتشر زراعته على نطاق واسع ، إلا وينتج الفطر – فى أربع سنوات – سلالة جديدة قادرة على كسر مقاومة ذلك الصنف ، وبذا .. تعددت الأصناف المقاومة ، وتعددت سلالات الفطر التى اكتشفت فى مناطق مختلفة من العالم دون دراية بحقيقة العلاقة بينها ، مما أدى إلى اختلاط الأمور . وظل هذا الوضع قائماً إلى أن أجريت دراسات مفصلة لاختبار آلية جينات المقاومة ، ومدى القرابة بين سلالات الفطر ، والعلاقة بين العائل والطفيل .

وتبعاً لـ Ryder (١٩٨٦) .. فقد أنتج أكثر من ١٢٠ صنفاً من الخس ذات مقاومة متخصصة (رأسية) لسلالات معينة من البياض الزغبى خلال الفترة من ١٩٢٥ إلى ١٩٨٥ . كما ذكر Ilott وآخرون (١٩٨٨) وجود نحو ١٣ جيناً سائداً لمقاومة البياض الزغبى فى الخس ، بالإضافة إلى جينات أخرى لم يمكن التعرف عليها وتحديد علاقتها بالجينات الأخرى بعد . ويبين جدول (٧–٧) العلاقة بين جينات المقاومة (Dm) فى العائل وجينات الضراوة فى الفطر .

جدول (٧–٧) : عوامل الضراوة Virulence القادرة على التغلب على المقاومة التى توفرها مختلف جينات المقاومة (Dm) فى بعض أصناف الخس الأمريكية (عن Ryder ١٩٨٦) .

جين المقاومة		سلالات الفطر (جينات الضراوة) التى :	
(Dm)	الأصناف الحاملة له	لايمكنها إحداث الإصابة	يمكنها إحداث الإصابة
صفر	Empire , Ithaca, White Boston	لا توجد	جميعها
٥	Valmaine	١ – ٤ ، ٦ – ١١	٥
٦	Grand Rapids	١ – ٥ ، ٧ – ١١	٦
٧	Vanguard 75 , Mesa 659	١ – ٦ ، ٨ – ١١	٧
٨	Valverde, Valrio, Valtemp	١ – ٧ ، ٩ – ١١	٨
٨ + ٧	Salinas, Calmar, Montemar	١ – ٦ ، ٩ – ١١	٨ + ٧

٤ – المقاومة لفيرس موزايك الدخان فى الخس :

يوضح جدول (٧–٨) التفاعل بين السلالات المعروفة من فيرس تبرقش الدخان مع الجينات المعروفة لمقاومة الفيرس فى الطماطم . وتعد هذه الحالة مثالاً لاختلاف التفاعل باختلاف التركيب الوراثى للعائل من حيث كونه أصيلاً ، أم خليطاً فى جينات المقاومة .

جدول (٧ – ٨) : التفاعل بين سلالة فيرس موزايك الدخان (TMV) ، والتركيب الوراثى الخاص بجينات المقاومة للفيرس فى الطماطم (عن Stevens & Rick ١٩٨٦) .

سلالة الفيرس	Tm-1/+	Tm-1/ Tm-1	Tm-2/+	Tm-2/ Tm-2	Tm-2^2/+	Tm-2^2/ Tm-2^2	Tm-1/+, Tm-2/+	Tm-1/+ Tm-2/Tm-2^2
0	T	T	R*	R	R*	R	R	R
0Y	T	T	R*	R	R*	R	R	R
1	S	S	R*	R	R*	R	R*	R
2	T	T	S	S	R*	R	R	R
1.2	S	S	S	S	R*	R	S	R*

T : تفاعل تحمُّل الإصابة ، حيث تظهر أعراض موزايك خفيفة ، مع عدم تأثر النمو أو تأثره قليلاً .

S : تفاعل القابلية للإصابة العادى .

R : تفاعل المقاومة العادى ، حيث لا تظهر أية أعراض مرضية .

*R : تفاعل المقاومة ، ولكن قد تحدث فرط حساسية جهازية (تحلل جهازى) ضارة بالنبات .

التمييز بين أنواع وسلالات نيماتودا تعقد الجذور

يعرف نحو ٥٠ نوعاً من نيماتودا تعقد الجذور Meloidogyne spp. ، لكن ٩٩ ٪ من عينات نيماتودا تعقد الجذور التى جمعت من مختلف أنحاء العالم كانت من ٤ أنواع رئيسية هى :

Meloidogyne incognita
M.javanica
M.arenaria
M.hapla

تنتشر الأنواع الثلاثة الأولى فى المناطق الحارة التى يكون معدل درجة الحرارة القصوى فيها ٣٦°م أو أقل ، بينما يوجد النوع الرابع فى المناطق الباردة التى يصل فيها انخفاض درجة الحرارة إلى ١٥°م تحت الصفر ، لكنها لا تنتشر إلاّ فى المناطق التى يكون معدل درجة الحرارة القصوى فيها ٢٧°م أو أقل ، وهى التى تبعد عن خط الاستواء بأكثر من ٣٥° شمالاً ، أو جنوباً .

وبدراسة ٦٦٢ عينة من نيماتودا تعقد الجذور من مختلف أنحاء العالم وجد أنها كانت موزعة على الأنواع والسلالات المختلفة كما يلى (عن Taylor وآخرين ١٩٨٢) .

النوع	السلالة	النسبة
M. incognita		٤٦.٦٨
	غير محددة السلالة	٤.٢٣
	١	٣٢.١٨
	٢	٤.٥٣
	٣	٤.٨٣
	٤	٠.٩١
M. javanica		٣٩.٧٣
M. arenaria		٦.٦٥
	١	٠.٣٠
	٢	٦.٣٤
Ml. hapla		٦.١٩
M. exigua		٠.٤٥
M. chitwoodi		٠.١٥
M. oryzae		٠.١٥

وتميز سلالات النيماتودا بسة عوائل مفرقة كما هو مبين فى جدول (٧ – ٩) . وتجدر الإشارة إلى أن سلالات النيماتودا تميز باستعمال أنواع محصولية مختلفة ، وليس باستخدام أصناف مختلفة لمحصول واحد ، كما فى حالات السلالات الفسيولوجية من

الفطريات والبكتيريا . ولمزيد من التفاصيل عن هذا الموضوع .. يراجع Taylor & Sasser (١٩٧٨) ، Hadisoeganda & Sasser (١٩٨١).

ولمزيد من التفاصيل عن وراثة التفاعل بين النبات والنيماتودا المرضة له بصورة عامة .. يراجع Sidhu & Webster (١٩٨١) .

جدول (٧ – ٩) : التمييز بين سلالات وأنواع الجنس Meloidogyne باستخدام العوائل المفرقة (عن Taylor وآخرين ١٩٨٢) .

نوع النيماتودا والسلالة	الاستجابة للنيماتودا فى الأنواع المحصولية (أ ، ب)					
	القطن	الدخان	الفلفل	البطيخ	الفول	السودانى	الطماطم
M. incognita							
سلالة ١	R	R	S	S	R	S
سلالة ٢	R	S	S	S	R	S
سلالة ٣	S	R	S	S	R	S
سلالة ٤	S	S	S	S	R	S
M. javanica	R	S	R/S	S	R	S
M. arenaria						
سلالة ١	R	S	S	S	S	S
سلالة ٢	R	S	R/S	S	R	S
M. hapla	R	S	S	R	S	S

(أ) أعطيت شدة الإصابة درجات على مقياس من صفر إلى ٥ ، واعتبرت شدة إصابة صفر ، ١ ، ٢ مقاومة (R) ، و ٣ ، و ٤ ، و ٥ قابلة للإصابة (S) . أما R/S فتعنى أن أيا من الحالتين ممكنة .

(ب) استخدمت الأصناف التالية من مختلف المحاصيل :

المحصول	الصنف
القطن	Deltapine 16
الدخان	NC 95
الفلفل	California Wonder
البطيخ	Charleston Gray
الفول السودانى	Florunner
الطماطم	Rutgers