الفصل الثاني

مفاهيم وتبعات المقاومة

Concepts and Consequences of Resistance

P. A. Roberts
Department of Nematology, University of California, Riverside, CA92521, USA

تم تصميم هذا الفصل لإرشاد العلماء الزراعيين إلى استخدام اختبارات المقاومة أو القابلية للإصابة المطلوبة للتعريف أو التحديد الكمي لصفة المقاومة تجاه النيماتودا في التراكيب الوراثية المستخدمة في برامج التربية. ويعد تطوير اختبارات المقاومة أو القابلية للإصابة الموثوق بها من الضروريات في برامج التربية، وذلك من أجل التقدم في إنتاج أصناف محاصيل محسنة وأصول مقاومة للنيماتودا. كما تتناول الفصول التالية الخطوط العريضة للمكونات المختلفة لاختبارات صفتي المقاومة والتحمل تجاه الأنواع والأجناس الرئيسية من النيماتودا النباتية. تم أيضاً وصف وشرح القواعد المستخدمة في إعداد اللقاح النيماتودي والمحافظة عليه. وكذلك طرق عدوى النباتات وتلويث التربة بالنيماتودا، وتقييم استجابة النباتات للعدوى، وتقدير معدل تكاثر النيماتودا، وأخيراً طرق اختبار استجابة النباتات للعدوى بالنيماتودا في كل من: البيوت الزجاجية، والقطع التجريبية الصغيرة، والحقل. تمت أيضاً الإشارة المرجعية إلى المراجع التي تناولت توراث صفة المقاومة أينما وجدت، وكذلك تلك التي تناولت التغيرات في القدرة الإمراضية للنيماتودا وشدة الإصابة التي عادة ما نواجهها بين العشائر التي تنتمي لنفس النوع من النيماتودا.

وهناك العديد من الاعتبارات الهامة التي تؤخذ في الاعتبار عند تحديد أهداف التربية لصفة المقاومة أو التحمل تجاه النيماتودا، وكذلك عند اختيار خطة كل من: الانتخاب، أو اختبارات المقاومة، أو القابلية للإصابة التي يمكن استخدامها لتحقيق تلك الأهداف. ويجب على المربي أن يقوم بتعريف صفات المقاومة، أو التحمل كنقطة بداية، سواء تم ذلك بطريقة مباشرة من خلال اختبارات المقاومة أو القابلية للإصابة التي يجريها بنفسه، أو من خلال نتائج اختبارات أو أعمال سابقة. كما يجب تحديد قيمة الصفات المحصولية التي يتعين تحسينها كلما أمكن، وذلك من أجل قياس معنوية المنافع المضافة التي في ضوئها سيتم تبرير الاعتبارات الاستثمارية لبرامج التربية. وعادة ما تكون الفوائد المضافة إلى المحصول مع صفة المقاومة أو التحمل التي تم إدخالها في صنف أو أصل ما محكومة بعدة

obeikandi.com

عوامل. كما يجب تحديد الكائنات النيماتودية الممرضة المستهدفة بناءً على درجة توزيعها في مناطق إنتاج المحصول، وكمية الفقد في المحصول التي تسببها، ومدى توفر طرق مكافحة بديلة آمنة وحيوية لتلك الآفات، وهو مايعرف على سبيل المثال بالمنفعة الاقتصادية للسوق. ومن الأفضلية بمكان أن يتم تعريف مصطلحي المقاومة أو التحمل تحت الظروف الحقلية، وذلك لتحديد إلى أي مدى سينخفض معدل تكاثر النيماتودا، وينعدم الفقد في المحصول. كما يجب تقييم الاختلافات في رد فعل الأنواع أو العشائر المختلفة من النيماتودا لصفتي المقاومة والتحمل في النبات. ولذلك، يجب تحديد المساحة التي يمكن فيها استخدام هاتين الصفتين، ومدى احتمالية انكسار صفة المقاومة أو تطور عشائر نيماتودية أكثر شراسة. بل يجب أيضاً الوضع في الاعتبار أية ظروف يمكنها أن تؤثر على صفتي المقاومة والتحمل، كالارتفاع في درجة حرارة التربة على سبيل المثال. ويجب إمداد المربي أيضاً ومساعدته بجميع المعلومات المتوفرة حول كيفية توارث صفتي المقاومة والتحمل للإصابة، كما يجب إمداده أيضاً بالمعلومات الوافية التي تتعلق بإمكانية إدخال وتطوير هاتين الصفتين في محاصيله دونما ارتباط بأية صفات غير مرغوبة. وسوف نستعرض بعض الأمثلة المختارة لتوضيح الأسس التي من الممكن أن يُبنى عليها مجهودات التربية الناجحة لصفتي المقاومة والتحمل للنيماتودا.

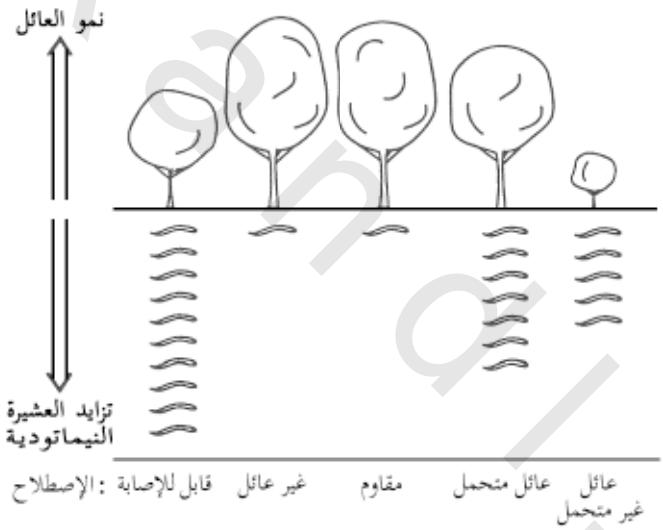
اصطلاحات
Terminology

سوف يتم التعريف ببعض المصطلحات الهامة وذلك لتوضيح المعنى المقصود منها، وخاصة أن بعض المصطلحات المستخدمة في مجال علم النيماتولوجي لا تستخدم بنفس المعنى في علم أمراض النبات العام. وقد تم تعريف ووصف هذه المصطلحات بواسطة بعض الهيئات أو الجهات في بعض المراجع التي يمكن للقارئ الاطلاع عليها مثل: (Roberts, 1982، وCook and Evans, 1987، وCook, 1991، و Trudgill, 1991، وShaner *et al*., 1992، وDavis *et al*., 2000).

ويوضح الشكل رقم (٢.١) شرحاً تصويرياً تخطيطياً لبعض المصطلحات الشائعة، حيث نجد أن معظم النباتات منيعة أو غير عائلة للنيماتودا، فهي لا تسمح للنيماتودا بأن تصيبها، وتصد غزوها لجذورها منذ البداية، وتمنعها من التطور والتكاثر، ومن ثم فهي لاتضار إطلاقاً من هذه النيماتودا. فعلى سبيل المثال تتجنب يرقات نيماتودا تعقد الجذور .*Meloidogyne* spp جذور المشمش صنف "Royal Blenheim" تماماً، ومن ثمَ فإن أشجار المشمش من هذا الصنف تعد منيعة تجاه تلك النيماتودا.

يستخدم مصطلح المقاومة لوصف قدرة النبات في تثبيط قدرة النيماتودا على التطور والتكاثر، وقد تتراوح هذه الصفة في النباتات من المنخفضة Low إلى الجزئية أو المتوسطة Partial or intermediate resistance إلى العالية

المقاومة Highly resistance. والنبات عالي المقاومة هو النبات الذي يمنع النيماتودا تماماً من التكاثر عليه، أو يسمح بتكاثرها عليه بدرجة ضئيلة جداً، أما النبات متوسط المقاومة أو المقاوم جزئياً فهو النبات الذي يسمح بدرجة متوسطة من تكاثر النيماتودا عليه. أما القابلية للإصابة Susceptibility فهي الحالة العكسية تماماً لحالة المقاومة، فالنبات القابل للإصابة Susceptible هو النبات الذي يسمح بتطور وتكاثر طبيعي للنيماتودا عليه أو بداخله، وتظهر عليه الأعراض والتغيرات المرضية المعروفة مصاحبة لهذا التطور. ويصور الشكل رقم (٢,١) هذه التقسيمات العامة لردود أفعال النباتات تجاه العشائر النيماتودية. ويستخدم مصطلح المقاومة Resistance أيضاً لوصف قدرة النبات على كبح المرض، وخاصة في حالة نيماتودا تعقد الجذور (Sasser *et al*., 1984)، كما يستخدم هذا المصطلح أيضاً بنفس المعنى في مجال علم أمراض النبات بوجه عام.



الشكل رقم (٢,١). شكل تخطيطي يوضح الاصطلاحات التي تصف الحالات المختلفة لاستجابة النبات للعدوى بالنيماتودا، ومعدل تكاثر النيماتودا عليه (McKenry and Roberts, 1985).

ويستخدم مصطلح التحمل Tolerance ونقيضه مصطلح عدم التحمل Intolerance لوصف قدرة النبات في مجابهة غزو النيماتودا، فالنبات غير المتحمل Intoleranct يتضرر بغزو النيماتودا ويتأثر نموه سلبياً وقد يموت. أما النبات المقاوم Resistant فهو عادةً أكثر تحملاً مقارنة بالنبات غير المقاوم، ومعظم النباتات القابلة للإصابة تضار بدرجة أو بأخرى عند إصابتها بالنيماتودا. وعموماً، لا ترتبط صفة المقاومة بصفة التحمل دائماً، وقد تبين أن كلتا الصفتين قد تكونان محكومتين بجينات خاصة مستقلة أحياناً (Evans and Haydock, 1990 ؛ Trudgill, 1991).

وقد يستخدم مفهوم التحمل تجاه النيماتودا أحياناً بمدلول أوسع، كأن يصف الاستجابة العامة للنبات تجاه العدوى بالنيماتودا (Barker, 1993). ويمكن الاطلاع على مناقشة أوسع لمفهوم تحمل النباتات للنيماتودا في المرجع Wallace (1987).

قد تكون صفة المقاومة محكومة وراثياً بجين واحد مفرد Monogenic أو بعدد قليل من الجينات (بضع جينات) Oligogenic أو بعدد أكبر من الجينات (عدة جينات) Polygenic. وقد تُعرّف جينات المقاومة تبعاً لكم التأثيرات الظاهرية التي تحدثها، فتسمى جينات رئيسة Major genes إذا كان تأثيرها كبيراً، أو جينات ثانوية Minor genes إذا كان تأثيرها ضئيلاً. وهناك توصيفات أخرى لصفة المقاومة وردت في تصنيف فاندربلانك Vanderplank (1978) مثل: صفة المقاومة الرأسية Vertical resistance وهي مقاومة متخصصة للسلالة، أو وصفية Qualitative، وهي تميز أيضاً بين السلالات أو الطرز الإمراضية Pathotypes أو الطرز الأحيائية Biotypes لكائن ممرض معين، وصفة المقاومة الأفقية Horizontal resistance وهي مقاومة غير متخصصة للسلالة أو كمية Quantitative، وهي أيضاً فعالة تجاه جميع السلالات والطرز لكائن ممرض معين. وتتميز المقاومة الرأسية بأنها تكون محكومة عادةً بجين واحد أو جينين أو ثلاثة جينات، ويمكن تعريفها تبعاً لنظرية الجينات المتناظرة Gene-for-gene type في كل من النبات العائل والكائن الممرض. أما المقاومة الأفقية فهي تتوراث عادة بواسطة عدة جينات ثانوية التأثير Minor genes تعطي تأثيرات مضيفة Additive تضيف كل منها للأخرى في نظام تراكمي يمنح في النهاية صفة المقاومة للنبات. وبوجه عام، تكون المقاومة الكمية أكثر تحملاً عند تعرضها لظروف الضغط الانتخابي الذي يحدث في عشائر النيماتودا لمحاولة كسر هذه المقاومة. هناك أيضاً نوعان من المقاومة أو رد الفعل المقاوم يطلق عليهما؛ مقاومة ما قبل العدوى Preinfectional resistance، ومقاومة ما بعد العدوى Postinfectional resistance. وفي النوع الأول نجد أن صفة المقاومة توجد مستقلة طبيعياً في النبات حتى في ظل عدم حدوث العدوى بالنيماتودا كأن تكون أسطح الجذور ممانعة لاختراق النيماتودا على سبيل المثال. أما النوع الثاني من المقاومة، وهو المقاومة التي تحدث بعد العدوى بالنيماتودا، فهو نوع من المقاومة يظهر استجابة لاختراق الجذر بواسطة النيماتودا ودخولها داخل أنسجته، ثم فشلها في تكوين مناطق للتغذية Feeding sites، أو في المحافظة على تلك المناطق (Roberts *et al.*, 1998).

توجد في النيماتودا جينات خاصة بصفة الشراسة الإمراضية Virulence، يقابلها جينات خاصة بالمقاومة في النبات العائل. وتعرّف الشراسة الإمراضية Virulence بأنها عبارة عن قدرة النيماتودا أو الكائن الممرض في التكاثر على نبات عائل يحتوي على واحد أو أكثر من جينات المقاومة. إذاً، فالنيماتودا الشرسة Virulent nematode هي نيماتودا قادرة على التكاثر، بينما النيماتودا غير الشرسة Avirulent nematode هي نيماتودا غير قادرة على التكاثر في ظل وجود جين (أو جينات) المقاومة. وهناك ظاهرة هامة تتعلق بالشراسة الإمراضية، وهي أن العشائر النيماتودية

هي في العادة، عبارة عن خليط من أفراد شرسة وأخرى غير شرسة، ويتراوح تكرار كل من هاتين المجموعتين (النيماتودا الشرسة وغير الشرسة) داخل العشيرة عادةً بين الصفر والواحد الصحيح. ومن ثمَ، سوف يحدد تكرار الأفراد الشرسة داخل العشيرة مقدار وجهد الضغط الانتخابي للنيماتودا نحو صفة الشراسة الإمراضية في ظل وجود جينات المقاومة في النبات العائل. وفي علم أمراض النبات العام، تسمى الجينات التي تحمل شفرات هذه الصفة بجينات عدم الشراسة الإمراضية Avirulence or Avr genes. أما علماء النيماتولوجي فإنهم يطلقون على هذه الجينات أحياناً اسم جينات التطفل Genes of parasitism أو Parasitism genes. ويعد المرجع Davis *et al.* (2000) من المراجع الحديثة المتعمقة في شرح ووصف جينات النيماتودا التي تتعلق بالتطفل والشراسة الإمراضية، كما يساعد هذا المرجع كثيراً في إعطاء التعريفات والاستخدامات المثلى لمثل هذه المصطلحات.

وهناك مصطلحات مختلفة قد تم استخدامها لتصنيف أنواع أو أشكال الاختلافات الفسيولوجية Physiological variations اعتماداً على استجابة العائل لنوع نيماتودي معين. وقد تلتبس مفاهيم هذه المصطلحات أحياناً بسبب الاستخدام غير المحدد لها عند التعامل مع المجاميع النيماتودية المختلفة: فمصطلح السلالة Race أو السلالة المتخصصة عوائلياً Host-race قد تم استخدامه لتصنيف الاختلافات في نيماتودا حوصلات فول الصويا *Heterodera glycines*؛ ومصطلح الطراز الإمراضي Pathotype قد تم استخدامه في حالة كل من: نيماتودا حوصلات البطاطس *Globodera pallida*، و*G. rostochiensis*، ونيماتودا حوصلات الحبوب *H. avenae*؛ بينما تم استخدام مصطلح الطراز الأحيائي Biotype بالنسبة لنيماتودا السيقان والأبصال *Ditylenchus dipsaci*. وهناك تفسير شائع (ولكنه ليس عالمياً) لمثل هذه المصطلحات وهو أن السلالات Races داخل النوع النيماتودي الواحد يمكن التفريق بينها باستخدام اختبارات العوائل المفرقة (كما في حالة سلالات نيماتودا تعقد الجذور التي يمكن تفريقها على الفلفل، والتبغ، والقطن، والفول السوداني، والطماطم)، بينما الطرز الإمراضية Pathotypes يمكن تفريقها باستخدام جينات المقاومة في الأصناف والسلالات النباتية لنوع نباتي معين أو عدة أنواع نباتية قريبة الصلة (كما في نيماتودا حوصلات البطاطس على البطاطس).

وقد عرفت تريانتافيلو Triantaphyllou (1987) مصطلح الطراز الأحيائي Biotype كوحدة أحيائية تتألف من مجموعة متقاربة وراثياً من الأفراد التي تشترك في صفة أحيائية معينة أو صفة ظاهرية معينة تتعلق بقدرتها التطفلية على العوائل المفرقة. وقد تتكون العشيرة الحقلية لنوع نيماتودي معين من مجموعة من الأفراد التي تنتمي لطرز أحيائية مختلفة، وقد يطلق على مجموعة الطرز الأحيائية التي تكون عشيرة حقلية ما لفظ السلالة Race. ومن هنا، قد تمثل العشيرة الحقلية سلالة تحتوي على واحد أو اثنين أو ثلاثة أو أكثر من الطرز الأحيائية التي توجد مع بعضها بنسب مختلفة لتكون هذه السلالة. وقد يشار إلى فرد نيماتودي واحد بأنه ينتمي إلى أكثر من طراز أحيائي واحد،

اعتماداً على ترتيب جينات عدم الشراسة الإمراضية Avirulence genes التي يمتلكها هذا الفرد المقابلة للتكوين الجيني للعوائل المفرقة التي تستخدم في التفريق بين الطرز الأحيائية (Triantaphyllou, 1987). وقد طور روبرتز Roberts (1995) عناصر هذا المعتقد الذي يتعلق بالطراز الأحيائي ليعطي إلماماً واضحاً يمكن استخدامه في تصنيف الاختلافات داخل جنس نيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne* spp.، وقد تم تحديد هذا الإطار باستخدام رد فعل النيماتودا تجاه جينات المقاومة في مختلف العوائل النباتية المفرقة، وتم تطبيق ذلك بالفعل بواسطة فان ديربيك وآخرون Van der Beek *et al.* (1999).

منافع المقاومة
Benefits of Resistance

تُفضل المقاومة النباتية دائماً وتعطى الأولية كهدف أكبر في إدارة الآفات النيماتودية قبل طرق المكافحة الكيماوية والأحيائية والزراعية والتنظيمية (Barker *et al.*, 1994). ويمكن الحصول على العديد من المميزات والفوائد عند تربية النباتات لصفة المقاومة تجاه الآفات النيماتودية الضارة لكي تنمو وتنجح هذه النباتات في الأراضي الملوثة بتلك الآفات. وتمثل النباتات المقاومة طريقة فعالة واقتصادية لإدارة النيماتودا في كل من النظامين الزراعيين، العالي والمنخفض القيمة الاقتصادية. وبافتراض اقتران صفتي المقاومة والتحمل تجاه الإصابة بالنيماتودا في نبات ما، سوف يكون هذا النبات في حماية ذاتية Self-protected من النيماتودا، وسوف ينتج جيداً عند زراعته في تربة ملوثة بالنيماتودا. بل الأكثر من ذلك، أن الصنف المقاوم في النظم الزراعية الحولية يمكنه أن يخفض أعداد النيماتودا كثيراً في التربة إلى الحد الذي تصبح فيه غير مؤثرة على المحصول التالي، ومن ثم، يمكن استخدام هذا الصنف بنجاح في تصميم الدورات الزراعية القصيرة. وإضافة إلى ذلك، يعد من الفوائد الأخرى أيضاً لصفة المقاومة في المحاصيل قدرة تلك الأصناف المقاومة في التأقلم والتنافس البيئي، ومن ثمَ عدم حاجتها إلى عمليات خاصة أو نفقات إضافية. وقد يكون ارتفاع أثمان بذورها فقط هو الاستثناء الوحيد من ذلك. فعلى سبيل المثال، يكون سعر بذور صنف الطماطم الهجين المقاوم للنيماتودا أعلى كثيراً مقارنة بسعر بذور صنف الطماطم مفتوح التلقيح القابل للإصابة. وفي الدول النامية والنظم الزراعية منخفضة القيمة الاقتصادية، قد تكون صفة المقاومة هي الحل الحيوى الوحيد المناسب للمشاكل النيماتودية. يمكن أيضاً دمج المقاومة والتحمل مع عناصر المكافحة الأخرى في برنامج الإدارة، وذلك لزيادة فعاليتها أو للمحافظة عليها (Roberts, 1993).

هناك العديد من المراجع التي أوردت إمكانية استخدام الأصناف والأصول المقاومة لإدارة النيماتودا (Sasser and Kirby, 1979 ؛ Sidhu and Webster, 1981 ؛ Roberts, 1982 ؛ Cook and Evans, 1987 ؛ Trudgill, 1991 ؛ Roberts, 1992 ؛ Roberts *et al.*, 1998 ؛ Young, 1998). وقد نجحت بعض البرامج في تعريف مصادر المقاومة،

وإدخال هذه المصادر في بعض الأصناف من المحاصيل المرغوبة تجارياً. وبالرغم من فعالية هذه المصادر في مقاومة النيماتودا أو على الأقل تحمل الإصابة بها، فإن الأصناف التي تم تطويرها لمقاومة أو تحمل النيماتودا، وكانت مقبولة وناجحة على النطاق التجارى، كانت قليلة. وقد يساعد كل من التطور التقني في برامج التربية باستخدام الدلائل الجزيئية (انظر الفصل الثاني عشر)، واستنساخ الجينات المقاومة، وطرق الهندسة الوراثية الأحيائية، وتحوير النباتات وراثياً في الإسراع بتطوير الأصناف المقاومة للنيماتودا (Milligan *et al*., 1998 ؛ Opperman and Boeteux *et al*., 2000 ؛ Conkling, 1998). كما ستساهم التقنيات الحديثة في عمليات التحور الوراثي وتتخطى بها حواجز طرق التربية التقليدية، الأمر الذي سيكون له إسهامات كبيرة في زيادة الإنتاج العالمي من الغذاء والألياف من خلال الأصناف المقاومة للنيماتودا.

تم تطوير صفة المقاومة للنيماتودا بشكل رئيسي تجاه أنواع النيماتودا المتطفلة عالية التخصص العوائلي مثل أنواع نيماتودا الحوصلات *Globodera* و*Heterodera* ؛ ونيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne*، والنيماتودا الكلوية *Rotylenchulus*، ونيماتودا الموالح *Tylenchulus*، ونيماتودا السيقان والأبصال *Ditylenchus*. وكل هذه الأنواع من النيماتودا (فيما عدا نيماتودا السيقان والأبصال *Ditylenchus*) ذات طبيعة تطفل داخلية ساكنة. وقد تكون المقاومة فعالة تجاه أنواع النيماتودا التي تنتمى إلى أجناس مختلفة، أو تجاه أكثر من نوع داخل الجنس الواحد، أو تجاه نوع نيماتودي معين، أو حتى تجاه سلالات مختلفة داخل نفس النوع (Roberts, 1992). أما المقاومة تجاه المجاميع النيماتودية الأقل تخصصاً كما في حالة أجناس النيماتودا داخلية التطفل المتجولة كأجناس نيماتودا الأوراق *Aphelenchoides* ونيماتودا التقرح *Pratylenchus* فقد تم تطويرها في حالات محدودة فقط. وينطبق نفس الشيء أيضاً على أجناس النيماتودا خارجية التطفل كما في حالة النيماتودا الخنجرية على العنب على سبيل المثال (Meredith *et al*., 1982 ؛ Harris, 1983). وهذا النمط من المقاومة يعكس قوى التطور المشترك بين العائل والطفيل، فالعلاقات عالية التخصص بين العائل والطفيل قد نتج عنها استنساخ جينات مقاومة متخصصة في النبات العائل وجينات تطفل متخصصة في الطفيل (Roberts, 1982 ؛ Stone, 1985). ويبدو أن النيماتودا خارجية التطفل على الجذور ذات الطبيعية التطفلية الأقل تخصصاً لا تمثل دافعاً انتخابياً قوياً لصفة المقاومة في العوائل النباتية في أغلب الحالات، بالرغم من أن صفات التحمل قد تكون مفيدة في برامج التربية.

تم الحصول على مصادر المقاومة تجاه النيماتودا من الأنواع النباتية البرية أو السلالات النباتية المشتقة منها. ومثل هذه المصادر الهامة لجينات المقاومة تظل دائماً مصدراً جيداً لجينات مقاومة أخرى. فعلى سبيل المثال، تركزت الجهود على تعريف جينات المقاومة تجاه نيماتودا تعقد الجذور في أصناف الطماطم من خلال البحث عن الجين *Mi*، وهو أول جينات المقاومة التي تم تعريفها في الطماطم تجاه هذه النيماتودا. وقد أسفرت تلك الجهود عن وجود ثمانية

جينات مقاومة أخرى على الأقل في نوع الطماطم *Lycopersicon peruvianum* L. (Roberts *et al.*, 1998؛ Vermis *et al.*, 1999). ولكن هذه الجينات تمثل تحدياً في عمل برامج التربية بسبب مشاكل عدم التوافق، وخاصة بين التراكيب الوراثية المختلفة فيما بينها تصنيفياً، وارتباط هذه الجينات المقاومة بجينات أخرى ذات صفات محصولية غير مرغوبة. وقد تسهل تقنيات تحرير الأجنة والتهجينات الخلوية من التغلب على عقبات التحوير الوراثي المعتمدة على استنساخ ونقل الجينات (Milligan *et al.*, 1998). وقد تساعد أيضاً الطفرات التي يمكن إحداثها بواسطة الإشعاع في زيادة مستويات المقاومة تجاه النيماتودا في أصناف البطاطس على سبيل المثال، ولكن مثل هذه الطفرات تحتاج إلى اختبار ومتابعة ثباتها (Tellhelm and Stelter, 1984). وقد تسهل طرق تجديد النباتات عن طريق استخدام الأجزاء النباتية أو الأنسجة أو الخلايا من مهمة عملية الانتخاب للتراكيب الوراثية التي تحمل صفات مرغوبة للمقاومة نشأت من تغيرات نووية مفردة. وقد تمت مناقشة مثل هذه التغيرات الوراثية التي تنشأ من تقنية مزارع الأنسجة وقدرتها كمصادر للمقاومة تجاه الأمراض والنيماتودا بواسطة Litz (1986). ولكن هذا الهدف لم يثبت نجاحه كثيراً. وفي الوقت الحاضر، تلقت الأشكال الحديثة لطرق الهندسة الوراثية الأحيائية التي تهدف إلى البحث عن صفة المقاومة اعتماداً على البيولوجيا الجزيئية اهتماماً كبيراً، وأصبحت واعدة بحق، وخاصة بعد التقدم التقني الذي حقق الكثير من الأهداف التي كانت أحلاماً في وقت ما، وقد تم تحقيق بعض التقدم الفعلي في تطوير أصناف مقاومة لنيماتودا تعقد الجذور (Opperman and Conkling, 1998).

استخدمت معظم برامج تربية الأصناف والأصول المقاومة للنيماتودا جينات رئيسة بسيطة التوارث. وبصفة عامة، يسهل تعريف هذا النوع من المقاومة ونقله إلى النباتات عن طريق تهجينات رجعية قصيرة أو برامج تربية تقليدية، وذلك بالمقارنة بصفات المقاومة الكمية المحكومة بعدد من الجينات التي تتطلب تهجينات متعددة ومكثفة، وانتخابات ضمن برامج الانتخاب المتكرر. أيضاً يقوم معظم مربو النباتات بإجراء تهجينات رجعية لصفات المقاومة المرغوبة مع سلالات تجارية، ولا يستخدمون التراكيب الوراثية القديمة في برامجهم. وبالمثل، قد تكون التربية لصفة التحمل بنفس الطريقة من الارتباك بسبب تحكم عدة جينات في الصفة في معظم الأحوال. وقد تم مناقشة هذا الأمر في العديد من المراجع (Simmonds, 1995؛ Young, 1998). وقد يكون النجاح أو المشاكل المتعلقة ببرامج تربية البطاطس لصفة المقاومة تجاه نيماتودا حوصلات البطاطس باستخدام نباتات تكون صفة المقاومة فيها محكومة بجين واحد (مثل *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*)، ونباتات أخرى تكون صفة المقاومة فيها محكومة بعدة جينات (مثل *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*، و*S. vernei*) مثالاً واضحاً لذلك (Phillips and Trudgill, 1983؛ Jones, 1985). ومن المحتمل ألا يتغير الاتجاه ناحية التربية باستخدام مصادر المقاومة غير الثابتة برغم توفر الفرص الحديثة التي تسمح بالتحوير الوراثي للأصناف القابلة للإصابة المتباينة الزيجوت عن طريق استنساخ جينات المقاومة

كالجين *Mi* المقاوم لنيماتودا تعقد الجذور، وذلك لأن جين المقاومة المفرد الرئيسي يعطي طريقاً مباشراً لتطوير التراكيب الوراثية المقاومة باستخدام تلك المصادر.

التحمل والمحصول
Tolerance and Yield

يوضح المنحنى في الشكل رقم (٢.٢) ملخصاً لتأثير صفتي المقاومة والتحمل على غلة المحصول. ويمكن تسمية العلاقة العامة بين الغلة النسبية للمحصول والكثافة العددية الابتدائية للنيماتودا التي وصفها سينهورست Seinhorst (1965) بدالة الضرر النيماتودي. ففي حالة المحاصيل القابلة للإصابة غير المتحملة تكون هذه العلاقة خطية عادة، إلا في حالتين اثنتين هما الكثافة العددية المنخفضة جداً أو المرتفعة جداً من النيماتودا. وسوف يكون كل من وضع وميل المنحنى محكوماً بالتحمل النسبي للصنف المزروع. وسوف يؤدي إدخال صفة المقاومة أو التحمل لهذا الصنف إلى: ١) تغيير اتجاه المنحنى إلى اليمين، مشيراً إلى أن زيادة الكثافة العددية للنيماتودا تحدث خفضاً ملموساً في غلة المحصول، و٢) انخفاض ميل المنحنى لأن انخفاض الضرر الحادث بواسطة النيماتودا نفسها ينتج عنه غلة أفضل في المحصول حتى عند المستويات المرتفعة من الكثافة العددية للنيماتودا. وتفيد منحنيات دالة الضرر النيماتودي كثيراً عند تخطيط البرامج الناجحة لإدارة النيماتودا التي تعتمد على جمع العينات للفحص والتقييم النيماتودي (Duncan and Noling, 1998).

ومن الصعب دائماً اختيار صفة التحمل للنيماتودا لأن التوصيف الدقيق لهذه الصفة يتطلب طرق مقارنة لقياس النمو النباتي في النباتات المختارة لهذه الدراسة في الحقول الملوثة بالنيماتودا. وفي مثل ذلك، تفيد جداً المقارنة في المراحل المتأخرة من برنامج التربية باستخدام الأصناف أو الأصول القياسية، كما هو الحال في التركيبات الوراثية المفضلة حديثاً، سواء في وجود أو غياب النيماتودا. ومثل هذا البروتوكول يكون مستهلكاً للوقت، ويتطلب عمالة مكلفة قياساً إلى الطرق السريعة لقياس صفة المقاومة باستخدام طرق قياس معدل تكاثر النيماتودا في الصوب الزجاجية أو المختبرات، أو باستخدام طرق الدلائل الجزيئية أو المشابهات الإنزيمية (Williamson *et al.*, 1994). وقد أجريت بعض المحاولات لإيجاد علاقات ارتباط بين الدلائل الجزيئية وصفة التحمل، فعلى سبيل المثال، وجد أن تركيز أيون الكالسيوم في أنسجة البطاطس يرتبط بصفة التحمل تجاه نيماتودا حوصلات البطاطس، ولكن لم يمكن اعتباره دليلاً يمكن أن يعوّل عليه بالكامل (Evans and Franco, 1979). ولكن التقدم الكبير الذي حدث في الوقت الحالي فيما يتعلق بالتحليل الجزيئي لمواقع الصفة الكمية QTLs على الجين قد أعطى وعوداً كبيرة بإمكانية استغلاله لانتخاب صفة التحمل للنيماتودا (انظر الفصل الثاني عشر). ويعد إدخال صفة التحمل للنيماتودا في المحاصيل النباتية أمراً مرغوباً، وربما أيضاً أمراً حتمياً لزيادة إنتاجية المحاصيل في حالة غياب صفة المقاومة. ومن الأمثلة التطبيقية لذلك، مجموعة أصناف القطن "Acala" التي تمت تربيتها في أرض ملوثة بنيماتودا تعقد الجذور

M. incognita مما أكسبها صفة التحمل لتلك النيماتودا برغم أنها لازالت قابلة للإصابة بها. وقد أمكن لهذه الأصناف أن تنمو في أراضي خفيفة إلى متوسطة التلوث بنيماتودا تعقد الجذور دون الحاجة إلى استخدام المبيدات النيماتودية (Roberts and Goodell, 1997). وإذا ما اقترنت صفة التحمل بصفة المقاومة في صنف ما، فإن الأمر يصبح أكثر إغراءً من زراعة الأصناف المتحملة فقط، لأن المجموع الجذري القوي الكبير للأصناف المتحملة القابلة للإصابة يدعم تكاثر النيماتودا وزيادة أعدادها في التربة، الأمر الذي سيشكل مشاكل كبيرة للمحصول التالي إذا كان قابلاً للإصابة أو غير متحمل للنيماتودا. وبالرغم من ذلك، تظل الأصناف المتحملة للإصابة في غاية الأهمية بالنسبة للنظم والدورات الزراعية التي يجري تخطيطها بعناية وتدخل فيها مثل هذه الأصناف مع الطرق الأخرى بغرض إدارة النيماتودا.

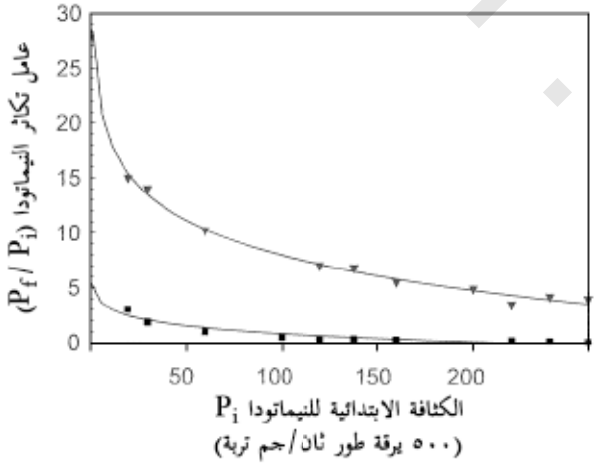
الشكل رقم (٢,٢). منحنى دوال الضرر الافتراضية (العلاقة بين المحصول والكثافة الابتدائية للنيماتودا) للأصناف المحصولية التي تحتوي على صفات مختلفة من المقاومة والتحمل للإصابة (Roberts, 1982).

المقاومة وعشائر النيماتودا
Resistance and Nematode Populations

يمكن إدارة المشاكل النيماتودية في النظم الزراعية الحولية حيث يزرع محصول أو أكثر في نفس الحقل في العام الواحد عن طريق إدخال محاصيل ذات مستويات مختلفة من المقاومة و/أو التحمل، سواء مجتمعين، أو منفردين. وتؤدي زراعة المحاصيل القابلة للإصابة إلى زيادة أعداد عشائر النيماتودا حتى لو كانت الكثافة العددية الابتدائية لتلك العشائر منخفضة في بداية الموسم، على الرغم من أن معدل تكاثر النيماتودا ينخفض في حالة وجود كثافة

نيماتودية مرتفعة. وتعكس هذه العلاقة أثر الكثافة الابتدائية المرتفعة للنيماتودا في زيادة تنافس النيماتودا على أماكن الغذاء، وتصبح هذه العلاقة مركبة أيضاً في حالة النباتات غير المتحملة حيث يكون المجموع الجذري صغيراً لتضرره من الإصابة بالنيماتودا (McSorley, 1998 ؛ Ferris, 1985). وبسبب هذه العوامل المتداخلة، يمكن أن تنتج الكثافات الابتدائية للنيماتودا نفس الكثافات العددية النهائية. أما تأثير التحمل على تضاعف أعداد النيماتودا فيتجه ناحية التضاعف المتعاظم للعشائر النيماتودية عند المستويات الابتدائية المرتفعة من النيماتودا، وذلك بسبب المجموع الجذري الكبير القوي للنباتات المتحملة.

أما تأثير صفة المقاومة على تضاعف أعداد النيماتودا فيكون محكوماً بقدرتها في الحد من قدرة النيماتودا في التكاثر على النباتات. وكما سبق وصفه عند شرح المصطلحات، فإن صفة المقاومة قد يكون لها تأثيرات محدودة أو متوسطة أو مرتفعة. ومثل هذه التغيرات المختلفة المستويات سوف تتحكم كثيراً في معدل تضاعف النيماتودا. ويوضح الشكل رقم (٢,٣) العلاقة بين الكثافة الابتدائية والنهائية لعشائر نيماتودا تعقد الجذور *M. incognita* في تجارب حقلية تم إجراؤها في وادي سان جوكوين بكاليفورنيا في أمريكا على صنف القطن المقاوم "NemX" وصنف القطن القابل للإصابة "Maxxa" (Ogallo *et al.*, 1999). فقد حدث بعض التكاثر للنيماتودا على الصنف المقاوم، وعند الكثافة الابتدائية المنخفضة من النيماتودا، زاد معدل تكاثر النيماتودا (Pf/Pi) عن الواحد الصحيح. وعلى الرغم من ذلك، ظل معدل تكاثر النيماتودا على الصنف المقاوم أقل كثيراً منه على الصنف القابل للإصابة. وقد حدث هذا الاختلاف في مستويات التكاثر عند مستويات متعددة من الكثافة الابتدائية المنخفضة من النيماتودا التي تقترب من حد الضرر الاقتصادي. ويعد جين المقاومة *Mi* في الطماطم مثالاً آخر للمقاومة ذات التعبير الجيد عن نفسها التي تمنع أو تخفض كثيراً من معدل تكاثر نيماتودا تعقد الجذور، والتي ينتج عنها كثافة نهائية من النيماتودا أقل كثيراً من الكثافة الابتدائية لها (Pf/Pi = أقل من الواحد) (Roberts and May, 1986).

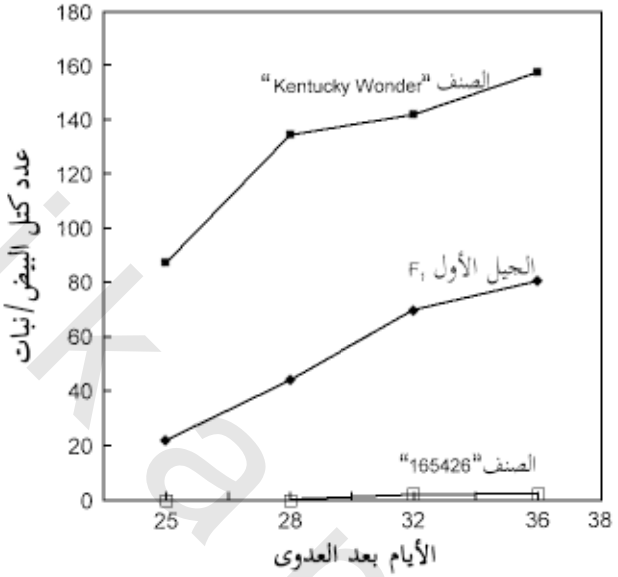


الشكل رقم (٢,٣). العلاقة بين الكثافات الابتدائية المختلفة لنيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne incognita* وعامل تكاثر النيماتودا (Pf/Pi) في قطع تجريبية مزروعة بدورة زراعية تشمل صنف القطن المقاوم "NemX" (■)، والصنف القابل للإصابة"Maxxa" (▼). ويوضح الشكل الدالة اللوغاريتمية للمنحنيات (Ogallo *et al.*, 1999).

هناك عدد من العوامل يمكنها أن تؤثر على التحرك الموسمي لعشائر النيماتودا على الأصناف النباتية المقاومة. وقد يتحور مستوى التعبير الجيني لجين المقاومة في النبات تبعاً لكل من: التركيب الوراثي للنبات نفسه، والتأثيرات البيئية، ودرجة الشراسة الإمراضية للنيماتودا. وفي حالة المقاومة المحكومة كمياً بعدة جينات، نجد أن عدد الجينات وتأثيراتها التراكمية يحددان مستوى التعبير الجيني (Jones, 1985). وبعض جينات المقاومة السائدة قد ثبت استقلال سيادتها تحت ظروف معينة. فعلى سبيل المثال، وجد أن صفة المقاومة في الفاصوليا تجاه نيماتودا تعقد الجذور التي يتحكم فيها الجين *Me2* (Omwega and Roberts, 1992) هي دائماً صفة سائدة تماماً عند درجة حرارة ٢٦ °م، ولكنها لا تكون كذلك عند درجة حرارة ٢٨ °م حيث تُبدي بعض الاستجابة الأليلية للسيادة غير التامة (الشكل رقم ٢,٤). فالنباتات الأبوية متماثلة الزيجوت بالنسبة للجين *Me* 2 كانت مقاومتها ثابتة عند درجة حرارة ٢٨ °م، بينما نباتات الجيل الأول F1 المتباينة الزيجوت للجين *Me* 2 قد أبدت مستوى متوسط من المقاومة. وقد وجد أن صفة المقاومة تجاه نيماتودا تعقد الجذور التي تم تعريفها حديثاً في نباتات الجزر لها أيضاً صفة السيادة غير التامة في حالة تباين الزيجوت (Simon *et al*., 2000). ومع ذلك، ما زالت المقاومة متباينة الزيجوت فعالة بدرجة كافية في منع ظهور العقد النيماتودية على جذور النباتات بصورة معنوية، وكذلك في منع حدوث ظاهرة انفلاق الجذر التي تحدث في الأصناف القابلة للإصابة من محصول الجزر. وحتى الجين *Mi* المسؤول عن صفة المقاومة في الطماطم تجاه نيماتودا تعقد الجذور الذي عُرف طويلاً بأنه جين سائد سيادة تامة، وبقدرته في خفض تكاثر نيماتودا تعقد الجذور، قد اتضح أنه أيضاً يبدي بعض التعبير الجيني الكمي في وجود عزلات النيماتودا ذات الشراسة الإمراضية المتوسطة على النباتات التي تحتوي الجين *Mi* (Tzortzakakis *et al*., 1998). ويعد التنبؤ بالتعبير الجيني غير الكامل أمراً هاماً في برامج التربية حيث يكون اختيار إنتاج الهجين في هذه الحالة أمراً حتمياً عوضاً عن إنتاج الأصناف.

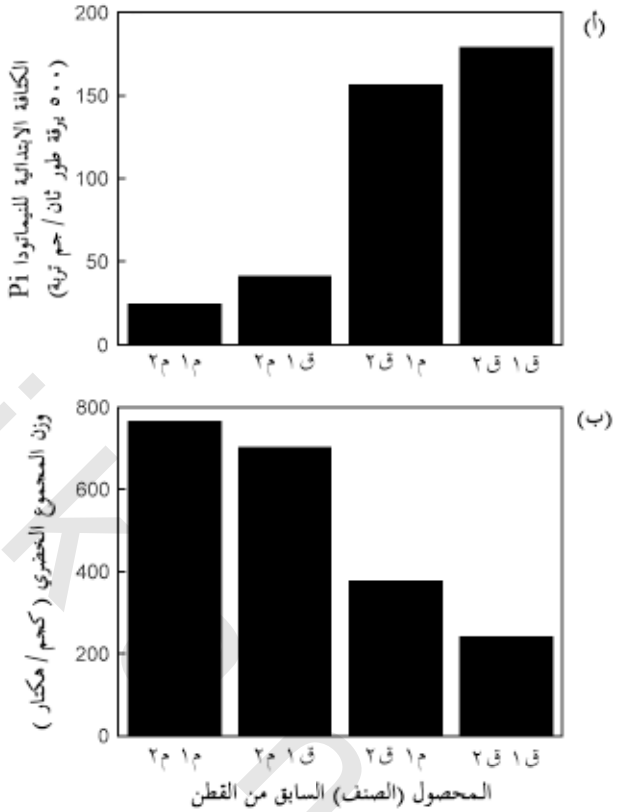
وتؤثر درجات الحرارة على التعبير الجيني لصفة المقاومة ليس فقط في حالة السيادة غير التامة، ولكن أيضاً عند ارتفاع درجة حرارة التربة. وقد تفقد بعض جينات المقاومة للنيماتودا في النبات قدرتها على التعبير فتصبح النباتات قابلة للإصابة وتسمح بمعدلات عالية من تكاثر النيماتودا (Roberts *et al*., 1998). وهناك تعقيدات أخرى أيضاً تظهر نتيجة لزيادة عدد أجيال النيماتودا في ظل الأجواء الدافئة. ويعد الجين *Mi* في الطماطم أيضاً مثالاً تقليدياً لحساسية جينات المقاومة للحرارة، حيث يفقد هذا الجين تعبيره المقاوم عند درجات حرارة ٢٨– ٣٠ °م أو ما فوقها. ويجب أن تستفيد برامج التربية من معرفة حدود المقاومة داخل مدى حراري معين. وفي حالة مقاومة الطماطم لنيماتودا تعقد الجذور، فإن حساسية الجين *Mi* للحرارة تستوجب البحث عن جينات أخرى إضافية للمقاومة تجاه هذه النيماتودا. وقد تم بالفعل تعريف عدة جينات للمقاومة في الطماطم البرية *L. peruvianum* ووجد أنها ثابتة التعبير عند درجات الحرارة المرتفعة Heat-stable حيث أظهرت تعبيرها المقاوم عند درجات حرارة ٣٤ °م أو ما فوقها (Vermis and Roberts, 2000 ؛ Roberts *et al*., 1998). ولهذا، فإن أحد الأهداف الهامة للتربية في الطماطم هو تطوير

أصناف ثابتة المقاومة تجاه نيماتودا تعقد الجذور عند درجات الحرارة المرتفعة لاستخدامها في الزراعة في المناطق ذات المواسم الحارة مثل: ولاية فلوريدا الأمريكية، ودول جنوب حوض البحر المتوسط.



الشكل رقم (٢,٤). إنتاج كتل البيض بواسطة نيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne incognita* على جذور الفاصولياصنفي؛ " Kentucky Wonder" (KW)، و"165426" ونباتات الجيل الأول F1 الناتجة عن التهجين بينهما. ويوضح الشكل ظاهرة السيادة غير التامة للجين *Me2* على درجة حرارة ٢٨ °م، وذلك في كل من؛ الزيجوت المتماثل المتنحي القابل للإصابة، والزيجوت المتماثل السائد المقاوم، والزيجوت المتباين في التراكيب الوراثية الثلاثة (Omwega and Roberts, 1992).

ومن الفوائد العظمى التي يمكن الحصول عليها أيضاً هي حماية المحصول التالي في الدورة الزراعية من الضرر بالنيماتودا، وذلك عندما يسبقه محصول مقاوم اقتصادي يعمل على خفض أعداد النيماتودا في التربة. وفي الحقول شديدة التلوث بنيماتودا تعقد الجذور في ولاية كاليفورنيا الأمريكية، يتم زراعة محصول قطن، أو فاصوليا الليما، أو أي محصول آخر قابل للإصابة بنيماتودا تعقد الجذور بعد زراعة محصول طماطم مقاوم يحتوي في تركيبه الوراثي على الجين *Mi*، وذلك دون أن تتضرر تلك المحاصيل أو يحدث لها فقد ملموس في غلة المحصول. ومن ثمَ، نتجنب استخدام المبيدات النيماتودية ونتجنب تكلفتها. وقد يفيد المحصول عالي المقاومة للنيماتودا في حماية المحاصيل التالية له وتوفير نفقات المكافحة لمدة عامين بعده على الأقل. ويمكن توضيح الفوائد التي تم الحصول عليها من دورة زراعية أدخل فيها صنف القطن المقاوم "NemX" في الشكل رقم (٢,٥).



الشكل رقم (٢,٥). (أ) الكثافة الابتدائية Pi (قبل الزراعة) لنيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne incognita*، (ب) الوزن الكلي للمجمـــوع الخضري لنباتات فاصوليا الليما في عام ١٩٩٦ بعد زراعة صنف القطن المقاوم "NemX" (م)، و/أو الصنف القابل للإصابة "Maxxa" (ق) في عام ١٩٩٤ (١) و١٩٩٥ (٢) (Ogallo *et al.*, 1999).

ويترجم انخفاض معدل تكاثر النيماتودا على صنف القطن "NemX" في الشكل رقم (٢,٣) إلى حماية معنوية لصنف فاصوليا الليما القابل للإصابة التالي له في الدورة الزراعية (الشكل رقم ٢,٥)، أو لصنف قطن قابل للإصابة (غير موضح في الشكل) (Ogallo *et al.*, 1999). وفي الشكل رقم (٢,٥أ) نجد أنه قد حدث انخفاض واضح جداً في الكثافة العددية للنيماتودا بعد زراعة الصنف المقاوم "NemX"، مقارنة بالكثافة العددية المرتفعة جداً للنيماتودا بعد زراعة الصنف القابل للإصابة "Maxxa". وقد تم أيضاً توضيح تأثيرات زراعة مثل هذه الأصناف المقاومة والقابلة للإصابة لمدة عام أو عامين. أما الشكل رقم (٢,٥ب) فيوضح أن الزيادة في غلة محصول صنف فاصوليا الليما القابل للإصابة الذي تمت زراعته بعد صنف القطن المقاوم قد جاء نتيجة للحماية التي وفرها ذلك الصنف المقاوم للمحاصيل التي زرعت بعده بعام أو حتى عامين.

هناك اهتمام متزايد لتطوير واستخدام المحاصيل غير الاقتصادية Non-cash crops في نظم الإنتاج لخفض مستويات كثافة النيماتودا في التربة. ومن هذه المحاصيل ؛ محاصيل الغطاء Cover crops، والمحاصيل الصائدة Trap crops، وهي محاصيل تستخدم لخفض الكثافة العددية للنيماتودا في التربة قبل زراعة المحصول الاقتصادي Cash crop. ولكن هناك أيضاً بعض التحديات التي تستوجب الاعتبار مثل: كيفية استخدام المحاصيل داخل إطار المنظومة الزراعية أولاً، ثم كيفية تسويقها ثانياً (Noe, 1998). وبرغم ذلك، فإن أسس استخدام محاصيل الغطاء والمحاصيل الصائدة تعد من الأسس البسيطة. ففي الحالتين، تواجه النيماتودا نباتات مقاومة تفرز إفرازات تنشطها وتجعلها تخترق جذورها، ولكنها لا تسمح بتكاثرها داخل هذه الجذور. ويعد تطوير وتحسين محاصيل الغطاء والمحاصيل الصائدة في برامج التربية أمراً هاماً وهدفاً منشوداً ذا شأن، وذلك في ضوء الطلب المتزايد لإيجاد بدائل للمكافحة الكيمائية التقليدية. وفي برامجنا، تم توجيه الجهود إلى تطوير أصناف اللوبيا كمحاصيل غطاء تمتلك قاعدة عريضة من المقاومة تجاه نيماتودا تعقد الجذور بالإضافة إلى مقاومتها أيضاً لبعض الآفات الحشرية والأمراض النباتية، وتحملها للحرارة المرتفعة، وإنتاجها لكتلة حيوية نباتية جيدة يمكنها أن تفيد التربة وتحسن حالتها وترفع خصوبتها.

وبخلاف تلك الأمثلة السابق ذكرها من المقاومة، حيث يكون كل نبات بذاته مقاوماً للنيماتودا، نجد أن هناك محاصيل أخرى مثل البرسيم الحجازي تتميز بكونها مفتوحة التلقيح، وتنتقل حبوب لقاحها بواسطة الحشرات، ومن ثمَ تتميز بدرجة عالية من تباين الزيجوت Heterozygosity. ومن ثم، كانت الأصناف التي تم اختيارها لمقاومة نيماتودا السيقان والأبصال *Ditylenchus dipsaci* ونيماتودا تعقد الجذور *M. hapla*، و*M. incognita* تحتوي على خليط من نباتات مقاومة وأخرى قابلة للإصابة بنسب مختلفة، حيث كانت نسبة النباتات المقاومة تتراوح بين ٢٠ و٩٨٪ (Cook and Evans, 1987 ؛ Peaden *et al*., 1976 ؛ Lundin, 1969). وفي مثل هذه العشائر النباتية متباينة الزيجوت، يعود تحسن نمو النبات وارتفاع إنتاجيته بشكل رئيسي إلى وجود نسبة عالية من النباتات السليمة التي لم تتضرر بوجود النيماتودا، وكذلك طول بقاء هذه النباتات في التربة. ولكن ذلك قد يتطلب برامج تربية مختلفة. وسنجد أن تأثير هذا الخليط من النباتات – المحتوي على صفات المقاومة والقابلية للإصابة – على الكثافة العددية للنيماتودا سوف يعكس نسبة وجود صفة المقاومة في هذه النباتات. وفي البساتين المستديمة لأشجار الفاكهة والكروم والجوزيات (على سبيل المثال: الموالح، والعنب، والبرقوق، والجوز)، تم إنجاز برامج تطوير ناجحة لأصناف وأصول مقاومة أو متحملة لعدد من المجاميع النيماتودية (Nyczepir and Becker, 1998 ؛ Cook and Evans, 1987). وبالنسبة لتلك المحاصيل، يكون رفع إنتاجية المحصول، وطول عمر الأشجار في الأرض هدفاً رئيسياً لإدخال صفة المقاومة والتحمل (Nyczepir and Becker, 1998).

ثبات صفة المقاومة والشراسة الإمراضية للنيماتودا

Resistance Durability and Nematode Virulence

أثبت الاعتماد على جين المقاومة المفرد السائد نجاحه الملوحظ في برامج التربية، على الرغم من الجدل حول ثباته تحت ظروف الضغط الانتخابي للنيماتودا نحو صفة الشراسة الإمراضية، فقد ظهرت بعض العشائر النيماتودية التي تمكنت من كسر صفة المقاومة في النباتات تجاه النيماتودا في بعض الحالات (Roberts *et al.*, 1998). وقد يمثل ذلك تحدياً للبرامج الزراعية التي تعتمد على صفة المقاومة في إدارة النيماتودا. وسوف نورد فيما يلي بعض الأمثلة التي توضح بعض التحديات التي تواجه الأصناف والأصول المقاومة.

قد تظهر بعض المشاكل على مستوى النوع والجنس النباتي لأن صفة المقاومة قد تغير التأثير النسبي للنيماتودا في المجتمع متعدد الأنواع. فعلى سبيل المثال، نجد أن أصناف أشجار الفاكهة أو الأصول المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne* spp. التي لا يتأثر محصولها نتيجة للإصابة، هي أصناف أو أصول قابلة للإصابة بأنواع أخرى من النيماتودا تنتمي إلى أجناس مختلفة مثل: نيماتودا التقرح *Pratylenchus*، أو النيماتودا الخنجرية *Xiphinema*، أو النيماتودا الحلزونية *Helicotylenchus*، أو النيماتودا الحلقية *Criconemella* (Nyczepir and Becker, 1998). وقد يؤدي انخفاض التلوث بنيماتودا تعقد الجذور في التربة إلى تشجيع نوع أو أكثر من النيماتودا المتطفلة على النباتات حتى تصل أعدادها إلى مستويات مدمرة. وقد ينتج عن المقاومة لنوع واحد فقط من بين نوعين أو أكثر من أنواع النيماتودا الضارة للنبات التي توجد معاً في التربة ميزة تنافسية لنوع نيماتودي معين من هذه الأنواع لا تؤثر فيه صفة المقاومة. فعلى سبيل المثال، وجد أن زراعة صنف بطاطس يحتوي الجين *H1* المقاوم لنوع نيماتودا حوصلات البطاطس *Globodera rostochiensis* وغير المقاوم للنوع الآخر من نيماتودا حوصلات البطاطس *G. pallida* قد أدى إلى زيادة وجود يرقات نيماتودا النوع *G. pallida* مما أدى إلى زيادة ضررها على نباتات البطاطس (Cook and Evans, 1987).

قد يحدث الانتخاب للأشكال المختلفة داخل النوع الواحد (السلالات، أو الطرز الإمراضية، أو الطرز الأحيائية) التي توجد فعلياً في العشائر الحقلية الموجودة، أو من خلال الطفرات، أو التبادل الكروموسومي Recombination، أو أي شكل آخر من أشكال العمليات الوراثية. والنمط الذي يظهرمن خلال الاستخدام طويل الأجل لصفة المقاومة والتجريب هو أن بعض العشائر النيماتودية تكون أصلاً متباينة الزيجوت بالنسبة لعوامل الشراسة الإمراضية، ومن ثم تتضاعف الأنواع القادرة على كسر صفة المقاومة في النباتات المقاومة سريعاً بعد فترة من زراعة هذه النباتات، بينما نجد أن هناك عشائر نيماتودية أخرى تفقد صفة الشراسة الإمراضية ولا يحدث فيها أي مظهر من مظاهر الانتخاب (Roberts *et al.*, 1998). ووجود الأفراد ذات الشراسة الإمراضية بتكرار نسبي أكبر في

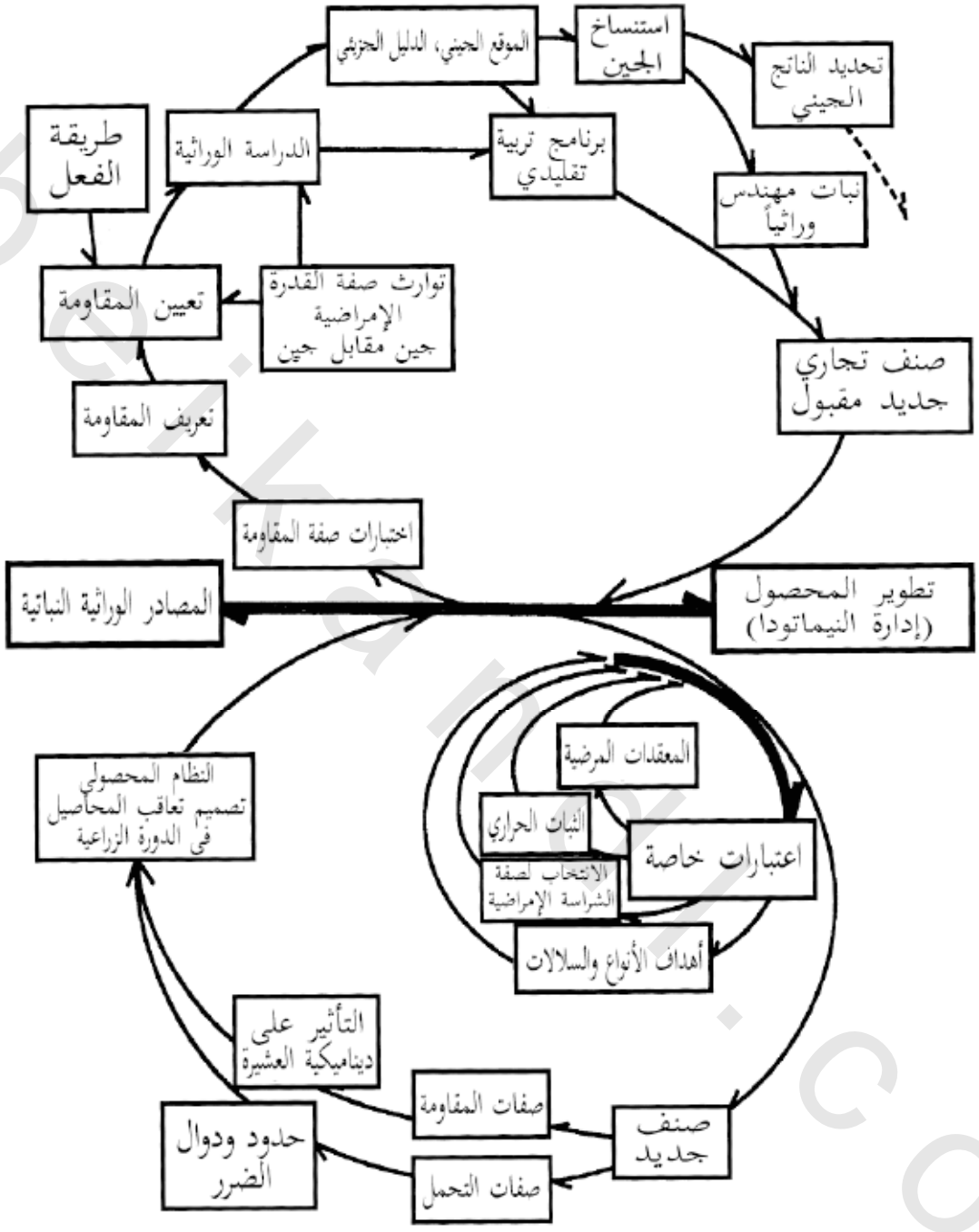
عشائر النيماتودا الموجودة بالفعل في الحقول، حتى تلك العشائر التي تتعرض لأية ضغوط انتخابية بفعل زراعة أصناف مقاومة، يدل على أن مميزات الحفاظ على حالة الشراسة الإمراضية في النيماتودا تفوق كل شيء آخر. وقد تحتوي أفراد النيماتودا على ترتيب من جينات الشراسة الإمراضية في توافيق مختلفة وفق المصادر المختلفة أيضاً من المقاومة في النباتات. وذلك كما في حالة نيماتودا حوصلات فول الصويا *H. glycines* وأصناف فول الصويا (Riggs and Schmitt, 1988). وقد ساعدت التقارير حول عشائر نيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne* spp. التي تمتلك صفة الشراسة الإمراضية على نباتات الطماطم التي تحتوي على الجين المقاوم *Mi* (Kaloshian *et al.*, 1996؛ Tzortzakakis *et al.*, 1998) في تعريف جينات إضافية أخرى لها القدرة على مقاومة هذه العشائر المرضية. ولازالت الجهود تبذل لنقل هذه الجينات الجديدة إلى أصناف الطماطم (Roberts *et al.*, 1998). وهناك حالة أخرى مماثلة لذلك في اللوبيا التي يتم تربيتها لإنتاج حبوب اللوبيا الجافة، حيث تركز الجهود الحالية على تربية أصناف تمتلك قاعدة عريضة من المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور باستخدام جينين اثنين (Ehlers *et al.*, 2000).

الملخص

Summary

تعد التربية لصفة المقاومة والتحمل في النباتات تجاه النيماتودا المتطفلة على النباتات ذات قيمة هامة وعالية في برامج إدارة الآفات النيماتودية في جميع أنحاء العالم. ويقدم الشكل التخطيطي رقم (٢,٦) محاولات لتحديد المكونات والمعلومات الأساسية المطلوبة لتربية محاصيل مقاومة ومتحملة للنيماتودا. وترتكز الاعتبارات التي تمت الإشارة إليها في هذا المخطط على الحاجة إلى طرق مناسبة لتقييم صفتي المقاومة والتحمل في النباتات تجاه النيماتودا. وليس هناك شك في أن القيمة الاعتبارية للمصادر الوراثية من الصفات المفيدة في النباتات بالنسبة لبرامج التربية التي يمكن استخدامها جنباً إلى جنب مع الطرق الحديثة للهندسة الوراثية الأحيائية لإنتاج أصناف مقاومة. وقد هدف هذا الفصل إلى تشجيع برامج التربية الناجحة في مجال المقاومة والتحمل للوصول إلى تلك المصادر والاستفادة منها.

obeikandi.com



الشكل رقم (٢,٦). شكل تخطيطي يعبر عن استخدام المصادر الوراثية النباتية في تطوير صفة المقاومة أو التحمل في الأصناف النباتية للنيماتودا من أجل تحسين المحاصيل، وإبراز المكونات البحثية النيماتودية، والمتطلبات المعلوماتية (Roberts, 1992).

المراجع

References

Barker, K.R. (1993) Resistance/tolerance and related concepts/terminology in plant nematology. *Plant Disease* 77, 111-113.

Barker, K.R., Hussey, R.S., Krusberg, L.R., Bird, G.W., Dunn, R.A., Ferris, V.R., Freckman, D.W., Gabriel, C.J., Grewal, P.S., MacGuidwin, A.E., Riddle, D.L., Roberts, P.A. and Schmitt, D.P. (1994) Plant and soil nematodes: societal impact and focus for the future. *Journal of Nematology* 26, 127-137.

Boiteux, L.S., Belter, J.G., Roberts, P.A. and Simon, P.W. (2000) RAPD linkage map of the genomic region encompassing the root-knot nematode (*Meloidogyne javanica*) resistance locus in carrot. *Theoretical and Applied Genetics* 100, 439-446.

Cook, R. (1991) Resistance in plant to cyst and root-knot nematodes. *Agricultural Zoology Reviews* 4, 213-240.

Cook, R. and Evans. K. (1987) Resistance and tolerance. In: Brown, R.H. and Kerry, B. R. (eds) *Principles and Practices of Nematode Control in Crops*. Academic Press, New York, pp. 179-231.

Davis, E.L., Hussey, R.S., Baum, T.J., Bakker, J., Schots, A., Rosso, T.J. and Abad, P. (2000) Nematode parasitism genes. *Annual Review of Phytopathology* 38, 365-396.

Duncan, L.W. and Noling, J.W. (1998) Agricultural sustainability and nematode integrated pest management. In: Barker, K.R., Pederson, G. A. and Windham, G.L. and Windham, G.L. (eds) *Plant-Nematode Interactions*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, pp. 251-287.

Ehlers, J.D., Matthews, W.C., Hall, A.B. and Roberts, P.A. (2000) Inheritance of a broad-based form of root-knot nematode resistance in cowpea. *Crop Science* 40, 611-618.

Evans, K. and Franco, J. (1979) Tolerance to cyst-nematode attack in commercial potato cultivars and some possible mechanisms for its operation. *Nematologica* 25, 153-162.

Evans, K. and Haydock, P.P.J. (1990) A review of tolerance by potato plants of cyst-nematode attack, with consideration of what factors may confer tolerance and methods of assaying and improving it in crops. *Annals of Applied Biology* 117, 703-740

Ferris, H. (1985) Density-dependent nematode seasonal multiplication rates and overwinter survivorship: a critical point model. *Journal of Nematology* 17, 93-100.

Harris, A.R. (1983) Resistance of some *Vitis* rootstocks to *Xiphinema index*. *Journal of Nematology* 15, 405-409.

Jones, F.G.W. (1985) Modeling mutagenic resistance to potato cyst-nematodes. *OEPP/EPPO Bulletin* 15, 155-166.

Kaloshian, I., Williamson, V.M., Miyao, G., Lawn, D.A. and Westerdahl, B.B. (1996) 'Resistance-breaking' nematodes identified in California tomatoes. *California Agriculture* 50, 18-19.

Litz, R.E. (1986) Germplasm modification and its potential for finding new sources of resistance to diseases. *Journal of Nematology* 18, 18-22.

Lundin, P. (1969) Breeding of lucerne for resistance to stem nematode and Verticillium wilt. *Sveriges Utsadesforening Tidskrift* 79 (Suppl.), 133-139.

McKenry, M.V. and Roberts, P.A. (1985) *Phytonematology Study Guide*. Publication 4405, University of California Press, Oakland.

McSorley, R. (1998) Population dynamics. In: Barker, K.R., Pederson, G.A. and Windham, G.L. (eds) *Plant-Nematode Interactions*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, pp. 109-133.

Meredith, C.P., Lider, L.A., Raski, D.J. and Ferrari, N.R. (1982) Inheritance of tolerance to *Xiphinema index* in *Vitis* species. *American Journal of Enology and Viticulture* 33, 154-158.

Milligan, S.B., Bodeau, J., Yaghoobi, J., Kaloshian, I. and Williamson, V. M. (1998) The root-knot resistance gene *Mi* from tomato is a member of the leucine-zipper, nucleotide binding, leucine rich-repeat family of plant genes. *Plant Cell* 10, 1307-1319.

Noe, J.P. (1998) Crop and nematode management systems. In: Barker, K.R., Pederson, G.A. and Windham, G.L. (eds) *Plant-Nematode Interactions*. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, pp. 159-171.

Nyczepir, A.P. and Becker, J.O. (1998) Fruit and citrus trees. In: Barker, K.R., Pederson, G.A. and Windham, G.L. (eds) *Plant-Nematode Interactions*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, pp. 637-684.

Ogallo, J.L., Goodell, P.B., Eckert, J.W. and Roberts, P.A. (1999) Management of root-knot nematodes with resistant cotton cv. NemX. *Crop Science* 39, 418-421.

Omwega, C.O. and Roberts, P.A. (1992) Inheritance of resistance to *Meloidogyne* spp. in common bean and its genetic basis of its sensitivity to temperature. *Theoretical and Applied Genetics* 83, 720-726.

Opperman, C.H. and Conkling, M.A. (1998) Bioengineering resistance to plant-parasitic nematodes. In: Barker, K.R., Pederson, G.A. and Windham, G.L. (eds) *Plant-Nematode Interactions*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, pp. 239-250.

Peaden, R.N., Hunt, O.J., Fulkner, L.R., Griffin, G.D., Jensen, H.J. and Stanford, E. H. (1976) Registration of multiple-pest resistant alfalfa germplasm. *Crop Science* 16, 125-126.

Phillips, M.S. and Trudgill, D.L. (1983) Variations in the ability of *Globodera pallida* to produce females on potato clones bred from *Solanum vernei* or *S. tuberosum* ssp. *andigena* CP 2802. *Nematologica* 29, 217-226.

Riggs, R.D. and Schmitt, D.P. (1988) Complete characterization of the race scheme for *Heterodera glycines*. *Journal of Nematology* 20, 392-395.

Roberts, P.A. (1982) Plant resistance in nematode pest management. *Journal of Nematology* 14, 24-33.

Roberts, P.A. (1992) Current status of the availability, development, and use of host plant resistance to nematodes. *Journal of Nematology* 24, 213-227.

Roberts, PA. (1993) The future of nematology: integration of new and improved management strategies. *Journal of Nematology* 25, 383-394.

Roberts, P.A. (1995) Conceptual and practical aspects of variability in root-knot nematodes related to host plant resistance. *Annual Review of Phytopathology* 33, 199-221.

Roberts, P.A. (1997) Nematodes. In: *Integrated Pest Management for Cotton in the Western Region of the United States*, 2nd ed. University of California Publ. No. 3305, pp. 91-96.

Roberts, P.A., May, D. (1986) *Meloidogyne incognita* resistance characteristics in tomato genotypes developed for processing. *Journal of Nematology* 18, 353-359.

Roberts, P.A., Matthews, W.C. and Veremis, J.C. (1998) Genetic mechanisms of host-plant resistance to nematodes. In: Barker, K.R., Pederson, G.A. and Windham, G.L. (eds) *Plant-Nematode Interactions*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, pp. 209-238.

Sasser, J.N. and Kirby, M.F. (1979) *Crop Cultivars Resistant to Root-knot Nematodes, Meloidogyne Species, with information on Seed Sources*. North Carolina State University, Raleigh, North Carloina.

Sasser, J.N., Carter, C.C. and Hartman, K.M. (1984) *Standardization of Host Suitability Studies and Reporting of Resistance to Root-knot Nematodes*. North Carolina State University, Raleigh, and United States Agency for International Development.

Seinhorst, J.W. (1965) The relationship between nematode density and damage to plants. *Nematologica* 11, 137-154.

Shaner, G., Lacy, G.H, Stronberg, E.L., Barker, K.R. and Pirone, T.P. (1992) Nomenclature and concepts of pathogenicity and virulence. *Annual Review of Phytopathology* 30, 47-66.

Sidhu, G.S. and Webster, J.M. (1981) The genetics of plant-nematode parasitic systems. *The Botanical Review* 47, 387-419.

Simmonds, N.W. (1985) A plant breeder's perspective of durable resistance. *FAO Plant Protection Bulletin* 33, 13-17.

Simon, P.W., Matthews, W.C. and Roberts, P.A. (2000) Evidence for a simply inherited dominant resistance to *Meloidogyne javanica* in carrot. *Theoretical and Applied Genetics* 100, 735-742.

Stone, A.R. (1985) Co-evolution of potato cyst nematodes and their hosts: implications for pathotypes and resistance. *OEPP/EPPO Bulletin* 15, 131-137.

Tellhelm, E. and Stelter, H. (1984) Mutability of the character nematode resistance in potato. *Archiv fur Zuchtungsforschung* 14, 423-426.

Triantaphyllou, A.C. (1987) Genetics of nematode parasitism on plants. In:Veech, N.J.A. and Dickson, D.W. (eds) *Vistas on Nematology*. Society of Nematologists, Hyattsville, Maryland, pp. 354-363.

Trudgill, D.L. (1991) Resistance to and tolerance of plant parasitic nematodes in plants. *Annual Review of Phytopathology* 29, 167-192.

Tzortzakakis, E.A., Trudgill, D.L. and Phillips, M. (1998) Evidence for a dosage effect of *Mi* gene on partially virulent isolates of *Meloidogyne javanica*. *Journal of Nematology* 30, 76-80.

Van der Beek, J.G., Maas, P.W.T., Janssen, G.J.W., Zijlstra, C. and van Silfhout, C.H. (1999) A pathotype system to describe intraspecific variation in pathogenicity of *Meloidogyne chitwoodi*. *Journal of Nematology* 31(4), 386-392.

Vanderplank, J.E. (1978) *Genetic and Molecular Basis of Plant Pathogenesis*. Springer Verlag, Berlin.

Veremis, J.C. and Roberts, P.A. (2000) Diversity of heat-stable resistance to *Meloidogyne* in Maranon races of *Lycopersicon peruvianum* complex. *Euphytica* 111, 9-16.

Veremis, J.C., van Heusden, A.W. and Roberts, P.A. (1999) Mapping a novel of heat-stable resistance to *Meloidogyne* in *Lycopersicon peruvianum*. *Theoretical and Applied Genetics* 98, 274-280.

Wallace, H.R. (1987) A perception of tolerance. *Nematologica* 33, 419-432.

Williamson, V.M., Ho, J.Y., Wu, F.F., Miller, N. and Kaloshian, I. (1994) A PCR-based-marker tightly linked to the nematode resistance gene, *Mi*, in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* 87, 757-763.

Young, L.D. (1998) Breeding for nematode resistance. In: Barker, K.R., Pederson, G.A. and Windham, G.L. (eds) *Plant-Nematode Interactions*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, pp. 187-207.

obeikandl.com