

الفصل الرابع

طرائق إنتقال أمراض النبات الفيروسية والعوامل المؤثرة في وبائيتها

الدسوقي أبو اليزيد عمار¹ وهاني محمد شتا¹

(1) قسم الحشرات الاقتصادية والمبيدات، كلية الزراعة، جامعة القاهرة، الجيزة، مصر؛

(2) أستاذ زائر بجامعة ولاية أوهايو بالولايات المتحدة.

المحتويات

1. المقدمة

2. إنتقال فيروسات النبات بواسطة الحشرات والحلم والنيماطودا والفطريات
- 1.2. تعريفات هامة في عملية نقل الفيروسات بواسطة الحشرات ومفصليات الأرجل الأخرى
- 2.2. طرائق نقل الحشرات الثاقبة الماصة لفيروسات النبات
 - 1.2.2. نقل الفيروسات بالطريقة غير الباقية/غير المثابرة
 - 1.1.2.2. دور البروتينات المساعدة في عملية النقل
 - 2.1.2.2. دور الغطاء البروتيني للفيروس في عملية النقل
 - 2.2.2. نقل الفيروسات بالطريقة شبه الباقية/شبه المثابرة
 - 3.2.2. نقل الفيروسات بالطريقة الباقية/المثابرة
 - 1.3.2.2. نقل الفيروسات الدوارة (غير المتكاثرة)
 - 2.3.2.2. نقل الفيروسات المتكاثرة
 - 3.2. عوامل التخصص وحواجز الإنتقال في الفيروسات الباقية المتكاثرة
 - 4.2. تأثير فيروسات النبات على الحشرات الناقلة لها
 - 5.2. إنتقال الفيروسات بواسطة أنواع البق الدقيقي
 - 6.2. إنتقال الفيروسات بواسطة أنواع بق النبات
 - 7.2. إنتقال الفيروسات بواسطة حشرات التريبس
 - 8.2. إنتقال الفيروسات بواسطة الخنافس وبعض الحشرات القارضة الأخرى
 - 9.2. إنتقال الفيروسات بواسطة الحشرات الملقحة
 - 10.2. إنتقال فيروسات النبات بواسطة الحلم (الأكاروسات)
 - 11.2. إنتقال فيروسات النبات بواسطة الديدان الخيطية (النيماطودا)
 - 12.2. إنتقال فيروسات النبات بواسطة الفطريات
 - 13.2. أهمية دراسة طرائق إنتقال فيروسات النبات والأنواع الناقلة لها في دراسة وبائية وإنتشار تلك الفيروسات
 - 14.2. علاقة الحشرات ببعض أمراض النبات التي تتشابه أعراضها مع أعراض الأمراض الفيروسية
 - 1.14.2. الأمراض المسببة عن السبوروبلازما والفيتوبلازما
 - 2.14.2. أنواع البكتيريا الحقيقية القاطنة لنسيج اللحاء في النبات
 - 3.14.2. أنواع البكتيريا الحقيقية القاطنة لنسيج الخشب في النبات
 - 4.14.2. بعض أمراض النبات الناتجة عن تغذية نطاطات الأوراق ونطاطات النبات

3. الطرائق الأخرى لإنتقال الفيروسات من نبات لآخر
 - 1.3. الإنتقال الميكانيكي
 - 2.3. الإنتقال غير الحيوي في التربة
 - 3.3. الإنتقال خلال البذور
 - 4.3. الإنتقال خلال حبوب اللقاح
 - 5.3. الإنتقال خلال الإكثار الخضري
 - 6.3. الإنتقال بالتطعيم
 - 7.3. الإنتقال بواسطة النباتات المتطفلة
4. وبائية وانتشار الأمراض الفيروسية والعوامل المؤثرة فيهما
 - 1.4. العوامل الحيوية
 - 1.1.4. الثبات الفيزيائي للفيروسات والتركيزات التي يمكن الوصول لها
 - 2.1.4. معدل التحرك والتوزع في النباتات العائلة
 - 3.1.4. الشدة المرضية
 - 4.1.4. الطفور وانتخاب السلالات
 - 5.1.4. المدى العائلي للفيروسات النباتية
 - 6.1.4. إنتشار الفيروسات
 - 7.1.4. العمليات الزراعية
 - 2.4. العوامل الفيزيائية
 - 1.2.4. الأمطار
 - 2.2.4. الرياح
 - 3.2.4. درجة حرارة الهواء
 - 4.2.4. التربة
 - 5.2.4. التغيرات الموسمية في الطقس وتطور الأوبئة
 - 3.4. البقاء خلال الدورات الموسمية
 - 4.4. التنبؤ بالأمراض الفيروسية
 - 1.4.4. مراقبة تطور الأمراض الفيروسية
 - 2.4.4. النماذج الرياضية
 - 5.4. استخدام المعلومات المتاحة عن طرائق إنتشار وبائية الأمراض الفيروسية في تصميم برامج فعالة لمكافحةها
5. المراجع

1. المقدمة

قد تستطيع بعض فيروسات النبات أن تبقى مئات السنين داخل الأشجار المعمرة، ولكن كونها عموماً إجبارية التطفل فإن فيروسات النبات تعتمد عادة في بقائها وإنتشارها على الإنتقال من عائل إلى آخر سواء بالتكاثر الخضري، أو بواسطة الآلات الزراعية المستخدمة في التقليم والحصاد، أو داخل أو على سطح بعض الكائنات الأخرى كالحشرات ومفصليات الأرجل الأخرى والفطريات والديدان الخيطية/النيماطودا وغيرها (الجدولين 1 و 2). وتعتبر دراسة طرائق إنتقال الفيروسات من عائل نباتي لآخر هامة جداً من الناحيتين العلمية والاقتصادية للأسباب التالية:

- 1) لا يمكن عادة إثبات أن مرضاً ما مسبب عن فيروس معين إلا إذا تم نقل هذا الفيروس من نبات إلى آخر بوسيلة معينة ونتجت عن ذلك أعراض مشابهة لأعراض المرض الأصلي على النبات المنقول منه.
- 2) لا يعتبر أي من الفيروسات هاماً من الناحية الاقتصادية إلا إذا كان باستطاعته الإنتقال في الطبيعة من نبات مصاب إلى نباتات أخرى بسرعة نسبية خلال موسم زراعة المحصول.
- 3) تعتبر معرفة طريقة إنتقال المرض الفيروسي من نبات إلى آخر في الطبيعة هامة جداً في وضع برنامج ناجح لمكافحة ذلك المرض.
- 4) تعتبر العلاقات القائمة بين فيروسات النبات ونواقلها الحشرية أو النيماتودية أو الفطرية هامة وشيقة من الناحية العلمية كما أنها تساعد كثيراً في تخطيط برامج فعالة لمكافحة تلك الفيروسات كما سنبين بالتفصيل في هذا الفصل.
- 5) يساهم كثير من العوامل البيولوجية والفيزيائية في إنتشار كل من الفيروسات ونواقلها الحشرية وغيرها مما يؤثر في نشأة وتطور الأوبئة الناتجة عن تلك الفيروسات.

ويتناول هذا الفصل بشيء من التفصيل الطرائق المختلفة لإنتقال فيروسات النبات، والعلاقات القائمة بينها وبين الكائنات الناقلة لها، وأخيراً العوامل التي تؤثر في إنتشار وحدث الأوبئة الناجمة عن أمراض النبات الفيروسية.

وحيث أن بعض الأمراض الأخرى الناتجة عن الإصابة بأنواع البكتيريا القاطنة للحاء النبات، مثل الاسبيروبلازما والفيوتوبلازما، أو الناجمة عن تغذية الحشرات الناقبة الماصة ذاتها قد تشابه في أعراضها وفي علاقتها بالحشرات الأمراض الفيروسية، فسوف نتناول تلك الأمراض باختصار شديد لبيان الفروق الهامة بينها وبين الأمراض الفيروسية حتى لا يحدث خلط بينهما.

وقد اعتمدنا في تغطية موضوعات هذا الفصل أساساً على بعض البحوث المرجعية التي يمكن للقارئ الرجوع إليها للاستزادة منها أو لمعرفة المراجع الأصلية التي لم تذكر جميعها هنا للإختصار، ومن تلك البحوث المرجعية نذكر Ammar, 1994؛ Ammar & Nault, 2002؛ Gildow, 1991؛ Raccah *et al.*, 2001؛ Purcell & Nault, 1991؛ Nault, 1997؛ Hull, 2002؛ Gray & Gildow, 2003.

وحيث أن هذا الفصل يتضمن المبادئ الأساسية لنقل وإنتشار ووبائية فيروسات النبات عموماً، فقد اضطررنا لاستخدام أمثلة عامة قد تشمل كثيراً من الفيروسات التي لم تسجل (بعد) في عالمنا العربي. ويبين جدول 3 الأسماء العربية والإنجليزية والمختصرة والوضع التقسيمي للفيروسات التي دُكرت في هذا الفصل، ولذا فسوف نكتفي فيما يلي بذكر الأسماء المختصرة لبعض الفيروسات.

جدول 1. المجموعات المختلفة من فيروسات النبات التي تنقلها حشرات تحت رتبة متجانسة الأجنحة (Homoptera) مع طريقة نقل كل منها وعدد الأنواع المعروفة الناقلة لها (مُحَوَّر عن Nault, 1997).

مجموعة Auchnorrhyncha			مجموعة Sternorrhyncha			طريقة النقل/ أجناس الفيروسات
نشاطات الأشجار	نشاطات النبات	نشاطات الأوراق	البق الدقيقي	الذباب الأبيض	المنّ	
غير الباقية/غير المتأثرة						
-	-	-	-	-	1	Alfamovirus
-	-	-	-	2	53	Carlavirus
-	-	-	-	-	3	Cucumovirus
-	-	-	-	-	4	Fabavirus
-	-	-	-	-	2	Potexvirus
-	-	-	-	1	145	Potyvirus
شبه الباقية/شبه المتأثرة						
-	-	1	5	-	1	Badanavirus
-	-	-	-	-	9	Caulimovirus
-	-	-	3	5	10	Closterovirus
-	-	-	-	-	3	Sequivirus
-	-	2	-	-	1	Waikavirus
-	-	-	2	-	1	Trichovirus
الباقية/المتأثرة (غير متكاثرة)						
-	-	10	-	-	-	Geminivirus (I)
1	-	4	-	-	-	Geminivirus (II)
-	-	-	-	33	-	Geminivirus (III)
-	-	-	-	-	1	Enamovirus
-	-	-	-	-	22	Luteovirus
-	-	-	-	-	9	Umbravirus
-	-	-	-	-	1	Sobemovirus
الباقية/المتأثرة (متكاثرة)						
-	2	2	-	-	3	Cytorhabdovirus
-	-	1	-	-	2	Nucleorhabdovirus
-	6	5	-	-	4	Rhabdovirus
-	-	3	-	-	-	Phytoreovirus
-	5	-	-	-	-	Fijivirus
-	2	-	-	-	-	Oryzavirus
-	-	3	-	-	-	Marafivirus
-	6	1	-	-	-	Tenuivirus
1	21	32	10	41	275	المجموع

جدول 2. فيروسات النبات التي تنقلها حشرات أخرى (من غير تحت رتبة متجانسة الأجنحة المذكورة في جدول 1) بالإضافة إلى الحلم والنيماطودا والفطريات (مُحَوَّر عن Nault, 1997)

جنس وفصيلة الفيروسات المنقولة		المجموعات الحشرية الناقلة
إسم الفصيلة/العائلة	إسم الجنس	
غير محددة	<i>Sobemovirus</i>	بق النبات من فصيلة Miridae
<i>Bromoviridae</i>	<i>Ilarvirus</i>	التريس (Thysanoptera)
<i>Bunyaviridae</i>	<i>Tospovirus</i>	
<i>Bromoviridae</i>	<i>Bromovirus</i>	الخنافس (Coleoptera)
<i>Tombusviridae</i>	<i>Carmovirus</i>	
<i>Comoviridae</i>	<i>Comovirus</i>	
<i>Tombusviridae</i>	<i>Machlomovirus</i>	
غير محددة	<i>Sobemovirus</i>	
<i>Tymoviridae</i>	<i>Tymovirus</i>	
<i>Potyviridae</i>	<i>Rymovirus</i>	
<i>Comoviridae</i>	<i>Nepovirus</i>	الحلم (Acarina)
غير محددة	<i>Tobravirus</i>	النيماطودا (Nematoda)
<i>Potyviridae</i>	<i>Bymovirus</i>	
<i>Tombusviridae</i>	<i>Carmovirus</i>	الفطريات (Fungi)
<i>Tombusviridae</i>	<i>Dianthovirus</i>	
<i>Furoviridae</i>	<i>Furovirus</i>	
<i>Tombusviridae</i>	<i>Necrovirus</i>	
<i>Tombusviridae</i>	<i>Tombusvirus</i>	
<i>Tombusviridae</i>	<i>Tombusvirus</i>	

2. إنتقال فيروسات النبات بواسطة الحشرات والحلم والنيماطودا والفطريات

تعتبر الحشرات وبعض الكائنات الأخرى أهم الوسائل الطبيعية لإنتقال الفيروسات من نبات مصاب إلى آخر سليم، فبين أكثر من 700 نوع معروف من الفيروسات التي تصيب النباتات، ينقل 69% منها بواسطة الحشرات والحلم والنيماطودا والفطريات (الجدولين 1 و 2). وتحتوي رتبة نصفية الأجنحة (Hemiptera)، وخاصة تحت رتبة متجانسة الأجنحة (Homoptera)، والخنافس (غمدية الأجنحة Coleoptera) والتريس (Thysanoptera) على أغلب أنواع الحشرات التي تنقل الفيروسات للنبات. ومن المعروف أن الفيروسات كائنات إجبارية التطفل، أي لا يمكنها التكاثر خارج الخلايا الحية. وتتميز رتبة نصفية الأجنحة التي تحتوي على أكبر عدد من الأنواع الناقلة بأنها ذات أجزاء فم ثاقبة ماصة (الشكلين 1 و 2) يمكنها اختراق خلايا النبات العائل لامتصاص العصارة منها دون إتلافها، وبالتالي يمكنها نقل الفيروس من خلايا النبات المصاب إلى خلايا النبات السليم أثناء عملية التغذية. وتحتوي فصيلة المنّ (Aphididae) على أكبر عدد من الحشرات الناقلة تتبع 19 جنساً وتتقل أكثر من 275 فيروساً للنبات، معظمها ينقل بطريقة غير باقية/غير مثابرة (non-persistent) كما سنبين فيما بعد، بينما ينقل الذباب الأبيض من فصيلة Aleyrodidae أكثر من 41 نوعاً من فيروسات النبات ينقل معظمها بواسطة نوع واحد أو

أنواع متقاربة من جنس *Bemisia*. وتنقل نطاطات الأوراق (leafhoppers) من فصيلة Cicadellidae أكثر من 32 فيروساً، كما تنقل نطاطات النبات (planthoppers) من فصيلة Delphacidae حوالي 23 فيروساً، بينما تنقل نطاطات الأشجار (treehoppers) من فصيلة Membracidae فيروساً واحداً هو تجعد القمة الكاذب في الطماطم/البنندورة (TPCTV). أما أنواع البق الدقيقي (Mealybugs) من فصيلة Pseudococcidae فتنتقل حوالي 10 أنواع من الفيروسات للنباتات (Nault, 1997).

1.2. تعريفات هامة في عملية نقل الفيروسات بواسطة الحشرات ومفصليات الأرجل الأخرى

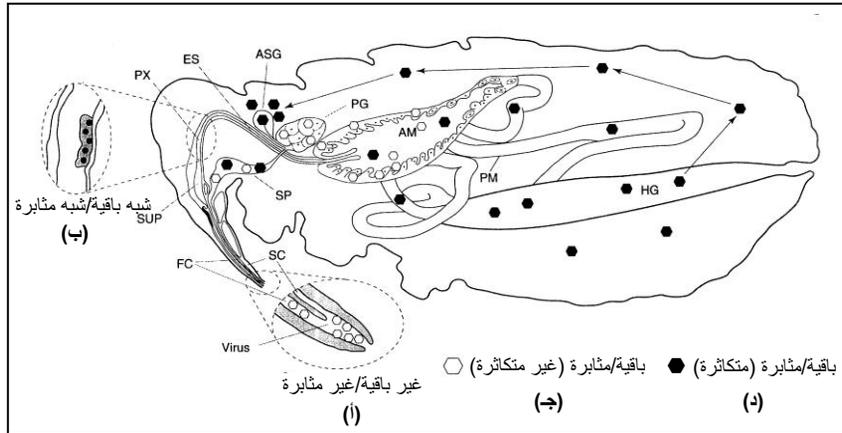
قبل أن نقسم عملية نقل فيروسات النبات بواسطة الحشرات ومفصليات الأرجل الأخرى إلى طرزها الأربعة، يهمن أن نعرف بعض الاصطلاحات الهامة المستخدمة في هذا المجال وأهمها ما يلي:

- أ. **فترة التغذية اللازمة للاكتساب (Acquisition feeding period):** هي أقصر فترة تغذية لازمة للحشرة أثناء وقوفها على نبات مصاب بالفيروس حتى يمكنها اكتساب هذا الفيروس ونقله بنجاح - فيما بعد - إلى نبات آخر.
- ب. **الفترة اللازمة للاكتساب (Acquisition access period):** فترة السماح للحشرة بالتواجد على نبات مصاب لتتغذى وتكتسب خلالها الفيروس، ويستخدم هذا التعبير في حالة صعوبة تحديد فترة التغذية ذاتها بدقة كافية.
- ج. **فترة تغذية الإلقاح (Inoculation feeding period):** هي أقصر فترة تغذية لازمة للحشرة أثناء وقوفها على نبات سليم حتى تستطيع القاحه بالفيروس الذي اكتسبته مسبقاً، وبالتالي تتمكن من إصابته بهذا الفيروس.
- د. **الفترة المسموحة للإلقاح (Inoculation access period):** هي الفترة التي يسمح بها للحشرة بالتواجد على النبات السليم ويتم خلالها القاح النبات بالفيروس.
- هـ. **فترة حضانة (أو كمون) الفيروس داخل الحشرة الناقلة (Incubation latent period):** هي أقصر فترة لازمة بعد انتهاء تغذية الاكتساب حتى تتمكن الحشرة من نقل الفيروس أو إلقاحه أثناء تغذيتها على نبات سليم. وتعتبر هذه الفترة لازمة أحياناً لمرور الفيروس أو تكاثره داخل جسم الحشرة، وذلك في حالة نقل الفيروس بالطريقة الباقية/المثابرة، ولكنها غير ضرورية في حالة نقل الفيروسات سواء بالطريقة غير الباقية/غير المثابرة أو شبه الباقية/شبه المثابرة.

و. فترة بقاء الفيروس داخل الحشرة الناقلة (Retention period) : وتعرف بأنها أطول فترة يمكن للحشرة فيها نقل الفيروس إلى نباتات سليمة سواء باستمرار أو بصفة متقطعة، وتتراوح تلك الفترة عادة من ثوان أو دقائق قليلة (في الفيروسات غير الباقية/غير المثابرة) إلى أيام أو أسابيع (في الفيروسات الباقية/المثابرة)، وقد تستمر طوال فترة حياة الحشرة خاصة في الفيروسات المتكاثرة.

2.2. طرائق نقل الحشرات الناقبة الماصة لفيروسات النبات

تقسم عملية نقل الحشرات الناقبة الماصة لفيروسات النبات إلى أربعة طرز (شكل 1) هي: أ) غير باقية/غير مثابرة، ب) شبه باقية/شبه مثابرة، ج) باقية/مثابرة دوارة (غير متكاثرة)، د) باقية/مثابرة متكاثرة.



شكل 1. يوضح الطرائق الأربعة لنقل فيروسات النبات بواسطة الحشرات الناقبة الماصة: (أ) الفيروسات "غير الباقية/غير المثابرة" ملتصقة بالكيوتيكول المبطن لقناة الغذاء (FC) داخل الفكوك الرمحية السفلية؛ (ب) الفيروسات "شبه الباقية/شبه المثابرة" ملتصقة بالكيوتيكول المبطن لأجزاء القناة الهضمية الأمامية كالبلعوم (PX) ومضخة الامتصاص (SUP)؛ (ج) الفيروسات "الباقية/المثابرة الدوارة" (غير المتكاثرة) التي تمر من القناة الهضمية الخلفية (HG) أو الوسطى (AM، PM) إلى تجويف الجسم ومنه عن طريق الدم إلى الغدد اللعابية الإضافية (ASG)؛ (د) الفيروسات "الباقية/المثابرة المتكاثرة" التي تمر من القناة الهضمية الوسطى (AM، PM) إلى تجويف الجسم ومنه إلى الغدد اللعابية الرئيسية (PG). (Gray & Rochon, 1999).

جدول 3. الأسماء العربية والإنجليزية والمختصرة والوضع التقسيمي للفيروسات التي ذكرت في هذا الفصل (مرتبة أبجدياً حسب الاسم الإنجليزي المختصر للفيروس)

العائلة/الفصيلة	الجنس	الاسم المختصر	الاسم العلمي	الاسم العربي
Geminiviridae	Begomovirus	ACMV	African cassava mosaic virus	فيروس موزاييك الكاسافا الأفريقي
Flexiviridae	Carlavirus	AHLV	American hop latent virus	فيروس حشيشة الدينار الأمريكي الكامن
Bromoviridae	Alfavirus	AMV	Alfalfa mosaic virus	فيروس موزاييك القصة/الجث/البرسيم الحجازي
Tymoviridae	Tymovirus	APLV	Andean potato latent virus	فيروس بطاطس/بطاطا الأندين الكامن
Comoviridae	Nepovirus	ArMV	Arabis mosaic virus	فيروس موزاييك الأرابيس
Sequiviridae	Waikavirus	AYV	Anthriscus yellows virus	فيروس اصفرار الأنترسكس
Geminiviridae	Curtovirus	BCTV	Beet curly top virus	فيروس تجعد قمة الشوندر السكري/البنجر
Rhabdoviridae	غير محدد	BLCV	Beet leaf curl virus	فيروس تجعد أوراق الشوندر السكري/البنجر
غير محددة	Benyvirus	BNYVV	Beet necrotic yellow vein virus	فيروس اصفرار وموت عروق الشوندر السكري/البنجر
Comoviridae	Comovirus	BPMV	Bean pod mottle virus	فيروس تبرقش قرون الفاصولياء
Closteroviridae	Crinivirus	BPYV	Beet pseudoyellows virus	فيروس الأصفرار الكاذب للشوندر السكري/البنجر
غير محددة	Hordeivirus	BSMV	Barley stripe mosaic virus	فيروس الموزاييك الشريطي للشعير
Luteoviridae	Luteovirus	BYDV-MAV	Barley yellow dwarf virus-MAV	فيروس اصفرار وتقرم الشعير-MAV
Luteoviridae		BYDVs	Barley yellow dwarf viruses	فيروسات اصفرار وتقرم الشعير
Potyviridae	Potyvirus	BYMV	Bean yellow mosaic virus	فيروس الموزاييك الأصفر للفاصولياء
Rhabdoviridae	Cytorhabdovirus	BYSMV	Barley yellow striate mosaic virus	فيروس اصفرار وموزاييك الشعير المخطط
Tombusviridae	Carmovirus	CarMV	Carnation mottle virus	فيروس تبرقش القرنفل
Tombusviridae	Tombusvirus	CIRV	Carnation Italian ringspot virus	فيروس التبقع الحلقي الإيطالي للقرنفل
Bromoviridae	Cucumovirus	CMV	Cucumber mosaic virus	فيروس موزاييك الخيار
Rhabdoviridae	غير محدد	CoRSV	Coffee ringspot virus	فيروس التبقع الحلقي للبن
Comoviridae	Nepovirus	CsGMV	Cassava green mottle virus	فيروس التبرقش الأخضر للكاسافا
Caulimoviridae	Badnavirus	CSSV	Cocoa swollen shoot virus	فيروس تورم الأفرع للكاكاو
Tombusviridae	Tombusvirus	CuNV	Cucumber necrosis virus	فيروس موت الخيار
Luteoviridae	Polerovirus	CYDV-RPV	Cereal yellow dwarf virus-RPV	فيروس اصفرار وتقرم الحبوب RPV -
غير محددة	Tenuivirus	EWSMV	European wheat striate mosaic virus	فيروس الموزاييك المخطط الأوروبي للقمح
Nanoviridae	Nanovirus	FBNYV	Faba bean necrotic yellows virus	فيروس الاصفرار الميت للبقول
Comoviridae	Nepovirus	GFLV	Grapevine fan leaf virus	فيروس الورقة المروحية للعنب/الكرمة
Closteroviridae	Closterovirus	GLRaV	Grapevine leafroll-associated virus	الفيروس المرافق لالتفاف أوراق العنب/الكرمة
غير محددة	Varicosavirus	LBVaV	Lettuce big-vein associated virus	الفيروس المرافق للعرق الكبير للخس
Potyviridae	Potyvirus	LMV	Lettuce mosaic virus	فيروس موزاييك الخس
Sequiviridae	Waikavirus	MCDV	Maize chlorotic dwarf virus	فيروس التقرم الشاحب في الذرة

تابع جدول 3.

العائلة/الفصيلة	الجنس	الاسم المختصر	الاسم العلمي	الاسم العربي
Potyviridae	Potyvirus	MDMV	Maize dwarf mosaic virus	فيروس موزايك وتقرم الذرة
Rhabdoviridae	Nucleorhabdovirus	MMV	Maize mosaic virus	فيروس موزايك الذرة
غير محددة	Tenuivirus	MSpV	Maize stripe virus	فيروس الذرة الشريطي
Geminiviridae	Mastrevirus	MSV	Maize streak virus	فيروس تخطط الذرة
Tymoviridae	Tymovirus	OkMV	Okra mosaic virus	فيروس موزايك البامياء
Luteoviridae	Polerovirus	PLRV	Potato leafroll virus	فيروس التفاف أوراق البطاطا/البطاطس
غير محددة	Pomovirus	PMTV	Potato mop-top virus	فيروس ممسحة قمة البطاطا/البطاطس
Closteroviridae	Ampelovirus	PMWaV	Pineapple mealybug wilt-associated virus	الفيروس المرافق لذبول الأناناس المنقول بالبق الدقيقي
Bromoviridae	Ilarvirus	PNRSV	Prunus necrotic ringspot virus	فيروس البقع الحلقية الميتة للخوخ/البرقوق
Flexiviridae	Potexvirus	PVX	Potato virus X	فيروس البطاطا/البطاطس X
Potyviridae	Potyvirus	PVY	Potato virus Y	فيروس البطاطا/البطاطس Y
Rhabdoviridae	Nucleorhabdovirus	PYDV	Potato yellow dwarf virus	فيروس التقزم الأصفر للبطاطا/البطاطس
Sequiviridae	Sequivirus	PYFV	Parsnip yellow fleck virus	فيروس النمش الأصفر للفت
غير محددة	Idaeovirus	RBDV	Raspberry bushy dwarf virus	فيروس التقزم الشجيري لتوت الأرض/العليق
Reoviridae	Phytoreovirus	RDV	Rice dwarf virus	فيروس تقزم الرز
Reoviridae	Phytoreovirus	RGDV	Rice gall dwarf virus	فيروس التقزم الدرني للرز
غير محددة	Tenuivirus	RHBV	Rice hoja blanca virus	فيروس هوبا بلانكا للرز
Comoviridae	Nepovirus	RpRSV	Raspberry ringspot virus	فيروس التبقع الحلقي لتوت الأرض/العليق
غير محددة	Tenuivirus	RSV	Rice stripe virus	فيروس الرز الشريطي
غير محددة	Sobemovirus	SBMV	Southern bean mosaic virus	فيروس موزايك الفاصولياء الجنوبي
Furoviridae	Furovirus	SBWMV	Soilborne wheat mosaic virus	فيروس موزايك القمح المحمول بالتربة
غير محددة	Umbravirus	SuCV	Sunflower crinkle virus	فيروس تجعد عباد الشمس
Comoviridae	Nepovirus	TBRV	Tomato black ring virus	فيروس الحلقة السوداء للبيندورة/الطماطم
Tombusviridae	Tombusvirus	TBSV	Tomato bushy stunt virus	فيروس التقزم الشجيري للبيندورة/الطماطم
غير محددة	Tobamovirus	TMV	Tobacco mosaic virus	فيروس موزايك التبغ
Tombusviridae	Necrovirus	TNV	Tobacco necrosis virus	فيروس موت التبغ
غير محددة	Tobamovirus	ToMV	Tomato mosaic virus	فيروس موزايك البيندورة/الطماطم
Geminiviridae	Topocovirus	TPCTV	Tomato pseudo-curly top virus	فيروس تجعد القمة الكاذب للبيندورة/الطماطم
Comoviridae	Nepovirus	TRSV	Tobacco ring spot virus	فيروس التبقع الحلقي للتبغ
Bunyaviridae	Tospovirus	TSWV	Tomato spotted wilt virus	فيروس الذبول المتبقع للبيندورة/الطماطم
Potyviridae	Potyvirus	TVMV	Tobacco vein mottling virus	فيروس تبرقش العروق في التبغ
Geminiviridae	Begomovirus	TYLCV	Tomato yellow leaf curl virus	فيروس تجعد الأوراق الأصفر للبيندورة/الطماطم
Rhabdoviridae	Cytorhabdovirus	WASMV	Wheat American striate mosaic virus	فيروس الموزايك الشريطي الأمريكي للقمح
Potyviridae	Tritimovirus	WSMV	Wheat streak mosaic virus	فيروس الموزايك المخطط للقمح
Reoviridae	Phytoreovirus	WTV	Wound tumor virus	فيروس الورم الجرحي

علماً بأن كلا من الفيروسات المتكاثرة والدوارة غير المتكاثرة تُدمجان أحياناً معاً ضمن مجموعة أكبر هي مجموعة الفيروسات الدوارة أو الباقية/المثابرة (Hull, 2002; Nault, 1997). وتعود أهمية هذا التقسيم إلى أنه يعتبر مميزاً لمجموعات الفيروسات التي دُرست حتى الآن، ففي معظم الحالات وجد أن كل مجموعة (فصيلة أو جنس) من الفيروسات تنقل بطريقة واحدة من تلك الطرائق الأربعة (جدول 1). وعلى سبيل المثال فإن جميع الفيروسات التي دُرست جيداً من فصيلتي *Reoviridae* و *Rhabdoviridae* تنقل بطريقة باقية/مثابرة متكاثرة سواء كانت تنقل بواسطة المن أو نطاطات الأوراق أو نطاطات النبات، كما أن تلك التي تتبع جنس *Luteovirus* تعتبر من الفيروسات المثابرة/الباقية الدوارة (غير المتكاثرة).

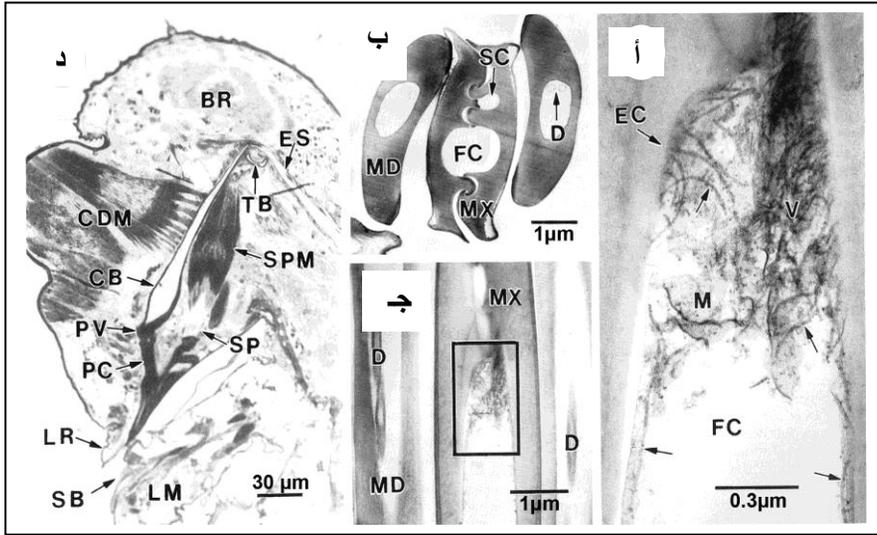
وجدير بالذكر أن معظم فيروسات النبات التي دُرست جيداً حتى الآن من حيث علاقتها بالكائنات الناقلة لها هي تلك الموجودة في المناطق المعتدلة أو الباردة في أوروبا وأمريكا، بينما نقل تلك الدراسات كثيراً في المناطق الحارة أو الاستوائية وخاصة في إفريقيا والعالم العربي بوجه عام.

1.2.2. إنتقال الفيروسات بالطريقة غير الباقية/غير المثابرة (Non-persistent)

تشمل هذه الطريقة معظم فيروسات النبات المنقولة بالحشرات وغالبيتها تنقل بواسطة بعض أنواع المن، وتتميز هذه الطريقة بالخصائص التالية:

- 1) فترتا تغذية الإكتساب والإلحاق قصيرتان للغاية (من ثوان إلى دقائق قليلة)، ويعود ذلك غالباً إلى أن تلك الفيروسات توجد عادة في الأنسجة السطحية أو الوسطية لأوراق النبات (البشرة والميزوفيل)، ولذلك يمكن للحشرة الناقلة اكتسابها من تلك الأنسجة أثناء جَسَات التغذية القصيرة التي تختبر فيها الحشرة عادةً مذاق النبات أو النسيج قبل التغذية المتعمقة عليه. ومن المعروف أنه خلال جَسَات التغذية القصيرة هذه تتغذى حشرات المن عادة على نسيج البشرة فقط وخاصة في النباتات غير العائلة، أي التي لا يفضلها المن للتكاثر أو للبقاء عليها طويلاً. ولذلك يمكن للمن نقل تلك الفيروسات حتى للنباتات التي لا يتكاثر عليها أو التي يتغذى عليها بطريقة عارضة أثناء بحثه عن نوع النبات المفضل له. ويزيد تجويع المن عادة - قُبيل تغذية الإكتساب - من كفاءته في نقل تلك الفيروسات، ويبدو أن ذلك يكون نتيجة ازدياد عدد وسرعة جَسَات التغذية القصيرة بعد عملية التجويع. وتعتبر هذه الظاهرة هامة من الناحية الوبائية، حيث تزيد كفاءة المن في نقل هذه الأمراض عند هجرته من منطقة لأخرى بعيدة نسبياً.
- 2) لا توجد فترة حضانة لهذه الفيروسات داخل الحشرات الناقلة لها، أي أن الحشرة تبدأ في نقل الفيروس فور تغذية الإكتساب.

- (3) فترة بقاء الفيروس داخل الحشرة (قابلاً للنقل) لا تتعدى ثوان معدودة وذلك إذا سمح للحشرة بالتغذية على النبات، أما إذا لم يُتَح لها التغذية - تجريبياً أو كما يحدث للمنّ أحياناً أثناء هجرته محمولاً بواسطة الرياح لمسافات بعيدة - فقد تطول هذه الفترة إلى بضع ساعات.
- (4) لا يتكاثر الفيروس داخل الحشرة الناقلة ولا يمر من القناة الهضمية إلى تجويف الجسم، ولذلك لا يتواجد الفيروس في دم الحشرة أو في أية أعضاء أو أجهزة داخلية أخرى بخلاف أجزاء الفم والقناة الهضمية الأمامية (foregut). وبالتالي لا يمكن للحشرة نقل الفيروس إذا حُقن في دمها، كما لا يُنقل الفيروس إلى الأجيال التالية من الحشرة حيث أنه لا يدخل إلى الأجهزة التناسلية للذكور أو الإناث.
- (5) تفقد الحشرة قدرتها على نقل الفيروس - بعد تغذية الاكتساب - إذا ما انسلخت، وذلك خلال الطور غير البالغ (الحورية). وقد استنتج من ذلك أن الفيروس المكتسب (عن طريق التغذية) يكون موجوداً على سطح الكيوتيكل - الذي يغطي جسم الحشرة من الخارج كما يبطن كلا من أجزاء الفم والقناة الهضمية الأمامية والخلفية- مما أدى سابقاً إلى التسمية الخاطئة لعملية نقل هذه الفيروسات بأنها نقل ميكانيكي، كما أدى ذلك إلى الاعتقاد بأن هذه الفيروسات تكون محمولة على السطح الخارجي للفكوك الرمحية بأجزاء الفم "stylet-borne"، وأن الحشرات الناقلة ليست أكثر من "إبر طائرة" ملوثة خارجياً تقوم بحقن الفيروس ميكانيكياً في النبات أثناء تغذيتها عليه، علماً بأن معظم تلك الفيروسات يمكن القاحها ميكانيكياً في النبات عن طريق نقل العصارة (rubbing). ولكن دلت البحوث الحديثة على أن هذه الفيروسات تكون محمولة على السطح الكيتيني الداخلي المبطن لقناة الغذاء (food canal) الموجودة داخل الفكوك الرمحية السفلية (maxillary stylets) للمنّ (الشكلين 1 و 2). ولذلك فإن التسمية القديمة لتلك الفيروسات بأنها "stylet-borne" مازالت صحيحة، ولكن يفسر هذا الاصطلاح الآن بأن تلك الفيروسات تكون محمولة "داخلاً" الفكوك الرمحية وليس "خارجها" كما كان يُعتقد من قبل. وقد اتضح أيضاً أن عملية نقل الفيروسات غير الباقية بواسطة المنّ هي عملية حيوية مُعقدة، وليست ميكانيكية بحتة كما كان يفترض من قبل، نظراً لتخصص بعض أنواع المنّ في نقل أنواع معينة من الفيروسات دون غيرها، وكذلك للدور الذي تلعبه البروتينات المساعدة في عملية النقل (Ammar et al., 1994؛ Wang et al., 1996). وأكبر دليل على ذلك أن بعض الفيروسات السهلة الإنتقال ميكانيكياً، مثل فيروس موزاييك التبغ (TMV)، لا تنقل بواسطة حشرات المنّ.



شكل 2. (أ) و (ب) قطاع مانل في قناة الغذاء (FC) يبين التصاق جسيمات أحد الفيروسات غير الباقية/غير المثابرة (V) بالكيتيكل المبطن لها (EC)، ويعتقد أن المادة المحيطة بالفيروس (M) هي البروتين الذي يساعد في التصاق جسيمات الفيروس بالكيتيكل وفي إنتقالها بواسطة المنّ (Ammar *et al.*, 1994)؛ (ب) قطاع عرضي في حزمة الفكوك الرمحية يبين الفكوك العلوية (MD) والفكوك السفلية (MX) وبداخلها قناة الغذاء (FC) وقناة اللعاب (SC)؛ (د) قطاع طولي في رأس حشرة المنّ يبين مضخة الامتصاص (CB) والمريء (ES) ومضخة اللعاب (SP) والفكوك الرمحية (SB).

1.1.2.2. دور البروتينات المساعدة في عملية النقل

لاحظ بعض العلماء أن حشرات المنّ لا يمكنها نقل فيروسات عائلة/فصييلة *Potyviridae* بالطريقة غير الباقية عند تغذيتها على مستخلصات نقيه منها، رغم أن هذه الفيروسات يمكن نقلها ميكانيكياً بسهولة عن طريق إلقاح العصارة. وقد أثبتت بحوث عديدة أن فيروسات تلك الفصييلة تحتاج، حتى يمكن نقلها بواسطة المنّ، إلى مواد معينه لا توجد إلا في النباتات المصابة بتلك الفيروسات. وقد سُميت هذه المواد بالعوامل أو البروتينات المساعدة (helper component proteins). وجدير بالذكر أنه حتى تؤدي تلك البروتينات المساعدة دورها فلا بد أن يكتسبها المنّ بالتغذية سواء من النبات المصاب أو من مستخلص نقي من هذه البروتينات، وذلك أثناء أو قبيل تغذيته على الفيروس ذاته. علما بأن مثل هذه التجارب قد أمكن إجرائها بتغذية المنّ على محاليل سكرية من خلال غشاء صناعي رقيق يحتوي إما على الفيروس المنقى، أو على البروتين المساعد بصورة نقيه أو على كليهما معاً (Pirone, 1964, 1981).

وقد تم استخلاص وتنقية البروتينات المساعدة لفيروس تبرقش عروق التبغ (TVMV) وفيروس البطاطس/البطاطا Y (PVY). واتضح أنها بروتينات ذات وزن جزيئي عال، يفرزها النبات المصاب بناء على توجيه جيني من الفيروس (virus-coded). وتدلل الدراسات على أن هناك بعض التخصص في علاقة تلك البروتينات بالفيروسات المرتبطة بها، وعلى سبيل المثال فإن البروتين المساعد لفيروس PVY يمكنه مساعدة فيروس TVMV على الإنتقال بواسطة المنّ والعكس صحيح، ولكن البروتينات المساعدة لهذين الفيروسين لا يمكنهما مساعدة بعض الفيروسات الأخرى من نفس الفصيلة مثل فيروس الموزاييك الأصفر للفاصولياء (BYMV). ويعتبر التخصص بين البروتين المساعد للفيروس وبين نوع المنّ الناقل أحد العوامل المحددة للتخصص في نقل بعض أنواع المنّ لفيروسات معينة من فصيلة *Potyviridae* دون فيروسات أخرى من نفس الفصيلة. وقد تم تحديد العامل الوراثي في فيروس TVMV المسئول عن توجيه النبات المصاب حتى يُكوّن البروتين المساعد لنقل هذا الفيروس بواسطة المنّ (Racchah et al., 2001).

ورغم أن عدداً من الوظائف قد اقترح لتلك البروتينات المساعدة، فإن هناك الآن دلائل مقنعة على أن إحدى وظائفها الرئيسية هي المساعدة على ربط أو التصاق فيروسات فصيلة *Potyviridae* بالسطح الكيتيني المبطن لقناة الغذاء داخل الفكوك الرمحية السفلية لحشرات المنّ الناقلة (الشكلين 1 و 2). وأن هذا هو المكان المرجح لبقاء هذه الفيروسات لثوان أو دقائق قليلة حتى يتغذى المنّ على نبات آخر، فيتم حينئذ فك هذا الارتباط أو الالتصاق المؤقت وإطلاق سراح الفيروس بطريقة لم تفهم بالكامل بعد، ولكن قد يكون للعب الحشرة الذي يفرز أثناء عملية التغذية دخل في فك هذا الارتباط، خاصة وأن كلا من قناتي الغذاء واللعاب تتحدان معاً في الجزء الطرفي منهما (Ammar et al., 1994؛ Pirone, 1991؛ Wang et al., 1996).

2.1.2.2. دور الغطاء البروتيني للفيروس في عملية النقل

بالرغم مما تقدم فإن بعض الفيروسات من غير فصيلة *Potyviridae*، مثل فيروسي موزاييك الخيار (CMV) وموزاييك الفصّة/الجت/البرسيم الحجازي (AMV)، يمكن للمنّ نقلها بالطريقة غير الباقية بالتغذية على مستخلصات نقيّة لا تحتوي إلا على تلك الفيروسات دون أية مواد مساعدة أخرى. ويبدو أن هذه الفيروسات لا تحتاج إلى مادة وسيطة تساعد على ربط أو التصاق الفيروس بأجزاء فم الحشرة الناقلة. ويُرجّح أن الغطاء البروتيني للفيروس نفسه يلعب دوراً هاماً في عملية النقل وفي تخصص بعض أنواع المنّ دون غيرها في نقل أنواع أو سلالات معينة من هذه الفيروسات دون غيرها. وكمثال لذلك فإن واحدة من سلالات فيروس CMV التي فقدت القدرة على النقل بواسطة منّ الخوخ الأخضر (*Myzus persicae* Sulzer) نتيجة نقلها ميكانيكياً

بواسطة القاح العصارة لأربع وعشرين دورة متتالية، ظلت تنقل بواسطة نوع آخر هو من القطن (*Aphis gossypii* Glover). وفي تجارب أخرى على سلالتين من فيروس CMV ينقل المن إحداها بكفاءة عالية بينما ينقل الأخرى بكفاءة منخفضة، تم تبديل الغطاء البروتيني لإحدى السلالتين بالغطاء البروتيني للسلالة الأخرى، وكانت النتيجة أن توافقت كفاءة نقل المن لهاتين السلالتين مع الغطاء البروتيني وليس مع مجين (الحمض النووي) الفيروس المنقول (Pirone, 1991؛ Chen & Francki, 1990).

2.2.2. إنتقال الفيروسات بالطريقة شبه الباقية/شبه المثابرة (Semi-persistent)

هناك خمسة أجناس من الفيروسات التي تنقلها الحشرات بالطريقة شبه الباقية/شبه المثابرة، وخاصة بواسطة بعض أنواع المن ونطاطات الأوراق، ولو أن ثلاث أجناس منها فقط قد درست دراسة تكفي لإلقاء بعض الضوء على هذه العلاقة وهي أجناس *Caulimovirus*، *Closterovirus* و *Waikavirus*. وبينما توجد فيروسات الأجناس *Closterovirus* و *Waikavirus* عادة في نسيج اللحاء في النبات العائل، فإن فيروسات جنس *Caulimovirus* توجد في معظم أنسجة النبات. وقد يكون ذلك هو السبب في أن فيروسات الأجناس *Closterovirus* و *Waikavirus* تنقل بالطريقة شبه الباقية فقط ولا تنقل بالطرائق الميكانيكية عن طريق القاح العصارة، أما مجموعة *Caulimovirus* فتنتقل بطريقة مزدوجة أي تجمع بين الطريقتين شبه الباقية/شبه المثابرة وغير الباقية/غير المثابرة، كما أنه يمكن نقلها ميكانيكياً بسهولة نسبية.

وتتميز طريقة الإنتقال شبه الباقية/شبه المثابرة بالخصائص التالية (Blanc et al., 2001):

- 1) فترتي اكتساب وإقحاح الفيروس أطول من مثليتها في الفيروسات غير الباقية، حيث أن كلا من هاتين الفترتين هنا تستغرق من دقائق عديدة إلى ساعات قليلة. ويبدو أن ذلك يعود إلى أن معظم الفيروسات التي تنتقل بهذه الطريقة توجد عادة في الأنسجة العميقة داخل النبات العائل وخاصة نسيج اللحاء، وبالتالي تأخذ الحشرة الناقلة فترة أطول للوصول إلى تلك الأنسجة أثناء تغذيتها على النبات.
- 2) لا توجد فترة حضانة مؤكدة للفيروس داخل الحشرة الناقلة، حيث أن الحشرة عادة تبدأ في نقل الفيروس بعد انتهاء تغذية الاكتساب (الطويلة نسبياً) مباشرة.
- 3) فترة بقاء الفيروس داخل الحشرة (قابلاً للنقل) أطول قليلاً من تلك الخاصة بالفيروسات غير الباقية. فتتراوح هذه الفترة في الفيروسات شبه الباقية/شبه المثابرة بين دقائق عديدة وساعات قليلة إذا أُتيح للحشرة التغذية على النبات، وقد تطول هذه الفترة إلى بضع أيام إذا لم يتح لها التغذية (تجريبياً أو أثناء الهجرة من منطقة لأخرى).

- (4) لا يؤثر تجويع الحشرة قبيل تغذية الاكتساب على كفاءة نقل الفيروسات بالطريقة شبه الباقية، وذلك على عكس الحال في الفيروسات غير الباقية.
- (5) تشترك مجموعتي الفيروسات شبه الباقية وغير الباقية في أنها لا تتكاثر داخل الحشرة الناقلة، كما أنها لا تمر من القناة الهضمية إلى تجويف الجسم. وبالتالي لا يتواجد الفيروس في دم الحشرة أو في خلايا أجهزة الجسم الأخرى، ولا يمكن نقل الفيروس عن طريق حقن الحشرات بالفيروس.
- (6) كما تشترك هذه الفيروسات مع الفيروسات غير الباقية في أن الحشرات الناقلة لها تفقد القدرة على نقل الفيروس إذا ما انسلخت. ويدل ذلك على أن الفيروسات شبه الباقية أيضاً توجد عادة ملتصقة بسطح الكيوتاكل. وتدل دراسات بالمجهر الإلكتروني على أن فيروس التقزم الشاحب في الذرة (MCDV) يوجد على السطح الكيتيني المبطن لقناة الغذاء الموجودة بالفكوك الرمحية السفلية بالإضافة إلى وجوده على الأسطح المبطنة لمضخة الامتصاص (cibarium) والبلعوم، وهي أجزاء من القناة الهضمية الأمامية (foregut) لحشرات نطاطات الأوراق الناقلة له (Ammar, 1985؛ Ammar & Nault, 1991) مما أدى إلى تسمية الفيروسات المنقولة بالطريقة شبه الباقية بالفيروسات المحمولة في القناة الهضمية الأمامية (foregut-borne) (Nault, 1997). وقد يكون السبب في أن هذه الفيروسات تبقى في الحشرات الناقلة لها (قابلة للنقل) فترة أطول من تلك الخاصة بالفيروسات غير الباقية، أن المجموعة الأخيرة من الفيروسات توجد أساساً في الجزء الطرفي من قناة الغذاء حيث يمكن طردها بسهولة بمساعدة اللعاب أثناء عملية التغذية كما سبق شرحه، بينما توجد الفيروسات شبه الباقية في كل من قناة الغذاء والقناة الهضمية الأمامية حيث تأخذ وقتاً أطول حتى تتخلص الحشرة منها عند التغذية (Ammar & Nault, 2002).
- (7) ثبت أن فيروسات جنس *Caulimovirus* التي ينقلها المنّ بطريقة مزدوجة (شبه الباقية/شبه المثابرة وغير الباقية/غير المثابرة معاً) لا يمكن لنوع من الدراق الأخضر نقلها من مستخلصات نقية إلا عند وجود بروتين مساعد، وقد تم استخلاص وتنقية هذا البروتين ودراسته كما هو الحال في فيروسات فصيلة *Potyviridae* التي ينقلها المنّ بطريقة غير الباقية. وتشير الأبحاث إلى أن بعض الفيروسات الأخرى التي تنقل بطريقة شبه باقية/شبه مثابرة قد تحتاج أيضاً لبروتين أو عامل مساعد حتى تنقل بواسطة الحشرات، منها فيروسات جنس *Closterovirus* التي ينقلها المنّ والذباب الأبيض، وجنس *Waikavirus* التي تنقلها نطاطات الأوراق، ولو أنه لم يتم عزل أو تنقية البروتينات المساعدة لفيروسات هذين الجنسين حتى الآن.
- ويبدو أن البروتين المساعد في حالة النقل بطريقة شبه الباقية/شبه المثابرة يعمل بطريقة أكثر تعقيداً من تلك التي ذُكرت في الفيروسات غير الباقية/غير المثابرة

(Blanc *et al.*, 2001). ورغم أن البروتين المساعد لم يتم تعريفه أو عزله في حالة فيروسات *Sequivirus* التي ينقلها المنّ بطريقة شبه الباقية/شبه المثابرة، فإن المنّ الناقل *Cavariella aegopodii* ينقل فيروس النمش الأصفر للفت (PYFV) بهذه الطريقة من النبات المصاب فقط إذا كان ذلك النبات مصاباً أيضاً بفيروس كروي آخر هو فيروس اصفرار الأنترسكس (AYV). كما يمكن لهذا النوع من المنّ نقل فيروس PYFV من نبات مصاب به وحده فقط إذا كان المنّ قد سبق تغذيته من قبل على نبات مصاب بفيروس AYV (Murant *et al.*, 1976؛ Elnagar & Murant, 1976). وقد سُمي الفيروس الأخير في هذه الحالة فيروساً مساعداً (helper virus)، ورغم أن طريقة المساعدة هنا غير مفهومة فمن المحتمل أن الفيروس المساعد يُنتج في النبات بروتيناً مساعداً لم يتم تعريفه بعد يساعد في نقل المنّ لفيروس PYFV الذي قد لا يستطيع إنتاج هذا البروتين في النبات المصاب به وحده.

3.2.2. نقل الفيروسات بالطريقة الباقية/المثابرة (Persistent)

يتميز نقل الحشرات للفيروسات بهذه الطريقة بالخصائص التالية :

- 1) تشترك هذه الطريقة مع طريقة نقل الفيروسات شبه الباقية في أن كلا من تغذية الاكتساب واللاقح طويلة نسبياً (من دقائق إلى ساعات) وذلك لأن معظم هذه الفيروسات يوجد في نسيج اللحاء بالنبات العائل.
- 2) ولكنها تختلف عن نقل الفيروسات بالطريقتين غير الباقية وشبه الباقية في أنه بعد تغذية الاكتساب لا بد وأن يمر الفيروس بفترة حضانة/كمون داخل الحشرة الناقلة كي تصبح معدية، وتتراوح هذه الفترة بين ساعات أو أيام قليلة في الفيروسات الدوارة (غير المتكاثرة) إلى أيام أو أسابيع في الفيروسات المتكاثرة.
- 3) تطول فترة بقاء الفيروس داخل الحشرة (قابلاً للنقل) إلى أيام أو أسابيع، وقد تطول لتشمل حياة الحشرة بأكملها وخاصة في الفيروسات المتكاثرة.
- 4) لا تفقد الحشرة الناقلة القدرة على نقل الفيروس إذا ما إنسلخت.

1.3.2.2. نقل الفيروسات الدوارة (غير المتكاثرة)

Circulative (non-propagative) viruses

تُنقل هذه الفيروسات، التي لم يثبت تكاثرها بعد داخل الحشرات الناقلة لها، بواسطة بعض أنواع المنّ ونطاطات الأوراق والذباب الأبيض. وتشمل أساساً أجناس *Mastrevirus*، *Luteovirus* و *Nanovirus* وبعض الفيروسات الأخرى التي لم تدرس جيداً حتى الآن. وتأتي معظم المعلومات المتوفرة حالياً عن هذه الطريقة في النقل من دراسة الفيروسات التابعة للجنس *Luteovirus*

وخاصة مجموعة فيروسات اصفرار وتقزم الشعير (BYDVs) التي ينقلها المنّ وتشمل عدداً من الأنواع المتقاربة من الفيروسات التي كان يُطلق عليها "سلالات" من قبل (Gray & Gildow, 2003).

وتتميز خصائص النقل لفيروسات هذا الجنس بأن أقل فترة لتغذية الاكتساب تتراوح بين 5 دقائق وعدة ساعات، تليها فترة حضانة/كمون للفيروس داخل الحشرة الناقلة تبلغ حوالي 12 ساعة تبقى بعدها حشرات المنّ الناقلة معدية لعدة أيام، أما فترة تغذية الالتحاق فتتراوح بين 10-30 دقيقة. وتوجد هذه الفيروسات داخل نسيج اللحاء في النبات العائل. وتدل كثير من الدراسات على أن هذه الفيروسات لا بد وأن تخترق خلايا القناة الهضمية الوسطية أو الخلفية لتمر إلى تجويف الجسم حيث يساعد الدم على إنتشارها حتى تصل إلى الغدد اللعابية ثم تفرز مع اللعاب أثناء تغذية الحشرة على النبات (شكل 1).

وفي حالة فيروس اصفرار وتقزم الحبوب (CYDV-RPV) الذي ينقل بواسطة نوع المنّ *Rhopalosiphon padi* (L.) فقد وجد أن جسيمات الفيروس تمر من خلال الأغشية المبطنة لخلايا القناة الهضمية الخلفية، وأنها تدخل تلك الخلايا من خلال عملية يطلق عليها "الحوصلة الداخلة" endocytosis، كما أنها تمر كاملة خلال حويصلات أنبوبية خلال السيتوبلازم دون أن تلامسه مباشرة أو تتكاثر فيه. ثم تخرج هذه الجسيمات إلى التجويف الدموي عن طريق عملية عكسية هي "الحوصلة الخارجة" exocytosis. وبعد مرور هذه الجسيمات إلى ذلك التجويف تمر مع الدم إلى الغدد اللعابية الإضافية للمنّ من خلال عمليتين مشابهتين (الحوصلة الداخلة ثم الحوصلة الخارجة) حتى تفرز مع اللعاب أثناء عملية التغذية. وهناك دلائل على أن مرور الفيروس بهذه الطريقة يتطلب مستقبلات متخصصة (specific receptors) سواء على الأغشية المبطنة للقناة الهضمية أو تلك المحيطة بالغدد اللعابية حتى يمكن لفيروس ما أن يُنقل بواسطة نوع معين من حشرات المنّ. وتعتبر هذه المستقبلات أحد العوامل الهامة المحددة للتخصص في نقل هذه الفيروسات بواسطة المنّ. ويبدو أن فيروسات جنس *Luteovirus* لا تحتاج إلى بروتينات خارجية أو عوامل مساعدة للنقل بواسطة الحشرات كما هو الحال في بعض الفيروسات التي تنقل بالطريقتين غير الباقية/غير المثابرة وشبه الباقية/شبه المثابرة، حيث أن أنواع المنّ الناقلة يمكنها نقل فيروسات *Luteovirus* من محلول سكري يحتوي على مستخلصات نقية لهذه الفيروسات (Gildow, 1991, 1993).

وقد ثبت أن بعض البروتينات التي تُكوّن الغطاء البروتيني للفيروس نفسه تؤدي دوراً هاماً في عملية النقل، وذلك من خلال تفاعل تلك البروتينات مع المُستقبلات المتخصصة التي توجد على الأغشية المبطنة للقناة الهضمية أو تلك المحيطة بالغدد اللعابية. وعلى سبيل المثال فإن فيروس CYDV-RPV ينقل بكفاءة بواسطة نوع المنّ *R. padi* ولكنه لا ينقل بكفاءة بواسطة نوع آخر من المنّ هو *Sitobion aveni*، ولكن العكس هو الصحيح بالنسبة لفيروس آخر هو

BYDV-MAV. كما أن النوع الأول (*R. padi*) يمكنه نقل كلا الفيروسين إذا تواجدا معاً في نفس النبات المصاب ولكنه لا يستطيع نقلهما إذا وجدا معاً في مستخلصات نقيّة. ويمكن تفسير هذه الظاهرة بافتراض أنه في النبات المصاب بكلا الفيروسين فقد يحدث خلطٌ مظهري (phenotypic mixing) بينهما أثناء عملية التكاثر في النبات العائل، بحيث يكتسب أحد الفيروسين الغطاء البروتيني للفيروس الآخر. وحيث أن الغطاء البروتيني (وليس الحمض النووي للفيروس) هو الذي يحدد إمكانية نقل الفيروس بالتفاعل مع المُستقبلات المتخصصة في القناة الهضمية أو الغدد اللعابية للنوع الناقل، فإن الحشرة يمكنها نقل فيروس أو سلالة لا تنقلها عادة إذا كان هذا الفيروس - أو السلالة - يمتلك الغطاء البروتيني لفيروس آخر تنقله تلك الحشرة (Gray & Gildow, 2003). ويبدو أن ظاهرة الخلط المظهري مسئولة أيضاً عن نقل المنّ لفيروسات جنس *Umbravirus* التي تتميز بعدم وجود أي غطاء بروتيني لها، حيث أن هذه الفيروسات التي تنقل ميكانيكياً بسهولة يمكن نقلها بواسطة المنّ فقط عند وجودها مع أحد فيروسات جنس *Luteovirus* داخل النبات المصاب (Murant et al., 1995). وقد تكون هذه الظاهرة هامة من الناحية العملية أو الوبائية، نظراً لأنه في الطبيعة كثيراً ما توجد أنواع مختلفة من الفيروسات في نفس النبات مما يسهل حدوث عملية الخلط المظهري المشار إليها، وبالتالي يمكن لبعض الحشرات نقل فيروسات أو سلالات لا تنقل عادة عند وجودها منفردة في النبات المصاب (Hull, 2002).

وتشير أبحاث حديثة إلى أن أحد البروتينات المرتبطة بوجود المعاشر البكتيري الداخلي *Buchnaria* spp. الموجود في حشرات المنّ يؤدي دوراً هاماً في نقل المنّ لفيروسات جنس *Luteovirus*، حيث أن هذا البروتين (ويُسمى symbionin أو GroEl) الذي يوجد في سائل الدم يتفاعل مع بعض البروتينات الموجودة في الغطاء البروتيني لبعض تلك الفيروسات فيؤدي إلى حمايتها -دون غيرها- من فعل المواد المُثبِّطة للفيروس الموجودة في الدم. وعلى سبيل المثال فإن معاملة نوع منّ الدراق الأخضر بالمضادات الحيوية التي تؤثر سلباً على ذلك المعاشر البكتيري تؤدي إلى تخفيض معدل بروتين Symbionin في الدم، كما تؤدي إلى عدم ثبات الغطاء البروتيني للفيروس أثناء وجوده في سائل الدم، وبالتالي عدم بقاء الفيروس طويلاً في حالة قابلة للنقل داخل حشرات المنّ الناقلة له (van den Heuvel et al., 1999).

وتختلف فصيلة الفيروسات التوأمية (*Geminiviridae*) بعض الشيء عما سبق من حيث إنتقالها بطريقة دوار (غير متكاثر) بواسطة نطاطات الأوراق أو الذباب الأبيض. وعلى سبيل المثال فإن فيروس تخطط الذرة (MSV)، الذي يوجد بمصر وكثير من بلدان أفريقيا وتنقله بعض أنواع نطاطات الأوراق من جنس *Cicadulina*، يمر إلى الدم من خلال غرفة الترشيح وهي جزء من القناة الهضمية الوسطية، وليس من خلال القناة الهضمية الخلفية كما هو الحال في فيروسات جنس *Luteovirus*. ولكن يبدو أن ما تقدم ذكره عن وجود مُستقبلات متخصصة

في القناة الهضمية للحشرة الناقلة لها علاقة بعملية النقل تطبق أيضاً على هذا الفيروس (Bosque-Pérez, 2000)، حيث أن بعض أنواع جنس *Cicadulina* التي لا تتقل MSV عادة، أمكن تحويلها إلى حشرات ناقلة وذلك بتقب القناة الهضمية الوسطى (بإبرة دقيقة) قبيل اكتساب الفيروس عن طريق التغذية على نبات مصاب، كما أن هذه الأنواع غير الناقلة يمكنها نقل ذلك الفيروس إذا حُقن في الدم مباشرة دون التغذية على نبات مصاب. وجدير بالذكر أن فيروس MSV يوجد في الأنسجة الوسطية لأوراق نبات الذرة ويمكن لحشرات نطاط الأوراق اكتسابها له بالتغذية على هذه الأنسجة، ولكن يمكن لهذه الحشرات الفاحه في نسيج اللحاء. وقد أمكن إثبات أهمية الغطاء البروتيني للفيروسات التوأمية في عملية النقل بالحشرات وفي التخصص بين النوع الناقل والفيروس، وذلك باستخدام ظاهرة الخلط المظهري المُشار إليها سابقاً. فقد أمكن إحداث تبادل للغطاء البروتيني بين فيروس موزاييك الكاسافا الأفريقي (ACMV) الذي تنقله حشرات الذباب الأبيض من جنس *Bemisia* وفيروس تجعد قمة الشوندر السكري/البنجر (BCTV) الذي تنقله نطاطات الأوراق من جنس *Circulifer*. وعندما حقنت نطاطات الأوراق بفيروس ACMV الذي يمتلك الغطاء البروتيني لفيروس MSV أمكن لهذه النطاطات نقل أعراض فيروس ACMV إلى النباتات التي تغذت عليها (Bridson *et al.*, 1990).

ورغم أن فيروس تجعد الأوراق الأصفر للبندورة/الطماطم (TYLCV)، ذو الأهمية الاقتصادية الكبيرة في مصر وفي كثير من بلدان العالم العربي، يتبع فصيلة الفيروسات التوأمية (*Geminiviridae*) التي لم يثبت تكاثر أي منها داخل الحشرات الناقلة لها حتى الآن، فإن هناك بعض الأبحاث التي تشير إلى احتمال تكاثر TYLCV داخل حشرة الذباب الأبيض *Bemisia tabaci* (Gennadius) الناقلة له (Mehta *et al.*, 1994)، وقد أجريت هذه الدراسة باستخدام طريقة تهجين الحمض النووي (DNA hybridization). ورغم أن تلك النتائج لم تتأكد بعد إلا أنه قد يكون من الضروري ترك الباب مفتوحاً أمام احتمال أن بعض الفيروسات الدوارة التي لم يثبت تكاثرها داخل حشرات الناقلة حتى الآن، قد يثبت فيما بعد أنها تتكاثر ببطء أو بمعدل لا يتناسب مع معدل فقد الفيروس من الغدد اللعابية أثناء عملية التغذية، وذلك باستخدام طرائق كمية أكثر دقة في قياس تركيز الفيروس داخل الحشرة الناقلة. وقد يؤدي ذلك -إذا حدث- إلى نقل تلك الفيروسات من مجموعة الفيروسات الدوارة (غير المتكاثرة) إلى مجموعة الفيروسات المتكاثرة.

2.3.2.2. نقل الفيروسات المتكاثرة (Propagative viruses)

تُعرّف الفيروسات المتكاثرة بأنها تلك التي يمكنها التكاثر داخل خلايا وأنسجة الحشرات الناقلة لها. وتعتبر هذه أهم الخواص التي تتميز بها عملية إنتقال هذه الفيروسات، وذلك بالإضافة إلى كل

الخصائص الأخرى المميزة لطريقة نقل الفيروسات بطريقة ماثرة/باقية، علماً بأن فترتي الكمون والبقاء للفيروسات المتكاثر داخل حشرات الناقل أطول كثيراً منها في حالة الفيروسات الدوارة (غير المتكاثر). وقد وجد أن متوسط فترة الكمون لثلاثة عشرة من الفيروسات المتكاثر يساوي 368 ساعة (15.3 يوماً) مقارنة بحوالي 23 ساعة فقط (أي أقل من يوم واحد) للفيروسات الدوارة غير المتكاثر. وقد يعود ذلك إلى الفترة اللازمة لتكاثر الفيروس داخل أنسجة الحشرة الناقل قبل وصوله إلى اللعاب حيث يفرزان معاً أثناء تغذية الحشرة على النبات. كما أنه في الفيروسات المتكاثر عادة ما تبقى الحشرة معدية طوال حياتها بعد انتهاء فترة الكمون، بل إنها تستطيع في بعض الحالات نقل الفيروس رأسياً عن طريق البيض إلى جيل أو أجيال تالية.

وتنقل الحشرات على الأقل حوالي 49 فيروساً متكاثراً للنباتات، يتبع ثلاث منها جنس *Marafivirus* تنقلها نطاطات الأوراق، بالإضافة إلى 5 فيروسات من جنس *Tenuivirus* تنقلها نطاطات النبات، و 13 فيروساً من فصيلة *Reoviridae* تنقلها نطاطات الأوراق أو نطاطات النبات، و 27 فيروساً من فصيلة *Rhabdoviridae* تنقلها نطاطات الأوراق أو نطاطات النبات أو المن، وكذلك فيروس واحد من فصيلة *Bunyaviridae* ينقله الترس (Nault, 1997). وتعتبر بعض هذه الفيروسات هامة جداً من الناحية الاقتصادية حيث تسبب خسائر كبيرة خاصة في محاصيل الأرز والذرة والقمح والقصب والبطاطس/البطاطا والطماطم/البندورة وغيرها في مناطق كثيرة من العالم. علماً بأن الفصائل الثلاث *Bunyaviridae*، *Rhabdoviridae* و *Reoviridae* تشمل أيضاً بعض الفيروسات التي تصيب الحيوان أو الإنسان والتي تنقلها حشرات البعوض وبعض أنواع الذباب الأخرى. ومن الفيروسات المتكاثر التي درست بمصر فيروس الذرة الشريطي (MSpV) الذي ينقله نطاط الأوراق *Cicadulina chinai* Ghauri ويسبب بعض الخسائر في محصول الذرة وخاصة في الزراعات النيلية المتأخرة (Ammar et al., 1989, 2004).

وقد أمكن إثبات عملية تكاثر فيروسات النبات داخل الحشرات الناقل لها بعدة طرائق نذكر منها باختصار ما يلي:

(1) مرور الفيروس عن طريق البيض خلال عدة أجيال متعاقبة من الحشرة الناقل دون تغذيتها على نبات مصاب خلال تلك الفترة. وعلى سبيل المثال فقد مر فيروس الرز الشريطي (RSV) في نطاطات النبات الناقل له من أنثى واحدة حاملة للفيروس إلى نسبة كبيرة من الحوريات خلال 40 جيلاً متعاقبة دون التغذية على نبات مصاب، وقد بلغت نسبة الحشرات الناقل في الجيل الأخير 95% (Shinkai, 1962).

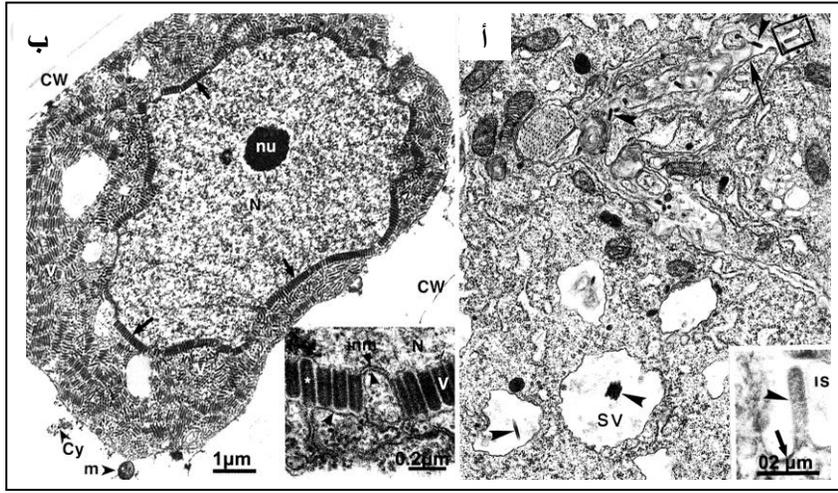
(2) طريقة الحقن المتتالي أو المتسلسل. وتشمل حقن تركيز معين من الفيروس في دم الحشرة، ثم تخفيف دم الحشرات التي نقلت الفيروس نتيجة لذلك وحقنه في حشرات أخرى. والاستمرار في ذلك عدة مرات حتى يصل تركيز الفيروس - بفرض أنه لم يتكاثر داخل

الحشرات الناقلة له - إلى الحد النهائي للتخفيف. وعلى سبيل المثال فإن فيروس RSV تم حقنه في نوع نطاقات النبات الناقل له (*Leodelphax striatellus*) لعدة دورات حتى وصل تخفيفه الافتراضي إلى 10×1.25^6 ، وهو أعلى كثيراً من التخفيف النهائي الذي لا يمكن لمعظم الفيروسات التكاثر عنده، ورغم ذلك فقد نقلت تلك الحشرات الفيروس للنبات، مما يدل على أن فيروس RSV قد تكاثر داخلها (Okuyama et al., 1968).

(3) استخدمت دراسات المجهر الإلكتروني في إثبات تراكم جسيمات بعض الفيروسات داخل أنسجة الحشرات الناقلة لها، ورغم أن ذلك لا يعتبر دليلاً قاطعاً في حالات كثيرة على تكاثر هذه الفيروسات داخل تلك الأنسجة، فإن هذا الدليل يعتبر أقوى في حالة الفيروسات ذات الغشاء الخارجي، مثل فيروسات فصيلة *Rhabdoviridae* ومن أمثلتها فيروس موزاييك الذرة (MMV)، فقد بينت تلك الدراسات أن جسيمات ذلك الفيروس تكتسب الغشاء المغلف لها من الغشاء الداخلي المغلف لأنوية خلايا أنسجة النبات العائل وكذلك في خلايا معظم أنسجة الحشرة الناقلة (وهي نطاقات النبات *Peregrinus maidis* Ashmead)، ثم تتجمع تلك الجسيمات حول النواة "داخل" تلك الخلايا. ويعتبر ذلك دليلاً على تكاثر الفيروس بهذه الطريقة في كل من النبات العائل والحشرة الناقلة له (شكل 3). وجدير بالذكر أن تلك الدراسات قد دلت أيضاً على أن ذلك الفيروس يتكاثر بطريقة أخرى داخل الغدد اللعابية للحشرة الناقلة، حيث يكتسب الغشاء المغلف له من الغشاء البلازمي المحيط بخلايا الغدد اللعابية، وفي هذه الحالة تتجمع جسيمات الفيروس "بين" الخلايا مما يسهل خروجها مع اللعاب إلى القُنَيَوَات اللعابية الموصلة إلى قناة اللعاب داخل الفكوك الرمحية السفلية، وبالتالي تستطيع الحشرة القاحه في النبات أثناء تغذيتها عليه (Ammar & Nault, 1985).

(4) أمكن استخدام عدد من الإختبارات السيرولوجية الكمية مثل ELISA، Dot blot و TBIA وغيرها، في قياس تركيز بعض الفيروسات داخل الحشرات الناقلة لها طوال فترة الحضانة، أي بعد انتهاء تغذية الاكتساب وحتى يمكن للحشرة نقل الفيروس إلى النبات. بل إنه في بعض الحالات أمكن إثبات زيادة تركيز الفيروس أثناء هذه الفترة في بعض أنسجة الحشرة بالتحديد مثل القناة الهضمية أو الغدد اللعابية، كما في حالة فيروس تخطط الذرة (MSV) داخل نطاقات النبات الناقل له (*P. maidis*) (Nault & Gordon, 1988).

(5) تعتمد بعض الطرائق الحديثة على استخدام PCR أو *in situ* hybridization (التهجين الموضوعي) في قياس تركيز الحمض النووي للفيروس داخل الحشرة الناقلة له بعد انتهاء تغذية الاكتساب وقبيل نقل الفيروس إلى النبات العائل كما في حالة فيروس TYLCV وغيره.



شكل 3. (أ) تجمعات قليلة من فيروس موزايك الذرة (MMV) (تشير إليها رؤوس الأسهم) داخل أحد خلايا الغدد اللعابية لحشرة نطاط النبات الناقلة له، وتبين الصورة السفلى ظهور أحد جسيمات الفيروس كأنها متبرعمة من الغشاء البلازمي (يشير إليه السهم) المحيط بالخلية بينما تتجمع تلك الجسيمات بين الخلايا (is) مما يسهل خروجها مع إفرازات اللعاب (SV) (Ammar & Nault, 2002)؛ (ب) تجمعات كبيرة من فيروس موزايك الذرة (MMV) الإيراني حول النواة (N) داخل إحدى خلايا الحشرة في ورقة نبات الذرة، وتبين الصورة السفلى ظهور جسيمات الفيروس (V) كأنها متبرعمة من الغشاء الداخلي للنواة (inm) (Ammar et al., 2005).

3.2. عوامل التخصص وحواجز الانتقال في الفيروسات الباقية المتكاثرة

درست دورة الانتقال، أي الدورة التي يمر بها الفيروس داخل الحشرة الناقلة منذ اكتسابه بالتغذية على النبات المصاب وحتى نقله إلى نبات آخر، في عدد من الفيروسات الباقية المتكاثرة، منها على سبيل المثال فيروس الموزايك الشريطي الأمريكي للقمح (WASMV) الذي ينقله نطاط الأوراق *Endria inimica* فقد أمكن باستخدام طريقة اختبارات العدوى للكشف عن هذا الفيروس في أنسجة القناة الهضمية للحشرة الناقلة في خلال يومين بعد تغذية الإكتساب، ثم في الغدد اللعابية في اليوم الرابع أو الخامس (Sinha & Chiykowski, 1969). وباستخدام طريقة إليزا السيرولوجية (ELISA) تم الكشف عن زيادة تركيز فيروس MStV داخل حشرة نطاط النبات *P. maidis* بعد يومين وحتى 23 يوماً من تغذية الإكتساب، وقد اكتشف الفيروس في القناة الهضمية أولاً ثم في الغدد اللعابية (خلال 7-9 أيام بعد تغذية الإكتساب)، ثم في أنسجة المبيض (خلال 16-23 يوماً بعد تغذية الإكتساب) علماً بأن هذا الفيروس يُنقل عن طريق البيض إلى نسبة عالية من حوريات الجيل الأول أو الأجيال التالية (Nault & Gordon, 1988).

ومن المعروف أن كفاءة نقل الفيروس قد تختلف من نوع لآخر أو سلالة لأخرى من الأنواع الناقلة له، وهناك دلائل على أن للتكوين الوراثي للحشرة دخل في ذلك. كما قد تختلف أيضاً كفاءة النقل حسب عمر الحشرة أثناء تغذية الاكتساب، حيث أن الحوريات الصغيرة العمر عادة تكون أكفاً في النقل من تلك الأكبر عمراً أو من الحشرات البالغة، أو حسب الجنس فقد تكون الإناث أو الذكور أكثر كفاءة في النقل، أو حسب الأطوار المورفولوجية للحشرة الناقلة، فإن حشرات المنّ المجنحة عادة تكون أكثر كفاءة في نقل الفيروس من الحشرات غير المجنحة وذلك لقدرتها على الحركة أو الإنتشار إلى مسافات أبعد (Ammar & Nault 2002؛ Nault, 1997).

وقد تعود أسباب التخصص وزيادة أو نقص كفاءة النقل لفيروس معين في بعض الحشرات دون غيرها في كثير من الحالات إلى عوامل ذاتية في الحشرة نفسها، أي للفروق التشريحية أو الفسيولوجية بين حشرة وأخرى بالإضافة إلى عوامل السلوك مثل طريقة التغذية أو اختيار العائل النباتي، أو القدرة على الحركة والإنتشار بين عائل وآخر. وفي بعض الأحيان تؤثر عوامل البيئة أيضاً على كفاءة الحشرات في نقل بعض الفيروسات، ومن هذه العوامل درجات الحرارة أو الرطوبة وطول فترة الشتاء أو مدى توفر العوائل البديلة للفيروس - مثل الحشائش/الأعشاب - في الطبيعة أثناء فترة اختفاء العائل النباتي الأصلي، مما سيأتي ذكره بالتفصيل فيما بعد.

وبالنسبة للعوامل الذاتية فقد دلت دراسات عديدة على أن هناك عدداً من حواجز الإنتقال التي تؤدي إلى تخصص بعض الحشرات في نقل فيروسات باقية/مثابرة معينة بكفاءة دون غيرها (Ammar, 1994) منها ما يلي:

1) حواجز القناة الهضمية: تدل أبحاث عديدة على أن القناة الهضمية للحشرات قد تكون أحد أهم الحواجز التي تعوق أو تسمح للحشرة بأن تنقل فيروسات باقية معينة دون أخرى، سواء أثناء محاولة الفيروس الدخول من تجويف القناة الهضمية إلى خلاياها بعد التغذية على النبات المصاب، أو أثناء خروج الفيروس من تلك الخلايا إلى التجويف الدموي للحشرة. ومن الأمثلة على ذلك أن فيروس MMV أمكنه إعداء 85% من أفراد نوع نطاط النبات *P. maidis* عندما حُقن في دمها، بينما تمكن 30-42% فقط من الأفراد نقله بعد تغذيتها على نبات مصاب. كما أن فيروس موزاييك الذرة (MMV) الإيراني، وهو من نفس فصيلة *Rhabdoviridae* التي يتبعها MMV، الذي يُنقل في الطبيعة بواسطة نوع آخر من نطاطات النبات هو *Ribautodelphax notabilis* قد أمكن نقله بكفاءة (64%) عند حقنه في دم النوع *P. maidis* الذي لا يستطيع نقله بالتغذية على النبات إلا بنسبة ضئيلة جداً (0.4-1.6%) (Ammar et al., 2005). وفي حالة فيروس التورم الجرحي (WTV) للبرسيم فإن كفاءة حشرة نطاط الأوراق الناقلة له تقل كلما زاد عمر الحشرة، ورغم ذلك أمكن زيادة كفاءة النقل بتقريب القناة الهضمية للحشرات كبيرة السن أثناء تغذية الاكتساب. ويبدو أن قابلية خلايا القناة الهضمية أو الغشاء المبطن لها للسماح بمرور الفيروس أو تكاثره تقل بازدياد عمر

الحشرة الناقلة. ولذلك فإن الحوريات أقدر عادة من الحشرات الكاملة على نقل كثير من الفيروسات الدوارة والمتكاثرة. وتدل بعض الأبحاث على أن المُستقيبات المتخصصة على سطح الغشاء المبطن للقناة الهضمية في التريسي الناقل لفيروس الذبول المتبقع للبندورة/الطماطم (TSWV) قد تلعب دوراً هاماً في قابلية أنسجة تلك القناة للغزو بواسطة الفيروس، أي إنتقاله إليها أو تكاثره داخلها، علماً بأن هذا الفيروس يمكن للتريسي اكتسابه بالتغذية على النبات المصاب فقط خلال عمر الحورية الأول بينما تستطيع الحشرات الكاملة نقله بعد ذلك ولكنها لا تستطيع اكتسابه مُجدداً في هذا الطور الأخير (Ullman *et al.*, 1992). وقد اقترح Moritz وآخرون (2004) سبباً محتملاً آخر لذلك هو أنه في الطور الحوري الأول فقط تكون الغدد اللعابية للتريسي متقاربة إلى حد الالتصاق بالقناة الهضمية الوسطى، مما قد يُسهل مرور الفيروس مباشرة من الأخيرة إلى الغدد اللعابية، أما في الأعمار اللاحقة فتتباعد تلك الغدد ولا تلتصق مباشرة بالقناة الهضمية، وعموماً ما زال هذا الموضوع تحت الدراسة (Whitfield *et al.*, 2005).

(2) حواجز التكاثر أو الإنتشار: قد يستطيع أحد الفيروسات أن يخترق القناة الهضمية لنوع أو سلالة معينة من الحشرات ولكنه لا يستطيع التكاثر أو الإنتشار خلال الدم وباقي أنسجة الحشرة حتى يصل إلى الغدد اللعابية. وقد يتوقف ذلك على التركيز الأولي للفيروس أو الجرعة التي اكتسبتها الحشرة منه سواء بالتغذية على نبات مصاب أو تجريبياً بالحقن في دمها. وقد دلت الأبحاث على أنه في كل من فيروسي MMV و MStV فإن التركيز الذي يصل إليه الفيروس داخل الحشرة يتناسب طردياً مع الجرعة التي اكتسبتها الحشرة منه مبدئياً، أما فترة حضانة الفيروس داخل الحشرة - قبل أن تصير معدية - فتتناسب عكسياً مع تلك الجرعة، فكلما زادت الجرعة التي اكتسبتها الحشرة من النبات (بزيادة فترة تغذية الاكتساب) أو زادت جرعة الفيروس التي حقنت في الدم فإن فترة حضانة الفيروس داخل الحشرة تكون أقصر، كما أن نسبة الحشرات المعدية - أو تركيز الفيروس فيها كما قيس بطريقة ELISA - يكون أعلى. وقد دلت البحوث على أن تركيز فيروس WTV يكون مرتفعاً في أحد أنواع نطاطات الأوراق الذي ينقله بكفاءة (*Agallia constricta*) بينما يكون تركيز الفيروس منخفضاً في معظم الأنسجة - ويكاد يكون غير موجود في الغدد اللعابية - في نوع آخر لا ينقله إلا بكفاءة منخفضة (*Agaliopsis novella*). وفي حالة فيروس هويا بلانكا للرز (RHBV)، فيبدو أن قدرة حشرات نطاط النبات *Sogatodes orizicola* على نقله تكتسب وراثياً ويحددها جين واحد متحي (recessive) غير مرتبط بالجنس (Zeigler & Morales, 1990).

وقد أمكن تجريبياً تحويل إحدى سلالات فيروس WTV المنقولة بالحشرات إلى سلالة لا يمكن نقلها بتلك الحشرات، وذلك بإكثار الفيروس لفترة طويلة داخل النبات العائل ونقله

بواسطة التكاثر الخضري فقط لهذه النباتات. وقد وجد أن فقد تلك السلالة لخاصية النقل بالחסرات وكذلك للتكاثر داخل مزارع الخلايا الحشرية يرتبط بفقد الفقرتين رقم 2 و 5 من الحمض النووي dsRNA للفيروس والمكون من اثنتى عشرة قطعة (segments). ويدل ذلك على أن البروتينات التي تكونها هاتان القطعتان المفقودتان تعتبر هامة جداً لخاصية النقل والتكاثر داخل الحشرات ولكنها ليست أساسية للتكاثر داخل النبات العائل. علماً بأن هاتان القطعتان تكونتا مسئولتان عن تكوين الغطاء البروتيني للفيروس، مما يدل على أن تكوين هذا الغطاء مهم جداً لتعرف الفيروس على أنسجة القناة الهضمية أو الغدد اللعابية للحشرة الناقلة حتى يمكنه إصابتها أي الدخول فيها أو التكاثر داخلها (Nuss, 1984). وجدير بالذكر أن بروتين ج (G protein)، وهو أحد مكونات الغطاء البروتيني لفيروسات فصيلة *Rhabdoviridae*، مثل فيروس النقرم الأصفر للبطاطا/البطاطس (PYDV) الذي تنقله نطاطات الأوراق، يلعب دوراً هاماً في التصاق هذه الفيروسات بالغشاء البلازمي المحيط بالخلايا حتى يمكن إصابتها، وقد ثبت ذلك باستخدام مزارع الخلايا من الحشرات الناقلة للفيروس الأخير (Jackson *et al.*, 1987). كما تدل الأبحاث على مجموعة أخرى من الفيروسات المغلفة (Bunyaviridae) ومنها TSWV أن البروتينات الجليكوجينية (Glycoproteins) الموجودة على الغشاء الخارجي للفيروس تلعب دوراً هاماً في نقل الفيروس وتكاثره داخل حشرات التريبس الناقلة له. ومن الموضوعات التي لم تلق اهتماماً كافياً في البحث حتى الآن دور سائل الدم (hemolymph) أو خلايا الدم (hemocytes) في تسهيل أو إعاقة إنتشار الفيروس خلال التجويف الدموي للحشرة الناقلة حتى وصوله إلى الغدد اللعابية، وقد وجد أن عدداً من الفيروسات المتكاثرة، منها فيروس MMV، تتكاثر في خلايا دم الحشرات الناقلة لها. وتدل أبحاث حديثة على أن هذا الفيروس قد ينتقل من القناة الهضمية إلى الغدد اللعابية عن طريق الجهاز العصبي لحشرة نطاط النبات الناقلة له (Ammar & Peregrinus maidis, Hogenhout, 2008).

(3) حواجز الغدد اللعابية: قد يكون غزو - أو الدخول إلى - خلايا الغدد اللعابية للحشرة أحد عوامل التخصص في نقل بعض الفيروسات بواسطة الحشرات، كما سبق ذكره في حالة فيروسات BYDV التي ينقلها المنّ بطريقة دوار غير متكاثرة وأيضاً في حالة فيروس WTV الذي تنقله نطاطات الأوراق بطريقة متكاثرة. أما في حالة فيروس MStV فقد ثبت باستخدام طريقة إليزا (ELISA) أن بعض أفراد نوع نطاط النبات الناقل له (*P. maidis*) تحتوي غددها اللعابية على هذا الفيروس دون أن تستطيع هذه الأفراد نقله بالتغذية على النبات. ويدل ذلك على أن هذا الفيروس قد يستطيع غزو الغدد اللعابية بل وربما التكاثر فيها دون أن يستطيع الخروج منها مع اللعاب أثناء عملية التغذية. ولو أن هناك احتمالاً آخر - لم يدرس بعد - وهو أن هذا الفيروس قد يستطيع الخروج مع اللعاب ولكنه قد يتم تثبيطه

بواسطة بعض الإنزيمات أو المكونات الأخرى في اللعاب. وتدل تلك الأبحاث أيضاً على أن استخدام بعض الطرائق السيرولوجية (مثل ELISA وغيرها) في الكشف عن الفيروسات داخل الحشرات الموجودة في الطبيعة تعطي مؤشراً تقريبياً لنسبة الأفراد الحاملة لتلك الفيروسات في الحقل، وقد يفيد ذلك في الدراسات الوبائية اللازمة للتنبؤ بمدى إنتشار الفيروسات في المناطق أو المواسم المختلفة، ولكن لا بد أن نتذكر أن بعض تلك الحشرات الحاملة للفيروس قد لا تستطيع بالضرورة إعداء النباتات العائلة أثناء التغذية عليها.

وتدل بحوث كثيرة على أنه في معظم الفيروسات التي تنقل بطريقة باقية/مثابرة، سواء كانت متكاثرة أو غير متكاثرة، فإن الحشرة الناقلة - بعد انتهاء فترة حضانة الفيروس داخلها - قد لا تستطيع إلقاء جميع النباتات التي تتغذى عليها أثناء فترة بقاء الفيروس داخل الحشرة، بل يكون النقل عادة متقطعاً (intermittent) أي قد تستطيع الإلقاء ليوم أو عدة أيام ثم تفقد هذه القدرة ليوم أو أيام أخرى قبل أن توصل قدرتها على الإلقاء في الأيام التالية وهكذا. وتزيد فترة الانقطاع هذه عادة في درجات الحرارة المنخفضة، كما تزيد كلما تقدمت الحشرة الناقلة في العمر. وقد تعود ظاهرة "النقل المتقطع" هذه إلى عدم وصول الفيروس بانتظام إلى الغدد اللعابية أو عدم وصوله إلى التركيز المناسب فيها أو في اللعاب حتى يتم إفراز جرعة من الفيروس في اللعاب تكفي لعدوى النبات العائل أثناء التغذية عليه بواسطة الحشرة الناقلة.

(4) حواجز النقل عن طريق البيض: تنقل بعض الفيروسات المتكاثرة رأسياً خلال بيض بعض الحشرات الناقلة لها إلى جيل أو أجيال تالية من الحوريات. وتختلف كثيراً نسبة الأفراد التي تكتسب الفيروس من الأم المعدية وذلك حسب نوع الفيروس أو الحشرة الناقلة له. وعلى سبيل المثال تبلغ هذه النسبة حوالي 2-10% فقط لفيروس WTV داخل نوع من نطاطات الأوراق هو *A. novella*، بينما تبلغ هذه النسبة 80% لنفس الفيروس داخل نوع آخر من النطاطات الناقلة هو *A. constricta*. بل أن تلك النسبة كثيراً ما تختلف بين سلالات النوع الواحد من الحشرات الناقلة. وقد ترتبط نسبة إنتقال الفيروس عن طريق البيض بقدرة نفس السلالة أو النوع في نقل الفيروس عن طريق التغذية على النبات، كما هو الحال في الفيروس WTV. وقد تختلف أيضاً سلالات فيروس معين فيما بينها في مدى كفاءة النقل بواسطة الحشرة الناقلة، سواء عن طريق البيض أو بالتغذية على النبات، كما هو الحال في فيروس MStV الذي ينقله نطاط النبات *P. maidis*.

وفي حالة فيروس الموزاييك المخطط الأوروبي للقمح (EWSMV) الذي ينقله نطاط النبات *Javasella pellucida* وفي فيروسات متكاثرة أخرى، فقد وجد أن نسبة نقل الفيروس عن طريق البيض تكون مرتفعة إذا ما اكتسبته الأم بالتغذية خلال الأعمار المبكرة للحوريات، بينما تقل هذه النسبة أو تنعدم إذا ما اكتسبته الأم بالتغذية خلال طور الحشرة البالغة. وجدير بالذكر أن مجرد وجود الفيروس أو اكتشافه سواء بالطرائق السيرولوجية أو غيرها داخل

المبيض لا يعني بالضرورة أن هذا الفيروس ينتقل عن طريق البيض، فقد وجدت جسيمات فيروس MMV داخل بعض الخلايا الطلائية المغلفة للمبيض في الإناث وفي بعض الخلايا الطلائية المغلفة للقناة القاذفة في الذكور، ولكن لم يثبت حتى الآن أن هذا الفيروس يمكن نقله للأجيال التالية عن طريق البيض أو الحيوانات المنوية.

ويبدو أن هناك حواجز إضافية غير التي ذُكرت من قبل في البنود السابقة قد تعوق إنتقال فيروس ما بواسطة البيض. ومن هذه العوائق دخول الفيروس إلى البويضات ذاتها، وقد يتم ذلك في مراحل تكوينها الأولى حيث أن غلاف البيضة الذي يتكون بعد ذلك قد يعوق دخول الفيروس إليها في مراحل متأخرة من النمو. وعموماً فإن ميكانيكية إنتقال فيروسات النبات من الأم إلى البويضات تعتبر غير مفهومة حتى الآن. وقد اقترحت بحوث سابقة (Nasu, 1965) على فيروس تقزم الرز (RDV) الذي تنقله نطاطات الأوراق أن هذا الفيروس قد ينتقل إلى البويضات النامية (oocytes) بالإنصاق على سطح المرافق البكتيري L-symbiont، الذي يوجد في العضو المحتوى على المرافقات الدقيقة (mycetome)، أثناء إنتقال ذلك المرافق من الأم إلى البويضات أثناء نموها، علماً بأن حشرات رتبة نصفية الأجنحة (Hemiptera) عموماً تحتوي على مرافقات بكتيرية تنتقل دائماً من الأم إلى البويضات النامية داخل المبيض.

4.2. تأثير فيروسات النبات على الحشرات الناقلة لها

قد تؤثر فيروسات النبات بطريقة مباشرة أو غير مباشرة على حياة أو سلوك الحشرات الناقلة لها، ففي حالة فيروس MSV الذي ينقل بطريقة باقية/مثابرة غير متكاثرة، تدل البحوث على أن سلوك تغذية حشرات نطاطات الأوراق الناقلة لهذا الفيروس يختلف في النباتات المصابة به عن سلوكها في التغذية على النباتات السليمة، فقد وجد أن النوع *Cicadulina storeyi* يقضي وقتاً أقل في التغذية المتعمقة على نسيج اللحاء في النباتات المصابة بالفيروس، بينما يقضي وقتاً أطول في التغذية على الأنسجة الوسطية التي تحتوي على هذا الفيروس مما يزيد من فرص نقل الفيروس أثناء فترات التغذية القصيرة على تلك الأنسجة (Bosque-Pérez, 2000).

أما بخصوص معظم الفيروسات المتكاثرة التي تصيب النباتات فقد اتضح أنها لا تضر الحشرات الناقلة لها ضرراً بالغاً سواء من حيث طول فترة الحياة أو القدرة على التكاثر. وعلى سبيل المثال فقد أذعت بعض البحوث الأولية أن فيروس EWSMV، الذي ينقله نطاطات النبات *J. pellucida*، يقلل الكفاءة التكاثرية للحشرة الناقلة له كما يسبب انخفاض نسبة فقس البيض بسبب حدوث بعض التشوهات الجنينية (Watson & Sinha, 1959)، ولكن اتضح فيما بعد أن السبب الرئيسي في تلك التأثيرات ليس هو الفيروس نفسه ولكن "زواج الأقارب" الذي يُلجأ إليه عادة لإكثار الحشرات في المعمل للحصول على سلالات نقية أو عالية الكفاءة في النقل. أما

فيروس EWSMV في حد ذاته فلا يحدث أثراً ضاراً ملموساً على حياة الحشرة الناقلة إذا اكتسبته عن طريق التغذية على نبات مصاب (أي في الجيل الأول). أما إذا اكتسبته في الجيل الثاني عن طريق البيض من أم حاملة للفيروس فإن تأثيره لم يتعدى اختزال حوالي 15% من عمر الحشرة الكاملة (Ammar, 1975a, 1975b). وقد دلت أبحاث باستخدام المجهر الإلكتروني أن فيروس MMV يتكاثر بشدة في خلايا نبات الذرة المصاب حتى تموت تلك الخلايا، بينما يتكاثر ببطء في خلايا حشرة نطاط النبات الناقلة له حتى أن عدد جسيمات الفيروس في كل خلية يكون محدوداً جداً بالمقارنة مع خلايا النبات المصاب (شكل 3). كما دلت أبحاث أخرى على أن ذلك يحدث أيضاً مع فيروس RDV الذي يتكاثر بسرعة أكبر كثيراً في أنسجة نبات الأرز عنه في خلايا حشرة نطاط الأوراق الناقلة له، وكذلك الحال مع فيروس النقرم الدرني للرز (RGDV).

وعموماً فإنه في كثير من الحالات التي درست جيداً يبدو أن معظم الفيروسات المتكاثرة - بالرغم من تواجدها بل وتكاثرها في معظم أنسجة الحشرات الناقلة لها - لا تؤثر سلباً بطريقة ملموسة على تلك الحشرات الناقلة لها، ويدل ذلك على قدم وتوطد العلاقة التطورية بين هذه الفيروسات والحشرات الناقلة لها. وقد أدى ذلك إلى اقتراح أن فيروسات النبات المتكاثرة قد نشأت عن فيروسات تصيب الحشرات أصلاً، ولكنها تطورت بمرور الزمن إلى فيروسات تصيب النبات، بينما تحولت العلاقة بينها وبين الحشرات الناقلة لها إلى علاقة تكافل أو على الأقل زمالة (commensalism)، أي أنها تستفيد من تلك الحشرات في عملية النقل دون أن تضرها. أما في حالة الفيروسات الدوارة (غير المتكاثرة) فربما يكون العكس هو الصحيح، أي أنها بدأت كفيروسات تصيب النبات قبل أن تنتقل بواسطة الحشرات (Nault, 1997).

5.2. إنتقال الفيروسات بواسطة أنواع البق الدقيقي

تعتبر حشرات البق الدقيقي أقل نشاطاً وحركة من حشرات المنّ ونطاطات الأوراق وغيرها، ولذلك فإن كفاءتها في نقل وإنتشار فيروسات النبات تعتبر محدودة نسبياً، حيث أن حوريات هذه الحشرات تنتقل عادة إما بتلامس النباتات معاً أو بالنقل أحياناً محمولة على الرياح إلى مسافات بعيدة نسبياً، أما الحشرات الكاملة فتتغذى عادة في مكانها دون حركة. وتتغذى حشرات البق الدقيقي عادة على نسيج اللحاء وتقل عدداً من الفيروسات التابعة لأجناس *Closterovirus* و *Badnavirus*. وينقل النوع *Pseudococcus njalensis* فيروس الأصفرار الكاذب للشوندر السكري/البنجر (BPYV) بطريقة غير باقية/غير مثابرة، حيث أن فترة بقاء الفيروس داخل الحشرة لا تتعدى 3 ساعات. أما نوعي بق الأناناس الدقيقي القرمزي والرمادي *Dysmicoccus brevipes* فينقل الفيروس المرافق لذبول الأناناس المنقول بالبِق الدقيقي (PMWaV)

(جنس *Closterovirus*) بطريقة شبه باقية/شبه المثابرة، كما ينقل الفيروس المرافق لإلتفاف أوراق العنب/الكرمة (GLRaV) بطريقة شبه باقية/شبه مثابرة أيضاً (Hull, 2002).

6.2. إنتقال الفيروسات بواسطة أنواع بق النبات

ينقل نوع البق النباتي *Cyrtopeltis nicotianae* من فصيلة Myridae فيروس موزاييك الفاصولياء الجنوبي (SBMV) وبعض الفيروسات الأخرى من جنس *Sobemovirus*. ورغم أن فترة تغذية الاكتساب لا تتعدى دقيقة واحدة مثل الفيروسات التي تنقل بطريقة غير باقية إلا أن باقي خواص نقل الفيروس تتشابه مع طريقتي النقل شبه الباقية أو الدوارة غير المتكاثرة. وقد أمكن اكتشاف وجود الفيروس بالطرائق السيولوجية داخل القناة الهضمية والدم وبراز الحشرة الناقلة بعد 6 أيام من تغذية الاكتساب ولكن لم يكتشف الفيروس داخل الغدد اللعابية. كما أمكن لحشرات بق النبات التي لم تتغذى على النباتات المصابة بالفيروس من قبل أن تعدى النباتات السليمة أثناء تغذيتها عليها، وذلك إذا ما وضع مستخلص الفيروس على بشرة الأوراق التي تتغذى عليها هذه الحشرات. وتشير هذه الأبحاث إلى أن تلك الحشرات بعد تغذيتها على النباتات المصابة فإنها تفرز الفيروس في برازها دون أن يمر على الغدد اللعابية، ثم تسبب إحداث العدوى أثناء تغذيتها على النباتات السليمة الملوثة بالبراز الذي يحتوي على ذلك الفيروس. وتسمى هذه الطريقة "النقل عن طريق البلع ثم التبرز" (ingestion-defecation). كما ينقل نوع آخر من بق النبات هو *Piesma quadratum* (من فصيلة Piesmidae) فيروس تجعد أوراق الشوندر السكري/البنجر (BLCV) وذلك بطريقة باقية/مثابرة متكاثرة، ولا يوجد دليل على مرور هذا الفيروس من خلال البيض الناتج من إناث حاملة له (Gibb & Randles, 1988; Hull, 2002).

7.2. إنتقال الفيروسات بواسطة حشرات التريس

تتميز حشرات التريس عن حشرات رتبة نصفية الأجنحة (المنّ والذباب الأبيض ونطاطات الأوراق ونطاطات النبات) بأن الأولى ذات أجزاء فم "خادشة ماصة" لا تتغذى عادة على الأنسجة المتعمقة للنباتات. وتنقل حشرات التريس 6 فيروسات من جنس *Tospovirus* أهمها فيروس TSWV، وتنقل هذه الفيروسات بطريقة باقية/مثابرة متكاثرة (Nagata, 1999). ويستطيع الطور الحوري الأول فقط اكتساب الفيروس بالتغذية على النبات، بينما لا تستطيع حوريات الطور الثاني أو الحشرات البالغة اكتساب الفيروس ولكنها تستطيع نقله. ولذلك فإن دورة العدوى بالمرض تبدأ عادة بأن تضع الإناث بيضها على النباتات المصابة، ثم تكتسب حوريات الطور الأول الفيروس، ولكنها لا تنقله عادة إلا في طور الحشرة البالغة التي تستطيع الطيران كما تنتشر محمولة على

الرياح إلى مناطق أخرى. وتتراوح فترة تغذية الاكتساب بين 5 دقائق و ساعتين، وتغذية الالاقح حوالي ساعة. أما فترة حضانة الفيروس داخل الحشرة الناقلة فتبلغ حوالي 48 ساعة عند درجة حرارة 27 °س و 171 ساعة عند درجة حرارة 20 °س. وتستطيع الحشرة البالغة نقل الفيروس طوال حياتها ولكن بطريقة متقطعة عادة، ولا تنقل هذه الفيروسات عن طريق البيض. ويستطيع نوع التبرس *Frankliniella occidentalis* نقل 4 فيروسات من جنس *Tospovirus* بكفاءة عالية، وهناك تخصص بين الأنواع الناقلة بل وبين الطرز الحيوية المختلفة (biotypes) لنفس النوع أحياناً في نقل تلك الفيروسات. وعلى سبيل المثال فإن الطراز الداكن من النوع *F. schultzei* يعتبر أكثر كفاءة من الطراز الباهت في نقل فيروس TSWV. كما أن سلالة جغرافية واحدة من النوع *Thrips tabaci* نقلت فيروس TSWV ولكن بكفاءة منخفضة بينما لم تتمكن ثلاث سلالات جغرافية أخرى من نقله. وتدلل أبحاث عديدة على أن القناة الهضمية للتبرس تمثل حاجزاً هاماً في نقل أو اكتساب هذا الفيروس في الحشرات البالغة، حيث أن كلا من الحوريات والحشرات الكاملة تستطيع ابتلاع الفيروس أثناء التغذية على نبات مصاب، ولكن في العمر الأول من الحورية يمر الفيروس من القناة الهضمية ثم ينتشر في باقي الأنسجة حتى يصل إلى الغدد اللعابية. أما في الحشرات الكاملة فيتم تثبيطه داخل القناة الهضمية خلال يوم أو يومين من ابتلاع الحشرة له. ويبدو أن هناك مستقبلات متخصصة في القناة الهضمية للطور الحوري الأول تساعد على التصاق ومرور الفيروس من الأغشية المبطنة لتلك القناة حتى يتكاثر فيها قبيل إنتقاله منها إلى الدم أو الغدد اللعابية، وتساعد البروتينات الجليكوجينية (glycoproteins) الموجودة على الغشاء الخارجي لجسيمات الفيروس في هذه العملية. واقترح أحد البحوث الحديثة أن فيروس TSWV يمكن أن يمر من القناة الهضمية إلى الغدد اللعابية مباشرة - دون المرور بالضرورة في الدم - وذلك خلال أحد الروابط العضلية الموصلة بين الغدد اللعابية والجزء الأمامي من القناة الهضمية الوسطى (Nagata, 1999؛ Whitfield et al., 2005) وذلك في نوع التبرس *F. occidentalis*، وإن كان دور الدم في هذه العملية لم يبحث بالتفصيل الكافي حتى الآن.

8.2. إنتقال الفيروسات بواسطة الخنافس وبعض الحشرات القارضة الأخرى

تنقل بعض الحشرات ذات أجزاء الفم القارضة بضع فيروسات للنبات، وأهم هذه الحشرات يتبع بعض الخنافس من رتبة غمدية الأجنحة (Coleoptera) كما يتبع بعضها رتبتي مستقيمة الأجنحة (Orthoptera) وجلدية الأجنحة (Dermaptera). وتحتوي الخنافس من فصيلة Chrysomelidae على حوالي 30 نوعاً ناقلاً للفيروسات، وبعض الأنواع الناقلة للبكتيريا، مثل تلك المسببة لمرض الذبول البكتيري في الذرة (شكل 4- ح و 4- ق). كما تحتوي فصيلة Coccinellidae أيضاً وخاصة جنس *Epilachna* على بعض الأنواع الناقلة للفيروسات.

ولا تحتوي حشرات فصيلة Chrysomelidae على غدد لعابية، وتتغذى عادة على الأنسجة البارنشيمية لأوراق النبات بين الحزم الوعائية، وتحدث ثقوباً صغيرة في تلك الأوراق. ولكن مع ازدياد أعدادها فقد تتغذى على مساحات أوسع محدثة ضرراً أكبر للنبات العائل. ومن العادات الهامة للتغذية في تلك الحشرات أنها تتقيأ أثناء التغذية على النبات، ويؤدي ذلك دوراً هاماً في عملية نقل الفيروسات بهذه الحشرات (Gergerich & Scott, 1991). وقد كان يظن أن هذه الخنافس تنقل الفيروسات للنبات بطريقة ميكانيكية بحتة ولكن ثبت أن ذلك ليس صحيحاً، لأن فيروس TMV على سبيل المثال - الذي ينقل ميكانيكياً بسهولة شديدة - لا يمكن لتلك الخنافس أن تنقله، كما ثبت أن هناك تخصص شديد بين الأنواع الناقلة من الخنافس والفيروسات التي تنقلها.

وتنقل الخنافس فيروسات من 6 أجناس أهمها *Sobemovirus*، *Comovirus*، *Bromovirus* و *Tymovirus* (جدول 2). ولا ينقل معظم هذه الفيروسات بواسطة حشرات أخرى (ما عدا بعض فيروسات جنس *Sobemovirus* التي تنقلها أنواع بق النبات من فصيلة Myridae)، كما أن هذه الفيروسات تحتوي على حمض نووي ريبوي وحيد السلسلة وهي ثابتة إلى درجة كبيرة وتنقل ميكانيكياً بسهولة عادة، وهي ذات شكل كروي (قطرها 25-30 نانومتراً). وغالباً ما تكون هذه الفيروسات - والخنافس التي تنقلها - ذات مجال عوائل نباتي محدود. وتستطيع الخنافس الناقلة عادة اكتساب الفيروس من النبات في فترة تغذية قصيرة للغاية - ربما بعد قضمة واحدة - ولكن كفاءتها في نقل الفيروس تزيد كلما زادت فترة تغذية الاكتساب على النبات المصاب، كما تزيد أيضاً تبعاً لذلك فترة بقاء الفيروس معدياً داخل تلك الخنافس. وتظهر بعض الفيروسات في دم الخنافس الناقلة بعد فترة قصيرة من تغذية الاكتساب، بينما لا يتم ذلك في بعض الفيروسات الأخرى. كما أنه يمكن جعل تلك الخنافس معدية - دون تغذيتها على نبات مصاب - وذلك بحقن الفيروس في دمها، وتبقى الخنافس معدية لفترة تتراوح ما بين يوم واحد إلى 10 أيام. ورغم ذلك فإنه عند دخول الخنافس في حالة كمون (أو تشتية over-wintering) خلال فترة الشتاء في البلاد الباردة، فقد تبقى تلك الخنافس معدية بالفيروس خلال شهور الشتاء، بل ويمكنها إعداء أول نباتات قابلة للإصابة تتغذى عليها بعد انقضاء فترة التشتية هذه. ولا توجد أية دلائل على تكاثر تلك الفيروسات داخل حشرات الخنافس الناقلة لها أو على مرور الفيروس بفترة كمون داخل الحشرة الناقلة. ويدل كثير من البحوث على أن السائل الذي تتقيأه الخنافس أثناء تغذيتها قد يحدد نوع الفيروس الذي تنقله (أي عملية التخصص في النقل). ويحتوي ذلك السائل على عدة إنزيمات محللة للبروتين (proteases) أو للسلايلوز (cellulases) أو للأحماض النووية (Nucleases). وقد اقترح كلا من Gergerich & Scott (1991) أن الإنزيمات المحللة للأحماض النووية الريبية (Ribonucleases) الموجودة في سائل قىء الخنافس قد تكون مسؤولة عن التخصص في نقل هذه الفيروسات. ورغم أن تلك الإنزيمات لا تثبط الفيروسات الأخرى التي تنقلها الخنافس تثبطاً كاملاً، فيبدو أنها تمنعها من التكاثر أو الإنتشار من مكان جرح التغذية إلى الخلايا المجاورة له،

بينما تستطيع الفيروسات التي تنقلها الخنافس التغلب على هذا التأثير بطريقة ما، حيث تنتشر من مكان جرح التغذية إلى الخلايا المجاورة وتصل إلى أنسجة الخشب ثم تنتقل خلال هذه الأنسجة لمسافات أبعد داخل النبات المصاب. وتدل أبحاث أخرى على أن بعض الإنزيمات المحللة للبروتين الشبيهة بالتريبسين الموجودة في قىء الخنافس قد تحلل الغطاء البروتيني لبعض الفيروسات من جنس *Comovirus* مما يؤثر على قابليتها للنقل بواسطة تلك الخنافس.

وتدل بعض الأبحاث على أن عملية النقل بواسطة الخنافس قد تتراوح بين طريقتي النقل شبه الباقية والباقية حسب النوع الناقل (Wang et al., 1992). وعلى سبيل المثال فإنه في حالة خنفساء الفول المكسيكية *Epilachna varivestis* فإن فيروس *SBMV* وتبرقش قرون الفاصولياء (BPMV) لا يمران إلى الدم ورغم ذلك تنقلهما تلك الحشرة، علماً بأن هذين الفيروسين يمران إلى الدم - بعد التغذية على نبات مصاب أو على مستخلص من الفيروس - وذلك في نوعين آخرين من الخنافس الناقلة.

ومن الحشرات القارضة الأخرى الناقلة لفيروسات النبات نوع واحد من رتبة جلدية الأجنحة (Dermaptera) و 27 نوعاً من رتبة مستقيمة الأجنحة (Orthoptera) التي تشمل أنواع الجراد ونطاطات الحشائش/الأعشاب (grasshoppers)، بالإضافة إلى الأطوار اليرقية القارضة لبعض الأنواع من رتبتي حرشفية الأجنحة (Lepidoptera) وزوجية الأجنحة (Diptera). وبصفة عامة فإن معظم الفيروسات التي تنقلها هذه الحشرات القارضة ذات أهمية اقتصادية قليلة، كما أن طريقة النقل يظن أنها ميكانيكية إلى حد كبير - أي تحدث نتيجة تلوث أجزاء الفم القارضة للحشرة أثناء التغذية على نبات مصاب، وبالتالي لا يوجد تخصص كبير بين تلك الفيروسات وأنواع الحشرات التي تنقلها، كما أن غالبية تلك الفيروسات ينقل ميكانيكياً بسهولة عن طريق إقحاح العصارة (Hull, 2002).

9.2. إنتقال الفيروسات بواسطة الحشرات الملقحة

تمر بعض فيروسات النبات من نبات لآخر عن طريق حبوب اللقاح (pollen)، ومنها فيروس التقزم الشجيري لتوت الأرض/العليق (RBDV). وقد دلت بعض التجارب الحقلية على أن حشرات نحل العسل قد تنقل حبوب اللقاح المعدية بهذا الفيروس من نبات لآخر وأن حوالي 50% من حشرات نحل العسل التي جمعت من شجيرات البيري الأزرق (blueberry) المصابة بالفيروس احتوت في سلة حبوب اللقاح الموجودة في أرجلها الخلفية على حبوب لقاح حاملة لهذا الفيروس. كما دلت تجارب أخرى على أن كلا من حبوب اللقاح الحاملة للفيروس وحشرات النحل الملقحة ضروريان لبدء إصابة الشجيرات السليمة بهذا الفيروس. هذا مع العلم بأن بعض

الفيروسات الأخرى من أجناس *Carmavirus*، *Illarvirus* و *Sobemovirus* قد تنقل أيضاً خلال حبوب اللقاح التي تحملها حشرات التريس (Hull, 2002).

10.2. إنتقال فيروسات النبات بواسطة الحلم (الأكاروسات)

تحتوي عائلتين من عائلات الحلم (رتبة *Acarina*) وهما عائليتي *Eriophyidae* و *Tetranychidae* على أنواع ناقلة لفيروسات النبات. وتعتبر أفراد فصيلة *Eriophyidae* من أصغر الحيوانات مفصليّة الأرجل حجماً فمتوسط طولها حوالي 0.2 مم، كما أنها لا تستطيع الإنتشار بذاتها لمسافات طويلة إلا بمساعدة الرياح أو الإنسان أو بملامسة النباتات لبعضها البعض. وهي ذات مدى عوائلتي نباتي ضيق عادة، وتصيب غالباً البراعم الورقية أو الزهرية والأوراق صغيرة السن، حيث تحدث عادة أضراراً سطحية غير ملموسة إلا عندما تنقل بعض الفيروسات للنباتات العائلة لها. وبما أنها حيوانات رهيبة جداً لا تستطيع مقاومة الجفاف أو الحرارة المرتفعة أو غيرها من الظروف الجوية المعاكسة، فإنها غالباً ما تصيب الأشجار أو الشجيرات أكثر من النباتات العشبية أو الحولية. وتتميز تلك الأكاروسات (الدودية الشكل) بدورة حياة بسيطة نسبياً يمكن إكمالها بسرعة (6-14 يوماً)، حيث أن بيضها يفقس عن حوريات ذات عميرين فقط، يتبعهما طور ساكن (يسمى العذراء الكاذبة *pseudopupa*) التي تتحول إلى حيوان كامل معظمه إناث نظراً لندرة الذكور أو غيابها في بعض الأحيان.

وتنقل أنواع فصيلة *Eriophyidae* حوالي 6 فيروسات للنباتات وهي تتغذى بطريقة الثقب والامتصاص كما في حشرات رتبة نصفية الأجنحة (*Hemiptera*) إلى حد ما، ولو أن الإبر الفكية القصيرة جداً لتلك الأكاروسات تجعلها قادرة على النفاذ فقط إلى الطبقة السطحية للنبات (البشرة). ونظراً لصغر حجم هذه الأنواع من الحلم فإن دراسة عملية النقل بواسطتها تعتبر صعبة إلى حد كبير. ومن الأمثلة القليلة التي درست جيداً لهذه العملية نقل النوع *Eriophys (Aceria) tulipae* لفيروس الموزاييك المخطط للقمح (*WSMV*). ويمكن للنوع *A. tulipae* أن يكتسب هذا الفيروس من النبات المصاب خلال فترة تغذية قصيرة (حوالي 15 دقيقة) ومن ثم القاحه نبات آخر في نفس المدة. ويمكن للحلم الناقل الاحتفاظ بالفيروس معدياً خلال عملية الانسلاخ في طور الحورية - على عكس الفيروسات غير الباقية أو شبه الباقية، وذلك لمدة 6-9 أيام بعد تغذية الاكتساب على درجات الحرارة العادية، بل ويستطيع الاحتفاظ به لفترة أطول (أكثر من شهرين) تحت درجات حرارة منخفضة جداً (3° س). وتستطيع الحوريات فقط دون الحيوان الكامل اكتساب الفيروس بالتغذية على نبات مصاب، وقد وجد الفيروس داخل الغدد اللعابية. وتنقل بعض أنواع فصيلة *Eriophyidae* أيضاً عدة فيروسات تابعة لفصيلة *Potyviridae* ولكن يبدو أن ذلك يتم بطريقة مختلفة عن نقل فيروسات تلك الفصيلة بواسطة المن.

أما فصيلة اللحم الناقلة الأخرى (Tetranichidae) فإن أنواعها أكبر حجماً من الفصيلة السابقة (حوالي 0.8 مم) كما أنها تتميز بمدى عوائلها نباتي أوسع. وينقل النوع *Petrobia latens* فيروس اصفرار وموزاييك الشعير المخطط (BYSMV). وتستطيع حوريات هذا النوع من اللحم اكتساب الفيروس من النبات المصاب كما تستطيع كل من الحوريات والحيوان البالغ نقله بكفاءة إلى نباتات أخرى، وهناك بعض الدلائل غير المباشرة على أن هذا الفيروس قد ينتقل عن طريق البيض. كما ينقل نوع آخر من اللحم من نفس الفصيلة (جنس *Brevipalpus*) فيروس التبقع الحلقي للبن (*CoRSV*، فصيلة *Rhabdoviridae*)، ورغم أن طريقة النقل لم تُدرس بدرجة كافية بعد إلا أنه يمكن افتراض أن هذا الفيروس قد ينقل بطريقة باقية متكاثرة مثل باقي فيروسات فصيلة *Rhabdoviridae* التي ينقلها الممنّ ونطاطات الأوراق أو نطاطات النبات (Hull, 2002؛ Nault, 1997).

11.2. إنتقال فيروسات النبات بواسطة الديدان الخيطية (النيماطودا)

تتقل بعض الفيروسات الهامة واسعة الإنتشار جغرافياً خلال التربة عن طريق الديدان الخيطية (Nematoda) (جدول 2). وتتنتمي معظم الأنواع الناقلة لفصيلة *Longidoridae* ويتبعها أجناس *Paralongidorus*، *Longidorus* و *Xiphinima*، أما فصيلة *Trichodoridae* فيتبعها جنسي *Trichodorus* و *Paratrachodorus*.

وتتنتمي غالبية الفيروسات التي تنقلها النيماطودا إلى جنس *Nepovirus* وينقلها أنواع من *Paratrachodorus* و *Longidorus* و *Xiphinima*، و *Tobravirus* التي ينقلها أنواع من *Paratrachodorus* و *Trichodorus*. علماً بأن كل أنواع الفيروسات المعروفة من جنس *Tobravirus* (3 فيروسات) تنقل بواسطة النيماطودا ولكن ثلث الأنواع المعروفة فقط من جنس *Nepovirus* تنقل بواسطة النيماطودا حيث أن بعضها ينقل عن طريق حبوب اللقاح. هذا مع العلم بأن دراسة إنتقال الفيروسات بواسطة النيماطودا عملية صعبة نظراً لصغر حجم هذه الكائنات ومعيشتها في التربة وأهمية ظروف التربة كالجفاف والرطوبة وغيرها في تلك الدراسات (Brown et al., 1995, 1996).

وتعتبر ديدان فصيلة *Longidoridae* طويلة نسبياً (2-12 مم)، كما أن فكوكها الرمحية المجوفة طويلة أيضاً (60-250 ميكرومتر) تستطيع بواسطتها الاختراق العميق لأطراف جذور النباتات العائلة لها. وتؤدي تغذية معظم أنواع هذه الفصيلة إلى تكوين أورام على أطراف الجذور التي تتغذى عليها. أما ديدان فصيلة *Trichodoridae* فهي أصغر حجماً (طولها حوالي 1 مم) ولا تستطيع التغذية إلا على الشعيرات الجذرية أو على الطبقات السطحية من خلايا الجزء الطرفي النامي من الجذور.

وتمر عملية نقل الفيروسات بواسطة النيماتودا بعدة مراحل نلخصها فيما يلي:

- (1) إبتلاع الفيروس (ingestion) من النبات المصاب.
 - (2) التصاق جسيمات الفيروس بسطح الكيوتيكال الداخلي المبطن لأجزاء الفم أو البلعوم.
 - (3) بقاء الفيروس في حالة معدية داخل النيماتودا لفترة طويلة عادة قد تبلغ شهوراً أو سنوات، ولكن عملية الانسلاخ تؤدي إلى فقد الفيروس من الأفراد الحاملة له فتصبح غير معدية بعدها.
 - (4) إطلاق سراح جسيمات الفيروس أثناء عملية التغذية على نبات آخر حيث يتم القاحه بالفيروس. ويبدو أن عملية الالتصاق السابق ذكرها يتم عكسها (أي إطلاق سراح الفيروس) بواسطة تغير درجة الحموضة (pH) بتأثير اللعاب الذي يفرز أثناء التغذية، وليس هناك دليل على إنتقال الفيروس إلى الدم أو تكاثره داخل أي من أجزاء النيماتودا الناقلة.
- وهناك كثير من التخصص بين أنواع أو سلالات النيماتودا الناقلة والفيروسات التي تنقلها، وقد تختلف النتائج المعملية عن الدراسات الحقلية بهذا الخصوص. على سبيل المثال فإن كلا من السلالتين الاسكتلندية والإنجليزية من فيروس التبقع الحلقى لتوت الأرض/العليق (RpRSV) تنقلان في المعمل بواسطة كل من النوعين *Longidorus elongatus* و *L. macrosomes*، ولكن تحت الظروف الحقلية فيبدو أن النوع *L. macrosomes* ينقل السلالة الإنجليزية فقط، بينما ينقل النوع الآخر السلالة الاسكتلندية. وتدل البحوث على أن التخصص بين نوعي الفيروس والنيماتودا لا يرجع إلى قدرة الأخيرة على اكتساب أو ابتلاع الفيروس من النبات، ولكن في قدرتها على الاحتفاظ به ملتصقاً بالأجزاء الداخلية لأجزاء الفم أو البلعوم. علماً بأن فيروسات جنس *Nepovirus* توجد عادة على السطح الداخلي المبطن لأجزاء الفم في أنواع *Longidorus* الناقلة، بينما توجد على السطح المبطن لأجزاء الفم والمرىء في أنواع *Xiphemema*، وقد وجدت فيروسات جنس *Tobravirus* أيضاً على السطح المبطن للمرء في النيماتودا الناقلة لها.
- وتدل أبحاث حديثة على أن قابلية فيروسي الحلقة السوداء للبنندورة/للطمطم (TBRV) وRpRSV للإنتقال بواسطة النيماتودا إنما ترتبط بجزء من الحمض النووي للفيروس (RNA2) الذي يختص بتكوين بعض البروتينات منها الغطاء البروتيني للفيروس. كما أن هناك بعض التفاعل - الذي يؤدي للتخصص - بين الغطاء البروتيني للفيروس وبين بعض البروتينات الفيروسية "غير التركيبية" التي يكونها النبات المصاب بناء على توجيه الفيروس ولاتدخل في تركيب الفيروس ذاته، كما أن هناك تكهنات بأن تلك البروتينات الفيروسية غير التركيبية قد تؤدي دوراً مشابهاً لدور البروتينات المساعدة في نقل بعض الفيروسات بواسطة المن كما ذكرنا سابقاً.

12.2. إنتقال فيروسات النبات بواسطة الفطريات

ينقل حوالي 30 نوعاً من الفيروسات من نبات لآخر بواسطة الفطريات الفاطنة في التربة (جدول 2). وتتبع الفطريات الناقلة رتبة Plasmodiophoromycetes، ورتبة Chytridiomycetes، وهي فطريات متطفلة داخلياً على النباتات الراقية. وتنتقل بعض الأنواع من جنس *Olpidium* (من الرتبة الأخيرة) فيروسات كروية صغيرة، بينما تنتقل أنواع من جنسي *Polymyxa* و *Spongospora* من الرتبة الأولى فيروسات عصوية أو خيطية الشكل (Campbell, 1996).

ويتميز النوعان الناقلان *Olpidium brassicae* و *O. bornavirus* بأبواغ متحركة (zoospores) ذات أسواط فردية خلفية (uniflagellate)، أما أنواع جنسي *Polymyxa* و *Spongospora* الناقلة فتتميز بأن أبواغها المتحركة ذات أسواط مزدوجة (biflagellate)، علماً بأن تلك الأنواع الناقلة جميعاً متطفلات إجبارية على جذور النباتات كما أنها ذات دورة حياة متشابهة تقريباً. وتعيش هذه الفطريات عادة في التربة في غياب عائلها النباتي بين مواسم زراعته على هيئة جراثيم/أبواغ كامنة، وعند وجود العائل تنتج هذه أبواغ متحركة تقوم بإعداء النبات العائل. ويتوقف المدى العوائل النباتي للفطر على كل من النوع والسلالة، حيث أن بعض السلالات تتميز بمدى عوائلها أوسع كثيراً من سلالات أخرى من نفس النوع. وقد لوحظ أن سلالات الفطر ذات المدى العوائل الأوسع تكون عادة أكثر كفاءة في نقل الفيروسات للنبات.

وقد اتضح أن هناك طريقتان لنقل فيروسات النبات بواسطة الفطريات، ويمكن تسمية الطريقة الأولى بالنقل الخارجي أو المائي (*in vitro transmission*) والأخرى بالنقل الداخلي أو الحيوي (*in vivo transmission*). وتشمل الطريقة الأولى نقل الفيروسات الكروية من فصيلة *Tombusviridae* التي ينقلها نوعان من جنس *Olpidium*. وفي هذه الطريقة تلتصق جسيمات الفيروس الموجودة في ماء التربة بالسطح الخارجي للأبواغ المتحركة، ويظن أن هذه الجسيمات تدخل إلى السيتوبلازم عندما يتم سحب السوط إلى الداخل عند دخول هذه الأبواغ إلى خلايا جذور النبات العائل. ولا يعرف بعد كيف ينتقل الفيروس من تلك الأبواغ إلى سيتوبلازم خلايا النبات العائل، ولكن يبدو أن ذلك يحدث في مرحلة مبكرة من عدوى النبات بواسطة الفطر. وتدلل البحوث على أن لتكوين الغطاء البروتيني للفيروس دخل كبير في التخصص بين نوع الفطر الناقل والفيروس المنقول.

أما الطريقة الثانية (*in vivo*) فتشمل نقل فطر *O. brassicae* وغيره للفيروسات العصوية من أجناس *Furovirus*، *Bymovirus* و *Varicosavirus*. وفي هذه الطريقة تكون جسيمات الفيروس المنقول موجودة داخل سيتوبلازم الأبواغ المتحركة منذ البداية عند إطلاقها من الأبواغ الكامنة أو من الاسبورانجيا الخضرية (vegetative sporangia)، وتدخل تلك الجسيمات مع

الأبواغ المتحركة إلى خلايا العائل عند إصابته بالفطر، ثم تنتقل من تلك الأبواغ إلى سيتوبلازم العائل، علماً بأن الطريقة التي تنتقل بها جسيمات الفيروس من الأبواغ إلى سيتوبلازم خلايا العائل أو من الأخيرة إلى الأبواغ أثناء تكوينها لم تعرف بعد. ولكن يبدو أن لتكوين الغطاء البروتيني للفيروس دخل في عملية التخصص بين الفطر الناقل والفيروس المنقول كما هو الحال في الطريقة الأولى (Campbell, 1996؛ Rochon *et al.*, 2004).

13.2. أهمية دراسة طرائق إنتقال فيروسات النبات والأنواع الناقلة لها في دراسة وبائية وإنتشار تلك الفيروسات

تعتبر دراسة طرائق إنتقال الفيروسات من نبات لآخر وكذلك معرفة النوع الناقل والمجموعة التقسيمية التي ينتمي إليها ذلك النوع ذات أهمية كبيرة من الناحيتين العملية والاقتصادية لعدة أسباب نلخصها فيما يلي:

- 1) تلعب الأنواع الناقلة سواء من مفصليات الأرجل أو النيماتودا أو الفطريات دوراً كبيراً في إنتشار تلك الفيروسات وحدث الأوبئة، خاصة وأنه في كثير من الأحيان يكون النقل عن طريق تلك الكائنات هو الوسيلة الوحيدة لإنتقال الفيروس من نبات لآخر في الطبيعة بالإضافة إلى النقل بالتطعيم أو التكاثر الخضري.
- 2) هناك الكثير من التخصص بين الأنواع الناقلة أو المجموعات التقسيمية المختلفة والفيروسات التي تنقلها، بل إن هناك تخصصاً كبيراً أيضاً بين فيروسات النبات والمجموعات التي تنقلها (الجدولين 1 و 2)، حيث أنه في كثير من الأحيان تنحصر الأنواع الحشرية الناقلة لبعض أجناس الفيروسات في مجموعة تقسيمية معينة كالممن أو نطاطات الأوراق أو نطاطات النبات أو الذباب الأبيض. وبالتالي فإنه عند اكتشاف نوع جديد من فيروسات النبات في منطقة ما يمكن البحث عن الأنواع الناقلة له بين المجموعات التقسيمية المعروفة للجنس أو الفصيلة التي يتبعها ذلك الفيروس، علماً بأن الأنواع الناقلة لفيروس ما قد تختلف من منطقة جغرافية لأخرى ولكنها عادة تتبع نفس المجموعة التقسيمية كالجنس أو الفصيلة. وهناك بعض الاستثناءات لتلك القاعدة، فعلى سبيل المثال فإن فيروسات فصيلة *Potyviridae* قد ينقلها المن أو الأكاروس أو الفطريات، كما أن فيروسات فصيلة *Rhabdoviridae* قد ينقلها المن أو نطاطات الأوراق أو نطاطات النبات. أما إذا وجد أن أحد الفيروسات ينتقل عن طريق التربة، فإن البحث عن الأنواع الناقلة له يجب أن يبدأ بالتركيز على بعض أنواع النيماتودا أو الفطريات الموجودة في التربة بنفس المنطقة.

- 3) تقيّد كثيراً دراسة العلاقة بين فيروسات النبات وبين الأنواع الناقلة لها - أي طريقة النقل - وكذلك طريقة تغذية وإنتشار النوع الناقل في دراسة وبائية وإنتشار تلك الفيروسات في

الطبيعية. فإن لطريقة تغذية حشرات رتبة نصفية الأجنحة كالممنّ ونطاطات الأوراق والذباب الأبيض، وكذلك مدى بقاء الفيروس قابلاً للنقل في الحشرة الناقلة، أو وجود فترة كمون للفيروس داخل تلك الحشرة قبيل أن تبدأ في إعداء النباتات، تأثير كبير في مدى وسرعة إنتشار الفيروس من نبات أو حقل لآخر أو من منطقة لأخرى. وكمثال لذلك فإن الإنتشار الأولي والثانوي السريع لفيروسات فصيلة *Potyviridae* التي ينقلها الممنّ تعود للسرعة التي يمكن لحشرات الممنّ نقل هذه الفيروسات بعد فترة تغذية قصيرة جداً على النباتات المصابة، ولعدم وجود فترة كمون للفيروس داخل الحشرة الناقلة، مما يجعلها قادرة على نقل الفيروس فور الإنتقال لنبات سليم مجاور للنبات المصاب، أو بعيداً عنه عندما يطير الممنّ أو يحمل عن طريق الرياح. أما فيروسات فصيلة *Reoviridae* التي تنقلها نطاطات الأوراق أو نطاطات النبات من لحاء النبات، وبالتالي تأخذ هذه الحشرات وقتاً طويلاً نسبياً حتى تكتسبها بالتغذية على نبات مصاب، ثم يمر الفيروس بفترة حضانة طويلة حتى يتكاثر داخل الحشرة الناقلة ويصل إلى غددها اللعابية، فقد يكون إنتشارها أكثر بطناً من نبات لآخر داخل نفس الحقل، ولو أن إنتقال تلك الفيروسات عن طريق بيض حشرات الناقلة وسرعة الحركة التي تتميز بها نطاطات الأوراق ونطاطات النبات قد يزيد من فرص نقل الفيروس خلال الأجيال المتعاقبة من الحشرة وخلال مسافات بعيدة نسبياً.

4) وبالإضافة إلى ذلك فإن معظم الفيروسات المتكاثر ذات مدى - أو تخصص - ضيق نسبياً من حيث أنواع الحشرات الناقلة لها وذلك بالمقارنة بالفيروسات غيرالباقية/غيرالمثابرة التي ينقلها الممنّ. وجدير بالذكر أن طريقة نقل الفيروسات (سواء غير باقية/غير مثابرة، شبه باقية/شبه مثابرة، دورة، أو متكاثرة) تعتبر ثابتة عادة لنفس الفيروسات التي تنقل بمجموعة واحدة أو مجموعات تصنيفية مختلفة من الحشرات (جدول 1).

14.2. علاقة الحشرات ببعض أمراض النبات التي تتشابه أعراضها مع أعراض الأمراض الفيروسية

هناك بعض أمراض النبات التي تتشابه أعراضها كثيراً مع أعراض الأمراض الفيروسية ولكن تسببها الحشرات الناقبة الماصة نفسها أثناء التغذية على النبات، أو تسببها بعض الكائنات الأخرى كبعوض أنواع البكتيريا التي تنقلها الحشرات بطريقة قد تتشابه مع الأمراض الفيروسية. وتسبب هذه الكائنات عادة أعراض الإصفرار أو الاحمرار أو النقرم أو التشوه للنباتات التي تصيبها، ونظراً لتشابه كل من الأعراض والعلاقة بين المرض والحشرة بين تلك الأمراض والأمراض الفيروسية فقد يختلط الأمر بينهما في بعض الأحيان، ولذلك نورد فيما يلي موجزاً سريعاً لتلك الأمراض وعلاقتها الوثيقة بالحشرات وخاصة من رتبة نصفية الأجنحة.

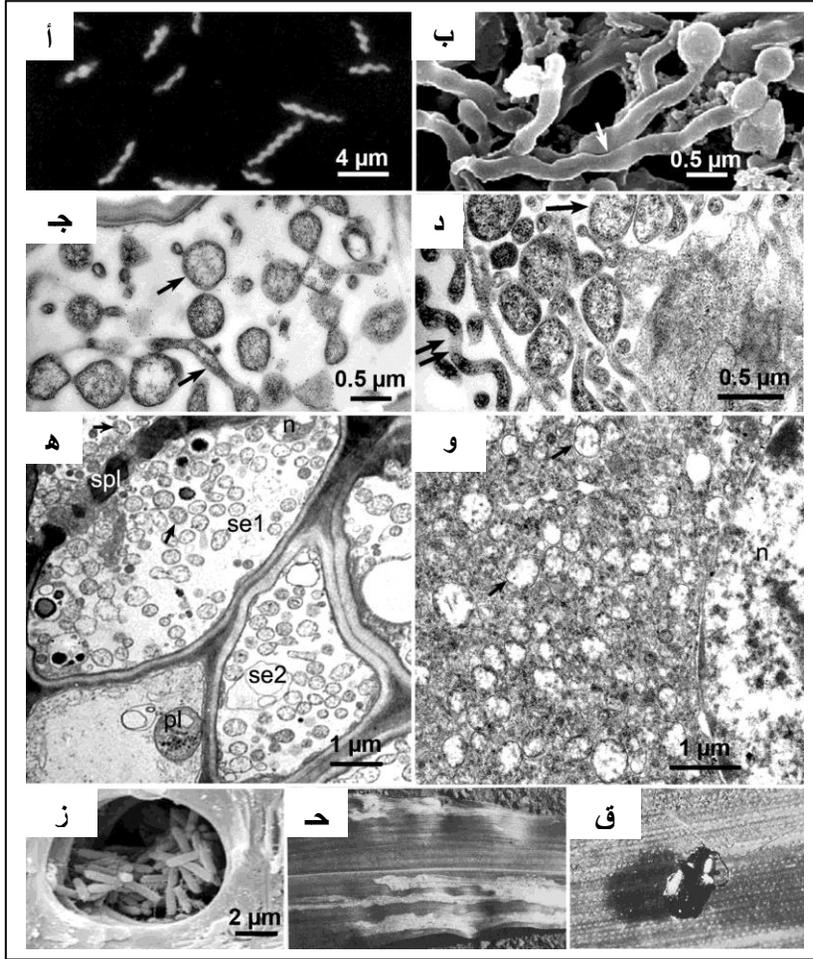
1.14.2. الأمراض المسببة عن السيروبلازما والفيوتوبلازما

يشتمل جنسي سيروبلازما (*Spiroplasma*) و فيوتوبلازما (*Phytoplasma*) على كائنات بكتيرية دقيقة تتبع رتبة Mollicutes، التي تتميز عن أنواع البكتيريا الحقيقية (Eubacteria) بأنها أصغر حجماً كما أنها لا تملك جداراً يحيط بالخلية ولكن مجرد غشاء مفرد يحيط بالخلية التي تحتوي على ريبوسومات ونواة غير محاطة بغطاء.

وتتميز السيروبلازما بشكلها الحلزوني وحركتها المميزة في السوائل، والتي يمكن رؤيتها بالمجهر ذو المجال المظلم (شكل 4 - أ) وإمكانية زراعتها أو تمييزها على بيئات صناعية، وتتراوح في الطول بين 3- 15 ميكرومتر وفي القطر بين 0.2-0.5 ميكرومتر (شكل 4 - أ و 4 - د). ومن أهم الأنواع التي تسبب أمراضاً للنبات سيروبلازما تقرم الذرة (*Spiroplasma kunkelii*) وينقلها بعض أنواع نطاطات الأوراق من جنس *Dalbulus* وخاصة *D. maidis*، وتلك التي تسبب مرض العنناد في الموالح/الحمضيات (*citrus stubborn*) وتسببها *Spiroplasma citri* وتقلها نطاطات الأوراق من جنس *Circulifer*. وتسبب بعض أنواع جنس *Mycoplasma* القريب منها أمراضاً للإنسان والحيوان.

أما أنواع الفيوتوبلازما فهي ليست حلزونية الشكل بل شبه كروية أو عديدة الشكل (شكل 4 - هـ و 4 - و)، ولم يتمكن من زراعتها أو تمييزها على بيئات صناعية حتى الآن، ومن أهم الأنواع التي تسبب أمراضاً للنبات تلك التي تسبب مرض التقزم العشبي في الذرة (*maize bushy stunt phytoplasma, MBSP*)، واصفرار الأستر (*Aster yellows phytoplasma*) وتقلهما نطاطات الأوراق من جنس *Dalbulus* و *Macrosteles*، على التوالي.

وتشبه العلاقة بين أنواع نطاطات الأوراق الناقلة وكل من السيروبلازما والفيوتوبلازما كثيراً علاقة تلك الحشرات بالفيروسات الباقية/المثابرة المتكاثرة (Ammar & Hogenhout, 2006؛ Purcell & Nault, 1991) وتتميز بفترة اكتساب والقاح طويلتين نسبياً نظراً لوجود كل من السيروبلازما والفيوتوبلازما داخل أنسجة اللحاء في النباتات المصابة، وبفترة حضانة طويلة نسبياً داخل الحشرة، كما أنها تتكاثر داخل أنسجة الحشرة الناقلة (شكل 4 - د و 4 - و) التي قد تبقى معدية بها طوال حياتها. وتعتبر الحشرات ناقلات ضرورية - أو إجبارية - لتلك الكائنات في الطبيعة حيث أنها لا تنتقل من نبات لآخر بالطرائق الميكانيكية. هذا مع العلم بأن هناك بعض أنواع السيروبلازما التي تصيب الحشرات فقط مثل *S. mellifera* التي تسبب الشلل لحشرات نحل العسل، كما أن بعضها يوجد في رحيق الأزهار مثل *S. floricola* (Ammar et al., 2004).



شكل 4. بعض الكائنات الممرضة غير الفيروسية التي تنقلها الحشرات للنباتات: سيروبلازما تقرم الذرة كما تُرى بالمجهر الضوئي ذو المجال المظلم (أ) وبالمجهر الإلكتروني المساح (ب) وبالمجهر الإلكتروني النفوذ لقطاعات رقيقة في النبات المصاب (ج) أو في الحشرة الناقلة (د)؛ فيتوبلازما اصفرار الأستر في الأثلبيب الغربالية (se1, se2) للحاء النبات المصاب (هـ) أو في خلايا الغدد اللعابية للحشرة الناقلة (و)؛ بكتيريا مرض ببرس (*Xylella fastidiosa*) في الأوعية الخشبية لنبات العنب (ز)؛ أعراض الذبول البكتيري على أوراق الذرة (ح) وخنفساء الذرة البرغوثية (ق) الناقلة للمرض. نواة الخلية؛ spl، الصفيحة الغربالية للحاء). (المصادر: ب) Ammar *et al.*, 2004؛ ج- إلى و) Ammar & Hogenhout, 2006؛ ز) Shurtleff, 1973؛ ح، و، ق) Alves *et al.*, 2004؛

2.14.2. أنواع البكتيريا الحقيقية القاطنة لنسيج اللحاء في النبات

تقطن بعض أنواع البكتيريا الحقيقية (Eubacteria)، أي التي تحاط خلاياها بجدار سميك، نسيج اللحاء في النباتات المصابة بها، وتتقلها بعض الحشرات نصفية الأجنحة بطريقة مشابهة تقريباً لتلك التي ذكرت في السبوروبلازما والفيوتوبلازما (الموجودتين في نسيج اللحاء أيضاً). ومن أمثلة هذه الكائنات البكتيرية المسببة للإضرار في الموالح/الحمضيات (citrus greening)، وتتقله حشرات فصيلة Psyllidae، ومرض الورقة الصولجانية في البرسيم (Clover club leaf) الذي تتقله بعض أنواع نطاطات الأوراق، وقد سميت هذه الكائنات مبدئياً بالريكتيسيا (Rickettsia) نظراً لأنه لم يمكن زراعتها على بيئات صناعية بعد (Purcell & Nault, 1991).

3.14.2. أنواع البكتيريا الحقيقية القاطنة لنسيج الخشب في النبات

هناك بعض أنواع البكتيريا الحقيقية الأخرى التي تقطن عادة نسيج الخشب في النباتات المصابة بها (شكل 4 - ز)، ومن أمثلتها النوع *Xylella fastidusa* الذي يسبب مرض بيرس Pierce's disease في العنب وتقرم البرسيم الذي ينتشر على زراعات البرسيم الحجازي/الفصاة/الجبث الموجودة بالظهر الصحراوي لبعض محافظات مصر (فجلة وآخرون، معلومات غير منشورة) وغيرها وتتقله بعض أنواع نطاطات الأوراق من عدة أجناس، والنوع *Erwinia tracheiphila* المسبب لمرض ذبول القرعيات وتتقله الخنافس البرغوثية من فصيلة Chrysomelidae، وكذلك النوع *Pantoea stewartii* المسبب لمرض الذبول البكتيري (Stewart's disease) في الذرة الذي تتقله بعض أنواع الخنافس البرغوثية أيضاً (الأشكال 4 - د و 4 - ق). وبخصوص بكتيريا *Xylella* فتدل الأبحاث على أن نطاطات الأوراق تتقلها بطريقة تشبه إلى حد ما طريقة نقل الفيروسات شبه الباقية، ولكن هناك دلائل على أن هذه البكتيريا تتكاثر داخل تجويف القناة الهضمية الأمامية للحشرات الناقلة لها، على عكس الفيروسات شبه الباقية التي لا تتكاثر داخل تلك القناة (Purcell & Nault, 1991؛ Redak et al., 2004).

4.14.2. بعض أمراض النبات الناتجة عن تغذية نطاطات الأوراق ونطاطات النبات

تفرز الحشرات الناقبة الماصة عادة أثناء تغذيتها على النبات نوعين من الإفرازات اللعابية:

- (1)لعاب المائي أو السائل، الذي يحتوي على عدد من الإنزيمات الهاضمة للبروتين والسليولوز والنشويات وغيرها، وينتشر في خلايا النبات حول جرح التغذية.
- (2)لعاب الغمد (sheath saliva)، الذي يحتوي على بروتينات دهنية ودهنيات فوسفورية وكربوهيدرات تتجلط معاً فور إفرازها لتكون غمداً يحيط بالفكوك الرمحية لأجزاء الفم أثناء

التغذية، ويظن أن هذا الغمد قد يحمي أجزاء الفم ويساعد في عدم التثام الجرح أثناء تغذية الحشرة.

وهناك بعض الأمراض غير المعدية التي تصيب النباتات كنتيجة مباشرة لتغذية بعض الحشرات الثاقبة الماصة عليها، ومن أمثلتها مرض "احتراق الأوراق الذي تسببه نطاطات الأوراق" (hopper-burn)، ويصيب كثيراً من النباتات منها البطاطس/البطاطا والبرسيم الحجازي/الفصة/الجبث والبرسيم والفاصولياء وفول الصويا وغيرها. وتتراوح أعراض هذه الأمراض بين اصفرار الأوراق والتقرم وذبول قمة النباتات الصغيرة في العمر. وقد يبدأ اصفرار الأوراق عند حوافها ثم يمتد ليشمل الورقة كلها التي قد تتحول إلى اللون البني أو القرمزي ولكن دون تقرح عادة. ويتسبب هذا المرض عن تغذية بعض أنواع نطاطات الأوراق من جنس *Empoasca* sp. منها *E. fabae* و *E. kraemeri*. وقد يؤثر هذا المرض كثيراً على المحصول خصوصاً عند ازدياد أعداد نطاطات الأوراق المسيبة له في الحقل. وقد كان يظن أن هذا المرض ينتج فقط نتيجة لإفراز بعض المواد السامة لخلايا النبات ضمن اللعاب السائل أثناء تغذية نطاطات الأوراق على النبات العائل، ولكن تشير بعض الدراسات الحديثة إلى أن السبب قد يتضمن أيضاً رد الفعل الفسيولوجي للنبات العائل نتيجة لجرح الخلايا وتمزقها بواسطة الفكوك الرمحية لنطاطات الأوراق أثناء عملية التغذية (Backus et al., 2005). وتسبب بعض نطاطات النبات أيضاً، مثل *Sogatella furcifera* و *S. lugens*، مرض احتراق أوراق نبات الأرز. وتقدر الخسائر الناجمة عن أمراض احتراق الأوراق بملايين الدولارات في محاصيل الأرز بمناطق كثيرة في آسيا، والفاصوليا في أمريكا اللاتينية، والبطاطس/البطاطا والبرسيم الحجازي/الفصة/الجبث في أمريكا الشمالية. ومن الأمثلة القليلة المعروفة في العالم العربي مرض "ورم عروق الأوراق" في نبات الذرة الذي وصف بمصر، ومن أعراضه وجود بعض الأورام الصغيرة على العروق الثانوية لأوراق نبات الذرة مما يجعل تلك العروق ذات ملمس خشن (يرجى الاطلاع على الفصل الثالث عشر من هذا الكتاب)، وتدلل البحوث على أن هذا المرض يتسبب عن تغذية بعض أنواع نطاطات الأوراق من جنس *Cicadulina* (Ammar et al., 1984).

3. الطرائق الأخرى لإنتقال الفيروسات من نبات لآخر

1.3. الإنتقال الميكانيكي

يستخدم التلقيح الميكانيكي للفيروسات في المختبر لعدد من الأغراض في مجال الفيروسات النباتية، مثل دراسة المدى العدوي العوائلي، وتقييم "قدرة العدوى" لمستحضر فيروسي، وتشخيص

الفيروس. وقد وجد أن نتائج عملية الالقاح بالفيروس تعتمد -بشكل كبير- على ظروف النباتات الملقحة وعلى عوامل كثيرة أخرى (Hull, 2002).

وهناك بعض الفيروسات التي تنتقل ميكانيكياً في الحقل. وتتواجد هذه الفيروسات (مثل TMV و PVX) عادة بتركيز عال في النباتات المصابة بها، ويمكن أن تنتقل إلى النباتات المتاخمة من خلال شعيرات الجذور الممزقة. وعموماً لا يشكل النقل الميكانيكي للفيروسات في الحقل أهمية كبيرة خاصة إذا ما قورن بالإنتقال بواسطة النواقل اللافقارية. وبالرغم من ذلك ففي بعض الفيروسات يكون النقل الميكانيكي ذو درجة عالية من الأهمية، فمثلاً فيروس TMV يمكن أن يلوث الأيدي والملابس والآلات الزراعية وبالتالي يسهل إنتقاله بواسطة العمال، بل أنه يمكن أن ينتقل بواسطة الطيور. ويكون لهذا النمط من النقل أهمية خاصة خلال فترة النمو المبكرة للمحاصيل، فمثلاً في الفترة الأولى لإعداد المحصول تكون النباتات المصابة إصابة مبكرة بمثابة مصدر للعدوى خلال العمليات الزراعية التالية. بل إن فيروس TMV قد ينتشر ميكانيكياً بواسطة مدخني التبغ حيث أن الفيروس يكون متواجداً في أوراق التبغ المصنعة، وقد وجد أن جميع الأصناف التجارية من السجائر في غرب ألمانيا كانت تحتوي على هذا الفيروس. ومن الأمثلة الأخرى للفيروسات التي تنتقل ميكانيكياً في الحقل فيروس PVX الذي يمكن أن ينتقل عن طريق الآلات الملوثة أو بواسطة العمال أو حتى الحيوانات التي تحتك بالنباتات المصابة، حيث قد يبقى الفيروس نشطاً على المواد الملوثة لمدد تصل إلى بضعة أسابيع. كما وجد أن هذا الفيروس يمكنه أن ينتقل من خلال الاحتكاك المباشر بين أوراق النباتات المتجاورة، وقد يستطيع الإنتقال أيضاً بين النباتات المتجاورة حتى دون تلامس أوراقها. وقد فُسرَت هذه الظاهرة إما بحدوث النقل عن طريق الاتصال بين الجذور، أو بوجود نواقل قاطنة في التربة.

2.3. النقل غير الحيوي في التربة

قد ينتقل عديد من الفيروسات إلى جذور النباتات من خلال التربة الملوثة بها دون تدخل حيوي من نواقل فطرية أو نيماتودية. ومن أمثلة هذه الفيروسات: TMV، فيروس النقرم الشجيري للطماطم/البندورة (TBSV)، SBMV. وقد وجد أن فيروس TMV يمكن أن ينتقل في زراعات البيوت البلاستيكية/الصوبات الزراعية من خلال التربة الملوثة به إذا احتكت بأوراق النباتات السليمة. ولذلك فمن المتوقع أن الفيروسات الأخرى التي تتميز بالثبات يمكن أن تنتقل بهذه الطريقة.

3.3. الإنتقال خلال البذور

ينتقل حوالي 14% من فيروسات النبات المعروفة من خلال البذور في واحد - على الأقل - من عوائلها النباتية (Stace-Smith & Hamilton, 1988). ويعتبر النقل بالبذور عاملاً بالغ الأهمية لنشر بعض الأمراض الفيروسية في المراحل المبكرة للمحاصيل، حيث يتسبب في إحداث بؤر عشوائية من الإصابة الابتدائية في الحقل، وعندما تتواجد طرائق أخرى لنشر الفيروس تنتشر الإصابة في باقي الحقل. ومن هنا يتضح الأهمية الاقتصادية للنقل بالبذور. هذا بالإضافة إلى أن الفيروسات يمكن أن تبقى حية في البذور لفترات طويلة مما يفسر سبب إنتشار الفيروسات المنقولة بالبذور لمسافات بعيدة.

ويمكن تمييز نمطين من الإنتقال بالبذور، ويمثل النمط الأول حالة إنتقال فيروس TMV في الطماطم/البندورة حيث يعزى النقل فيه إلى تلوث البادرات من البذرة بطرائق ميكانيكية. وقد يكون هذا النوع من النقل هو السائد في باقي الفيروسات من جنس *Tobamovirus*. وتتميز مثل هذه الفيروسات المحمولة خارجياً على البذور بسهولة مكافحتها بالمعاملة ببعض المواد المثبطة لها. وجدير بالذكر أن فيروس TMV لا يوجد في أجنة بذور الطماطم/البندورة. أما النمط الثاني (وهو الأكثر شيوعاً) ففيه يتواجد الفيروس داخل أنسجة أجنة البذور، وهنا تحدث الإصابة بأحد احتمالين: (1) قبل الإخصاب من خلال إصابة الجاميطات (ويعرف ذلك "بالنقل بالجاميطات")، أو (2) بالإصابة المباشرة بعد الإخصاب للجنين نفسه. ويلاحظ أن بعض الإصابات بالبذور قد تؤدي لظهور أعراض مرضية على البذرة، ولكن لا توجد علاقة بين البذور الحاملة للأعراض والبذور الناقلة للفيروس (Maule & Wang, 1996؛ Johansen et al., 1994).

وفيما يلي أهم العوامل المؤثرة في نسبة إصابة البذور بالفيروسات:

- (1) نوع وسلالة الفيروس: قد تصل هذه النسبة إلى 100% في بعض الفيروسات، كما هو الحال في فيروس التبغ الحلقي للتبغ (TRSV) عند إصابته لفاول الصويا، وعلى النقيض، فقد تصل إلى 1% فقط في حالة فيروس بطاطا/بطاطس الأندين الكامن (APLV). وقد تتباين السلالات المختلفة لنفس الفيروس في معدلات الإنتقال بالبذرة.
- (2) العائل النباتي: تنتقل بعض الفيروسات بالبذور في مدى واسع من العوائل النباتية مثل فيروس TBRV الذي ينتقل بالبذور في 9 أنواع تابعة لست عائلات نباتية. وقد تنقل بعض الفيروسات بمعدلات مختلفة تبعاً لعوائلها المختلفة، كما أن فيروسات أخرى قد تنقل بالبذور في أحد عوائلها ولا تنقل في الآخر.
- (3) توقيت إصابة النبات: بشكل عام فإنه كلما كانت إصابة النبات مبكرة كلما ارتفعت نسبة البذور الحاملة للفيروس. ولا يشذ عن هذا التعميم سوى استثناء واحد حتى الآن هو فيروس الموزايك الشريطي للشعير (BSMV) على نبات الشعير حيث حدث العكس.

- (4) عمر البذور: قد تختفي بعض الفيروسات بسرعة من البذور المخزنة، بينما يبقى البعض الآخر لسنوات عديدة.
- (5) درجات الحرارة العالية: تكون البذور التامة الجفاف أكثر مقاومة لدرجات الحرارة العالية من أغلب الأجزاء النباتية الأخرى. ويبدو أن بعض الفيروسات المنقولة بالبذور تظهر تحملاً لدرجات الحرارة العالية التي تتعرض لها البذور المصابة بها. ففيروس التبغ الحلقي للتبغ استطاع البقاء لمدة 5 سنوات في بذور فول الصويا في مدى حراري 16-32°س بنفس حيوية بقائه في المدى 1-2°س، بالرغم من أن نسبة إنبات البذور قد انخفضت بشكل كبير عند درجة الحرارة الأعلى. والحقيقة أن سبب تحمل هذه الفيروسات لدرجات الحرارة العالية غير معروف تماماً.
- (6) مقاومة العائل: لا توجد هناك أمثلة قليلة على مقاومة العوائل للفيروسات المنقولة بالبذور، مثل وجود جين واحد متنحي (recessive) في نبات الشعير يعمل على تهيئة المقاومة لفيروس الموزايك الشريطي للشعير.

4.3. الإنتقال خلال حبوب اللقاح

يمكن لبعض الفيروسات الإنتقال من نبات لآخر عن طريق حبوب اللقاح، فمثلاً فيروس AMV تكون إمكانية نقله من خلال حبوب اللقاح أكبر من النقل من خلال المبايض. ويفترض أن يؤدي التلقيح الذاتي في النباتات المصابة إلى رفع نسبة البذور المصابة عن ما إذا كانت الإصابة آتية من جاميطة واحدة مصابة (Mink, 1993).

5.3. الإنتقال خلال الإكثار الخضري

يعد الإكثار الخضري عملية زراعية هامة جداً في بعض المزروعات، ولكنه أيضاً يعتبر أسلوباً فعالاً في نشر وبقاء الفيروسات النباتية. فمعظم الفيروسات الهامة اقتصادياً تنتشر جهازياً خلال معظم الأجزاء الخضرية للنبات. وغالباً ما أن يصاب النبات جهازياً بالفيروس فإنه يبقى مصاباً طوال حياته، وبالتالي فإن أي أجزاء خضرية تؤخذ بهدف الإكثار (مثل الدرنات أو البصيلات أو الكورمات أو السوق الجارية أو العقل) فإنها تكون بالطبع مصابة، وتزيد أهمية هذه الطريقة في فيروسات المحاصيل التي يجرى إكثارها خضرياً عادة مثل البطاطس/البطاطا وقصب السكر وأبصال الزينة وغيرها.

6.3. الإنتقال بالتطعيم

يعتبر التطعيم شكلاً من أشكال الإكثار الخضري، حيث ينمى جزء من أجزاء أحد النباتات على جزء من نبات آخر. وما أن يحدث الالتحام، فإن كلا من الطعم (scion) والأصل (root-stock) يصبحان نباتاً واحداً، وبالتالي فعندما يكون الطعم مصاباً بشكل جهازي بفيروس ما فإن النبات بأكمله بعد التطعيم يصبح مصاباً، وتزيد أهمية هذه الطريقة في الفيروسات التي تصيب بعض أشجار الفاكهة كالموالح/الحمضيات وغيرها التي يستخدم التطعيم فيها لأسباب متعددة.

7.3. الإنتقال بواسطة النباتات المتطفلة

نبات الحامول (*Cuscuta spp.*) هو نبات متسلق يتطفل على النباتات الراقية. ويتبع هذا الجنس العديد من الأنواع التي يتميز كل منها بمدى عوائل معين، ويكون بعضها ذا مدى عوائل واسع جداً. وقد تبين أن الحامول يمكن أن ينقل الفيروسات من نبات مصاب لآخر سليم، نظراً لاتصاله بالأوعية النباتية لعائله. كما أنه من المحتمل أن تنتقل الفيروسات من خلال القُنُيوات البلازمية (plasmodesmata) التي تصل خلايا أنسجة الطفيل بسيتوبلازم خلية العائل. ويلاحظ أن هناك بعض التشابه بين النقل بالحامول والنقل بالتطعيم في بعض الخصائص، وينحصر الاختلاف الأساسي بينهما في أن النقل بالتطعيم يحدث في النباتات المتوافقة تطعيمياً (والتي غالباً ما تتبع جنساً واحداً)، أما الحامول فإنه يمكن أن ينقل الفيروسات بين النباتات المتباعدة تقسيمياً (Desjardins *et al.*, 1969). ومن خلال الدراسات التي أجريت حتى الآن فقد وجد أن معظم الفيروسات لا تتكاثر داخل الحامول الناقل لها والذي يبدو أن دوره كأنيوب ناقل للفيروس بين نبات وآخر.

ومن الاستخدامات التجريبية الرئيسية للنقل بالحامول، نقل الفيروسات من العوائل التي يصعب دراستها إلى نباتات تجريبية أخرى يسهل دراستها. وبشكل عام فمن المحتمل ألا يكون الحامول عاملاً هاماً في نقل الفيروسات الهامة اقتصادياً في الحقل.

4. وبائية وإنتشار الأمراض الفيروسية والعوامل المؤثرة فيهما

من أجل البقاء، فإن الفيروسات النباتية يجب أن يتوافر لديها المقومات التالية:

- (1) أن يكون لديها عائل نباتي واحد أو أكثر لتكاثر بها.
- (2) أن يكون لديها وسيلة أو وسائل فعالة للإنتشار بفاعلية لإصابة عوائل نباتية أخرى.
- (3) أن يتوافر لها العائل النباتي الملائم في الوقت المناسب للإنتشار.

وحقيقة الأمر أن وجود فيروس ما في مكان محلي ما أو بمنطقة أوسع يرجع إلى تفاعل كثير من العوامل الفيزيائية والحيوية معاً.

وفي هذا القسم سوف يتم مناقشة أهم هذه العوامل مع شرح الطرائق التي تتفاعل بها هذه العوامل معاً لتؤثر في بقاء وإنتشار الفيروسات النباتية، حيث أن دراسة كل من علم البيئة وعلم الوبائية الخاص بالفيروس النباتي الذي يصيب محصولاً معيناً أو الذي يوجد في منطقة معينة، يعتبر هو المفتاح لمعرفة كيفية تطوير الطرائق المناسبة لمكافحة الأمراض التي تسببها هذه الفيروسات. وكما هو الحال في أغلب المتطفلات الإجبارية (obligate parasites) فإن العوامل البيئية السائدة التي تؤخذ في الإعتبار هي عادة الوسيلة التي تنتشر بها الفيروسات من نبات لآخر، وكذلك طرائق تأثير العوامل الأخرى على هذا الإنتشار. وقد تناولت المراجع الآتية تلك الموضوعات بتفصيل أكبر: Burgess *et al.*, 1999؛ Dewar & Smith, 1999؛ Harrison, 1981؛ Hull, 2002؛ Jones, 2004؛ Irwin & Thresh, 1990؛ Lecoq, 1999؛ Maramorosch & Harris, 1981؛ Robert, 1999؛ Wisler *et al.*, 1998.

1.4. العوامل الحيوية

1.1.4. الثبات الفيزيائي للفيروسات والتركيزات التي يمكن الوصول لها

بالنسبة للفيروسات التي تنتقل ميكانيكياً فإنه يزيد من احتمال بقائها وإنتشارها إذا كانت أكثر ثباتاً سواء داخل أو خارج النبات، وكذلك تلك الفيروسات التي تصل إلى تركيزات عالية داخل الأنسجة النباتية المصابة. فعلى سبيل المثال يبقى فيروس TMV لفترات طويلة في المخلفات النباتية الميتة الموجودة في التربة، وبالتالي يعتبر مصدراً لعدوى المحاصيل التالية. وقد أمكن إعادة العدوى بهذا الفيروس من 42 نوع من السجائر في ألمانيا وكان محصول الفيروس المتحصل عليه 0.1-0.3 مغ لكل غرام من التبغ. وقد وجد أن قدرة العدوى للفيروس المعزول من السجائر نصف مثلتها المعزولة من النباتات الحية. وقد تكون التركيزات العالية من الفيروس في موسم معين ذات أهمية لإنتقاله وبقائه، فمثلاً تعتبر عشبة *Stellaria media* عائلاً شتوياً لفيروس CMV، وقد وصل هذا الفيروس لأعلى تركيزاته في هذا العائل على درجات الحرارة المنخفضة. ولذلك فإن هذا النبات يعتبر مصدراً ممتازاً لاكتساب الفيروس بواسطة المَن في الربيع.

2.1.4. معدل التحرك والتوزيع في النباتات العائلة

من المعروف أن الفيروسات أو السلالات الفيروسية التي تتحرك ببطء خلال العائل النباتي ابتداء من نقطة الإصابة تكون أقل احتمالاً في البقاء والانتشار بفاعلية مقارنة بالسلالات التي تتحرك بسرعة. وتتضح أهمية سرعة التحرك هذه عندما يؤخذ في الاعتبار فترة حياة النبات العائل المفرد. فالفيروسات التي تصيب شجيرات أو أشجار ذات عمر طويل يكون لها فرصة التحرك البطيء عن تلك التي تصيب النباتات الحولية. وكذلك فالفيروسات التي يمكنها دخول البذور والبقاء فيها يكون لها ميزة هامة للبقاء والانتشار. وعلى سبيل المثال فإن فيروس موت التبغ (TNV) الذي يقتصر وجوده في الجذور فقط في أغلب عوائله يعتمد في نقله في الطبيعة على التربة ليصيب العوائل الجديدة بمساعدة النواقل الفطرية.

3.1.4. الشدة المرضية

إن الفيروس الذي يقتل عائله النباتي بسرعة من خلال تكوينه أعراضاً جهازية يكون احتمال بقائه أقل بكثير من ذلك الذي يسبب أعراضاً مرضية ضعيفة أو متوسطة والتي تسمح للنبات العائل أن يبقى ويتكاثر بفاعلية. ومن المحتمل وجود نوع من الانتخاب الطبيعي ضد السلالات التي تسبب الموت السريع للعائل النباتي، وأن يكون نشوء وتطور الفيروسات (viruses co-evolution) مرتبطاً بنشوء وتطور عوائلها الطبيعية. وكثير من أمراض المحاصيل تكون ذات شدة مرضية عالية (severe) لأنها لم تمتلك الوقت الكافي لإنشاء علاقة تطورية مع هذه المحاصيل. فمثلاً يلاحظ أن بعض السلالات الشديدة من فيروس BCTV تتسبب في موت النباتات الصحراوية قبل أن تسمح لجيل من نطاطات الأوراق أن ينقلها، وهكذا فإن السلالات الشديدة لهذا الفيروس في الصحراء تميل إلى الإزالة الذاتية. وعلى أية حال فإن تأثير شدة المرض يختلف تماماً في حالة نباتات البنجر، حيث يعتبر هذا المحصول من العوائل الجيدة لنطاطات الأوراق إذا كانت النباتات صغيرة الحجم ومعرضة بالكامل لأشعة الشمس، بينما تعتبر عوائل غير جيدة إذا كانت النباتات كبيرة الحجم ويتخللها قدر كبير من الظل. ولهذا السبب فإن السلالات الشديدة المرضية من هذا الفيروس تعمل على تسهيل إنتشارها في نباتات الشوندر السكري/البنجر بأن تعمل على إنتاج نباتات صغيرة متقرمة والتي تقوم بدورها بتسهيل إكثار الحشرة الناقلة. ومما يزيد من إنتشار السلالات الشديدة هو حقيقة أن السلالات المتوسطة الشدة المرضية لا تحمي ضد العدوى. وتقوم نطاطات الأوراق بقضاء الشتاء بالقرب من حقول البنجر حاملة لسلالات أكثر في شدتها من تلك التي تحملها النطاطات الموجودة في الصحراء.

4.1.4. الطفور وانتخاب السلالات

إن قدرة الفيروس على الطفور لينتج سلالات قادرة على المواجهة الفعالة لتغيرات البيئة قد يكون له دور كبير في بقاء وإنتشار الفيروس. ويلاحظ أنه من الصعب عقد مقارنات لمعدلات الطفور بين أنواع الفيروسات المختلفة، ولكن المحتمل أن تكون هناك فروق كبيرة بينها في معدل الطفور. فعلى سبيل المثال يبدو أن فيروس التفاف أوراق البطاطس/البطاطا (PLRV) يتميز بالثبات الوراثي نسبياً بينما أنواع أخرى مثل فيروسي CMV و TSWV يتواجدا في الطبيعة كسلالات عديدة. وهناك دليل جيد على أن السلالات المختلفة من نفس الفيروس تكون مختلفة في معدل إنتاج طفرة معينة. فالسلالات المتوسطة الشدة من فيروس PVX المعزولة من البطاطس/البطاطا تنتج باستمرار طفرات تعطي مظهر البقع الحلقيّة في نباتات التبغ، ولكن سلالات فيروس TBRV التي عُزلت أصلاً من الطماطم/البندورة لم يلاحظ أبداً عليها حدوث ذلك، أما النمط الشائع من فيروس TMV فإنه يعطي مدى واسع من أنواع الطفرات. ومن المعروف أنه في العديد من الحالات فإن عوائل نباتية معينة تشجع تضاعف سلالات معينة من الفيروس عندما تتواجد مختلطة معاً في نفس النبات، وبالمثل فقد وجد أن النواقل اللاقارية تنقل أحياناً بعض السلالات من الفيروس بفاعلية أكثر من سلالات أخرى. ويلاحظ أنه يمكن لسلالة معينة من الفيروس أن تبقى سائدة لمواسم عديدة على محصول معين في منطقة معينة إذا كان هناك عائل طبيعي يعمل كمستودع إنتقال (reservoir) لهذه السلالة في تلك المنطقة. أما المناطق التي يحدث فيها تباينات عالية في درجات الحرارة على مدار العام، فإن السلالات الفيروسية قد تتأقلم مع هذه الدرجات من الحرارة. وعلى أية حال فإنه إذا كانت درجات الحرارة في فصل الصيف عالية جداً فإن الفيروسات قد تُثبّط داخل عوائلها. وعلى سبيل المثال فإن فيروس تجعد عباد الشمس (SuCV) قد تم وقف نشاطه على نباتات الفراولة النامية في كاليفورنيا لهذا السبب.

وقد تؤثر المعاملات الزراعية بطرائق عديدة فعلى سبيل المثال في اسكتلاندا تمت تربية صنف البطاطا/البطاطس Arran، وأدت العمليات الزراعية المتبعة -بشكل غير مقصود- إلى موت التقاوي الجيدة لإصابتها بفيروس PVX في مرحلة مبكرة نتيجة تعرضها للعدوى من الأصناف التقليدية المجاورة التي كانت مصابة بشدة بهذا الفيروس. كما إن استخدام السلالات الضعيفة من فيروس TMV (المستخرجة من السلالة 1) لإحداث حماية متبادلة (Cross protection) ضد فيروس موزاييك البندورة/الطماطم (ToMV) في زراعات الطماطم/البندورة التجارية أدت إلى زيادة ملحوظة في مظهر الإصابات بالسلالة 1 في الأصناف الحساسة.

وعندما يوجد الفيروس في الأعشاب/الحشائش المستديمة والعوائل البرية بالقرب من محاصيل الزراعات الحولية، فإن تلك المحاصيل قد تصاب بسلاسلات فيروسية لم يتح لها فرصة التكيف مع المحصول الزراعي. وعموماً فإن العوامل الهامة لبقاء السلالات الفيروسية هي: (1) الانتقال الفعال بواسطة الحشرات أو غيرها من وسائل النقل، (2) سرعة التكاثر والحركة داخل النباتات المصابة مقارنة بالسلالات المنافسة، (3) أن تسبب أمراضاً ضعيفة أو متوسطة الشدة فقط.

5.1.4. المدى العائلي للفيروسات النباتية

للفيروسات تنوع كبير جداً في أنواع العوائل التي يمكنها إصابتها، فبعض الفيروسات التي تؤثر على الفراولة مثلاً يبدو أنها مقصورة على إصابة عوائل من جنس *Fragaria*. بينما هناك فيروسات أخرى تكون قادرة على إصابة مدى واسع من العوائل النباتية. وعلى سبيل المثال فالمدى العائلي لفيروس CMV يتضمن أكثر من 1000 نوع تتبع أكثر من 85 عائلة نباتية. بينما هناك فيروسات أخرى ذات مدى عائلي ضيق نسبياً، ويفسر إمكانية بقائها في الطبيعة إلى واحد أو أكثر من ثلاثة أسباب: (أ) أن عائلها يكون نباتاً معمرًا، (ب) أن عوائلها تتكاثر خضرياً، (ج) أنه يتم إنتقالها بفاعلية خلال البذور.

وعموماً فإن تنوع العوائل لفيروس ما يعطيه فرصاً أكبر للبقاء وللإنتشار بشكل أفضل. فالفيروسات التي لها عوائل من نباتات الزينة المعمرة -بالإضافة إلى عوائلها من المحاصيل الحقلية والبستانية- قد أصبحت واسعة الإنتشار على مستوى العالم. ومن الأمثلة الهامة على ذلك (أ) فيروس *BYMV* و *CMV* على نباتات الجلادولس، (ب) فيروس *TSWV* على نباتات الداليا وأنواع أخرى. حيث عادة ما تصيب هذه النباتات التي تعمل كمستودعات هامة لهذه الفيروسات في كثير من البلدان. ويلاحظ أن نباتات الداليا قد تحمل أيضاً فيروس موزاييك الخيار ولكن - في الغالب - بدون ظهور أي أعراض عليها.

كذلك فإن الأعشاب/الحشائش والنباتات البرية والأسيجة وأشجار وشجيرات الزينة قد تعمل أيضاً كمستودعات للفيروسات، ويتوقف مدى التأثير الفعلي لوجود هذه الأنواع المختلفة من العوائل بجوار المحاصيل الإقتصادية على الظروف المحيطة وخاصة تواجد النواقل اللاقارية النشطة. فعلى سبيل المثال ثبت أن وجود فيروس موزاييك البامياء (*OkMV*) في ثلاثة أنواع من الأعشاب/الحشائش من الفصيلة الخبازية في نيجيريا كان أهم مصدر للفيروس على المحاصيل الزراعية لأن الخنافس الناقلة تكون نشطة جداً. وقد تختلف السلالات التابعة لنفس الفيروس في تفضيلها لإصابة أنواع معينة من الأعشاب/الحشائش، فمثلاً في الجنوب الشرقي من فرنسا، وجد أن السلالات الحساسة لدرجات الحرارة من فيروس *CMV* تفضل إصابة

عشبة *Rubia peregrina*، بينما كانت السلالات المقاومة للحرارة سائدة في عشبة *Portulaca oleracea*.

ولكثير من أنواع النيما تودا والفيروسات المنقولة بها مدى عوائل واسع يتضمن النباتات الخشبية المعمرة. وتتميز هذه الفيروسات ونواقلها بأنها غالباً ما يمكنها البقاء في هذه النباتات الخشبية في الأسيجة والغابات في حالة غياب المحاصيل الزراعية المناسبة. ويختلف عن هذه القاعدة فيروس الورقة المروحية للعنب/الكرمة (GFLV) وناقله النيما تودي *Xiphinema index* حيث يكونا مقصورين على نباتات العنب في الحقل. ويفسر ذلك بأن نبات العنب يتميز بفترة حياة طويلة، ولذلك فليس من الضروري -في هذه الحالة- وجود بدائل أخرى من العوائل من أجل البقاء. وعلاوة على ذلك فإن كلا من الفيروس والنامل النيما تودي يستطيعان البقاء لعدة سنوات في الجذور الحية التي قد تبقى في التربة بعد إزالة كرمة العنب.

6.1.4. إنتشار الفيروسات

تنتشر الفيروسات بواسطة النواقل الهوائية أو التي تعيش في التربة أو عن طريق البذور وأحجوب اللقاح، كما تنتشر لمسافات بعيدة بواسطة أنشطة الإنسان. وتلعب طرائق الإنتشار دوراً رئيسياً في وبائية الفيروسات. ففي كثير من حالات العدوى للمحاصيل الحولية وبعض حالات العدوى للنباتات المعمرة يوجد مرحلتان مميزتان لوبائيات وإنتشار الفيروس. المرحلة الأولى هي العدوى الابتدائية التي تحدث إما بواسطة النواقل الحشرية المجنحة، أو بواسطة تواجد عدة نباتات مصابة (مثلاً عن طريق إنتقال الفيروس من خلال البذور)، يلي ذلك المرحلة الثانية وهي العدوى أو الإنتشار الثانوي التي تحدث إما عن طريق النواقل الحشرية المجنحة أو النواقل التي تمشي من نبات لآخر عند تلامس أوراق النباتات المختلفة. وعادة ما يكون الإنتقال الثانوي للفيروسات ذات العلاقات غير الباقية أو شبه الباقية عن طريق النواقل الحشرية المجنحة أثناء رحلات طيرانها للبحث عن عوائلها، بينما عادة ما يكون إنتشار الفيروسات ذات العلاقات الباقية عن طريق الحشرات غير الطائفة التي تستعمر الأنواع النباتية العائلة أي تتربى عليها، مثل الأشكال غير المجنحة لحشرات المنّ أو قصيرة الأجنحة في نطاقات الأوراق ونطاقات النبات. وبذلك فإن العدوى الابتدائية يتبعها الإنتشار الثانوي الذي غالباً ما يؤدي إلى حدوث مراكز منتشرة من النباتات المصابة خلال المحصول وذلك بتدرجات من الإصابة تنتشر حول بؤر الإصابات الابتدائية.

1.6.1.4. النواقل المحمولة بالهواء

بشكل عام فإن الحشرات الطائرة والماصة للعصارة (وخاصة المنّ والذبّاب الأبيض ونطاطات الأوراق) هي أهم وسائل نقل وبقاء الفيروسات النباتية على الإطلاق. ويتوقف نمط الإنتشار ومعدله وامتداده على عدة عوامل من أهمها: أ) مصدر اللقاح الفيروسي: قد يختلف مصدر اللقاح الفيروسي كأن يكون من خارج المحصول أو من النباتات المصابة داخل المحصول والتي قد تكون أصيبت عن طريق النقل بالبيذور أو من خلال التكاثر الخضري أو من خلال البقايا النباتية من المحصول السابق؛ ب) كمية اللقاح المتوفرة والقادرة على الإصابة؛ ج) طبيعة وعادات الناقل؛ د) طبيعة علاقة الفيروس بالناقل، سواء كان غير باقي/غير مئابر أو شبه باقي/شبه مئابر أو باقي/مئابر؛ هـ) الوقت الذي ينشط فيه الناقل خلال فترة بقاء المحصول في الحقل؛ و) الظروف الجوية والمناخية.

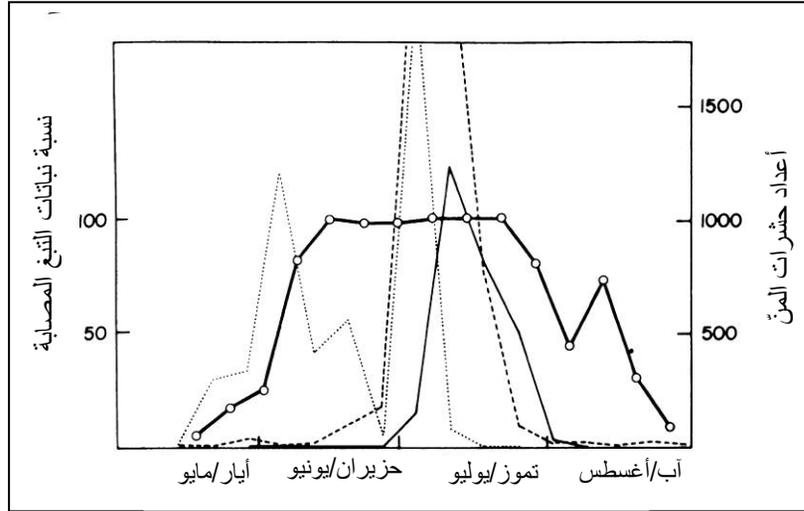
ويلاحظ أنه في الفيروسات المختلفة (حتى في تلك التي تنتقل بواسطة نواقل من نفس المجموعة) تكون أنماط ومعدلات الإنتشار في محصول ما متباينة جداً، فالفيروس الذي ينقل بواسطة النواقل الحشرية إلى المحصول لا ينتقل بالضرورة من أول النباتات المصابة إلى غيره من النباتات.

هذا وقد قام van der Plank (1946) بابتكار طريقة ليختبر بها ما إذا كان المرض الفيروسي ينتشر خلال النباتات المصابة في المحصول النباتي. وقد اعتمدت هذه الطريقة على فرضية أن الفيروس الذي يأتي من خارج المحصول سوف يصيب النباتات بشكل عشوائي. وبناء على هذه القاعدة سوف يكون هناك توقعات لمعدل تكرار تواجد النباتات المصابة جنباً إلى جنب على شكل أزواج. ويمكن تحقيق ذلك من المعادلة الآتية:

$$P = X [(Xx-1)/n]$$

حيث أن: $P =$ هو العدد المتوقع لأزواج النباتات المصابة، $n =$ هو عدد النباتات المتعاقبة التي تم اختبارها، $x =$ هو عدد النباتات المصابة التي يتم مشاهدتها.

ويلاحظ أن نمط الإصابة الموجود في الحقل من خلال نوع من النواقل قد يكون محيراً إذا كان هناك مظهران نشطان من هذا الناقل في ذات الوقت، مثل الأفراد غير المجنحة والمجنحة في المنّ، فالمظهر الأول قد يسبب إنتشار الفيروس للنباتات المجاورة بينما يعمل الثاني على إنتقاله إلى النباتات الموجودة على مسافات بعيدة (Hull, 2002). وعموماً فقد تم ابتكار العديد من أنواع المصائد لتقدير أعداد المنّ الطائر ومنها مصائد الأواني الصفراء، والمصائد اللاصقة الرأسية، والشباك المخروطية، والمصائد الشفاطة، وكذلك مصائد الأواني الأفقية الموزايكية الخضراء التي أثبتت فاعليتها في هذا المجال (شكل 5).



شكل 5. رسم بياني يوضح مستويات إصابة نباتات التبغ بفيروس البطاطا/البطاطس (PVY)، وقد وضع عددٌ من هذه النباتات في أصص لمدة أسبوع واحد في حقل بطاطس/بطاطا طوال الموسم، ويبين المحور الرأسى الأيسر نسبة إصابة تلك النباتات بالفيروس (الدوائر المفتوحة المتصلة)، كما يبين المحور الرأسى الأيمن أعداد حشرات المن (3 أنواع) التي جمعت بمصائد اللصق أسبوعياً من نفس الحقل. ويمثل النوع *M. persicae* بالخط المتصل والنوع *R. padi* بالخط المنقطع والنوع *C. aegopodii* بالخط المنقط (van Hoof, 1977).

2.6.1.4. الفيروسات المنقولة عن طريق التربة

يتضمن النقل عن طريق التربة عادة إما النقل بالفطريات أو النيماتودا. ولكن فيروس TMV الفيروسات القليلة التي تنتقل من خلال التربة بدرجة عالية دون معرفة وجود ناقل معين يساعد على نقله. ويلاحظ أن درجة الثبات العالية لهذا الفيروس تسمح له بالبقاء من موسم لآخر في البقايا النباتية المتخلفة من المحاصيل السابقة، مما يتيح فرصة مناسبة لزيادة كفاءة نقله. فإذا تم زراعة محاصيل حساسة للإصابة في تربة ملوثة بالفيروس، فإنها سوف تصاب بهذا الفيروس، ويفترض أن هذا النقل يحدث من خلال الجروح الصغيرة التي تحدث في الجذور بسبب الشتل أو العمليات الزراعية الأخرى أو نمو الجذور.

وتتوقف الاعتبارات البيئية للنقل بواسطة الفطريات على الطريقة التي يحمل بها الفطر الفيروس. فمثلاً فيروسى موزاييك القمح المحمول بالتربة (SBWMV) وممسحة قمة البطاطا/البطاطس (PMTV) تكون محمولة في الجراثيم/الأبواغ الكامنة لنواقلها الفطرية، حيث يمكنها البقاء في تلك الأبواغ إذا كانت في تربة مجففة هوائياً أو في التربة المخزنة لمدة تصل إلى

عدة سنوات. وفي مثل هذه الفيروسات قد يستغرق تثبيث وترسيخ الإصابة في منطقة ما عدة مواسم، ولكن ما أن تحدث الإصابة في الحقل فإن الفيروسات يمكن أن تبقى لعدة سنوات حتى مع غياب العائل المناسب. أما الانتشار المحلي لهذه الفيروسات فإنه يكون عن طريق الجراثيم/الأبواغ المتحركة والساكنة، ويعتبر ماء التربة عاملاً رئيسياً في التأثير على الانتشار المحلي لهذه الفيروسات. ويلاحظ أن الفيروسات التي تنقل بهذه الطريقة تميل لأن يكون لها مدى عوائل ضيق. أما الفيروسات التي تنقل بواسطة الفطر *Olpidium brassicae*، مثل TNV، فيروس الملازم لفيروس موت التبغ (STNV) وفيروس موت الخيار (CuNV) فإنها تكون محمولة على أسطح الأبواغ المتحركة لذلك الفطر، حيث يمكنها البقاء لبضع ساعات فقط على هذه الأبواغ. أما جسيمات الفيروس الموجودة حرة في التربة فإنها يمكن أن تلتقط وتنقل بواسطة أبواغ أخرى. ويلاحظ أن الفيروسات التي تنقل بهذا الفطر لا يمكنها البقاء طويلاً في التربة المجففة هوائياً. وبشكل عام فإن هذه الفيروسات تتميز بمدى عوائل واسع، ويمكنها أن تبقى في التربة عن طريق النقل المتكرر لعوائل متتالية. وقد يكون لمياه الصرف وتحركات التربة وبقايا الجذور دور في نجاح وانتشار هذه الفيروسات من موقع لآخر.

وتختلف الخصائص البيئية والوبائية للفيروسات المنقولة بنواقل نيماتودية (مثل جنسي *Nepovirus* و *Tobravirus*) اختلافاً بيناً عن تلك الفيروسات المنقولة بنواقل هوائية. فالنيماتودا تتميز بفترة حياتها الطويلة وسعة مداها العوائل، كما تستطيع البقاء تحت مدى واسع من الظروف المعاكسة، بل وحتى أثناء غياب عائلها النباتي ولمدد طويلة نسبياً. فالنيماتودا ليس لديها أطوار ساكنة ومقاومة للظروف الخارجية، ولكنها تستطيع مقاومة الظروف المعاكسة من خلال تحركها من نمط تربة غير ملائم إلى آخر ملائم. فمثلاً عندما تجف التربة في الصيف أو تصبح باردة في الشتاء فإن النيماتودا تنتقل إلى طبقة ما تحت التربة، ولا تعود لطبقة التربة مرة أخرى إلا عندما تصبح ظروفها ملائمة. ويلاحظ أن بعض الفيروسات (مثل فيروس موزايك الأرابيس، ArMV) قد يبقى خلال الشتاء داخل الناقل النيماتودي. وعموماً فالفيروسات المنقولة بالنيماتودا عادة ما يكون لها صفتان هامتان تميزها عن غيرها من الفيروسات الأخرى، وهما: (أ) مداها العوائل الواسع وخاصة من الأعشاب الحولية، و (ب) إنتقالها عن طريق البذور في كثير من عوائلها. لذلك فإن النيماتودا التي قد تفقد قدرتها على العدوى خلال الشتاء يمكنها أن تسترجع هذه القدرة في الربيع التالي من خلال الأعشاب المصابة.

3.6.1.4. الإنتقال بالبذور أو حبوب اللقاح

قد تكون هاتان الطريقتان من النقل ذات أهمية بالغة لبيئية ووبائية مجموعات معينة من الفيروسات. فالبقاء في بذور العوائل يمكن أن يكون ذا أهمية خاصة لتلك الفيروسات التي لها

عوائل نباتية حولية فقط أو لتلك الفيروسات التي تنتقل بواسطة نواقل لافقارية بطيئة التحرك (مثل النيماتودا). فمثلاً فيروس CMV يبقى في بذور عائله *Stellaria media* المدفونة في التربة لمدة لا تقل عن 12 شهر، فإذا كان الهكتار الواحد يحتوي على 10^7 بذرة بها 1% مصاب بهذا الفيروس، فإن 10% من البادرات النابتة سوف تنتج نباتاً مصاباً واحداً في كل متر مربع من هذا الهكتار. والمحمّل في مثل هذه الظروف هو حدوث إنتشار سريع للإصابة بفيروس CMV. ويعتبر فيروس موزاييك الخس (LMV) الذي يصيب الخس من الأمثلة بالغة الأهمية لدور الإنتقال بالبذرة في إنتشار المحاصيل الاقتصادية. كما تعتبر كل من الأنشطة الإنسانية والإنتشار الطبيعي للبذور بواسطة الرياح والمياه من العوامل ذات الأهمية في إنتقال الفيروسات بالبذرة.

أما الإنتقال بواسطة حبوب اللقاح فإنه قد تكون طريقة النقل الرئيسية، وربما الطريقة الوحيدة، للإنتشار الطبيعي في الحقل لمجموعات معينة من الفيروسات كما هو الحال في فيروس البقع الحلقية الميتة للخبز/البرقوق (PNRSV). ومن ناحية أخرى فإن إنتقال الفيروس بواسطة حبوب اللقاح يكون ذو درجة قليلة الأهمية بيئياً، أو عديم الأهمية على الإطلاق، إذا كان العائل من النباتات التي تلقح أساساً تلقياً ذاتياً، كما هو الحال مثلاً في نبات الشعير. وعلى أية حال حتى في نبات الشعير فإن بعض أصنافه تنتج كمّاً وفيراً من حبوب اللقاح، وفي هذه الحالة فإنه إذا كانت هذه الحبوب مصابة بفيروس BSMV فقد تؤدي إلى الإنتقال الميكانيكي لهذا الفيروس عند احتكاك النباتات ببعضها.

4.6.1.4. إنتشار الفيروسات النباتية عبر مسافات طويلة

أ. الإنتشار بواسطة الإنسان

من الملاحظ أنه حتى في الدول ذات التقنيات الزراعية المتقدمة فإنه من الصعب جداً بل يكاد يكون من المستحيل توثيق وصول وإنتشار فيروسات معينة من دولة لأخرى. وعموماً فإنه من المعروف أن الأنشطة الإنسانية هي السبب الرئيسي في نقل وإنتشار معظم الفيروسات لمسافات بعيدة خلال القرون القليلة الماضية بعد أن كانت هذه الفيروسات محصورة في بقعة جغرافية واحدة أو بقع جغرافية محدودة. وقد تم نقل هذه الفيروسات أساساً داخل النباتات المصابة أو أجزاء منها أو حتى داخل نواقل لافقارية. فمثلاً يعتقد أن العديد من فيروسات البطاطا/البطاطس وبعض نواقلها قد انتقلت لأوروبا من خلال درنات البطاطا/البطاطس المصابة المنقولة من القارة الأمريكية ثم انتقلت من أوروبا إلى مناطق أخرى. وحيث أن فيروس LMV ينقل عن طريق البذور و TMV يعيش طويلاً في لفافات التبغ فإن هذين الفيروسين ينتشران حيثما زرعت عوائلهما في العالم.

بينما يعتبر إنتقال بعض الفيروسات الأخرى لمسافات بعيدة عملية أكثر تعقيداً، حيث تستلزم وجود ناقل لافقاري أو فطري ملائم، بالإضافة إلى العوائل النباتية الملائمة بالطبع. فمثلاً يعتقد أن الإنسان هو المسؤول الأول عن إنتشار فيروس GFLV وناقله النيماطودي في كروم العنب على مستوى العالم. وتعتبر نيوزيلاندا من الأمثلة الشيقة في هذا الصدد، وذلك نظراً لموقعها الجغرافي المعزول، بالإضافة إلى تنوع وتقدم نظمها الزراعية والبستانية. فقد قام المهاجرون لنيوزيلاندا بإحضار بعض المحاصيل النباتية الغذائية مثل القلقاس والبطاطا الحلوة. وفي خلال 170 سنة أو تزيد قام المهاجرون الأوروبيون بإحضار مدى واسع من المحاصيل الزراعية والبستانية بالإضافة لمجموعة كبيرة من الأنواع المختلفة من الأعشاب. وفي عام 1990 سُجل 139 فيروس في نيوزيلاندا، كلها في الأنواع النباتية التي تم إحضارها إلى البلاد. كما وجد أن هذه الفيروسات تتواجد في أماكن أخرى من العالم، في أوروبا وأمريكا الشمالية بشكل أساسي وبعضها في أستراليا. وعلى ذلك فإنه من السهل استنتاج كيف وصلت هذه الفيروسات إلى هذه الأماكن من خلال الدرنات أو الكورمات أو السوق الجارية أو عقل الجذور أو البذور وغيرها.

ب. الإنتشار بالناقل الهوائية

لحشرات المنّ أهمية كبيرة في نقل الفيروسات عبر المسافات البعيدة أو في النقل المحلي لهذه الفيروسات، سواء كان ذلك في حالة النقل غير الباقي أو النقل الباقي. فعلى سبيل المثال في دراسات مفصلة تمت سنة 1986 على تحركات المنّ في المملكة المتحدة، اتضح أن كثيراً من أنواع المنّ الهامة تعيد استعمار نفس المكان كل سنة طالما كان العائل النباتي متاحاً، حيث تغطي هذه التحركات مسافات تزيد عن 1000 كيلومتر، مع ملاحظة أنه ليس بالضرورة أن تكون هذه المسافة من خلال رحلة طيران واحدة. ومن ناحية أخرى فإن مثل هذه الرحلات الطويلة تحت الظروف المناخية الملائمة لا يكون أمراً شائعاً. وعلى صعيد آخر، فالتيارات الهوائية (geostrophic) قد تؤدي لتحركات هوائية صاعدة يصل ارتفاعها إلى 1000 متر أو أكثر متحركة على طول خطوط متساوية في ضغطها الجوي (isobars) مما يؤدي إلى الإنتشار إلى مسافات بعيدة. وقد أدت مثل هذه التيارات الهوائية إلى تحرك ضخم للمنّ المجنح من أستراليا إلى نيوزيلاندا عبر مسافة فوق البحر تقدر بحوالي 200 كم.

وقد تسافر نطاطات الأوراق أيضاً لمسافات بعيدة، فمثلاً تنتقل أعداد كبيرة من نطاطات الأوراق *Macrosteltes fascifrons* بالرياح كل ربيع من منطقة التشنتية، التي تقع حوالي 300 كم شمال خليج المكسيك، لتمر عبر الوسط الغربي للولايات المتحدة حتى تصل لمقاطعات البراري في كندا.

ج. الإنتشار بحبوب اللقاح والبذور

عادة ما يكون النقل بهذه الطريقة لمسافات قريبة نسبياً. وقد تنتقل الفيروسات المحمولة في البذور لمسافات بعيدة بمساعدة الطيور إلا أنه لا توجد أمثلة موثقة لذلك. وقد اتضح أن البذور قد تبقى حية في بلعوم طيور البحر المهاجرة لمدة تصل إلى 340 ساعة، وهي مدة كافية للإنتقال لعدة آلاف من الكيلومترات.

د. الإنتشار بالماء

عبر العديد من السنوات تم ابتكار عدة طرق لكشف تلوث المياه بالفيروسات التي تصيب الإنسان والحيوان. وقد تم تطبيق هذه الطرائق على الفيروسات النباتية المنقولة بالماء وخاصة في أوروبا، فكانت النتائج مثيرة للدهشة! ففي معظم العينات المأخوذة من الأنهار والترع وجد عدد من الفيروسات المعدية مثل TMV وفيروس التبرقش الأخضر للكاسافا (CGMV) وغيرها من جنس *Tobamovirus*، أو جنس *Potexvirus*، *TNV*، *STNV*، *TBSV* و فيروس التبقع الحلقي الإيطالي للقرنفل (*CIRV*) وغيرها من جنس *Tombusvirus*، وكذلك فيروس تبرقش القرنفل (*CarMV*) و *CMV*. وتتميز هذه الفيروسات باشتراكها في مجموعة من الخصائص، فمعظمها تكون ثابتة جداً أي ليس من السهل تثبيطها، وليس لها نواقل هوائية يمكنها نشرها لمسافات بعيدة. وتوجد هذه الفيروسات بتركيزات عالية في النباتات المصابة، كما يمكن أن تنتقل من الجذور المصابة إلى جذور أخرى دون حاجة إلى نواقل، وللكثير منها مدى عائلتي واسع. وتنتقل معظم الجسيمات المعدية لهذه الفيروسات في المياه من خلال إدمصاصها على الجزيئات الغروية العضوية وغير العضوية، وفي هذه الحالة تكون هذه الجسيمات أطول بقاءً مقارنةً بالجسيمات الفيروسية الحرة.

7.1.4 العمليات الزراعية

لكل محصول طريقة زراعة وحرث وأساليب زراعية أخرى معينة مما قد يؤثر كثيراً على تواجد الأمراض الفيروسية على هذا المحصول. وبالتالي فإن اتباع عمليات زراعية معينة قد يتيح أيضاً فرصة لمنع الإصابة، وسوف يتضح ذلك من خلال مناقشة العوامل التالية.

1) موعد الزراعة: من الأمثلة القاطعة على تأثير موعد الزراعة على مدى تواجد الفيروس هو محصول الفول في جنوب مصر، ففي المواسم العادية فإن نسبة الإصابة بفيروس الاصفرار الميت للفول (FBNYV) تعتمد أساساً على الموعد الذي تبذر فيه الحبوب، فعند التبرير في البذر عن أواخر تشرين الأول/أكتوبر، تكون الإصابات شديدة، حيث يكون الناقل القادم من عوائل أخرى محملاً بالمرض الفيروسي (Makkouk *et al.*, 1998). ولقد أثبتت

- التجارب بأن تأخير موعد الزراعة تؤدي للحد من إنتشار الفيروس في المحصول. ومن الأمثلة التي درست أيضاً في العالم العربي فيروس MSpV الذي يكون أكثر إنتشاراً في عروات الذرة المتأخرة (النيلية) في مصر نتيجة لزيادة أعداد نطاط الأوراق الناقل له (*Cicadulina chinai*) في أواخر الصيف وبداية الخريف (Ammar, 1985).
- (2) الدورة الزراعية: يؤثر نمط الدورة الزراعية المتبع على الإصابة بتلك الفيروسات التي يمكن أن تبقى في الشتاء على الأعشاب/الحشائش، ويتضح ذلك في العديد من الأمثلة منها فيروسات البطاطس/البطاطا.
- (3) حرث التربة: قد تؤثر عمليات حرث التربة على إنتشار وبقاء الفيروسات في التربة أو في البقايا النباتية، كما تؤثر العمليات الزراعية في التربة على تحركات النواقل الفطرية والنيماتودية الموجودة بها. ومن المعتقد أن فيروس اصفرار وموت عروق الشوندر السكري/البنجر (BNYVV) ينتشر بشكل فعال عن طريق الري، وعلى أية حال فإن المقارنة بين إنتشار هذا الفيروس بواسطة الري وإنتشاره بواسطة التحركات الفيزيائية للتربة وعمليات الحصاد أظهرت أن تلك الأخيرة هي السبب الرئيسي في إنتشار الفيروس من نقطة بداية الإصابة.
- (4) مساحة الحقل: يعتمد تأثير مساحة الحقل على إنتشار الفيروس بشكل أساسي على الإصابة الأولية للفيروس وموقع حدوثها، فمثلاً إذا كانت الإصابة الفيروسية آتية من خارج المحصول فإن زراعة المحصول في حقول كبيرة المساحة محكمة الشكل سوف يقلل من إصابة هذا المحصول من الخارج إلى أقل حدٍ ممكن.
- (5) كثافة التعداد وحجم النباتات: تتسبب النواقل الهوائية التي تجلب فيروساً معيناً للمحصول من خارجه في إصابة عدد أكبر من النباتات (في مساحة معينة) إذا كانت تلك النباتات متباعدة عن بعضها عما لو كانت متقاربة. كما قد تؤثر مسافات الزراعة على معدلات هبوط المنّ الطائر، فقد وجد أن نباتات الفول السوداني المنزرعة على مسافات ضيقة لم يتم زيارتها بواسطة المنّ المجنح *Aphis craccivora* مقارنة بتلك النباتات المنزرعة على مسافات أوسع.
- (6) تأثير بيوت الزراعات المحمية/الصوب الزراعية: بشكل عام فإن البيوت الزجاجية وأنفاق البوليثين عادة ما تستخدم في البلاد ذات الشتاء البارد، وبالتالي فإن استخدام هذه الأساليب من الزراعة تزيد من احتمال الإصابة بالفيروسات المتأقلمة على المناخات الاستوائية والتحت استوائية، مثل فيروس TSWV. كما أن إنتاج البندورة/الطماطم في المنطقة العربية في البيوت البلاستيكية كان من أهم العوامل التي أدت إلى انتشار فيروس TYLCV.
- (7) عمليات التلقيح: إن زراعة خليط من أصناف المحاصيل لتوفير الملقحات في البساتين قد يزيد من إنتشار الفيروسات المنقولة بحبوب اللقاح.

- (8) المشاتل وحقول الإنتاج كمصدر من مصادر العدوى: قد تصبح المشاتل (وخاصة تلك التي امتد استخدامها إلى عدة سنوات) في حد ذاتها سبباً في نشر الفيروسات النباتية، وقد اتضح ذلك بالولايات المتحدة في إصابة فيروس حشيشة الدينار الأمريكي الكامن (AHLV) لنبات حشيشة الدينار في المشاتل. ويلاحظ أن الإنسان قد تسبب بنقله للعوائل النباتية من منطقة لأخرى في خسائر فادحة وصلت إلى حد الكوارث. فبعض المحاصيل كانت تقريباً خالية تماماً من الأمراض الفيروسية حتى نقلها الإنسان إلى مواطن أخرى، ومن أشهر الأمثلة على ذلك فيروس تورم الأفرع للكاكاو (CSSV)، فقد كان الموطن الأصلي لأشجار الكاكاو هو أدغال حوض نهر الأمازون في أمريكا الجنوبية ثم تم نقلها إلى غرب أفريقيا في نهاية القرن التاسع عشر، حيث سُجل عليها هذا المرض لأول مرة سنة 1936، لذا يعتقد أن هذا المرض الفيروسي قد انتقل لأشجار الكاكاو من أنواع أخرى من الأشجار المحلية وبواسطة نواقل متوطنة من البق الدقيقي.
- (9) زراعة المحصول الواحد: إن زراعة محصول واحد في مساحة واسعة من الأرض بشكل مستمر لسنوات عديدة قد يؤدي لإحداث وباء فيروسي كبير، وخاصة إذا توفر أحد النواقل المحمول بالهواء. وكذلك فقد يكون للنواقل القاطنة للتربة دور في مثل هذه الأوبئة. ومن أمثلة ذلك فيروس GFLV الذي يظهر بشكل وبائي إذا زُرعت شجيرات العنب في نفس المكان لفترات زمنية طويلة. ولا شك أن لتراكم مخلفات المحصول في نفس المكان لفترات طويلة، وعلاقة ذلك بالأعشاب المرتبطة بمحصول بعينه، دور في تطور وتكوين الوباء. ومن الأمثلة على هذه الظاهرة ما أشار إليه Diener (1987) حيث شرح سبب ظهور كثير من الأمراض الفيرويدية في العقود القليلة الماضية. فقد اقترح أن هذه الفيرويدات قد تواجدت منذ أزمنة طويلة في عوائل برية مسببة لها أمراضاً قليلة الأعراض، وكانت تنتقل من هذا العوائل من آن لآخر إلى محاصيل اقتصادية والتي كانت تزرع في مساحات صغيرة ونباتات ذات تباين جيني عال. ولم يكن من الممكن لهذه المسببات المرضية أن تحدث ضرراً حقيقياً تحت هذه الظروف. أما في العصر الحديث والزراعة المتقدمة، حيث تزرع المساحات الشاسعة بمحصول واحد متشابه وراثياً، فقد أصبحت الفرصة سانحة لهذه الممرضات لتظهر بشكل وبائي.

2.2.4. العوامل الفيزيائية

1.2.4. الأمطار

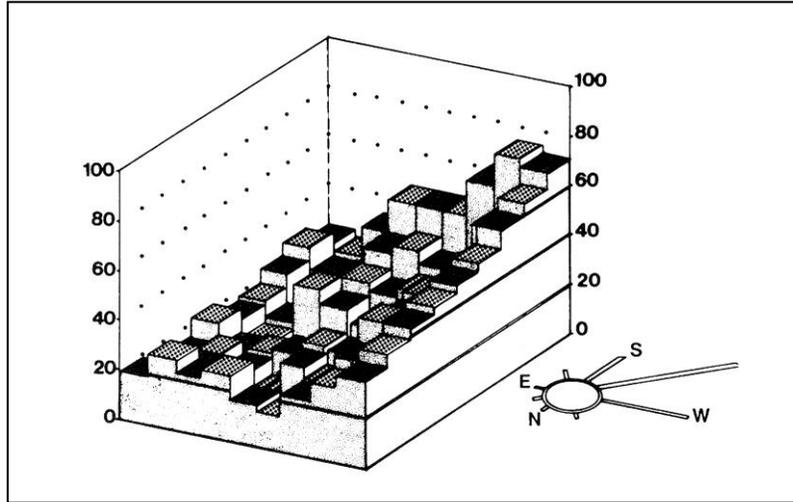
قد تؤثر الأمطار على الناقلات سواء المحمولة بالهواء أو القاطنة للتربة، وقد تختلف أو تتبدل نوعية هذا التأثير على الناقل باختلاف كمية الأمطار وتوقيتها. فمثلاً بالرغم من أن الأمطار (أو الرطوبة العالية) تكون من الأهمية بمكان لزيادة تعداد الذبابة البيضاء، إلا أن زيادة هذه الأمطار عن حد معين سوف يقتل نسبة عالية منها. ومثال آخر هو فيروس PMTV حيث توجد بأعلى معدل في اسكتلندا في المناطق الأغزر أمطاراً، ويعزى ذلك إلى زيادة تواجد ناقله الفطري *Spongospora subterranean* في ظروف التربة الرطبة.

2.2.4. الرياح

تلعب الرياح دوراً هاماً في نشر بعض الفيروسات النباتية، ليس فقط بنشر نواقلها المحمولة بالهواء، ولكن أيضاً بتحديد اتجاه هذا الانتشار (شكل 6). كما تتأثر الأنواع المختلفة بشكل متباين بالرياح، فالأفراد المجنحة من المَن قد لا تطير على الإطلاق إذا زادت سرعة الرياح عن حد معين، أما عند سرعات الرياح المنخفضة فإن بعض الأنواع قد تطير في اتجاه الريح بينما يطير البعض الآخر ضد اتجاه الريح. ويلاحظ أن ظروف الرياح غير المعتادة قد تؤدي إلى حدوث أوبئة غير متوقعة، ومثال ذلك الوباء غير المتوقع بفيروس موزاييك وتقرم الذرة (MDMV) الذي حدث في شمال ولاية مينيسوتا في الولايات المتحدة في عام 1977، حيث تم إنتقال حشرات المَن الحاملة للفيروس إلى هذه المنطقة بواسطة الرياح ذات السرعة الفائقة وهي محتقظة بقدرتها على النقل.

3.2.4. درجة حرارة الهواء

قد يكون لدرجة حرارة الهواء تأثير ملحوظ على تكاثر وتحركات الناقل المحمولة بالهواء، فمثلاً لا يميل المَن المجنح للطيران إلا إذا كانت درجة الحرارة دافئة، ولكن درجات الحرارة العالية قد يكون لها تأثير في تخفيض تعداد بعض أنواع المَن.



شكل 6. رسم بياني يوضح تأثير اتجاه الرياح على النسبة المئوية للإصابة بفيروس موزايك الكاسافا الأفريقي (ACMV)، الذي ينقله الذباب الأبيض، في حقل كاسافا محاط بحقول قصب السكر في ساحل العاج، وتبين الدائرة الموجودة أسفل اليمين قوة الرياح في اتجاهات الشرق (E) والغرب (W) والشمال (N) والجنوب (S) (Fargette et al., 1985).

4.2.4. التربة

يمكن لظروف التربة أن تؤثر بطرائق مختلفة في تواجد الأمراض الفيروسية، ويتضح ذلك من الأمثلة الآتية:

- 1) التربة عالية الخصوبة غالباً ما يزيد فيها تواجد الأمراض الفيروسية، فمثلاً تواجد روث الحيوانات أو الأسمدة غير العضوية في التربة قد أدى لزيادة فيروس PLRV، بل أن بعض أنواع المنّ الناقل قد يتكاثر بشكل أسرع على هذه النباتات.
- 2) قد تؤثر تغذية النباتات أيضاً على معدل الإصابة الفيروسية وذلك بتثبيط أو تنشيط عملية التعبير (expression) عن الأعراض المرضية.
- 3) قد يكون لدرجة حرارة التربة تأثير ملحوظ على معدل نقل الأمراض الفيروسية بواسطة النيماتودا، مع ملاحظة أن كلا من درجة الحرارة المثلى للنقل والمدى الحراري الذي يحدث به النقل قد يختلفان باختلاف كل من الفيروس والعائل والناقل النيماتودي.
- 4) قد تؤثر الحالة الفيزيائية للتربة على مدى توزيع الناقلات النيماتودية، وبالتالي معدل حدوث وانتشار الأمراض الفيروسية المنقولة بهذه الناقلات، فمثلاً تزيد الإصابة بالفيروسات التابعة لجنس *Nepovirus* في أنواع الفصيلة الصليبية في التربة الخفيفة.

5.2.4. التغيرات الموسمية في الطقس وتطور الأوبئة

تتعلق التغيرات في تواجد وانتشار مرض فيروسي معين في محصول حولي على مدى العام حسب عدة عوامل أهمها التغيرات في ظروف الطقس وتأثيرها على العائل وعلى الناقل لهذا الفيروس، وكذلك تأثير هذه الظروف على حجم وتوقيت الهجرات المبكرة للناقل من وإلى هذا المحصول وبالتالي تأثيرها على زيادة أعداد هذه الناقلات المهاجرة ثم حركتها خلال المحصول. وعموماً فإن سلسلة من الظروف المناخية غير المعتادة يمكن أن تؤدي إلى حدوث زيادة مفاجئة وسريعة (outbreak) في نسبة إصابة مرض ما كان موجوداً بمستوى منخفض في المنطقة التي هي موقع هذه التغييرات.

3.4. البقاء خلال الدورات الموسمية

يمكن للفيروسات النباتية البقاء والاستمرار بعد فترة شتاء بارد أو موسم صيف جاف من خلال طرائق وميكانيكيات عديدة منها ما يلي:

- 1) يمكن لكثير من الفيروسات البقاء بسهولة من موسم لآخر وذلك بتواجدها في نفس العائل النباتي أو الأجزاء النباتية المأخوذة من هذا العائل (بهدف الإكثار)، ويشمل ذلك الفيروسات الموجودة في المحاصيل المعمرة التي تُكثَّر بالدرنات أو المدادات وغيرها، وكذلك الفيروسات المنقولة بالبذور.
- 2) الفيروسات ذات المدى العوائل الواسع يكون تأقلمها للبقاء أفضل، وخاصة إذا كان بعض هذه العوائل حولي والآخر معمر، وأن يكون هناك تداخل أو تبادل في مواسم نمو هذه العوائل.
- 3) هناك بعض العوائل الهامة لتمضية الشتاء أو تمضية الصيف للعديد من الفيروسات النباتية، ومن هذه العوائل النباتات البرية المعمرة أو ذات الحولين، وأشجار وشجيرات الزينة، أو بعض الحشائش مثل *Plantago spp.*
- 4) الفيروسات المنقولة بواسطة نطاطات الأوراق والتي تنتقل من خلال البيض (نقلاً رأسياً) يمكن أن تمضي فترة الشتوية في البيض أو في الحوريات حديثة العمر.
- 5) بعض الفيروسات (مثل TMV) يمكنها البقاء خلال فترة الشتاء تحت ظروف ملائمة مثل المخلفات النباتية أو حتى حرة في التربة.
- 6) الفيروسات المحمولة على الجراثيم/الأبواغ الكامنة لنواقلها الفطرية يمكن أن تبقى لفترات طويلة على هذه الأبواغ في التربة.
- 7) قد تساعد المعاملات الزراعية أيضاً على بقاء الفيروس كما سبق ذكره، ومن أمثلة ذلك زراعة نفس المحصول في نفس المكان لعدد متكرر من المواسم.

4.4. التنبؤ بحدوث ووبائية الأمراض الفيروسية

كثيراً ما يؤدي الفهم المفصل للعوامل البيئية والوبائية لبعض الأمراض الفيروسية للمحاصيل إلى إيجاد تقنيات معينة للتنبؤ المسبق بحدوث وشدة هذه الأمراض، و يفيد ذلك كثيراً في مكافحة هذه الأمراض. وبشكل عام يوجد اتجاهان أساسيان للتنبؤ بالأمراض الفيروسية (Hull, 2002):

1.4.4. مراقبة تطور الأمراض الفيروسية

يمكن إجراء مراقبة لتعداد ناقلات الأمراض الفيروسية ومكافحة هذه الناقلات في الوقت المناسب قبل حدوث الأوبئة. كما أن كبار المزارعين الذين يمتلكون مساحات شاسعة من الأرض عادة ما يقوموا بمراقبة هذه الأمراض بشكل روتيني على فترات زمنية محددة ليقوموا بأعمال المكافحة الملائمة للأمراض المكتشفة أو نواقلها في الأوقات المناسبة. ويجب الأخذ في الاعتبار أن الأمراض الفيروسية عادة ما تظهر أعراضها بعد أيام أو أسابيع عقب حدوث الإصابة، لذلك فإن إجراء عمليات المكافحة بناء على ظهور الأعراض يكون غالباً بعد فوات الأوان، لذلك فلإجراء مراقبة ملائمة للأمراض الفيروسية، فلا بد أن تتم هذه العملية بناء على طرائق التشخيص الصحيحة والمعرفة المسبقة لكيفية إنتشار هذه الأمراض.

2.4.4. النماذج الرياضية

ظهر في الآونة الأخيرة عدد متزايد من النماذج الرياضية التي تهدف إلى التنبؤ المسبق بحدوث إنتشار أمراض نباتية بعينها في مناطق محددة. وعموماً فإنه يوجد نوعان أساسيان من النماذج الرياضية:

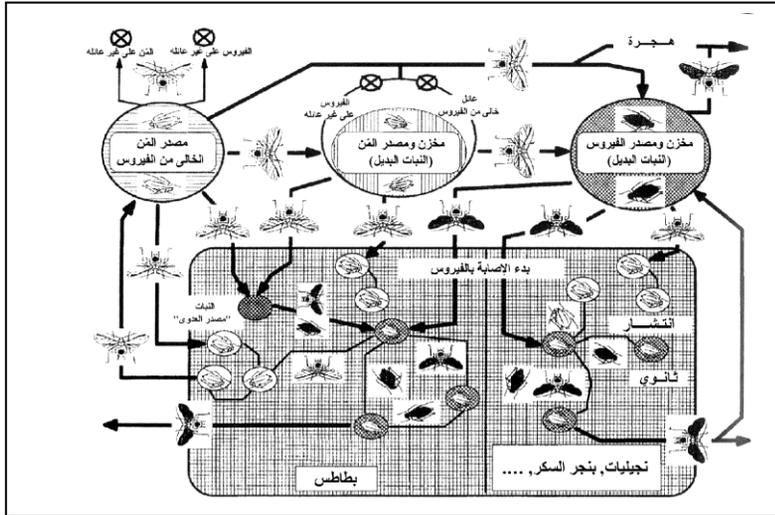
- 1) نماذج التنبؤ (Prediction models)، وتقيد في التنبؤ بالأوبئة المحتملة.
- 2) نماذج المحاكاة (Simulation models) وتقيد في معرفة العوامل التي تدفع إلى زيادة وباء ما أو العوامل التي تساهم في الحد من هذا الوباء.

ويجب ملاحظة أن النموذج الرياضي ما هو إلا وسيلة يتم ابتكارها لتجيب على أسئلة بعينها تحت ظروف محددة، ولا يوجد نموذج رياضي عام يمكنه التنبؤ بخصائص ونتائج الأوبئة الفيروسية في جميع الأحوال. وعند ابتكار نموذج جديد، فإنه يجب الأخذ في الاعتبار أكبر عدد ممكن من العوامل المتداخلة في الموقف المراد قياسه، وتشمل هذه العوامل المعلومات المتوفرة عن كل من الفيروس والناقل، والعلاقات المتداخلة بينهما، والنمط المحصولي، ونظام الزراعة، والعوامل البيئية المختلفة التي قد تؤثر على هذا النظام البيولوجي ككل (شكل 7). وفي النهاية نحصل على نموذج رياضي يُمكن الدارس - إذا كان نموذجاً جيداً- من اتخاذ قرارات استراتيجية

عن ما إذا كانت مشكلة معينة ستتحول إلى مشكلة هامة معنويًا، وحينئذٍ تؤخذ قرارات عن كيف ومتى سيتم التعامل مع هذه المشكلة. هذا وقد تم ابتكار عدد من النماذج الرياضية يناسب كل منها موقفاً مرضياً محدداً (Madden *et al.*, 2000)، ومن أمثلة هذه النماذج الرياضية مايلي:

(1) التنبؤ بتأثير استخدام عقل سليمة وأخرى مصابة على إنتشار فيروس ACMV، فإذا تم استخدام عقل مصابة بالفيروس فإن وجود معدلات عالية من النقل بواسطة حشرات الذباب الأبيض أو وجود أعداد كبيرة من هذا الناقل سوف يؤدي إلى حدوث دورات مستمرة من المرض. أما إذا كانت بعض العقل مصابة فإن هذا النموذج الرياضي سوف يتنبأ بحدوث إحدى ثلاثة حالات: (أ) الحد من حدوث المرض، (ب) بقاء كل من النباتات المصابة والسليمة، أو (ج) حدوث عدوى لجميع النباتات. ويتوقف حدوث أي من هذه الحالات الثلاث على حسب مقاييس معينة (Holt *et al.*, 1997).

(2) هناك نموذج رياضي آخر مبني على تفضيل النقل لكل من النباتات السليمة وتلك المصابة بفيروس اصفرار وتقرم الشعير (BYDV) وقد أظهر أن تأثير هذا التفضيل على النباتات المصابة قد يتوقف على معدل تواجد النباتات المصابة في التعداد الكلي للنباتات، كما أن هذا التأثير كان متوقفاً على مدى بقاء الفيروس في الحشرات الناقلة. وقد تعارضت نتائج التحليل مع فرضية أن التفضيل للنباتات المصابة يؤدي مباشرة إلى زيادة إنتشار المرض (McElhany *et al.*, 1995).



شكل 7. شكل توضيحي للعلاقات المتعددة والمتشابكة التي يتوقف عليها حدوث الأوبئة وإنتشار فيروسات جنس *Luteovirus* المنقولة بالمرن في محاصيل البطاطس/البطاطس والشوندر السكري/البنجر (Robert, 1999).

5.4. استخدام المعلومات المتاحة عن طرائق إنتشار ووبائية الأمراض الفيروسية في تصميم برامج فعالة لمكافحتها

تسبب الأمراض الفيروسية للنباتات خسائر فادحة في محاصيل الحقل والخضر والفاكهة في المنطقة العربية ومناطق كثيرة أخرى من العالم. ويمكن التقليل من هذه الخسائر إلى حد كبير إذا ما تم تصميم برامج فعالة لمكافحة تلك الأمراض في الوقت المناسب. وبالطبع فإن معرفة الحد الاقتصادي للمرض تحت ظروف كل من الفيروس والمحصول والمنطقة الجغرافية المحددة يعتبر ضرورياً لمعرفة إن كانت تكلفة تلك البرامج سوف تكون أقل من الضرر الاقتصادي المحتمل تحت تلك الظروف. هذا مع العلم بأن مكافحة المرض لأبد وأن تكون باستخدام طرائق متعددة ومتكاملة تأخذ في الاعتبار الحفاظ على التوازن البيئي على المدى الطويل، ولا تقتصر على طريقة واحدة وإن بدت سهلة أو رخيصة أو فعالة على المدى القصير مثل المكافحة الكيميائية للحشرة الناقلة، بل تتعداها إلى استخدام الأصناف المقاومة والمكافحة البيولوجية والطرائق الزراعية وغيرها.

ويتوقف اختيار استراتيجية المكافحة المتكاملة لكل نظام مرضي معين تحت ظروف إنتاج معينة على معرفة مفصلة لطرائق إنتشار المرض والعوامل البيولوجية والفيزيائية التي تؤدي إلى حدوث الوباء أو تؤثر في شدته. وقد ذكر Jones (2004) عدة أمثلة لكيفية استخدام تلك المعلومات لتصميم استراتيجيات فعالة للمكافحة المتكاملة لبعض الفيروسات التي تنتقل بطريقة "غيرباقية" بواسطة المن (فيروس BYMV)، أو تنتقل بطريقة "باقية" بواسطة التريبس (فيروس TSWV)، أو تنتقل بواسطة الفطر (الفيروس المرافق للعرق الكبير للخس، LBVaV)، أو بواسطة البذور (3 فيروسات لا تنتقل بواسطة المن)، وغيرها من الفيروسات (Jones, 2004).

5. المراجع

- Alves, E., C.R. Marucci, J.R.S. Lopes and B. Leites. 2004. Leaf Symptoms on plum, coffee and citrus and the relationship with the extent of Xylem vessels colonized by *Xylella fastidiosa*. Journal of Phytopathology, 152: 291-297.
- Ammar, E.-D. 1975a. Effect of European wheat striate mosaic, acquired by feeding on diseased plants, on the biology of its planthopper vector *Javesella pellucida*. Annals of Applied Biology, 79: 195-202.
- Ammar, E.-D. 1975b. Effect of European wheat striate mosaic, acquired transovarially, on the biology of its planthopper vector *Javesella pellucida*. Annals of Applied Biology, 79: 203-213.
- Ammar, E.-D. 1985. Internal morphology and ultrastructure of leafhoppers and planthoppers. Pages 127-162. In: The Leafhoppers and Planthoppers. L.R. Nault and J.G. Rodriguez (eds.). John Wiley, N.Y.
- Ammar, E.-D. 1994. Propagative transmission of plant and animal viruses by insects: factors affecting vector specificity and competence. Advances in Disease Vector Research, 10: 289-332.

- Ammar, E.-D. and S.A. Hogenhout. 2006. Mollicutes associated with arthropods and plants. Pages 97-118. In: *Insect Symbiosis* Vol. II. B. Kostas and T. Miller [eds.]. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL.
- Ammar, E.-D. and S.A. Hogenhout. 2008. A neurotropic route for *Maize mosaic virus* (*Rhabdoviridae*) in its planthopper vector *Peregrinus maidis*. *Virus Research* (in press).
- Ammar, E.-D. and L.R. Nault. 1985. Assembly and accumulation sites of maize mosaic virus in its planthopper vector. *Intervirology*, 24: 33-41.
- Ammar, E.-D. and L.R. Nault. 1991. Maize chlorotic dwarf viruslike particles associated with the foregut in vector and nonvector leafhopper species. *Phytopathology*, 81: 444-448.
- Ammar, E.-D. and L.R. Nault. 2002. Virus transmission by leafhoppers, planthoppers and Treehoppers (Auchenorrhyncha, Homoptera). Pages 141-167. In: *Interactions between Plant Viruses and Their Vectors*, R. T. Plumb (ed.). *Advances in Botanical Research*, Vol. 36 (incorporating *Advances in Plant Pathology*), Academic Press.
- Ammar, E.-D., S. Elnagar, A. Tolba and A.E. Aboul-Ata. 1984. Three maize diseases in Egypt associated with leafhoppers (Cicadellidae, Homoptera). Pages 32-34. In: 6th Congress of Mediterr. Phytopathol. Union, October 1-6, 1984, Cairo, Egypt.
- Ammar, E.-D., S. Elnagar, A.E. Aboul-Ata and G.H. Sewify. 1989. Vector and host plant relationships of the leafhopper-borne maize yellow stripe virus. *Journal of Phytopathology*, 126: 246-252.
- Ammar, E.-D., U. Jarlfors and T.P. Pirone. 1994. Association of potyvirus helper component protein with virions and the cuticle lining the maxillary food canal and foregut of an aphid vector. *Phytopathology*, 84: 1054-1060.
- Ammar E.-D., D. Fulton, X. Bai, T. Meulia and S.A. Hogenhout. 2004. An attachment tip and pili-like structures in insect- and plant-pathogenic spiroplasmas of the class Mollicutes. *Archives of Microbiology* 181: 97-105.
- Ammar, E.-D., R.G. Gomez-Luengo, D.T. Gordon and S.A. Hogenhout. 2005. Characterization of *Maize Iranian mosaic virus* and comparison with Hawaiian and other isolates of *Maize mosaic virus* (*Rhabdoviridae*). *Journal of Phytopathology*, 153: 129-136.
- Backus, E.A., M.S. Serrano and C.M. Ranger. 2005. Mechanisms of hopperburn: an overview of insect taxonomy, behavior, and physiology. *Annual Review of Entomology*, 50: 125-51
- Blanc, S., E. Hebrard, M. Drucker and R. Froissart. 2001. Molecular basis of vector transmission: Caulimovirus. Pages 143-166. In: *Virus-Insect-Plant Interactions*. K. Harris, J.E. Duffus and O.P. Smith (eds). Academic Press, San Diego
- Bosque-Pérez, N.A. 2000. Eight decades of maize streak virus research. *Virus Research*, 71: 107-121
- Bridson, R.W., M.S. Pinner, J. Stanley and P.G. Markham. 1990. Geminivirus coat protein gene replacement alters insect specificity. *Virology*, 177: 85-94
- Brown, D.J.F., W.M. Robertson and D.L. Trudgill. 1995. Transmission of viruses by plant nematodes. *Annual Review of Phytopathology*, 33: 223-249.
- Brown, D.J.F., D.L. Trudgill and W.M. Robertson. 1996. Nepovirus transmission by nematodes. Pages 187-209. In: *The Plant Viruses*, Vol. 5: Polyhedral Virions and Bipartite RNA Genomes, B. D. Harrison and A. F. Murrant (eds). Plenum Press N.Y.
- Burgess, A. J., R. Harrington and R.T. Plumb. 1999. Barley and cereal yellow dwarf virus epidemiology and control strategies. Pages 248-279. In: *The Luteoviridae*, H.G. Smith and H. Barker (eds.). CAB International, Wallingford, UK.
- Campbell, R.N. 1996. Fungal transmission of plant viruses. *Annual Review of Phytopathology*, 34: 87-108.
- Chen, B. and R.B. Francki. 1990. Cucomovirus transmission by the aphid *Myzus persicae* is determined solely by the viral coat protein. *Journal of General Virology*, 71: 939-944.
- Desjardins, P.R., R.J. Drake and J.V. French. 1969. Transmission of ringspot virus to citrus and non-citrus hosts by dodder (*Campestris subinclusa*). *Plant Disease Reporter*, 53: 947-948.

- Dewar, A.M. and H.G. Smith. 1999. Forty years of forecasting virus yellow incidence in sugar beet. Pages 231-243. In: The Luteoviridae, H.G. Smith and H. Barker (eds.). CAB International, Wallingford, UK.
- Diener, T.O. (ed.) 1987. The Viroids. Plenum Press, New York, N.Y. 339 pp.
- Elnagar, S. and A.F. Murant. 1976. The role of the helper virus, anthriscus yellows, in the transmission of parsnip yellow fleck virus by the aphid *Cavariella aegopodii*. *Annals of Applied Biology*, 84: 169-181.
- Fargette, D., C. Fauquet and J.-C. Thouvenel. 1985. Field studies on the spread of African cassava mosaic. *Annals of Applied Biology*, 106: 285-294.
- Gergerich, R.C. and H.A. Scott. 1991. Determinants in the specificity of virus transmission by leaf-feeding beetles. *Advances in Disease Vector Research*, 8: 1-13.
- Gibb, K.S. and J.W. Randles. 1988. Studies on the transmission of velvet tobacco mottle virus by the mirid *Cyrtopeltis nicotianae*. *Annals of Applied Biology*, 112: 427-437.
- Gildow, F.E. 1991. Barley yellow dwarf virus transport through aphids. Pages 165-177. In: *Proceedings, Aphid-Plant Interactions: Populations to Molecules*. D.C. Peters, J.A. Webster and C.S. Chlouber (eds). Oklahoma State Univ., Stillwater.
- Gildow, F.E. 1993. Evidence for receptor-mediated endocytosis regulating luteovirus acquisition by aphids. *Phytopathology*, 83:270-277.
- Gray, S.M. and F.E. Gildow. 2003. Luteovirus-aphid interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 41: 539-66.
- Gray, S.M. and D.A. Rochon. 1999. Vector transmission of plant viruses. Pages 1899-1910. In: *Encyclopedia of Virology*, 2nd edn., A. Granoff and R.G. Webster (eds). Acad. Press, San Diego.
- Harrison, B.D. 1981. Plant virus ecology: ingredients, interactions and environmental influences. *Annals of Applied Biology*, 99:195-209.
- Holt, J., M.J. Jeger, J.M. Thresh and G.W. Otim-Nape. 1997. An epidemiological model incorporating vector population dynamics applied to African cassava mosaic virus disease. *Journal of Applied Biology*, 34: 793-806.
- Hull, R. 2002. *Matthews' Plant Virology*, 4th ed. Acad. Press, N.Y. 1001pp.
- Irwin, M.E. and J.M. Thresh. 1990. Epidemiology of barley yellow dwarf: a study in ecological complexity. *Annual Review of Phytopathology*, 28:393-424.
- Jackson, A.O., R.I.B. Francki and D. Zuidema. 1987. Biology, structure and replication of plant rhabdoviruses. Pages 427-507. In: *The Rhabdoviruses*. R.R. Wagner (ed.). Plenum, N.Y.
- Johansen, E., M.C. Edwards and R.O. Hampton. 1994. Seed transmission of viruses: current prospects. *Annual Review of Phytopathology*, 32:363-386.
- Jones, R.A.C. 2004. Using epidemiological information to develop effective integrated virus disease management strategies. *Virus Research*, 100: 5-30.
- Lecoq, H. 1999. Epidemiology of cucurbit aphid-borne yellows virus. Pages 243-248. In: *The Luteoviridae*. H.G. Smith and H. Barker (eds.). CAB International, Wallingford, UK.
- Madden, L.V., M.J. Jeger and F. van den Bosch. 2000. A theoretical assessment of the effects of vector-virus transmission mechanism on plant virus disease epidemics. *Phytopathology*, 90: 576-594.
- Makkouk, K.M., H.J. Vetten, L. Katul, A. Franz and M.A. Madkour. 1998. Epidemiology and control of faba bean necrotic yellows virus (Chapter 40). Pages 534-540. In: *Plant Virus Disease Control*. A. Hadidi, R. K. Khetarpal and H. Koganezawa (Editors). APS Press, The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota, USA.
- Maramorosch, K. and K.F. Harris (eds). 1981. *Plant Diseases and their Vectors: Ecology and Epidemiology*. Academic Press, New York, 360 pp.
- Maule, A.J. and D. Wang. 1996. Seed transmission of plant viruses: A lesson in biological complexity. *Trends in Microbiology*, 4: 153-158.
- McElhany, P., L.A. Real and A.G. Power. 1995. Vector preference and disease dynamics-a study of barley yellow dwarf virus. *Ecology*, 76: 444-457.

- Mehta, P., J.A. Wyman, M.K. Nakle and D.P. Maxwell. 1994. Transmission of tomato yellow leaf curl geminivirus by *Bemisia tabaci* (Homoptera, Aleyroldidae). *Journal of Economic Entomology*, 87: 1291-1297.
- Mink, G.I. 1993. Pollen and seed transmitted viruses and viroids. *Annual Review of Phytopathology*, 31: 375-402.
- Moritz, G., S. Kumm and L. Mound. 2004. Tospovirus transmission depends on thrips ontogeny. *Virus Research*, 100: 143-149
- Murant, A.F., I.M. Roberts and S. Elnagar. 1976. Association of virus-like particles with the foregut of the aphid *Cavariella aegopodii*, transmitting the semi-persistent viruses anthriscus yellows and parsnip yellow flick. *Journal of General Virology*, 31: 47-57.
- Murant, A.F., D.J. Robinson and M.J. Gibbs. 1995. Umbravirus. Pages 388-391. In: *Virus Taxonomy*, 6th Report of ICTV. F.A. Murphy, C.M. Fauquet, D.H.L. Bishop, S.M. Ghabrial, A.W. Jarvis, G.P. Martelli, M.A. Mayo and M.D. Summers (eds.). Springer, N.Y.
- Nasu, S. 1965. Electron microscopic studies on transovarial passage of rice dwarf virus. *Japan Journal of Applied Entomological Zoology*, 9: 225-237.
- Nault, L.R. 1997. Arthropod transmission of plant viruses: A new synthesis. *Annals of the Entomological Society of America*, 90: 521-541.
- Nault, L.R. and D.T. Gordon. 1988. Multiplication of maize stripe virus in *Peregrinus maidis*. *Phytopathology*, 78: 991-995.
- Nagata, T. 1999. Competence and specificity of thrips in the transmission of Tomato spotted wilt virus. Ph.D. Thesis, University of Wageningen. 96 pp.
- Nuss, D.L. 1984. Molecular biology of wound tumor virus. *Advances in Virus Research*, 29: 57-90.
- Okuyama, S., K. Yora and H. Asuyama. 1968. Multiplication of the rice stripe virus in its vector *Laodelphax striatellus* Fallen. *Annals of the Phytopathological Society of Japan*, 34: 255-264.
- Pirone, T.P. 1964. Aphid transmission of a purified stylet-borne virus acquired through a membrane. *Virology*, 23: 107-108.
- Pirone, T.P. 1981. Efficiency and selectivity of the helper-component mediated transmission of purified potyviruses. *Phytopathology*, 15: 55-73.
- Pirone, T.P. 1991. Viral genes and gene products that determine insect transmissibility. *Seminars in Virology*, 2: 81-87.
- Purcell, H.P. and L.R. Nault. 1991. Interactions among plant-pathogenic prokaryotes, plants, and insect vectors. Pages 383-405. In: *Microbial Mediation of Plant-Herbivore Interactions*. P. Barbosa, V.A. Krischik and C.G. Jones (eds.). John Wiley & Sons, New York.
- Raccach, B., S. Blanc and H. Huet. 2001. Molecular basis of vector transmission: Potyvirus. In: *Virus-Insect-Plant Interactions*. K. Harris, J.E. Duffus and O.P. Smith (eds.), Acad. Press, San Diego
- Redak, R.A., A. H. Purcell, J.R.S. Lopes, M.J. Blua, R.F. Mizell and P.C. Andersen. 2004. The biology of xylem fluid-feeding insect vectors of *Xylella fastidiosa* and their relation to disease epidemiology. *Annual Review of Entomology*, 49: 243-270.
- Robert, Y. 1999. Epidemiology of potato leafroll disease. Pages 221-231. In: *The Luteoviridae*. H.G. Smith and H. Barker (eds.). CAB International, Wallingford, U.K.
- Rochon, D'A., K. Kakani, M. Robbins and R. Reade. 2004. Molecular aspects of plant virus transmission by *Olpidium* and *Plasmodiophorid* vectors. *Annual Review of Phytopathology*, 42: 211-241
- Shinkai, A. 1962. Studies on insect transmission of rice diseases in Japan. *National Agricultural Science (Japan) Series C*, 14: 1-112.
- Shurtleff, M.C. 1973. *Compendium of corn diseases*; 2nd ed. APS Press, 105 pp.
- Sinha, R.C. and L.N. Chiykowski. 1969. Synthesis, distribution and some multiplication sites of wheat striate mosaic virus in a leafhopper vector. *Virology*, 38: 679-684.
- Stace-Smith, R. and R.I. Hamilton. 1988. Inoculum thresholds of seed borne pathogens: viruses. *Phytopathology*, 78: 875-880.

- van den Heuvel, J.F.J.M., S.A. Hogenhout and F. van der Wilk. 1999. Recognition and receptors in virus transmission by arthropods. *Trends in Microbiology*, 7: 71-76.
- van der Plank, J.E. 1946. A method for estimating the number of random groups of adjacent diseased plants in a homogeneous field. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 31: 269-278.
- van Hoof, H.A. 1977. Determination of the infection pressure of potato virus Y. *Nether. Journal of Plant Pathology*, 83: 123-127.
- Ullman, D.E., J.J. Cho, R.F.L. Mao, D.M. Westcot and D.M. Custor. 1992. A midgut barrier to tomato spotted wilt virus acquisition by adult western flower thrips. *Phytopathology*, 82: 1333-1342.
- Wang, R.Y., R.C. Gergerich and K.S. Kim. 1992. Noncirculative transmission of plant viruses by leaf feeding beetles. *Phytopathology*, 82: 946-950
- Wang, R.Y., E.-D. Ammar, D.W. Thornbury, J.J. Lopez-Moya and T.P. Pirone. 1996. Loss of potyvirus transmissibility and helper component activity correlates with non-retention of virions in aphid stylets. *Journal of General Virology*, 77: 861-867.
- Watson, M.A. and R.C. Sinha. 1959. Studies on the transmission of European wheat striate mosaic virus by *Delphacodes pellucida* Fabricius. *Virology*, 8: 139-163.
- Whitfield, A.E., D.E. Ullman and T.L. German. 2005. Tospovirus-thrips interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 43:17.1-17.31.
- Wisler, G.C., J.E. Duffus, H.-Y. Liu and R.H. Li. 1998. Ecology and epidemiology of whitefly-transmitted closteroviruses. *Plant Disease*, 82: 270-280.
- Zeigler, R.S. and F.J. Morales. 1990. Genetic determination of replication of rice hoja blanca virus within its planthopper vector, *Sogatodes oryzae*. *Phytopathology*, 80: 559-566.