الفصل السادس

التربية لتحسين اللون

يتداخل هذا الجانب من التربية مع هدف التربية لزيادة محتوى الثمار من فيتامين أ، نظرًا لأن لون الثمار يتحدد بمحتواها من الصبغات الكاروتينية التى منها صبغة البيتاكاروتين β-carotene التى يُصنَّع منها فيتامين أ فى جسم الإنسان، إلا أن اللون الأحمر المميز لثمار الطماطم يتحدد – أساسًا – بمحتواها من الصبغة الكاروتينية الليكوبين lycopene؛ ولذا.. فإن المناقشة حول الصبغات الكاروتينية – فى هذا الفصل – سوف تركز على علاقاتها باللون، وليس تبعًا لأهميتها الغذائية.

لقد دُرست مختلف الطفرات المؤثرة فى اللون فى الطماطم ومحتوى ثمار كل منها من مختلف الصبغات الكاروتينية. وقد وجدت ست طفرات مؤثرة فى اللون يتحكم فيها ستة جينات، منها اثنان سائدان؛ هما: دلتا Delta (الجين Del)، وبيتا العالية High Beta (الجين B الذى يتحور تأثيره بفعل الجين Beta modifier – أو Mo_B – ليصبح BMo_B)، وأربعة متنحية هى: الأصفر (الجين r)، والصبغة العالية high pigment (الجين hp)، والبرتقالى المحمر tangerine (الجين t)، والقرمزى (الجين og^c). وقد أضيف إليها بعد ذلك طفرات جديدة اكتشفت فى وقت لاحق؛ منها الجينان: الأخضر القاتم dark green (الجين dg)، ومُركِّز الصبغة pigment intensifier (الجين I_p)، وغيرهما.

ولقد أمكن التعرف على أكثر من ٢٠ جينًا تؤثر فى نوع الكاروتينويدات وكمياتها وتوزيعها فى ثمرة الطماطم. وجدت الكثير من تلك الطفرات طبيعيًّا فى الطماطم، وكذلك فى أنواع الطماطم البرية.

الطفرات اللونية (مرتبة أبجديًّا) وخصائصها

الطفرات Aft، و atv، و Abg، و An1 وغيرها من الطفرات الأنثوسيانينية

يتحكم الجين السائد anthocyanin fruit (وهو: Aft) فى مستوى عالٍ من الأنثوسيانين فى جلد الثمرة والجدار الثمرى الخارجى، وتتكون الصبغات أساسًا من الـ petunidin، مع كميات أقل من كل من الـ malvidin، والـ delphinidin.

كذلك يتحكم الجين المتنحى atroviolacium (وهو: atv)، والجين السائد Aubergine (وهو: Abg) فى تراكم الأنثوسيانين فى نسيج بشرة الثمرة (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧).

تحتوى ثمار بعض الأنواع البرية على أنثوسيانينات، وقد نُقلت تلك الصفة إلى الطماطم المزروعة، وكما أسلفنا.. تُظهر الثمار التى تحمل الجينات Abg، و Aft، و atv درجات متباينة من إنتاج الأنثوسيانين فى خلايا البشرة، وليس باللُب الداخلى. وقد وُجد أن الجمع بين الجين atv مع أى من Aft أو Abg يزيد كثيرًا من إنتاج الأنثوسيانين بالثمار. وأمكن التعرف على أكثر من ٢٣ نوعًا من الأنثوسيانينات، كان من أبرزها الأنثوسيانين petubdin-3-(p-coumaryl)-rutinoside-5-glucoside. ولوحظ أعلى مستوى من الأنثوسيانين فى الثمار الصغيرة ذات التركيب الوراثى Abg-atvatv، و AftAft atvatv، حيث بلغ أكثر من ١٠٠ مجم/١٠٠ جم وزن طازج من البشرة وطبقة تحت البشرة حسب حجم الثمرة. وقد ازدادت — كذلك — الفلافونويدات غير الأنثوسيانينية مع الزيادة فى تركيز الأنثوسيانينات. وأدى انخفاض محتوى الكاروتينويدات بفعل الآليلين B (الجين Beta)، و r (الجين yellow flesh) إلى انخفاض مماثل فى محتوى الأنثوسينينات الكلى، على الرغم من استقلال مسارى تمثيل الكاروتينويدات والأنثوسيانينات (Mes وآخرون ٢٠٠٨).

وبينما يتميز التركيب الوراثى Anthocynanin fruit باللون القرمزى فى جلد الثمرة وجدارها الخارجى pericarp؛ بسبب محتواهما العالى من الأنثوسيانينات والفلافونات (وهى الصفة التى يتحكم فيها الجين السائد Aft)، فإن الطفرة high pigmet-1 تتميز بارتفاع محتواها من الفلافونات، وهى صفة يتحكم فيها الجين hp-1. وقد وجد أن الثمار الـ Aft تتميز بارتفاع محتواها – جوهريا من مستويات الفلافونات: quercetin، و kaempferol. ويقع الجين Aft على الكروموسوم ١٠ مُصاحِبًا كليًّا للجين Anthocyanin1 (يأخذ الرمز An1)، وهو الذى يُعد – من الناحية الجزيئية – وسطًا بين التركيب الوراثى Aft والطماطم العادية. وينتج التركيب الوراثى Aft/Aft hp-1/hp-1 مركبات الـ anthocyanidins والـ flavonols بدرجة أكبر مما يحدثه التأثير الإضافى للجينين؛ حيث تحدث زيادة قدرها حوالى ٥ أضعاف فى الـ petunidin، و ١٩ ضعف فى الـ malvidin، و ٣٣ ضعف فى الـ delphinidin فى هذا التركيب الوراثى مقارنة بالمستويات التراكمية فى سلالاته الأبوية (Sapir وآخرون ٢٠٠٨).

إن الأنثوسيانينات تُعد من مركبات الأيض الفلافونية التى تعطى ألوانًا جذابة، وتتميز بالنشاط المضاد للأكسدة عندما يتناولها الإنسان فى غذائه. هذه الصبغات لا توجد – طبيعيًّا – فى الطماطم المزروعة، ولكنها توجد فى ثمار بعض الأنواع البرية (مثل *S. chilense*)، ووجد أنه يتحكم فى إنتاجها الجينان ANT1، و ANT2، وهما اللذان نقلا بالفعل إلى الطماطم فى التركيب الوراثى Anthocyanin Fruit (اختصارًا: AFT)، حيث تتجمع الصبغات الأنثوسيانينية فى جلد ثمارها. وقد تبين أن الجين ANT1 – وحده – كافٍ لظهور الشكل المظهرى المميز (تراكم الأنثوسيانين فى AFT) (Schreiber وآخرون ٢٠١٢).

هذا.. ويُنتج صنف الطماطم Japanese Trifele ثمارًا ذات لون قرمزى داكن (شبه سوداء اللون)، وهى غنية فى طعمها. وقد كانت تربية هذا الصنف فى روسيا، وثماره بحجم كمثرى البارتلت، ومحصولها عالٍ، وغير محدودة النمو، ويبدأ

حصادها بعد ٧٠–٨٠ يومًا من زراعة البذور، وتتوفر بذورها فى Seed Savers Exchange (Botts ٢٠٠٨).

الطفرة B

يحدد الجين B – فى وجود جينين R وT – المحتوى النسبى للصبغتين الرئيسيتين (Lincoln & Porter ١٩٥٠)؛ حيث يزيد محتوى البيتاكاروتين على حساب مستوى الليكوبين. حُصل على هذا الجين من النوع البرى *S. habrochaites* برغم عدم ظهور تأثيره فى هذا النوع الذى تكون ثماره خضراء اللون عند النضج (عن Rick ١٩٨٢). يتأثر فعل هذا الجين بالجين المُحَوِّر.. يكون ٩٠٪ من الصبغات الكاروتينية الكلية على صورة بيتاكاروتين؛ مما يجعل لون الثمار برتقاليًّا. أما عند وجود آليله الطبيعى Mo_B+ – مع الجين B– فإن البيتاكاروتين يمثل أكثر من ٥٠٪ من الصبغات الكاروتينية، بينما يمثل الليكوبين أقل من ٥٠٪ منها. أما فى الحالات الطبيعية (bb).. فإن صبغة البيتاكاروتين لا تشكل سوى ١٠٪ من الكاروتينات الكلية (Stevens & Rick ١٩٨٦).

وقد أمكن التعرف على الجين Beta (الذى يأخذ الرمز B) – الذى يوجد على الكروموسوم رقم ٦ – لأول مرة – فى انعزال فائق الحدود ذو ثمار برتقالية اللون لتهجين بين الطماطم *S. lycopersicum* والنوع البرى *S. habrochaites* ذات الثمار الخضراء اللون. وأوضحت الدراسات الوراثية أن التركيز العالى للبيتاكاروتين يتحكم فيه جين واحد (B) ذو سيادة غير تامة. وفى دراسة لاحقة تبين أن B جين سائد، ولكنه يتأثر بجين آخر مُحوِّر – هو: mo-B – ينعزل مُستقِّلاً. ويؤدى التعبير عن الجين المحور السائد mo-B إلى خفض نسبة البيتاكاروتين إلى الليكوبين؛ مما يؤدى إلى إنتاج ثمار حمراء برتقالية اللون. وباستعمال واسمات جزيئية ترتبط بالجينين B ، و mo-B حُسم أمر سيادتهما التامة وتبين ارتباطهما على الكروموسوم ٦ وعدم انعزالهما مستقلين. يُشفر الجين B لإنتاج الإنزيم β-cyclase الذى يحول الليكوبين إلى بيتاكاروتين.

وأمكن – كذلك – نقل نفس الجين (B) من سلالات من كل من *S. galapagense*، و *S. pimpinellifolium*، و *S. chilense*، و *S. chmielewskii* (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧). هذا إلاّ إنه وجدت تباينات بين كل من *S. habrochaites*، و *S. cheesmaniae* فى محتوى كل من الليكوبين والبيتاكاروتين فى الأجيال الإنعزالية؛ بما يعنى اختلاف وراثة كل منهما (Stommel & Haynes ١٩٩٤).

وبكسر الارتباط بين الجين B والجين sp (الذى يتحكم فى النمو غير المحدود) أمكن الاستفادة من الجين B فى الأصناف ذات ذات النمو المحدود (Labate وآخرين ٢٠٠٧).

الطفرة c

على خلاف الجين B فإن الطفرة المتنحية crimson (أو c) تعمل على زيادة محتوى الليكوبين بالثمار (٥٠٨٦ – ٥٧٨٦ ميكروجرام/١٠٠ جم وزن طازج) عما تحتويه ثمار الأصناف غير الحاملة لهذا الجين (٢٦٢٢–٤٣١٨ ميكروجرام/١٠٠ جم وزن طازج)، وذلك على حساب البيتاكاروتين. ولقد ثبت أن الـ crimson آليل للجين B. وتتميز الثمار الـ crimson بلونها الأحمر القانى (Lincoln & Porter ١٩٥٠، و Thompson وآخرون ٢٠٠٠).

الطفرة Cnr

يؤدى تواجد الجين Cnr (الخاص بالطفرة colorless, non-ripening) إلى خفض كبير فى مستوى الكاروتينويدات الكلية وإلى عدم وجود أى مستويات يمكن تقديرها من الفيتوين والليكوبين؛ بما يعنى أنه يُوقف أول خطوة فى مسار تمثيل الكاروتينويدات، وهى التى ينظمها الإنزيم phytoene synthase (Fraser وآخرون ٢٠٠١).

الطفرة Del

تُنتج الطفرة Del (الـ Delta) كميات كبيرة من الدلتاكاروتين، وهو كاروتين لا يوجد فى أى طفرة لونية أخرى أو فى الثمار الطبيعية، ويكون إنتاجه على حساب

إنتاج الليكوبين (Stevens & Rick ١٩٨٦)؛ مما يكسب الثمار لون برتقالى ضارب إلى الحمرة (Lincoln & Porter ١٩٥٠).

الطفرة dg

ووجدت طفرة الثمار الخضراء القاتمة dark green، التى يتحكم فيها الجين dg فى الصنف مانابال Manapal. وتختلف هذه الطفرة عن النباتات الطبيعية فى أن ثمارها غير الناضجة تكون أكثر اخضرارًا حتى بداية التلوين، ثم تكون ثمارها الناضجة أكثر احمرارًا – داخليًا وخارجيًّا – عند اكتمال نضجها. وقد تبين أن ثمار هذه الطفرة يزيد محتواها من الكلوروفيل على محتوى كل من الثمار الطبيعية والطفرة hp.

وجدير بالذكر أن اللون الأخضر القاتم الذى يحدثه الجين dg يكون متجانسًا فى كل الثمرة، وليس عند أكتافها فقط مثلما تكون عليه الحال فى التركيب الوراثى UU. أما ثمار التركيب الوراثى uu (uniform green) فإنها تكون خضراء متجانسة أيضًا، ولكن بلون أخضر فاتح. وتجدر الإشارة – كذلك – إلى أن اللون الأحمر القانى الذى تظهر به الثمار dg dg يكون مماثلاً للون الثمار hp hp ، ولكن ثمار الأولى يكون محتواها من كل من حامض الأسكوربيك والبيتاكاروتين أعلى من محتوى ثمار الثانية.

وقد قام Wann وآخرون (١٩٨٥) بمقارنة سلالات ذات أصول وراثية متشابهة isogenic lines، تختلف فيما تحمله من ثلاثة جينات هى hp، و dg، و og^c. ووجد أن ثمار dg الناضجة يزيد محتواها من الليكوبين بمقدار يصل إلى ١٠٠٪ عن الثمار الطبيعية. وزاد متوسط محتوى ثمار dg من البيتاكاروتين بمقدار ٥٠٪ عن ثمار hp، وبمقدار ٢٥٠٪ عن الثمار الطبيعية. كما كانت الثمار الـ dg أصلب – جوهريًّا – من الثمار الطبيعية فى كل من طورى النضج الأخضر والأحمر. هذا.. بينما لم تظهر أية فروق فى الطعم بين مختلف السلالات.

كما تبين من دراسة أخرى – قورن فيها تأثير الجينين hp، و dg فى سلالات ذات أصول وراثية متشابهة (Jarret وآخرون ١٩٨٤) – أن كلا الجينين أحدث زيادة

فى محتوى الثمار من كل من حامض الأسكوربيك والكلوروفيل. وكانت الزيادة فى الكلوروفيل فى الجدر الثمرية الخارجية ١٦٦٪ فى السلالة hp، و ٣٢٠٪ فى السلالة dg مقارنة بالتركيب الوراثى الطبيعى. وكانت ثمار كلتا الطفرتين أصغر حجمًا وأكثر استطالة من ثمار السلالة الطبيعية، ولكنهما لم تختلفا عن الطبيعية فى النضج. وأحدثت الطفرتان تأخيرًا فى كل من النمو الخضرى والثمرى، وأنقصتا – جوهريًّا – المساحة الورقية الكلية، وطول السلاميات، والوزن الكلى الطازج والجاف للنبات؛ وكان تأثير الجين dg – دائمًا – أكبر – كميًّا – من تأثير الجين hp.

وفى محاولة لتفهم الأساس الفسيولوجى لزيادة صلابة ثمار الـ dg عن الثمار الطبيعية.. لم يستدل Tong & Gross (١٩٨٩) على أية فروق بينهما فى نشاط إنزيم البولى جالاكتيورونيز polygalacturonase، أو تركيب الجدر الخلوية خلال مراحل نضج الثمرة؛ مما يدل على وجود عوامل أخرى تؤثر فى ذوبان المركبات اليورونيدية uronides فى الجدر الخلوية.

الطفرتان gf، و Gr

تتطور الكلوروبلاستيدات إلى كروموبلاستيدات أثناء نضج ثمار الطماطم، ويتواكب هذا التحول مع تراكم الكاروتينويدات واختفاء الكلوروفيل، وتحلل نظام أغشية الثيلاكويدات thylakoids الدقيق التركيب، وانخفاض فى مستويات البروتينات والرنا الرسول mRNA المرتبطة بعملية البناء الضوئى. هذا.. إلا إنه فى طفرة الطماطم gf (أو اللُب الأخضر green flesh) تتبقى كميات محسوسة من الكلوروفيل أ، وب فى الثمار الناضجة؛ مما يُكسب الثمار لونًا أحمر صدئ أو بنى ضارب إلى الاحمرار، وبما يفيد أن تحلل الكلوروفيل لا يكون تامًّا فى الطفرة. كذلك يحتفظ التركيب الدقيق للطفرة بجزء كبير من جرانا ثيلاكويدات الكلوروبلاستيدات، فى الوقت الذى تتكون فيه التراكيب المميزة للكلوروبلاستيدات. ويترتب على الاحتفاظ بتركيب الكلوروبلاستيدات فى ثمار

الطفرة استمرار المكونات المسئولة عن البناء الضوئى بمختلف مراحله، وهى التى تنهار – عادة – فى الثمار غير الطفرية (Cheung) وآخرون ١٩٩٣). كذلك تتميز أوراق النباتات الحاملة للطفرة بلونها الأخضر خلال مراحل شيخوختها (Akhtar وآخرون ١٩٩٩).

أما الطفرة Gr (أو green ripe) فإنها تجعل لب الثمار الناضجة بلون أخضر (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧).

طفرات الـ hp (hp1 ، و hp2، و hp3)

تحتوى ثمار الطفرة "الصبغة العالية" high pigment (التى يتحكم فيها الجين hp) على تركيز عالٍ من الصبغات الكاروتينية الكلية، دون أن تؤثر فى نسبة كل منها إلى الأخرى. ويعنى ذلك أن هذه الطفرة يزيد فيها محتوى الثمار من كل من صبغتى الليكوبين المسئولة عن اللون، والبيتاكاروتين التى يصنع منها فيتامين أ فى جسم الإنسان، ولهذا الجين تأثيرات متعددة فى النبات، بعضها مفيد وبعضها ضار.

ومن أهم التأثيرات المفيدة للجين hp ما يلى:

١- يجعل الثمار ذات لون أحمر براق من الخارج، ولكنه لا يؤثر فى لون المساكن.

٢- يزيد من محتوى الثمار من البيتاكاروتين بنحو ٢٥٪ – ٥٠٪، ومن حامض الأسكوربيك بنحو ٢٠٪.

٣- يزيد من التمثيل الضوئى فى وحدة المساحة من الورقة، ويزيد من محتوى الأوراق والثمار من صبغة الكلوروفيل.

٤- يزيد من صلابة الثمار، ويزيد من لزوجة العصير.

أما التأثيرات الضارة للجين hp .. فهى كما يلى:

١- يبطئ من إنبات البذور، ونمو البادرات، ويؤخر النضج.

٢- يجعل السيقان سهلة الكسر brittle.

٣- يزيد من حساسية النموات الخضرية للأضرار التى تحدثها أشعة الشمس القوية. ويسرع من اصفرارها.

٤- يحدث تغيرات غير مرغوبة فى نكهة الثمار من خلال تأثيره فى محتواها من المواد المتطايرة volatile substances.

٥- يخفض عدد البذور فى الثمار.

٦- يخفض من الحموضة المعايرة ونسبة المواد الذائبة الكلية بالثمار.

٧- يقلل من المحصول المبكر والمحصول الكلى (عن Jarret وآخرين ١٩٨٤).

ويمكن التعرف على البادرات الحاملة لهذا الجين بسهولة – وهى ما زالت فى طور البادرة – نظرًا لأنها تكتسب لونًا أرجوانيًا قاتمًا خلال فترة قصيرة من تعرض البادرات لدرجات حرارة منخفضة. ويؤدى وجود الجينين hp، و og^c – معًا – كما فى الصنف أُتوَا ٦٧ Ottwa 67 إلى تحسين لون الثمار – خارجيًّا وداخليًّا – مع زيادة محتواها من البيتاكاروتين بنسبة ٢٥٪ (عن Stevens ١٩٧٩).

ويبدو أن العلاقة بين محتوى الكلوروفيل فى الثمار غير الناضجة ومحتوى المواد الكاروتينية فى الثمار الناضجة مردها إلى تحول البلاستيدات الخضراء أثناء النضج إلى بلاستيدات ملونة، وهو ما قد يفسر كيف أن الطفرتين hp، و dg ذواتى الثمار الخضراء القاتمة ينتهى بهما الأمر إلى محتويات ثمرية مرتفعة من البيتاكاروتين. كما يُعتقد أن الأصناف التى تحمل جين النضج المتجانس (u) بحالة أصيلة يكون محتوى ثمارها من الليكوبين أقل من ثمار الأصناف التى تحمل آليل النضج غير المتجانس (u^+)، والتى تكون أكتافها خضراء اللون.

يمكن التعرف بسهولة على الجينات hp، وdg، و og^c فى برامج التربية؛ فالجين hp يزيد من مستوى الأنثوسيانين فى السويقة الجنينية السفلى للبادرات، التى تكتسب

لونًا أرجوانيًّا قاتماً لدى تعرضها لفترات قصيرة من الحرارة المنخفضة؛ وبذا يسهل التعرف عليها فى طور البادرة. وتؤدى تربية البادرات الصغيرة تحت غطاء بلاستيكى من الفينيل الأصفر yellow vinyl film إلى سهولة التمييز بين النباتات الطبيعية، والسلالات الأصيلة فى كل من الجينين hp، و dg؛ إذ تستطيل السويقة الجينينة السفلى فى النباتات الطبيعية، بينما تبقى عادية الطول فى كل من الطفرتين hp، و dg. هذا بينما تكتسب بتلات أزهار الطفرة og^c لونًا برتقاليًّا واضحًا لدى تعرضها لدرجات الحرارة المنخفضة، وهو ما يميزها بسهولة عن غيرها. وعند التربية لكلٍ من الطفرتين hp، و og^c معًا يمكن تعريض النباتات لحرارة منخفضة فى طورى البادرة وبداية الإزهار؛ وبذا يسهل التعرف على النباتات الحاملة لكل من الطفرتين على التوالى (Stevens & Rick ١٩٨٦).

ومن الأصناف التجارية الغنية بصبغة الليكوبين الصنف Suncoast (Scott ٢٠٠٧).

هذا.. وتقع الطفرة hp (أو الـ high-pigment) على الكروموسوم ٢ (Yen وآخرون ١٩٩٧).

ويميز Lincoln & Porter (١٩٥٠) بين جينين للـ high pigment، وهما: hp-1، و hp-2، وأنهما يؤديا إلى زيادة محتوى الثمار الكلى من الكاروتينويدات بمقدار ٣٠٪ – ٥٠٪، دون التأثير على المحتوى النسبى لمختلف الكاروتينويدات. كذلك يربط Lincoln & Porter (١٩٥٠) بين هاتين الطفرتين وطفرات حساسة للضوء؛ فيذكر أن الطفرة الفائقة الحساسية للضوء dark green (وهى: dg) آليلية للجين hp-2، وأن الطفرتين w ، و j آليليتان للآليلين hp-1، و hp-2، على التوالى، وهما – كذلك – حسّاستان للضوء. وتُنتج النباتات التى تحمل الطفرة crimson وآليلات الـ high pigment ثمارًا يزيد فيها محتوى الليكوبين بمقدار ٣–٤ أضعاف محتواه فى ثمار الأصناف الحمراء العادية.

وقد دُرس تأثير جينات الـ high pigments (الصبغات العالية): hp، و dg، وhp1، وhp2 على محتوى ثمار الطماطم من حامض الأسكوربيك، والكاروتينات،والعلاقة بين تلك الجينات والصفات ذات الصلة بالنمو ومحصول الثمار وجودتها. أدى وجود جينات الصبغة العالية إلى تقليل نسبة المحصول المبكر والمحصول الكلى بسبب تثبيطها للنمو فى ظروف الحرارة المنخفضة وبطء اكتمال تكوين الثمار. وأدت تلك الجينات – فى المقابل – إلى زيادة محتوى الثمار من حامض الأسكوربيك والكاروتينات، ولكنها أنقصت محتواها من الأحماض العضوية ومن نسبة حامض الستريك إلى الماليك فيها. ويُستدل من التباينات الوراثية إمكان إجراء تحسينات فى كل من الصفات غير المرغوب فيها التى تبدو مرتبطة بجينات الـ hp، وكذلك فى التأثيرات المتعددة لتلك الجينات. وقد أمكن التوصل إلى طريقة سريعة لانتخاب النباتات التى تحمل جينات الـ hp بالعشائر الانعزالية فى مرحلة نمو البادرة بتغطية البادرات بغشاء أصفر؛ حيث لم تحدث سوى استطالة قليلة فى التراكيب الوراثية الأصيلة فى هذا الجين (Mochizuki وآخرون ١٩٩٥).

تؤدى الطفرة hp3 (وهى: high pigment 3) إلى زيادة تراكم الكاروتينات (الليكوبين) فى الثمار الناضجة بنسبة ٣٠٪، كما يزداد – كذلك – تركيز الكاروتينويدات والكلوروفيل فى الأوراق وفى الجدار الثمرى الخارجى للثمار الخضراء. ويقل فى أوراق الطفرة وأزهارها الزانثوفيلات: violaxanin والـ neoxanthin؛ نظرًا لأن الطفرة لا تُنتج الإنزيم zeananthin epoxidase الذى يحول الـ zeaxanthin إلى violaxanthin.

ونظرًا لأن حامض الأبسيسك يُشتق من الزانثوفيلات، فإن تركيزه ينخفض فى أوراق الطفرة بمقدار ٧٥٪ عن التركيز الطبيعى؛ مما يجعل طفرة hp3 بمثابة ABA-deficient. ويقود نقص حامض الأبسيسك إلى تضخم حجيرات البلاستيدات؛ بما يسمح بزيادة التمثيل البيولوجى، وزيادة القدرة على تخزين الصبغات (Galpaz وآخرون ٢٠٠٨).

الطفرة Ip

للطفرة Ip (مكثف الصبغة pigment intensifier) تأثيرات مماثلة لتأثيرات طفرات الـ high pigments، وتتميز ثمارها – كذلك – بأنها تكون خضراء داكنة اللون قبل اكتمال تكوينها، وبأن بها صبغات كاروتينويدية كثيفة فى الثمار الناضجة. ويبدو أن لهذا الجين تأثيرات سلبية على إنبات البذور ونمو النباتات.

الطفرة og^c

الجين og^c هو المسئول عن اللون القرمزى crimson – وكان قد اكتُشف فى سلالة طماطم من الفلبين (Thompson وآخرون ١٩٦٧)، وهو يؤثر عند وجوده فى صورة متنحية أصيلة على المحتوى النسبى للصبغتين الرئيسيتين؛ حيث يزيد تركيز الليكوبين على حساب البيتاكاروتين، وتظهر مساكن الثمار – نتيجة لذلك – بلون أحمر قانٍ. أدخل Lee & Robinson (١٩٨٠) هذا الجين فى الصنف نيويوركر New Yorker؛ وبمقارنة السلالة الجديدة بالصنف الأصلى.. وجد أنها كانت أفضل منه لونًا، وأقل منه محتوى من فيتامين أ بنسبة ٦٠٪؛ بسبب نقص محتواها من البيتاكاروتين والجاماكاروتين، إلا أنهما تشابها فى كل الصفات الأخرى.

وبينما يزيد الجين hp محتوى فيتامين أ بنسبة ٢٥٪ – ٥٠٪، فإن الجين og^c يخفضه بنسبة ٢٥٪. وبذا.. فإن الجمع بين الجينين يزيد فيتامين أ بنسبة ٢٥٪ (عن Kalloo ١٩٩٣).

الطفرة r وطفرات اللون الأصفر الأخرى

يبدو أن الجين R يلعب دورًا مبكرًا فى إنتاج الصبغات؛ عن طريق إنتاجه لمادة أولية precourser ضرورية لتكوين الصبغات.

تُعطى الطفرة r ثمارًا ذات لُب أصفر ولا تحتوى تقريبًا على أى بوليينات polyenes أو كاروتينات ملونة فيما عدا آثار من البيتاكاروتين، وهو الذى يرتبط – غالبًا – بكلوروفيل

الثمار الخضراء. يُعطِّل هذا الجين مسار تمثيل الكاروتينويدات كليًّا (Stevens & Rick ١٩٦٨)، وهو يقع على الكروموسوم ٣ (Lincoln & Porter ١٩٥٠).

ومن التباينات الأخرى للطفرة r الصفراء .. يذكر Lincoln & Porter (١٩٥٠) كلاً من: ry وهى آليل للجين r، وتنتج لونًا أحمر فى الثمار الصفراء، والطفرة apricot (وهى: at) التى تُحمل على الكروموسوم ٥، والطفرة sherry (وهى: sh) التى تُحمل على الكروموسوم ١٠، واللذان ينتجان ثمارًا صفراء ولكن بمسحة وردية أو حمراء عند النضج. أما الطفرة ghost (وهى: gh) التى تُحمل على الكروموسوم ١١ فإن ثمارها لا تحتوى إلاّ على الـ phytoene ولا توجد بها أى كاروتينويدات ملونة. وبينما يعطى الآليل المتنحى y بشرة عديمة اللون، فإن الجمع بين y، و r ينتج ثمارًا صفراء شاحبة أو بيضاء. ويؤدى وجود y فى التراكيب الوراثية الحمراء إلى إنتاج ثمار وردية اللون. كذلك تعرف طفرتان للـ plytoene synthase هما: Psy1، و Psy2 اللذان يظهر تأثيرهما فى الثمار الناضجة.

الطفرة t

تُحدث الطفرة t (الـ tangerine) زيادة كبيرة فى كمية الزيتاكاروتين والبولينيات المنتجة بالثمار (البروليكوبين)، وهى تتحكم فى لون الثمار البرتقالى (Stevens & Rick ١٩٨٦)

أما الآليل T فإنه يوجه تكوين الصبغات نحو النظام الطبيعى.

الطفرة u

من المعروف أن الجين u (الطفرة uniform ripening) تحتوى ثمارها الناضجة على مستويات منخفضة من الليكوبين، مقارنة بتلك التى تحمل الجين u^+ (الخاص بصفة الـ non-uniform ripening)، والتى تكون أكتاف ثمارها الخضراء أكثر اخضرارًا.

المحتوى النسبى لمختلف الصبغات الكاروتينية فى مختلف الطفرات وانعزالاتها

درس Barker (١٩٧٥) لون الثمار ومحتواها من المواد الكاروتينية عند تباين التركيب الوراثى بالنسبة لثلاثة من الجينات المؤثرة فى اللون، هى: r، t، و B؛ فوجدها على النحو التالى:

١- التركيب الوراثى RRTTbb

يمثل هذا التركيب الوراثى الصنف رتجرز Rutgers. الثمار حمراء اللون. يبلغ محتواها الكلى من المواد الكاروتينية ٨٨ ميكروجرامًا/جم وزن طازج. وتشكل صبغتا الليكوبين والبيتاكاروتين ٩٧٪، و ٣,٢٪ منها على التوالى، ولكن النسبة بين الصبغتين تتراوح من ١٢ : ١ إلى ١٨ : ١ حسب الصنف.

٢- التركيب الوراثى RRttbb

يعرف اللون الذى يعطيه هذا التركيب الوراثى باسم Jubilee Orange. الثمار باهتة بلون برتقالى "جوبولى". يبلغ المحتوى الكلى للمواد الكاروتينية ١٠٠ ميكروجرام/ جم وزن طازج، تكون معظمها على صورة زيتاكاروتين، وفيتوين phytoene، بينما لا توجد سوى آثار من صبغتى الليكوبين والبيتاكاروتين.

٣- التركيب الوراثى RRTTBB

الثمار برتقالية اللون: يبلغ المحتوى الكلى للمواد الكاروتينية فيها ٨٤ ميكروجرامًا/ جم وزن طازج، وتشكل صبغتا الليكوبين والبيتاكاروتين ٧٪، و ٩٣٪ على التوالى. الثمار برتقالية اللون.

٤- التركيب الوراثى rr TTbb

الثمار صفراء اللون. يبلغ المحتوى الكلى للمواد الكاروتينية فيها ميكروجرامين/ جم وزن طازج، وتشكل صبغتا الليكوبين والبيتاكاروتين ٣٩٪، و ٦١٪ منها، على التوالى.

وأُجرى تهجين بين سلالتى الطماطم TOM-498، و TOM-499 الأصيلتين فى الجين B الذى يتحكم فى صفة المحتوى العالى من البيتاكاروتين وبين عدد من الأصناف والسلالات الأخرى تحمل الجينات og^c، و hp، أو t. وقد وجد أن الهجن الخليطة فى الجين B (أى ذات التركيب الوراثى B+/B) كانت برتقالية اللون حتى فى وجود أى من جينى تحفيز تمثيل الليكوبين: og^c أو hp بحالة خليطة. وكانت الهجن الخليطة فى الجين B فى غياب أى من الجينات t أو og^c أو hp بنفس لون التراكيب الوراثية الأصيلة فى الجين B. وكان تأثير الجين og^c على اللون قاصرًا على المشيمة وجدر قلب الثمرة دون البشرة أو الجدار الثمرى الخارجى (Andrade وآخرون ٢٠١٥).

ويُبين جدول (٦–١) محتوى ثمار الطماطم ذات الطفرات اللونية المختلفة من مختلف الصبغات الكاروتينية.

كما يبين جدول (٦–٢) الطفرات اللونية التى تتحكم فى محتوى الكاروتنيويدات والأنثوسيانين بثمار الطماطم.

جدول (٦–١): محتوى ثمار الطماطم ذات التراكيب الوراثية المختلفة من مختلف الكاروتينات (ميكروجرام/جم) (عن Stevens & Rick ١٩٨٦).

الصنف (التركيب الوراثى)	فيتوين Phytoene	فيتوفلوين Phytofluene	زيتا كاروتين	ليكوبين	جاما كاروتين	دلتا كاروتين	بيتا كاروتين	ألفا كاروتين
Rutger (أحمر عادى)	٢٩	٨	–	٤٤	١	–	٥	–
(r) Ace Yellow	١٠	آثار	–	–	–	–	آثار	–
(hp) High pigment	١٥	٨	–	٥٦	٢	–	٧	–
(t) Tangeine	٥١	١٧	٤٥	–	–	–	١	–
(Del) Delta	١٣	٤	١	١٧	٦	٣٣	٦	٢
(og^c) Crimson	٢٥	٩	–	٥٠	١	–	٣	–
(BMo_B) High Beta	١٠	٢	–	آثار	٣	–	٦٦	–
Intermediate Beta (BMo_B^+)	٣	١	–	١٦	٣	–	٢٧	–

جدول (٦-٢): الطفرات اللونية التى تتحكم فى محتوى الكاروتينويدات والأنثوسيانين بثمار الطماطم (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧).

الطفرة	الكروموسوم والذراع (القصير S أو الطويل L)	المرادفات	لون الثمرة
- الكاروتينويدات			
Apricot (at)	5	-	لب الثمرة أصفر مشوب بالوردى
Beta-carotene (B)	6 L	-	لب الثمرة برتقالى – يزيد فيها إنتاج البيتا كاروتين وينخفض إنتاج الليكوبين – تُشفر لإنتاج إنزيم lycopene β-cyclase فى البلاستيدات الملونة
		Crimson (c)	يزداد اللون الأحمر – يزداد الليكوبين ويقل البيتاكاروتين – يتشابه الشكل المظهرى مع B^{og}
		og^c, Cm, Cr, cm-2, cr-2	
		minutum (m)	يزيد إنتاج البيتاكاروتين وينخفض الليكوبين فى الثمار الناضجة
		Old gold (og)	البتلات بلون برتقالى مشوب بصفرة وإسمرار – يزيد إنتاج الليكوبين
Delta (Del)	12 S	-	اللب برتقالى محمر – يزيد إنتاج الألفا كاروتين والدلتا كاروتين– يُشفر لإنتاج الإنزيم Lycopene epsilon-cyclase
Diospyros (dps)	-	-	لب الثمرة برتقالى مُعتم
Green flesh (gf)	8 L		يستمر تواجد الكلوروفيل فى الثمرة الناضجة – يُنتَح الليكوبين بصورة طبيعية – يكون لون الثمرة بنى ضارب للحمرة
Ghost (gh)	11 S	ab	يُنتج الـ phytoene بصورة طبيعية – لا توجد كاروتينويدات ملونة – يشفر لإنتاج إنزيم terminal oxydase البلاستيدى

يتبع

تابع جدول (٦-٢).

الطفرة	الكروموسوم والذراع (القصير S أو الطويل L)	المرادفات	لون الثمرة
Green ripe (Gr)	1 L	gr	يُماثل gf باستثناء أن مركز لب الثمرة يتحول إلى الأحمر
High pigment-1 (hp-1)	2 L	hp, hp1, hp2, bs, dr	الثمار الناضجة خضراء داكنة اللون – يزيد الكاروتينويدات وحامض الأسكوربيك فى الثمار الناضجة – يشفر لإنتاج الـ uv-damaged DNA-DNAbinding protein
		WB3 (w)	يُماثل hp-1 لكن الشكل المظهرى أكثر حدة
High pigment-2 (hp-2)	1 S	hp	يماثل hp يُنتج deetiolated 1protein
	-	dark green (dg)	الثمرة غير المكتملة التكوين خضراء داكنة – يزيد إنتاج الكاروتينويدات فى الثمرة المكتملة التكوين
	-	Jones (j) hp	يُماثل hp2
High pigment-3 (hp-3)	-	-	يزداد إنتاج الكاروتينويدات
Intensified pigmentation (Ip)	-	-	زيادة إنتاج الليكوبين
Modifier of B (mo-B)	6 L	mo (B),mo B, I^B, i^B	محور لـ B – يزداد محتوى البيتاكاروتين فى وجود B
Yellow (r)	3 S	-	يقل إنتاج الـ polyenes – ينخفض كثيرًا مستوى الكاروتينات – لب الثمرة أصفر اللون – يُشفر لإنتاج الـ phytoene synthase
–	–	(1s) r^2	لُب الثمرة أصفر
–	–	(2s), r^3, r-2, r2	لُب الثمرة أصفر – الأزهار بلون أصفر فاتح
–	–	Provisional4 r و (prov4)	لُب الثمرة أصفر
-	-	Provisional 5 r و (prov5)	لُب الثمرة أصفر
–	–	Reddish yellow (y), ry	مُحور لظهور اللون الأحمر فى الثمار الصفراء

يتبع

تابع جدول (٦-٢).

الطفرة	الكروموسوم والذراع (القصير S أو الطويل L)	المرادفات	لون الثمرة
Sherry (sh)	10	-	لُب الثمرة أصفر يشوبه احمرار
Tangerine (t)	10 L	-	الثمار والأسدية برتقالية اللون – يُشكل الـ prolycopene أهم الكاروتينويدات الملونة – يُشفر لتمثيل الـ carotenoid isomerse
	-	tl^2	القمة النامية مصفرة – النمو الخضرى أصفر فاتح – يُماثل t فى لون الزهرة والثمرة
		Viresent (v)	لون الزهرة والثمرة يُماثل t تمامًا – يوجد اصفرار غير منتظم بالقمة النامية
Colorless fruit epidermis (y)	1S	-	لا توجد صبغات ببشرة الثمرة – جلد الثمرة غير ملون بينما اللب أحمر؛ مما يُكسب الثمرة لونًا ورديًا
– الأنثوسيانين Anthocyanin fruit (Aft)	–	–	يوجد تلون قرمزى متباين – يوجد الأنثوسيانين فى جلد الثمرة وغلافها الخارجى
Atroviolacium (atv)	7	-	يكثر إنتاج الأنثوسيانين بالثمرة والساق والأوراق
Aubergine (Abg)	10	-	بشرة الثمرة قرمزية اللون، وخاصة عند الأكتاف وفى الأجزاء المعرضة لضوء الشمس المباشر

ولقد أمكن التعرف على اثنتان من الـ QTLs لمحتوى الليكوبين بثمار الطماطم وُرِّثا من سلالة *S. pimpinellifolium* عالية فى محتواها من الليكوبين، وذلك على الكروموسومين ٧ (lyc7.1)، و ١٢ (lyc 12.1). وبينما لم تؤثر Lyc 7.1 جوهريًا فى زيادة الليكوبين فى الحالة الخليطة، فإن النباتات التى حملت lyc 12.1 فى حالة خليطة احتوت على ٧٠,٣٪ زيادة فى محتوى الليكوبين عن الأب الرجعى (Kinkade & Foolad ٢٠١٣).

التحويل الوراثى للتحكم فى مستوى الصبغات

تحتوى ثمار الطماطم – عادة – على تركيز عالٍ من الليكوبين، وتركيز منخفض من البيتاكاروتين، ويتحول الليكوبين إلى بيتاكاروتين بفعل نشاط إنزيم الـ lycopene ß-cyclase.

وقد أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بما جعلها يزداد أو ينخفض فيها نشاط هذا الإنزيم. وعندما زِيد نشاطه بالتحويل الوراثى حدثت زيادة جوهرية (حتى أربعة أضعاف) فى محتوى الثمار من البيتاكاروتين، وأظهرت الثمار تباينات فى اللون من البرتقالى إلى البرتقالى المشوب بالحمرة، حسبما وصلت إليه نسبة الليكوبين إلى البيتاكاروتين فيها. وبالمقارنة.. فإنه عندما خُفِّض نشاط الإنزيم بالتحويل الوراثى (وهو الذى أصبح ٥٠٪ من النشاط الطبيعى) ازداد محتوى الثمار من الليكوبين. هذا.. ولم يتأثر محتوى الأوراق من الكاروتينات الكلية بالتحويلات الوراثية، بينما حدثت زيادة فى مستوى الكاروتينات الكلية بثمار التحويلات الوراثية، مقارنة بالمستوى فى السلالة الأصلية (Rosati وآخرون ٢٠٠٠، و Wurbs وآخرون ٢٠٠٧).

كذلك أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بجينين من نبات أنف العجل snapdragon لتمثيل الأنثوسيانين وجعل لون ثمارها قرمزيًّا. وإلى جانب غنى ثمار الطماطم – المحولة وراثيًّا – بالأنثوسيانين فإنها أطالت فترة حياة الفئران المصابة بالسرطان التى أُعطيت هذه الطماطم ضمن غذائها (Gonzali وآخرون ٢٠٠٩).