للمرض، وتُجرى عدة برامج للتربية فى أنحاء متفرقة من العالم لأجل إنتاج سلالات تربية وأصناف تجارية مقاومة للمرض (Nowicki وآخرون ٢٠١٢).

ولقد أمكن إنتاج سلالتين من طماطم التصنيع مقاومتين للندوة المتأخرة، أُعطيتا الإسمين CULBPT-A46، و CULBPT-A48 (Kim & Mutschler ٢٠٠٦).

وأدى التحويل الوراثى للطماطم بجينى stilbene من العنب إلى تراكم الرنا الرسول لـ stilbene synthase فيها بعد عدواها بالفطر *P. infestans* بنحو ٣٠ دقيقة – وهو فيتو ألاكسين – وجعلها مقاومة للفطر (Thomzik وآخرون ١٩٩٧).

كما أدى تحويل الطماطم وراثيًّا بجين الفلفل CaMsrB2 – الخاص بتمثيل الإنزيم methionine sulfoxide reductase B2 – إلى جعلها أكثر مقاومة لكل من الفطرين *Phytophthora capsici*، و *Phytophthora infestans*. وقد انخفض فى تلك النباتات إنتاج فوق أكسيد الأيدروجين. وأدى تثبيط فعل الجين CaMsrB2 إلى زيادة إنتاج العناصر المحبة للأكسدة reactive oxygen species؛ بما يعنى أن له وظائف – لم تعرف من قبل – فى الدفاع النشط ضد المسببات المرضية من خلال تنظيم حالة الأكسدة والاختزال فى الخلية (Oh وآخرون ٢٠١٠).

البياض الدقيقى

يختلف الفطر *Oidium lycopersici* (وهو الذى يطلق عليه أحيانًا اسم *O. lycopersicum*) – مسبب مرض البياض الدقيقى powdery mildew – عن *Leveillula taurica* الذى ينمو داخل الأوراق ويظهر على سطحها السفلى، ويختلف كذلك عن كل من *Erysiphe cichoracearum*، و *E. polyphaga*، و *E. polygonia*، وجميعها من مسببات مرض البياض الدقيقى فى الطماطم. كذلك يُعد الفطر *Oidium neolycopersici* من مسببات البياض الدقيقى فى الطماطم. هذا.. علمًا بأنه يُعرف حوالى ٧٠٠ نوع فطرى تسبب البياض الدقيقى فى حوالى ١٠ آلاف نوع نباتى.

مصادر المقاومة لمختلف السلالات الفسيولوجية للفطر ووراثتها

بينما تتباين أصناف الطماطم فى مقاومتها للفطر *L. taurica*، فإن المقاومة تتوفر بمستويات مرتفعة فى بعض الأنواع البرية؛ مثل: *S. neorickii*، و *S. chmielewskii*، و *S. peruviaum*، و *S. habrochaites*، و *S. corneliomuleri*، و *S. pimpinellifolium*، و *S. chilense*، وفى أصناف قليلة من الطماطم مثل الصنف الكينى Kenya Wild، والصنف التركى Cherry SRD (Correll وآخرون ١٩٨٨).

وفى اختبار موسع تضمن ١٩٦٣ صنفًا وسلالة من الطماطم.. وجد Yang (١٩٧٩) المقاومة الحقلية للمرض فى سلالات الطماطم L17، وL30، وL40.

ووجد مستوى عالٍ من المقاومة للفطر *L. taurica* فى نسل تلقيح مع السلالة المقاومة LA 1969 من *S. chilense*. ترجع تلك المقاومة إلى فرط الحساسية ويتحكم فيها جين واحد سائد أُعطى الرمز Lv (Stamova & Yordanov ١٩٩٠)، وهو يقع على الكروموسوم ١٢. يُعد هذا الجين هو الوحيد الذى أمكن نقله لأصناف الطماطم، وهو لا يُفيد فى مقاومة الفطر *O. neolycopersici* (عن Seifi وآخرون ٢٠١٤).

يقع الجين Lv الذى يتحكم فى صفة المقاومة للفطر *L. taurica* فى حدود مسافة ٠,٥٤ سنتى مورجان التى يحدها واسمتى RELP، هما: CT121، و CT129، مع قربه من الواسمة CT121 بمسافة ٠,١٦ سنتى مورجان. تُفيد هذه الارتباطات الشديدة للواسمات مع الجين فى سهولة الانتخاب للمقاومة فى برامج التربية، وفى تسهيل عزله لاستخدامه لأغراض التحويل الوراثى (Chunwongse وآخرون ١٩٩٧).

كما وجد مستوى عالٍ من المقاومة للفطر *O. lycopersici* فى كل من السلالتين G1.1560، و G1.1290 من *S. habrochaites*، والسلالة IVT731089 من *S. neorickii* (Lindhout & Pet ١٩٩٠).

وتبين أن مقاومة السلالة G1.1560 من *S. habrochaites* للفطر *O. lycopersici* يتحكم فيها جين واحد سائد سيادة غير تامة، يقع على الكروموسوم ٦، وأعطى الرمز Ol-1 (Van der Beek وآخرون ١٩٩٤).

وفى دراسة أخرى ثبت أن الجين Ol-1 ذو السيادة غير التامة المسئول عن مقاومة الطماطم للفطر *O. lycopersici* والمتحصل عليه من السلالة G1.1560 من *S. habrochaites* يقع على الكروموسوم ٦ قريبًا من الجين Aps-1 فى جدار الجينات Mi، و Cf-2/Cf-5. وقد أمكن تحديد موقعه بصورة أكثر دقة بين واسمتى RFLP، هما: TG153، و TG164 (Huang وآخرون ٢٠٠٠).

ووجد – كذلك – مستوى عال جدًّا من المقاومة للفطر فى السلالة PI 247087 من نفس النوع البرى (*S. habrochaites*) يتحكم فيها عدد محدود من الجينات (oligogenic)، أو – ربما – عدد كبير (polygenic)، وترتبط تلك المقاومة بالجين r الخاص بلون الثمار الأصفر. وبدا من اختبار الآليلية للمقاومة فى هاتين السلالتين (G1.1560، وPI 247087) أن الجين Ol-1 ربما يلعب دورًا – كذلك – فى مقاومة السلالة PI 1247087 للفطر (Moretti & Caranata ٢٠٠٠).

وأُجرى تقييم شمل ١٢٧ سلالة تمثل ثمانى أنواع برية من الطماطم لمقاومة الفطر *O. lycopersici* مسبب مرض البياض الدقيقى، ووجدت بينها تباينات كبيرة فى مستوى المقاومة. كان النوع *S. habrochaites* الأعلى مقاومة، بينما كان *S. pennellii* متوسط المقاومة، وكانت غالبية سلالات الـ *peruvianum*-complex والطماطم عالية القابلية للإصابة. أما سلالات النوع *S. neorickii* فقد تباينت كثيرًا فى مستوى مقاومتها. وباستثناء هذا النوع فإن التباينات كانت منخفضة بين سلالات كل من الأنواع الأخرى. وكانت أعلى درجة من المقاومة فى أربع سلالات من *S. habrochaites*، وسلالة من *S. neorickii*، وسلالة من *S. peruvianum* (Lindhout وآخرون ١٩٩٤).

وقد تأكدت مقاومة تلك الأنواع، بالإضافة إلى اكتشاف المقاومة فى عدة سلالات من *S. cheesmaniae*، و *S. chilense*، و *S. peruvianum*، مع قابلية جميع سلالات *S. pimpinellifolium* للإصابة فى دراسة أخرى (Mieslerova وآخرون ٢٠٠٠).

وأمكن التعرف على نبات من السلالة LA1230 من الطماطم الكريزية — أُعطى الرمز الكودى LC95 — كان مقاومًا للفطر *O. lycopersici*، وتبين أنه يحمل جين واحد متنحٍ للمقاومة غير التامة أعطى الرمز ol-2 (Ciccarese وآخرون ١٩٩٨).

لقد حُصل على سلالة الطماطم الشيرى LC-95 (وهى: *S. lycopersicum* طراز cerasiforme) من سلالة جُمعت من الإكوادور، وهى — كما أسلفنا — تحمل الجين ol-2 الذى يتحكم فى مقاومة واسعة المدى ومتنحية للفطر *O. neolycopersici* مسبب مرض البياض الدقيقى. ونفس هذا الجين ol-2 يُكسب نباتات الشعير والـ *Arabidopsis* مناعة ضد البياض الدقيقى. وقد تبين أن هذا الجين مسئول عن فقدان جين الطماطم SlM101 لوظيفته، وهو أحد الجينات المسئولة عن التشفير لإنتاج بروتينات مُحددة بالغشاء البلازمى وذات وظائف بيوكيميائية غير معروفة، وهو يُشفر لإنتاج بروتين 19-bp (Bai وآخرون ٢٠٠٨).

وقد دُرست المقاومة للفطر *O. lycopersici* فى ثلاثة مصادر برية، ووجد ما يلى:

١- يتحكم فى مقاومة السلالة LA1775 من *S. habrochaites* جينين سائدين سيادة غير تامة، إلاّ أن أحدهما كان تأثيره أقوى من تأثير الجين الآخر.

٢- يتحكم فى مقاومة السلالة LA716 من *S. pennellii* ثلاثة جينات سائدة وذات تأثير متجمع.

٣- يتحكم فى مقاومة السلالة LA2747 من *S. chilense* جين واحد سائد جزئيًا أقل كفاءة عن جينات المقاومة فى *S. habrochaites* (Kozik ١٩٩٩).

وفى دراسة أخرى وجد أن مقاومة بعض السلالات البرية للفطر *O. lycopersici* تعتمد على خاصية فرط الحساسية وأن وراثتها كانت كما يلى:

١- فى السلالتين G1.1560، و G1.1290 من النوع *S. habrochaites* كانت المقاومة – فى كل منهما – بسيطة وسائدة، وأُعطى لجينى المقاومة الرمزين Ol-1، و Ol-3، ووجد أنهما يقعان بين الواسمتين SCAF10، و H9A11، وأنهما لا يمكن تمييزهما وراثيًا عن بعضهما البعض.

٢- فى السلالة G1.1601 من النوع *S. neorickii* كانت المقاومة كمية، وتحكم فيها ثلاث QTLs.

٣- فى السلالة LA2172 من *S. peruvianum* كانت المقاومة بسيطة وسائدة وأُعطى للجين الذى يتحكم فيها الرمز Ol-4 (Huang ٢٠٠١).

وقد ذُكر أنه تُعرف فى الأنواع البرية للطماطم ستة جينات خاصة بالمقاومة للفطر *O. neolycopersici* أُعطيت الرموز من Ol-1 إلى Ol-6. كذلك أمكن التعرف على ثلاث QTLs – هى: Ol-qtl1، و Ol-qtl2، و Ol-qtl3 – ترتبط بالمقاومة للفطر فى السلالة G1.1601 من *S. neorickii*. ولقد أمكن تحديد موقع كلاً من: Ol-qtl1 فى منطقة طولها حوالى ٢,٣ Mbp من الذراع الطويل للكروموسوم ٦، و Ol-qtl2 فى منطقة طولها حوالى ٢,٣ Mbp من الذراع القصير للكروموسوم ١٢. كما وُجد أن منطقة الـ Ql-qtl1 تحتوى على الجين Ol-1 وأن منطقة الـ Ol-qtl2 تحتوى على الجين Lv المسئول عن المقاومة البسيطة للفطر *L. taurica*، وهو نوع فطرى آخر من مسببات مرض البياض الدقيقى فى الطماطم (Faino وآخرون ٢٠١٢).

وعلى خلاف كل ما تقدم بيانه عن مصادر ووراثة المقاومة للفطر *O. lycopersici*، فإن Seifi وآخرين (٢٠١٤) أوضحوا بجلاء أنه لا يُعرف أى مصدر للمقاومة لهذا الفطر لا فى الطماطم، ولا فى أى من أنواعها البرية، وأن كل ما نُشر فى هذا الشأن – وأسلفنا بيانه – تبين أنه كان خاصًا بالمقاومة للفطر *O. neolycopersici*.

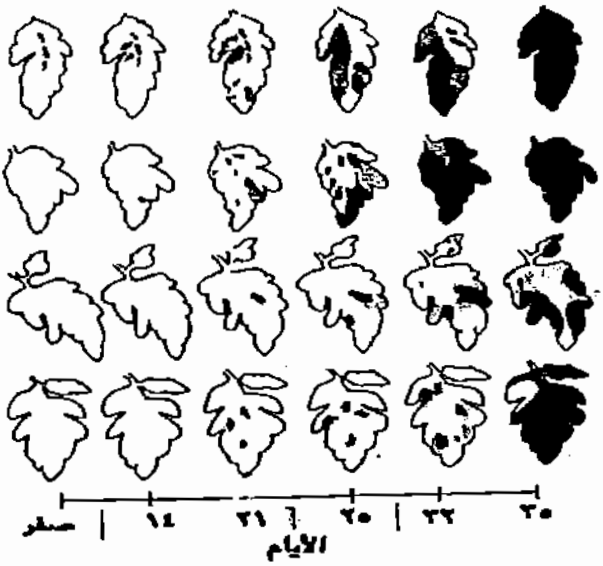
وبالمقارنة .. أمكن التعرف على خمسة جينات سائدة (Ol-genes) لمقاومة الفطر *O. neolycopersici* فى أنواع الطماطم البرية، وتم نقلها إلى الطماطم المزروعة. كذلك أمكن عزل جين مُتنحٍ (هو: ol-2) يُكسب النباتات مدى واسعًا من المقاومة ضد هذا الفطر (عن Seifi وآخرون ٢٠١٤).

ولقد وجدت المقاومة للفطر *O. neolycopersici* فى عدد من سلالات الأنواع البرية: *S. habrochaites*، و *S. pennellii*، و *S. cheasmaniae*، و *S. chilense*، و *S. peruvianum*. وتبين أن آلية المقاومة كانت — أساسًا — بفرط الحساسية. وفى حالات قليلة حدث تطور محدود للمسبب المرضى بعد تفاعل فرط الحساسية. كذلك وجدت تباينات واسعة بين السلالات والأنواع المقاومة هستولوجيًّا وسيتولوجيًّا. كما تبين أن التفاعل بين عديد من الأنواع البرية والفطر *O. neolycopersici* يتحدد بسلالة الفطر، وهو الذى أمكن تمييز ثلاث سلالات منه. وأمكن تمييز مقاومة من نوع "مقاومة النبات البالغ" adult plant resistance فى بعض التهجينات النوعية، مثل الهجن: *S. habrochaites* × *S. lycopersicum* (Lebeda وآخرون ٢٠١٤).

ووُجدت المقاومة للفطر *E. cichoracearum* فى سلالتين من الطماطم الكريزية، هما: LA 1482، و LA 2080، كما وُجدت مقاومة متوسطة فى تسع سلالات أخرى، وكانت السلالات: LA 1482، و LA 1654، و LA 1655، و LA 2142 الأبطأ فى تطور ظهور أعراض البياض (Kumar وآخرون ١٩٩٥).

طرق التقييم لمقاومة المرض

يتعين — عند الاختبار لمقاومة البياض الدقيقى — عدم تسجيل شدة الإصابة قبل مرور ٣٥ يومًا على العدوى بالفطر، ويتضح ذلك من شكل (٢-١)، الذى يبين تطور الإصابة مع الزمن.



شكل (٢-١): تطور الإصابة بالبياض الدقيقى فى الطماطم مع الوقت بعد العدوى بالفطر. تمثل الأجزاء المنقطة مناطق مصفرة chlorotic، بينما تمثل الأجزاء السوداء مناطق متحللة necrotic (ميتة) من الورقة (Calif. Agr. عدد مارس/ أبريل ١٩٨٨).

ولقد أمكن التوصل إلى رسوم تخطيطية قياسية للمساحات المرضية المصابة بالبياض الدقيقى (standard area diagrams) أثبتت دقتها وفاعليتها فى تقييم شدة الإصابة بالمرض؛ بما يجعل استخدامها مفيدًا فى دراسات التربية للمقاومة (Lage وآخرون ٢٠١٥).

طبيعة المقاومة

وُجد فى ست سلالات تنتمى إلى ثلاثة أنواع من الطماطم أن المقاومة للفطر *O. lycopersici* مسبب مرض البياض الدقيقى هى بفرط الحساسية، حيث يحدث تحلل فى خلايا البشرة التى يتكون فيها ممصات (haustoria) الفطر، إلاّ أن مقاومة إحدى سلالات *S. neorickii* لم تنطبق عليها حالة فرط الحساسية بصورة تامة؛ مما يدل على وجود آلية أخرى للمقاومة (Huang وآخرون ١٩٩٨).

هذا.. وتتراكم إفرازات الشعيرات الغدية فى *S. pennellii* فى القمة الطرفية للشعيرات. ولقد أظهرت إفرازات الطراز الرابع من الشعيرات الغدية لهذا النوع نشاطًا مضادًا للفطر *O. neolycopersici* مسبب مرض البياض الدقيقى، ومنعت نمو جراثيم الفطر الكونيدية بصورة تامة، طالما كانت تلك الإفرازات منتشرة على سطح الأوراق؛ الأمر الذى يمكن أن يحدث جراء تكثف ماء الضباب عليها (Nonomura وآخرون ٢٠٠٩).

ولقد وجد فى الأنواع المتوسطة المقاومة للفطر — *O. neolycopersici* — مثل *S. chmielewskiae* — أن المعاملة بالشدّ الحرارى تؤدى إلى حدوث إبطاء يسير فى تطور المسبب المرضى، مع زيادة فى محتوى الأنسجة من حامض الجاسمونك وحامض الأبسيسك، وفى نشاط البيروكسيديز.

ويُستدل من الدراسة على طبيعة تلك المقاومة على وجود دور فاعل لكل من الـ reactive oxygen species، و الـ reactive nitrogen species (التى تتكون فى أنسجة العوائل المقاومة استجابة لاختراق الفطر لها) فى المقاومة، بما فى ذلك موت الخلايا (Lebeda وآخرون ٢٠١٤).

التربية للمقاومة بالتحويل الوراثى

وُجد أن نباتات الطماطم التى حُوِّلت وراثيًّا بجين الخميرة delta-9-desturase حدث فيها تغير فى تركيب الكيوتين؛ حيث اختلفت مكونات أوراقها من الأحماض الدهنية — وهى التى وجد أنها تُثبط إنبات الجراثيم الكونيدية للفطر فى البيئات الصناعية — وازداد فيها الـ 9-hexadecenoic acid، مع زيادة فى مقاومتها للفطر *E. polygoni*. وتبين أن إنبات جراثيم الفطر يُثبَّط فى هذا الكيوتين (Wang وآخرون ٢٠٠٠).