فعالة للتقييم فى طور البادرة. وإلى جانب تلك المشاكل فإن استخدام السلالة Hawaii 7997 – التى تُعد من أهم مصادر المقاومة – فى التربية استحال معه إنتاج سلالات تربية ذات ثمار كبيرة الحجم وتحمل نفس مستوى المقاومة؛ فكان هناك – دائمًا – علاقة عكسية بين مستوى المقاومة وحجم الثمار.

وفى محاولة لكسر الارتباط بين المقاومة للبكتيريا وجين مفترض يتحكم فى حجم الثمار، أمكن إنتاج سلالتين على مستوى جيد من المقاومة وثمارهما كبيرة الحجم، هما: Fla. 8109، و Fla. 8109B (Scot وآخرون ٢٠٠٣).

وقد أمكن تحويل الطماطم وراثيًا بجين الـ endolysin (وهو lys) المتحصل عليه من البكتيريوفاج CMP1، والذى يُشفر لتمثيل إنزيم peptidase يعمل على تحلل الـ murein فى البكتيريا *C. michiganensis* subsp. *michiganensis* مسببة مرض التقرح البكتيرى. لم تُظهر النباتات المحولة وراثيًا أعراض الإصابة المرضية بعد عدواها بالبكتيريا المسببة للمرض، كما انخفضت فيها جوهريًا أعداد البكتيريا (Wittmann وآخرون ٢٠١٥).

البقع البكتيرية

تسبب البكتيريا *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* مرض البقع البكتيرية bacterial spot فى الطماطم.

مصادر المقاومة لمختلف سلالات البكتيريا ووراثتها

تتوفر المقاومة فى سلالة الطماطم Hawaii 7998، وهى صفة كمية، وذات كفاءة توريث مرتفعة نسبيًا (Scott & Jones ١٩٨٨).

وتُعد السلالة Hawaii 7998 عالية المقاومة لإصابات الأوراق بالبكتيريا *X. campestris* pv. *vesicatoria*، ولكن تُصاب ثمارها، وتلك صفة ليست سيتوبلازمية، وتظهر بصورة متوسطة فى هجن الجيل الأول بين السلالة والأصناف القابلة للإصابة.

وعند إجراء الاختبار على البادرات فإن حجم البقع يرتبط أكثر بالتقييم الحقلى عن ارتباط عدد البقع.

كما تُعد السلالة PI 1270248 (وهى الصنف Sugar) عالية المقاومة لتبقعات الثمار، ولكنها تُصاب بتبقعات الأوراق، وتلك صفة ليست سيتوبلازمية — كذلك — ولكنها سائدة سيادة تامة؛ حيث تظهر كاملة فى هجن الجيل الأول بينها وبين الأصناف القابلة للإصابة (Scott وآخرون ١٩٨٩ أ، ١٩٨٩ ب).

إن المقاومة للبكتيريا *X. campestris* pv. *vesicatoria* التى تتوفر فى سلالة الطماطم Hawaii 7998 تُعد أفضل مصدر لمقاومة السلالة ١ من تلك البكتيريا، وهى مقاومة مردها إلى فرط الحساسية. وفى هذه السلالة تُصبح المساحات الملقحة تامة التحلل فى خلال ٢٥ ساعة من العدوى بالبكتيريا، بينما يتطلب الأمر خمسة أيام ليحدث التحلل التام فى السلالة القابلة للإصابة LA716 من *S. pennellii*.

ويتحكم فى حالة فرط الحساسية تلك فى Hawaii 7998 ثلاثة جينات، يقع أحدهما على الذراع القصير للكروموسوم ١، ويقع الثانى على الذراع الطويل للكروموسوم ١ أيضاً، بينما يقع الثالث على الذراع الطويل للكروموسوم ٥. وتعمل تلك الجينات مستقلة، ولها تأثير مضيف (Yu وآخرون ١٩٩٥).

تتوفر — كذلك — المقاومة للسلالة T3 من البكتيريا *X. vesicatoria* فى السلالة Hawaii 7981. وأوضحت دراسة وراثية حمل تلك السلالة لجين المقاومة Xv3 بالإضافة إلى جينات أخرى للمقاومة (Scott وآخرون ٢٠٠١).

وفى دراسة أخرى أظهرت سلالات الطماطم Hawaii 7981، و PI 126932، و PI 28216 مقاومة بفرط الحساسية لدى عدواها — فى اختبار حقلى — بالبكتيريا *X. campestris* pv. *vesicatoria*، وكانت السلالة Hawaii 7981 الأكثر مقاومة. كذلك أظهرت سلالات أخرى مستوى من المقاومة أعلى من الصنف Solar Set، ولكن ليس

بفرط الحساسية، وكان منها: PI 114490، و PI 126428، و PI 1340905-S، و PI 155372، و Hawaii 7975 (Scott وآخرون ١٩٩٥).

هذا.. وتُعرف ثلاث سلالات: 1(T1)، و 2 (T2)، و 3 (T3) من البكتيريا *X. campestris* pv. *vesicatoria*، وتتميز السلالة T3 بقدرة تنافسية عالية حتى فى وجود السلالة T1؛ الأمر الذى ساعدها على سرعة الانتشار (Jones وآخرون ١٩٩٨).

ومن بين عديد من أصناف وسلالات الطماطم وسلالات النوع *S. pimpinellifolium* التى قُيمت لمقاومة السلالة T2 من البكتيريا *X. campestris* pv. *vesicatoria* فى مناطق ومواسم مختلفة، أظهرت السلالة PI 114490 والسلالات التى حصلت على مقاومتها منها أعلى درجة من المقاومة للسلالة T2، علمًا بأن تلك السلالة كانت وُجدت — كذلك — مقاومة لسلالتى البكتيريا T1، وT3 فى دراسة سابقة (Scott وآخرون ١٩٩٧).

إن المقاومة لكل من السلالة T2 من البكتيريا *X. vesicatoria*، والسلالة T3 من *X. campestris* pv. *vesicatoria* مسببتا مرض البقع البكتيرية تتوفر فى سلالة الطماطم PI 114490. وقد وجد أن المقاومة للسلالة T2 يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية ذات تأثير إضافى، وقدرت كفاءة توريثها فى المعنى الخاص بنحو ٠,٣٧ وقد تبين أن الانتخاب للمقاومة ضد السلالة T2 كان وسيلة فعال للحصول على مقاومة لكل من السلالتين T1، وT2، إلاّ أن تلك العلاقة لم تكن قائمة بين السلالتين T2، و T3 أُجرى الانتخاب للمقاومة لأى منهما (Scott وآخرون ٢٠٠٣).

ووُجدت المقاومة للسلالتين T3، و T4 من البكتيريا المسببة لمرض البقع البكتيرية فى سلالتى الطماطم Fla. 8233 (التى يغلب أن تكون قد حصلت على مقاومتها من PI 114490)، و Fla. 8326 (التى يُعتقد فى حصولها على المقاومة من السلالة PI 126932 من *S. pimpinellifolium* (Scott وآخرون ٢٠٠٦).

وعندما دُرست وراثة المقاومة لبكتيريا البقع البكتيرية فى ثلاث سلالات تربية متقدمة من الطماطم، هى: Fla. 8326، و Fla. 8233، و Fla. 8517، وجد أن المقاومة فى جميع هذه السلالات كانت سائدة غالبًا مع تأثيرات مضيفة وتفاعلية جوهرية. ووجد فى كل منها duplicate dominance أو epistasis من النوع الـ rescessive suppressor. وقد بدا اشتراك هذه السلالات فى مواقع الـ QTLs المسئولة عن المقاومة؛ إذ لم تظهر انعزالات فائقة الحدود فى الجيل الثانى للتلقيحات فيما بينها (Hutton وآخرون ٢٠١٠).

لقد وجدت صفة المقاومة للسلالات T1، و T2، و T3 من البكتيريا *Xanthomonas* spp. فى سلالة الطماطم UENF 157، وللسلالة البكتيرية T2 فى سلالة الطماطم UENF 158 (de Souza وآخرون ٢٠٠٨).

ولقد أمكن تحديد مصادر لمقاومة سلالات البكتيريا *X. campestris* pv. *vesicatoria*، كما يلى:

مصدر المقاومة	السلالات الفطرية التى يُقاومها
السلالة UENF 157	جميع السلالات
السلالة UENF 158	السلالة T2
الهجين UENF 157 × UENF 155	السلالة T1
الهجين UENF 155 × Santa Adelia	السلالة T2 (مقاومة متوسطة)
الهجين UENF 222 × UENF 155	السلالة T2 (مقاومة متوسطة)
الهجين UENF 222 × UENF 157	السلالة T2 (مقاومة متوسطة)

وقد تبين وجود تأثيرات جينية مضيفة – بصورة أساسية – فى حالة المقاومة للسلالة T1، وتأثيرات سيادة فى حالة المقاومة للسلالة T3. كما أسهمت جينات متنحية فى تخفيض حدة ظهور البقع المرضية التى تُحدثها السلالات البكتيريا الثلاث (de Souza وآخرون ٢٠٠٨).

وبينما أمكن التعرف على ثلاث QTLs لمقاومة بكتيريا البقع البكتيرية (الـ T1 strains) فى التلقيح *S. pennellii* × Hawaii 7998 – هى Rx1، و Rx2، و Rx3 – فإن الواسمات التى أمكن التعرف عليها فى التلقيح Ohio 88119 × Hawaii 7998 كانت ترتبط بالموقعين Rx1، و Rx3 فقط (Yang وآخرون ٢٠٠٥).

كما أمكن تحديد جين واحد سائد يأخذ الرمز Rx-4 يتحكم فى مقاومة السلالة PI 128216 من النوع البرى *S. pimpinellifoulium* للسلالة T3 من البكتيريا *Xanthomonas perforans*، وهو – أى النوع *perforans* – أحد أربعة أنواع من الجنس *Xanthomonas* تسبب مرض البقع البكتيرية فى الطماطم. لهذا الجين فعل مضيف، وهو يقع على الكروموسوم ١١، ويُكسب النباتات مقاومة بفعل فرط الحساسية (Robbins وآخرون ٢٠٠٩). ولقد أمكن التوصل إلى واسمة جزيئية (InDel) تميز بين النباتات المقاومة الحاملة للجين والنباتات القابلة للإصابة (Pei وآخرون ٢٠١٢).

يتحكم – كذلك – الجين السائد RXopJ4 بالسلالة LA716 من النوع البرى *S. pennellii* فى المقاومة للبكتيريا *X. perforans* مسببة مرض البقع البكتيرية، لكن أوضحت دراسة جزيئية أن جزءًا كروموسوميًا بطول ١٩٠ كيلوبايت kb يقع بين واسمتين (J350، وJ352) يحدث فيه انعزال مع المقاومة؛ بما يُحتمل معه وجود أكثر من جين للمقاومة فى هذا الموقع. وبالاعتماد على هذا الجين (أو الجينات) مع جينات أخرى للمقاومة تم تحديدها، ومع QTL للمقاومة للمرض، فإنه قد يمكن التوصل إلى تطوير مقاومة يمكن الاعتماد عليها فى أصناف الطماطم التجارية (Sharlach وآخرون ٢٠١٣).

وإلى جانب المقاومات التى أسلفنا بيانها، فقد توصل الباحثون إلى مقاومة أخرى كمية واسعة المدى ضد مختلف سلالات البكتيريا، تُحمل جيناتها على عدة كروموسومات (Hutton وآخرون ٢٠١٤).

طرق التقييم للمقاومة

أمكن إجراء تقييم لمقاومة الطماطم لبكتيريا البقع البكتيرية برش البادرات وهى بعمر أسبوعين بمعلق للبكتيريا، ثم تقدير شدة الإصابة بالبقع البكتيرية بعد أسبوعين آخرين، وقد وجد ارتباط صغير (r = ٠,٢٨ إلى ٠,٣٤)، ولكن جوهرى جدًّا ($P \geq$ ٠,٠٠١) بين نتائج التقييم بتلك الطريقة ونتائج تقييم حقلى أجرى فى ثلاثة مواسم سابقة. وأمكن باتباع تلك الطريقة التخلص من أكثر من ٩٠٪ من النباتات القابلة للإصابة فى برنامج التربية، الأمر الذى يوفر فى كل من الجهد المبذول، والوقت المستنفذ، وفى الاستفادة من المساحة المتاحة (Somodi وآخرون ١٩٩٤).

طبيعة المقاومة

إن السلالة Hawaii 7998 تُظهر أعلى درجة من المقاومة لبكتيريا البقع البكتيرية، وتمثلت تلك المقاومة ليست فى عدم ظهور بقع بكتيرية عليها، وإنما فى محدودية الأعداد البكتيرية التى تكاثرت فيها، مقارنة بما حدث فى صنف قابل للإصابة مثل Walter، وذلك بسبب تفاعل فرط الحساسية الذى حدث فى Hawaii 7998. ولقد اقتُرح أن تقدير حجم العشيرة البكتيرية فى البقع باختبار الزراعة فى البيئات الصناعية بأطباق بترى (plating) يمكن استعماله كطريقة للتقييم للمقاومة (Somodi وآخرون ١٩٨٩).

وفى دراسة أُجريت على ثمانى أنواع من الطماطم وُجدت علاقة بين كل من عدد الثغور، وحجمها، وبعض الصفات المورفولوجية الأخرى، وبين المقاومة للبكتيريا *X. campestris* pv. *vesicatoria*؛ فظهرت ارتباطات جوهرية بين عدد الثغور فى كل من السطحين العلوى والسفلى للأوراق وبين كل من عدد البقع البكتيرية فى وحدة المساحة من الورقة، ونسبة النباتات المصابة فى كل الأنواع التى دُرست. كما وجد ارتباط بين عرض الثغور وعدد البقع المرضية بوحدة المساحة من الورقة (Ramos وآخرون ١٩٩٢).

التربية للمقاومة بالتحويل الوراثى

أمكن تحويل الطماطم وراثيًا بجين الفلفل Bs2 الذى يُكسب الفلفل مقاومة لسلالات البكتيريا *X. vesicatoria* التى تحمل جين عدم الضراوة البكتيرى avrBs2. وقد كانت نباتات الطماطم المحولة وراثيًا بهذا الجين مقاومة لمرض البقع البكتيرية (Tai وآخرون ١٩٩٩).

النقط البكتيرية

تُسبب البكتريا *Pseudomonas syringae* var. *tomato* مرض النقط البكتيرية bacterial speck.

مصادر المقاومة لمختلف سلالات البكتيريا ووراثتها

يحمل صنف الطماطم Rehovot-13 صفة المقاومة للبكتيريا، ويتحكم فيها جين واحد سائد يتفاعل مع جينات ثانوية.

وفى دراسة قُيم فيها ٢١ صنفًا وسلالة للمقاومة كانت أعلاها مقاومة: Rehovot-13، و Ontario 7710، والسلالة PI 126927 من *S. pimpinellifolium* (Fallik وآخرون ١٩٨٣).

وتتوفر المقاومة للسلالتين 0، و 1 من البكتيريا *P. syringae* pv. *tomato* فى سلالات الطماطم الكندية ONT 7710، و ONT 7611، و ONT 781، ويتحكم فيها جين واحد سائد أُعطى الرمز Pto، يُحمل على الكروموسوم ٥ فى الموقع ٣٠.

وقد أمكن إنتاج سلالة جديدة مقاومة للسلالة ١ من البكتيريا، هى LCHG 177 من التلقيح الرجعى الثانى لتلقيح مركب اشتمل — إلى جانب الطماطم — على: السلالة LA456 من *S. chilense*، والسلالة PI 127829 من *S. peruvianum*، والسلالة LA407 من *S. habrochaites*، وتبين أن مقاومتها للبكتيريا يتحكم فيها جين واحد سائد (Sotirova وآخرون ٢٠٠٠).