الفصل الرابع
التربية لمقاومة الأمراض الفيروسية

فيرس موزايك التبغ وفيرس موزايك الطماطم

على الرغم من أن فيرس موزايك الطماطم tomato mosaic virus (اختصارًا: ToMV) يختلف عن فيرس موزايك التبغ tobacco mosaic virus (اختصارًا: TMV) من عدة جوانب بائولوجية، إلا أن فيرس موزايك التبغ هو الذى كان معروفًا منذ البداية، وعندما مُيِّز فيرس موزايك الطماطم كفيرس مستقل انتقلت إليه أغلب الحقائق العلمية التى كانت معروفة عن فيرس موزايك التبغ، بما فى ذلك كافة جينات المقاومة للفيرس التى وصفت من قبل لموزايك التبغ. وواقع الأمر أنهما فيروسان قريبان جدًا من بعضهما البعض.

ويُعد فيرس موزايك الطماطم من أكثر فيروسات الطماطم شيوعًا، وهو فيرس رنا ينتقل ميكانيكيًا، مثله فى ذلك مثل فيرس موزايك التبغ.

مصادر المقاومة لمختلف سلالات الفيرس الفسيولوجية ووراثتها

يتحكم فى المقاومة والقدرة على تحمل الإصابة بفيرس موزايك الطماطم فى الطماطم الجينات التالية:

١- الجين Tm1: يتحكم فى القدرة على تحمل الإصابة بالفيرس، وقد نقل إلى الطماطم من النوع البرى *S. chilense*.

٢- الجينان Tm2، و $Tm2^2$: يتحكمان فى المقاومة للفيرس، وهما أفضل جينات المقاومة، ونقلاً إلى الطماطم من النوع البرى *S. peruvaium*. يرمز للجين $Tm2^2$ — أحيانًا — بالرمز $Tm2^a$ (نسبة إلى مكتشفه Alexander)، يوجد كلا الجينين Tm2، و $Tm2^2$ فى نفس الموقع الجينى؛ أى إنهما آليليان؛ وبذا فلا يمكن أن يوجدا معًا فى نفس النبات إلا بحالة خليطة. ويوفر الجينان المقاومة للمرض عن طريق فرط الحساسية

hypersensitivity؛ حيث تموت الخلايا المصابة بسرعة شديدة؛ فلا يتمكن الفيرس من الانتقال إلى خلايا جديدة (Alexander & Oakes ١٩٧٠، و Gates & Mckeen ١٩٧٢، و Robinson ١٩٧٤، و Laterrot ١٩٧٧).

هذا.. وتُعرف خمس سلالات من الفيرس يمكن تمييزها بتفاعلاتها مع أربعة تراكيب وراثية من الطماطم (جدول ٤-١).

جدول (٤-١): العلاقة بين جينات المقاومة فى الطماطم وسلالات فيرس موزايك الطماطم.

التركيب الوراثى للطماطم	سلالات فيرس موزايك الطماطم				
	0	1	2	1.2	2^2
(+/+)	S	S	S	S	S
Tm/Tm1	T	S	T	S	R
Tm2/Tm2	R	R	S	S	R
$Tm2^2/Tm2^2$	R	R	R	R	S

+/+: تركيب وراثى يرى لا يحمل أى جينات للمقاومة.

S: قابل للإصابة، و T: متحمل، و R: مقاوم.

يعد الجين $Tm2^2$ أهم جينات المقاومة لفيرس موزايك الطماطم، وقد استخدم على نطاق واسع فى أصناف الطماطم التجارية. هذا.. وبينما يمنع الجين Tm1 تكاثر الفيرس. فإن الجين Tm2 يمنع حركة الفيرس، أما المقاومة التى يتحكم فيها الجين $Tm2^2$ فإنها تعتمد على أحداث معينة يتعرف خلالها ناتج الجين على الفيرس، وليس على وظائف خاصة ببروتين حركة الفيرس المعروف باسم 30-kDa movement protein (عن Spence ١٩٩٧).

هذا.. وتعطى التراكيب الوراثية الخليطة (كما فى الأصناف الهجين) تفاعلات مع مختلف سلالات الفيرس تختلف عما سبق بيانه فى جدول (٤-١)، فمثلاً:

١- يعطى التركيب الوراثى +Tm/1 تفاعل تحمل للمقاومة مع السلالتين0، و2، وتفاعل قابلية للإصابة مع السلالتين 1، و1.2.

٢- يعطى التركيب الوراثى Tm2/+ تفاعل فرط حساسية (تحلل جهازى) مع السلالتين 0، و 1، وتفاعل قابلية للإصابة مع السلالتين 2، و 1.2 .

٣- يعطى التركيب الوراثى $Tm2^2/+$ تفاعل فرط الحساسية مع جميع سلالات الفيرس.

٤- يعطى التركيب الوراثى Tm1/Tm2 تفاعل مقاومة مع السلالتين 0، و2، وتفاعل فرط حساسية مع السلالة1، وتفاعل قابلية للإصابة مع السلالة 1.2.

٥- يعطى التركيب الوراثى $Tm2/Tm2^2$ تفاعل مقاومة مع السلالات 0، و1، و 2 وتفاعل فرط حساسية مع السلالة 1.2 (عن Stevens & Rick ١٩٨٦).

وقد تضاربت نتائج الدراسات الوراثية التى أجريت على صفة القدرة على تحمل الإصابة بالفيرس — سواء أكانت تلك المتحصل عليها من *S. habrochaites* أم تلك التى تحصل عليها Holmes من النوع *S. chilense* — فقد وصفت القدرة على تحمل الإصابة بأنها:

١- سائدة سيادة جزئية.

٢- يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية المتنحية.

٣- يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية السائدة.

٤- يتحكم فيها ثلاثة أزواج من العوامل الوراثية المتنحية.

٥- بسيطة وسائدة.

٦- بسيطة وسائدة سيادة غير تامة.

٧- يتحكم فيها عديد من الجينات.

هذا.. إلا أنه من المتفق عليه حاليًا أن هذه الصفة — أى القدرة على تحمل الإصابة

– يتحكم فيها جين واحد سائد يرمز إليه بالرمز Tm1، وقد نقله Holmes من النوع *S. chilense* إلى سلالة الطماطم PI 235673.

يرتبط الجين Tm2 المتحصل عليه من *S. peruvanum* بعدد من الجينات الأخرى؛ فقد وجد أنه يرتبط بجين آخر متنح يعرف باسم netted-virescent، ويرمز إليه بالرمز nv. تتلون النباتات الأصيلة فى هذا الجين (nvnv) باللونين الأخضر والأصفر بشكل شبكى. وقد قدرت المسافة الكروموسومية بين الجينين: Tm1، و nv بنحو ٠,٢ وحدة عبور. هذا .. وقد تمكن Laterrot & Pecaut عام ١٩٦٩ من كسر الارتباط بينهما وأنتجا سلالة الطماطم Perou-2 التى كانت أصيلة فى الجين Tm2، وطبيعية (أى ++) بالنسبة للموقع nv.

يرتبط الجين Tm2 بشدة – كذلك – بجين آخر يطلق عليه اسم anthocyaninless (أى الخالى من الأنثوسيانين)، ويرمز إليه بالرمز ah (نسبة إلى Hoffman's anthocyaninless). وتكون سيقان النباتات الأصيلة فى هذا الجين (ahah) خضراء تمامًا وخالية من الأنثوسيانين، ويمكن التعرف عليها فى طور البادرة ويوجد كلا الجينين Tm2، و ah فى منطقة الكروماتين الخامل heterochromatin بالذراع الطويلة للكروموسوم التاسع؛ حيث يقل فيها العبور برغم بعد المسافة بين الجينات.

كذلك وجد ارتباط بين الجين Tm2 وجين آخر متنح مميت، إلا أنه أمكن كسر هذا الارتباط، والحصول على نباتات أصيلة فى الجين Tm2.

كما وجد ارتباط بين الجين Tm2 وجين آخر سائد أطلق عليه اسم gamete promoter ويرمز إليه بالرمز Gp. يزيد هذا الجين نسبة البويضات غير المخصبة والأجنة غير المكتملة النمو، ويؤدى إلى حدوث انحرافات عن النسب الانعزالية المتوقعة.

أما الجين $Tm2^2$ فهو آليل للجين Tm2، و قد نقل إلى الطماطم من السلالة P I 128650 للنوع *S. peruvianum*، ويرمز إليه – أحيانًا – بالرمز $Tm2^a$، ويعتقد أنه أفضل مصادر المقاومة (عن Nazeem ١٩٧٣).

وقد وُجد لدى مقارنة سلالتين من طماطم التصنيع ذواتا أصول وراثية متماثلة ويختلفان – فقط – فى حملهما للجين $Tm\text{-}2^a$ من عدمه، أن وجود الجين يؤثر فى عديد من الصفات الهامة لطماطم التصنيع، وأن من الممكن استعمال الجين فى حالة خليطة لزيادة المحصول جوهريًا. إلاّ إنه لم يمكن تبين ما إذا كان للجين $Tm\text{-}2^a$ تأثير متعدد أم أنه يرتبط بجينات أخرى تؤثر فى الصفات الأخرى المرغوب فيها (Tanksley وآخرون ١٩٩٨).

وأدى انتشار زراعة الأصناف الجديدة المقاومة للفيرس إلى ظهور سلالات جديدة منه. فحينما كانت كل أصناف الطماطم قابلة للإصابة بالفيرس.. لم يكن موجودًا سوى السلالة صفر، أو – على الأقل – كانت هى السائدة تمامًا. وعندما أُدخلت الأصناف التى تحمل الجين Tm1 فى الزراعة – والمقاومة لهذه السلالة – حدث تغير كبير فى عشائر الفيرس الطبيعية، أدى إلى ظهور السلالة 1 التى انتشرت فى وقت قصير، وازداد انتشارها كلما ازداد انتشار زراعة الأصناف الحاملة للجين Tm1. ولا يعرف – على وجه التحديد – هل أدى تعرض الفيرس للمقاومة التى أحدثها الجين Tm1 إلى إحداث الطفرة التى أوجدت السلالة1 ، أم أن هذه السلالة كانت موجودة أصلاً، وأدت زراعة الأصناف المقاومة للسلالة صفر إلى تكاثرها وانتشارها بالانتخاب الطبيعى؟ لكن المهم فى الموضوع هو أن الأصناف الحاملة لهذا الجين لم تعد لها قيمة لدى المزارعين. وقد أعقب ذلك إدخال الجين Tm2 فى الزراعة، فظهرت السلالة القادرة على كسر مقاومته وهى السلالة 2. أما الجين $Tm2^2$.. فلم يؤد إدخاله فى الأصناف الجديدة ونشر زراعتها إلى ظهور سلالة جديدة من الفيرس؛ مما يدل على قوة المقاومة التى يوفرها هذا الجين للنباتات الحاملة له (Fletcher ١٩٨٤).

وقد وُجدت سلالة من فيرس موزايك التبغ قادرة على كسر مقاومة كلاً من آليلى المقاومة Tm-2، و $Tm-2^2$ — معًا — فى التركيب الوراثى $Tm-2/Tm-2^2$، علمًا بأنه كانت تعرف سلالات من الفيرس قادرة على كسر مقاومة Tm-1 وإما Tm-2 أو $Tm-2^2$ (Betti وآخرون ١٩٩٧).

وقد أدى عمل استبدال لحامضين أمينيين فى بروتين حركة فيرس موزايك الطماطم (وهو ٣٠ كيلو دالتون) إلى جعله قادرًا على التغلب على الجين $Tm-2^2$ الخاص بمقاومة الفيرس؛ بما يعنى أن مقاومة الجين $Tm-2^2$ للفيرس تعتمد على أحداث تعرُّف خاصة فى هذا التفاعل بين العائل والفيرس، وليس إلى التعارض مع وظائف أساسية لهذا البروتين الـ ٣٠ كيلو دالتون (Weber وآخرون ١٩٩٣).

واسمات جينات المقاومة

أمكن التعرف على واسمة RAPD ترتبط بالجين $Tm-2^a$ فى أصناف الطماطم التى حصلت على مقاومتها من السلالة LA 1791 من *S. peruvianum* (Dax وآخرون ١٩٩٤).

وكما أسلفنا بيانه.. يتحكم الجينان الآليّليّان Tm-2، و $Tm-2^a$ فى المقاومة لفيرس موزايك التبغ فى الطماطم، وهما اللذان نُقلا للطماطم من سلالتين مختلفتين من *S. peruvianum*، علمًا بأن جين التلون الأخضر المصفر الشبكى netted virescent gene (ورمزه nv) يرتبط بالموقع Tm-2، ويُميز شكله المظهرى بسهولة. وقد أمكن التعرف على ١٣ واسمة RAPD ترتبط بالجين nv؛ ومن ثم ترتبط بالجين Tm-2، كان من بينها واسمتان خاصتين بالجين Tm-2، وثلاث خاصة بالجين $Tm-2^a$، وأربع خاصة بكليهما، وجميعها ترتبط بشدة مع الجين nv (Ohmori وآخرون ١٩٩٥).

كذلك أمكن التعرف على ثلاث واسمات SCAR قريبة من الجين Tm-2 (Sobir وآخرون ٢٠٠٠).

وأمكن كذلك التعرف على واسمة SCAR ترتبط بالجين الرئيسى $Tm2^2$ لمقاومة فيرس موزايك الطماطم، وهى واسمة تُمكّن المربى من التمييز بين التراكيب الوراثية الأصيلة والتراكيب الخليطة فى جين المقاومة فى الأجيال الانعزالية وتُسرع من عملية التربية للمقاومة (Dax وآخرون ١٩٩٨).

ومن بين جينات المقاومة المعروفة لفيرس موزايك الطماطم، وهى: Tm1، و Tm2، و $Tm2^a$ .. فإن $Tm2^a$ (أو $Tm-2^2$) هو الذى يُكسب النباتات مقاومة ضد معظم سلالات الفيرس. وقد أمكن التوصل إلى واسمة CAPS لهذا الجين تُفيد المربى فى التعرف على النباتات الحاملة للجين فى الأجيال الانعزالية (Panthee وآخرون ٢٠١٣).

تأثير درجة الحرارة على فاعلية المقاومة

اختبر Cirulli & Ciccarese (١٩٧٥) ضراوة ١٩ عزلة من الفيرس على سلالات ذات أصول وراثية متشابهة من الصنف Craigella – لا تختلف إلا فى جينات المقاومة للفيرس – فى درجات حرارة ١٧، و٢٢، و٢٦، و٣٠°م وتوصلا إلى النتائج التالية:

١–أصيبت السلالات الخليطة فى أى من جينات المقاومة للفيرس بعدد من عزلات الفيرس أكبر من النباتات الأصيلة.

٢–أصيبت النباتات بعدد من عزلات الفيرس فى حرارة ٢٦، و٣٠°م أكبر مما فى حرارة ١٧، و٢٢°م.

٣–أصيبت النباتات الحاملة للجين Tm-1 بعدد من عزلات الفيرس أكبر من النباتات الحاملة للجين Tm2، أو $Tm2^2$.

٤–كانت أكبر التراكيب الوراثية مقاومة تلك التى تحمل الجين Tm1 بحالة أصيلة أو خليطة مع الجين Tm2، أو $Tm2^2$ بحالة أصيلة، أو خليطة، أو مع كليهما (أى مع الجينين Tm2، و $Tm2^2$).

٥- أمكن تمييز خمس سلالات من الفيرس بواسطة سلالات الطماطم المستخدمة فى الدراسة.

٦- كانت أفضل حرارة لإجراء اختبار التمييز بين السلالات هى ٢٦°م.

كما دُرس تأثير حرارة ثابتة بين ٢٠، و ٣٥°م على فاعلية الجين Tm1 فى مقاومة فيرس موزايك التبغ، وذلك فى التراكيب الوراثية +/+، و +/Tm1، و Tm1/Tm1، ووُجد ما يلى:

١- كان الجين Tm1 كامل الفاعلية فى تثبيط ظهور أعراض الإصابة بالسلالة 0 من الفيرس.

٢- كان تثبيط تكاثر الفيرس (السلالة 0) فى النباتات الخليطة فى الجين أكثر من ٩٥٪ على حرارة ٢٠°م، و٢٠٪ - فقط - فى حرارة ٣٣°م.

٣- انخفض تكاثر الفيرس (السلالة 0) فى كل من النباتات القابلة للإصابة والمقاومة فى الحرارة العالية جدًّا، وهو تأثير يختلف عن تأثير الجين Tm1 على تثبيط تكاثر الفرس.

٤- أحدثت سلالة الفيرس ١ أعراضًا بالنباتات الحاملة للجين Tm-1، وازدادت شدة الأعراض بارتفاع درجة الحرارة.

٥- كان تكاثر السلالة ١ فى كل من النباتات القابلة للإصابة والمقاومة أكثر حساسية لدرجة الحرارة عن حساسيتهما للسلالة 0.

٦- ثبط الجين Tm-1 تكاثر السلالة ١ فى حرارة ٢٠°م، وليس فى ٣٣°م.

٧- عندما نُقلت النباتات المقاومة التى ظهرت عليها أعراض الإصابة بالفيرس فى حرارة ٣٣°م إلى ٢٣°م فإنها استعادت قدرتها على منع تكاثر الفيرس، ولكن السلالة 0 - فى تلك الحرارة المنخفضة التى نقلت إليها النباتات - تغلبت مؤقتًا على تأثير الجين فى تثبيط أعراض الإصابة (Fraser & Loughlin ١٩٨٢).

طرق التقييم للمقاومة

إن الطريقة الشائعة للتقييم لمقاومة الفيرس، هى بعدوى أوراق البادرات قبل الشتل؛ وذلك بحكها — برفق — بقطعة من الشاش المبللة بعصير نباتات مصابة بالفيرس، بعد نثر قليل من مادة الكاربورندم على الأوراق.

كما وجد Emmatty & John (١٩٧١) أن غمر الأوراق الفلقية فى راشح عصير نباتات مصابة بالفيرس أحدث ٩٥٪ إصابة فى النباتات القابلة للإصابة، بينما لم تُصب أى من نباتات المقاومة.

طبيعة المقاومة

أوضحت دراسات Arryo & Selman (١٩٧٧) أن الأصول المقاومة لم يكن لها أى دور فى الإصابة فى الطعوم القابلة للإصابة، بينما غيرت الأصول القابلة للإصابة من القابلية للإصابة بالفيرس فى الطعوم المقاومة، أو الطعوم القادرة على تحمل الإصابة.

وقد تمكن Maksoud وآخرون (١٩٧٥) من عزل مادة (أو مواد) مضادة للفيرس Antiviral Principals (AVP) من كل من النباتات القابلة للإصابة والنباتات المقاومة بعد ١٥ يومًا من عدوى النباتات بالفيرس، لكن الـ AVP المنتج فى النباتات المقاومة كان أكثر تثبيطًا للفيرس النقى (فيرس موزايك التبغ) من الـ AVP المنتج فى النباتات القابلة للإصابة؛ مما يدل على أن إنتاج الـ AVP فى النباتات المقاومة أسرع مما فى النباتات القابلة للإصابة؛ الأمر الذى يؤدى إلى توقف تكاثر الفيرس فى النباتات المقاومة. يتشابه الـ AVP فى هذا الشأن مع الفيتوألاكسينات، ويختلفان فى كون الأخيرة لا تنتج إلا فى الخلايا المصابة المحيطة بها فقط، بينما أمكن عزل الـ AVP من الأنسجة النباتية التى لم تسبق عدواها بالفيرس؛ إلا أن ذلك لا يعنى أنه لم يصل إليها نظرًا لأنه — أى الفيرس — يصيب النبات جهازيًا.

التربية للمقاومة

التربية التقليدية

اقترح Laterrot (١٩٧٣) جمع الجينات المسئولة عن كل من المقاومة والقدرة على تحمل الإصابة معًا بحالة خليطة لسببين؛ هما:

١- أن النباتات الأصيلة فى أى منهما تكون قليلة الخصوبة.

٢- أن النباتات الخليطة فى جين واحد فقط منهما لا تكون كاملة المقاومة؛ نظرًا للاعتقاد بأن هذين الجينين ليسا كامِلَىّ السيادة.

هذا.. وتتوفر مصادر المقاومة للفيرس — حاليًا — فى عدد كبير من أصناف الطماطم التجارية. وقد اختبرت عديد من هذه الأصناف بعزلات محلية من الفيرس، ووجدت مقاومة (Allam وآخرون ١٩٧٤، و Hassan وآخرون ١٩٨٠).

وتتوفر المقاومة لفيرس موزايك الطماطم فى معظم أصناف الزراعات المحمية التجارية. تعتمد المقاومة إلى حد كبير على الجين $Tm\text{-}2^2$، الذى يُعد أهم مصدر للمقاومة فى معظم الأصناف. ولقد اعتمدت مقاومة الأصناف الأولى المقاومة للفيرس على الجين Tm-1 منفردًا، إلاّ أن مقاومة تلك الأصناف لم تدم — عادة — لأكثر من ستة شهور. هذا.. بينما أعطى استعمال الجين $Tm\text{-}2^2$ إما منفردًا، وإما مع Tm-1، و Tm-2 مقاومة استمرت فعالة لعدة عقود. وعلى الرغم من ظهور سلالات قادرة على كسر تلك المقاومة، فإنها لم تنتشر؛ نظرًا لأنها تتكاثر ببطء وتنتشر بين النباتات ببطء شديد، ويمكن التخلص منها نهائيًّا بإزالة النباتات التى تظهر عليها الإصابة، وهو الإجراء الذى لا يُفيد مع سلالات الفيرس العادية. هذا.. ولا يفيد استعمال الجين $Tm\text{-}2^2$ فى حماية الطعوم الحاملة له إن كانت الأصول قابلة للإصابة ومصابة (Fletcher ١٩٩٢).

التحويل الوراثى

أدى التحويل الوراثى للطماطم بجين الغلاف البروتينى لفيرس موزايك التبغ إلى جعلها عالية المقاومة لسلالتى الفيرس U1، و PV230؛ فلم يتأثر محصولها عندما تمت عدواها بأى من السلالتين، فى الوقت الذى انخفض فيه محصول ثمار نباتات الكنترول القابلة للإصابة بنسبة ٢٠٪، و٦٩٪ عندما تمت عدواها بالسلالتين، على التوالى. وتحت ظروف الحقل.. أظهرت النباتات المحولة وراثيًا مستوى منخفضًا من المقاومة أو لم تُظهِر أى مقاومة لمختلف سلالات فيرس موزايك الطماطم. وقد تبين من تحليل تتابع الأحماض الأمينية بالغلاف البروتينى للفيروسين تماثل السلالة TMVU1 مع فيرس موزايك الطماطم بنسبة ٨٨٪. وأدى تحويل الطماطم وراثيًا بجين الغلاف البروتينى لفيرس موزايك الطماطم إلى إكسابها مقاومة عالية للفيرس تحت ظروف الحقل؛ مما يجعل هذا التحويل الوراثى أكثر فاعلية فى مقاومة فيرس موزايك الطماطم تحت ظروف الحقل عن التحويل الوراثى بجين الغلاف البروتينى لفيرس موزايك التبغ، على الرغم من وجود درجة عالية من التماثل بينهما (Sanders وآخرون ١٩٩٢).

وفى دراسة أخرى.. أمكن تحويل الطماطم وراثيًا بجين الغلاف البروتينى لفيرس موزايك التبغ، وكانت النباتات المحولة وراثيًا مقاومة للفيرس وورِّثت مقاومتها لأنسالها (Motoyoshi & Ugaki ١٩٩٣).

هذا.. ولم تظهر أى تأثيرات سلبية على البيئة عندما زُرعت النباتات المحولة وراثيًا فى الحقل المكشوف (Asakawa وآخرون ١٩٩٣).

وأمكن تحويل الطماطم وراثيًا بجين التبغ N، وهو الجين الذى يُكسب التبغ مقاومة لكل من فيرس موزايك التبغ ومعظم فيروسات عائلة الـ tobamovirus الأخرى. وقد وجد أن نباتات الطماطم التى حُوِّلت وراثيًا كانت مقاومة لفيرس موزايك الطماطم بآلية فرط الحساسية ظهرت على صورة تحللات موضعية عند مواقع العدوى، مع تثبيط لتكاثر الفيرس وحركته (Baker وآخرون ١٩٩٦).

فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم

يُعد فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم tomato yellow leaf curl virus (اختصارًا: TYLCV) أخطر المسببات المرضية التى تُصيب الطماطم فى منطقة الشرق الأوسط.

مصادر المقاومة لمختلف السلالات السيرولوجية للفيرس ووراثتها

اختبرت مئات من أصناف وسلالات الطماطم لمقاومة الفيرس، ولكن لم يُستدل على وجود المقاومة فى أى منها. إلاّ أن القدرة على تحمل الإصابة وجدت فى عدة أصناف تجارية؛ منها: Early Pak7، و Pearl Harbour (El-Hammady وآخرون ١٩٧٦)، وPeto CVF، وCastlex 1017، و Sub Artic، وS. Carolina T 3691، وVFN 19، وHomestead 500 (Abu-Gharbieh وآخرون ١٩٧٨)، وCastlex 499، و Castlex 1017، وVF145-B-7879 (Hassan وآخرون ١٩٨٥)، وCampbell 1138، و (PI Campbell (432947 ، وKwangtung 30، وKwangtung 59، وKwangtung 85، وKwangtung 105، وRbri-75، وQuinte، وTrimson، وColumbia، وRoza، وProgress1، وSlava، و406868 PI، و452015 PI، و452020 PI، و45025 PI (Hassan وآخرون ١٩٩١). كما وجدت القدرة على تحمل الإصابة فى عدد من السلالات غير المحسنة من الطماطم؛ منها: EC 104395 (Varma وآخرون ١٩٨٠، و Fadl & Burgstaller ١٩٨٦)، و365923 PI، و365925 PI، و390648 PI (Hassan وآخرون ١٩٩١).

وقد ذُكر أن سلالة الطماطم EC 104395 كانت مقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم فى الإنديز Indies ثم فى السودان (عن Fadl & Burgstaller ١٩٨٤).

كذلك اختبرت مئات من سلالات مختلف الأنواع البرية التابعة للجنس *Solanum*، وكانت جميع الأنواع — كذلك — قابلة للإصابة بالفيرس، إلا أن المقاومة أو القدرة على

تحمل الإصابة وجدت فى سلالات معينة منها .. وكانت أكثر هذه الأنواع مقاومة *S. peruvianum*، و *S. chilese*، و *S. habrochaites*، و *S. galapagense*، وأكثرها قدرة على تحمل الإصابة النوع *S. pimpinellifolium* (Nariani & Vasudeva ١٩٦٣، و Pilowsky & Cohen ١٩٧٤، و Hassan وآخرون ١٩٨٢، ١٩٩١، و AVRDC ١٩٨٧، و Kasrawi وآخرون ١٩٨٨).

وقد أكدت جميع الدراسات — التى أجريت فى هذا الشأن — أن سلالات النوع *S. pimpinellifolium* التى تتحمل الإصابة تصاب بالفيرس، ولكن لا يتأثر نموها — بشكل ملحوظ — بالإصابة. هذا.. بينما تضاربت نتائج الدراسات التى أجريت على الأنواع البرية الأخرى بشأن ما إذا كانت مقاومة (أى لا تصاب بالفيرس)، أم أنها قابلة للإصابة، ولكن لا تظهر عليها أعراض مرضية.

فمثلاً.. أوضحت دراسات Mazyad وآخرين (١٩٨٢) أن السلالات LA1401 من *S. galapagense*، و LA386 من *S. habrochaites*، و.CMV sel I.N.R.A من *S. peruvianum* ظلت خالية من أية إصابة بالفيرس، بالرغم من أنها تعرضت للعدوى الطبيعية المستمرة لمدة عام كامل.. إلا أنه أمكن إصابة نباتات السلالة الأخيرة عن طريق التطعيم، وكذلك عن طريق الذبابة البيضاء، عندما أجريت العدوى الصناعية فى درجات حرارة مرتفعة بلغت ٤٢°م نهارًا، مما يفيد احتمال حدوث فقد جزئى للمقاومة فى درجات الحرارة العالية. هذا.. بينما أوضح Kasrawi وآخرون (١٩٨٨) أن نباتات هذه السلالة (CMV sel I.N.R.A.) وخمس سلالات أخرى من نفس النوع (*S. peruvianum*) كانت حاملة للفيرس، إلا أن عدوى النباتات بالفيرس فى هذه الدراسة كان بطريقتى التطعيم والذبابة البيضاء مجتمعتين.

وقد تبين من دراسات Hassan وآخرين (١٩٨٤) أن المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم تورث فى السلالة LA1401 من *S. galapagense* كصفة متنحية تقدر

كفاءة توريثها – فى المعنى الضيق – بنحو ٤٤٪، وأن المقاومة فى السلالة LA386 من *S. habrochaites* تورث كصفة سائدة يتحكم فيها أكثر من جين. وأضاف Banerjee & Kalloo (١٩٨٧) أن مقاومة السلالة B6013 من *S. habrochaites* تنعزل فى الجيل الثانى – لتلقيحاتها مع الطماطم – بنسبة ١٣ مقاومًا: ٣ قابلاً للإصابة، ويتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية.

وقد انعزلت نباتات الجيل الثانى للتهجين بين السلالة EC-520061 من *S. habrochaites* – المقاومة لفيرس التفاف أوراق الطماطم TLCV – وأربعة أصناف قابلة للإصابة للفيرس بنسبة ١٣ مقاوم: ٣ قابل للإصابة. وكانت جينات المقاومة ذات تأثير مضيف، مع تفاعلات غير آليلية سائدة. كذلك أمكن التعرف على واسمتى SSR، هما: SSR 218170-145، وتقع على مسافة ١٥ سنتى مورجان على الكروموسوم ١٠، وSSR 304158-186، وتقع على مسافة ٣٥ سنتى مورجان على الكروموسوم ٧ (Singh وآخرون ٢٠١٥).

وباتباع طريقة التطعيم فى التقييم تأكدت مقاومة السلالة VL 215 من *S. peruvianum*، ووجدت المقاومة فى السلالتين VF 257، وVF 258 من *S. habrochaites* (AVRDC ١٩٨٧).

أما بالنسبة لوراثة صفة المقاومة للفيرس التى توجد فى النوع البرى *S. peruvianum*.. فقد تطلبت دراستها نقل الصفة أولاً من النوع البرى إلى الطماطم المزروعة، وأنتجت لذلك السلالة M-60 التى كانت بمثابة الجيل الخامس للتلقيح الرجعى الثالث، والتى وُصفت بالقدرة على تحمل الإصابة بالفيرس. وقد وجد – عند تلقيح هذه السلالة مع الطماطم – أن تلك الصفة يتحكم فيها خمسة أزواج من العوامل الوراثية المتنحية (Pilowsky & Cohen ١٩٩٠).

وقد حظيت السلالة LA121 من *S. pimpinellifolium* بدراسات عديدة، أجمعت على أنها ذات قدرة عالية على تحمل الإصابة بالفيرس؛ حيث وجد أن نموها الخضرى

لا يتأثر بالإصابة، ولا تظهر عليها الأعراض المرضية إلا بدرجة طفيفة (Pilowsky & Cohen ١٩٧٤، و Makkouk ١٩٧٨، و Hassan وآخرون ١٩٨٢). وتبين من الدراسات الوراثية التى أجريت عليها وعلى غيرها من سلالات *S. pimpinellifolium* — التى تتميز بالقدرة على تحمل الإصابة (مثل LA 1582، و LA 373، ونباتات منتخبة من LA 1478، و Hirsute-I.N.R.A) — أن تلك الصفة سائدة جزئيًا (Pilowsky & Cohen ١٩٧٤) أو سائدة سيادة تامة (Geneif ١٩٨٤، و Yassin ١٩٨٩، وKasrawi ١٩٨٩) أو كمية، ومتنحية جزئيًا، وذات درجة نفاذية Penetrance غير كاملة، وكفاءة توريث متوسطة، قدرت بنحو ٨٥٪، و٦٢٪ فى المعنى الواسع، و٥٢٪ و٢٧٪ فى المعنى الضيق فى السلالتين: LA 121، و LA 373، على التوالى (Hassan وآخرون ١٩٨٤).

وأوضحت دراسة وراثية على مصادر لمقاومة فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم من الأنواع البرية *S. pimpinellifolium*، و *S. habrochaites*، و *S. peruvianum* احتمال اختلاف جينات المقاومة فيما بينها، أى إنها ليست آليلية. وتبين أن مقاومة النوع *S. pimpinellifolium* كمية وسائدة جزئيًا (Kasrawi & Mansour ١٩٩٤).

وأجريت دراسة على وراثة المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم التى نقلت إلى الطماطم من السلالة LA1969 من *S. chilense*، وتبين انتقال أجزاء كروموسومية مسئولة عن المقاومة من السلالة البرية إلى الكروموسومات ٣، و٦، و٧. وأمكن تمييز جين واحد للمقاومة سائد جزئيًا يُحمل على الكروموسوم ٦، أُعطى الرمز TY1. كما أمكن التعرف على جينين مُحوِّرين على الكروموسومين ٣، و٧ (Zamir وآخرون ١٩٩٤).

يرتبط هذا الجين (TY1) بتثبيط ظهور أعراض الإصابة بالفيرس. وعندما يكون مستوى العدوى بالفيرس منخفضًا فإن الفيرس يقل تراكمه فى الأنسجة المحقونة به. وعندما يكون مستوى العدوى بالفيرس عاليًا تُحِدُّ المقاومة من انتقال الفيرس لمسافات بعيدة (Michelson وآخرون ١٩٩٤).

وقد أُجرى تقييم لثلاث وعشرين سلالة وصنفًا تنتمى لخمسة أنواع من الطماطم لمقاومة فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم. وبينما أُصيبت أصناف الطماطم المختبرة، فإن سلالات الأنواع البرية *S. pimpinellifolium*، و *S. habrochaites*، و *S. peruvianum* أظهرت تباينًا فى استجابتها للإصابة. وأظهرت سلالة من *S. chilense* أعلى مستوى من المقاومة، حيث لم تظهر على نباتاتها أية أعراض، كما لم يحتوى أى من نباتاتها على دنا الفيرس باستثناء نباتين — فقط — منها (Zakay وآخرون ١٩٩١).

كذلك أجرى تقييم حقلى شمل ١٧٢٠ سلالة من الطماطم، و٧٥ سلالة من ثمانية أنواع برية من الطماطم، وكانت نتائج التقييم كما يلى: بالنسبة لسلالات الطماطم كانت ٩٠,٠٩٪ منها شديدة القابلية للإصابة، و٩,٢٧٪ متوسطة القابلية للإصابة (بدرجات متفاوتة)، و٠,٤٧٪ قليلة القابلية للإصابة، و٠,١٧٪ بدون أعراض للإصابة. وكانت الأرقام المقابلة للسلالات البرية المقيمة: ٤٢,١٪ (معظمها من الهجن بين *S. lycopersicum*، و *S. pimpinellifolium*)، و١٥,٨٪، و١,٣٪، و١,٣٪ (معظمها من *S. habrochaites*، و *S. peruvianum*)، على التوالى. وعندما أُعيد تقييم السلالات عديمة الأعراض والقليلة القابلية للإصابة وبعض السلالات المتوسطة القابلية للإصابة فى الموسم التالى أظهرت جميع السلالات المقيمة درجات متباينة من الإصابة باستثناء سلالتين من *S. peruvianum*.

وقد اختيرت السلالات التالية كأهم مصادر للمقاومة للفيرس:

- الطماطم: PI 365923، و PI 390648.
- *S. habrochaites*: PI 390662
- *S. peruvianum*: PI 390669، و PI 390670، و PI 390681، و PI 390687.
- *S. pimpinellifolium*: PI 407543، و PI407546 (Hassan وآخرون ١٩٩١).

هذا.. ويتميز صنف الطماطم الكوبى Lignon C-8-6 بتحمله لكل من الحرارة العالية والرطوبة العالية، وبمقاومته الجزئية لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم الذى تنقله الذبابة البيضاء (العدد٣، صفحة ٣ من الـ Tomato Leaf Curl Newsletter).

وقد وُجد لدى مقارنة أربع سلالات تربية وهجين (TY-20) متحملة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم مع أربعة أصناف قابلة للإصابة تباينها فى مدى تراكم الفيرس فيها، مع ارتباط مدى تراكم الفيرس إيجابيًا مع شدة أعراض المرض (Rom وآخرون ١٩٩٣).

كما دُرس تأثير الإصابة المبكرة بفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم على محصول عدد من الأصناف وسلالات التربية المقاومة، شملت الهجن: 8484، و 3761، وFiona، و Tyking، والسلالتان: TY 172، و TY 197 ووجد أن نباتات السلالتين الأخيرتين كانت الأقل تعرضًا للنقص فى المحصول جراء الإصابة، وكانت الأقل احتواء على الدنا الفيروسى (Lapidot وآخرون ١٩٩٧).

وقد وُجد فى دراسة على مصادر مختلفة لتحمل الإصابة بفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم أن تحمل السلالة Hirsute من *S. pimpinellifolium* يتحكم فيها جين واحد رئيسى، وتحمل السلالة LA 1969 من *S. chilense* يتحكم فيها جينان، وتحمل السلالة EC 104395 من *S. peruvianum* يتحكم فيها ثلاثة جينات بدون تأثيرات سيادة. وقد أدى الجمع بين أكثر من مصدر للتحمل فى تركيب وراثى واحد إلى زيادة مستوى التحمل (Vidavsky وآخرون ١٩٩٨).

وأظهرت السلالة LA 1967 من *S. chilense* قدرًا عاليًا من المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم تمثلت فى عدم ظهور أى أعراض للإصابة خلال فترة الدراسة التى دامت لمدة ٢٨ يومًا بعد التعرض للعدوى بالفيرس، ومع عدم القدرة على الكشف عن الفيرس سوى فى نبات واحد (Ferreira وآخرون ١٩٩٩).

كذلك دُرست وراثة المقاومة (أو تحمل الإصابة) لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم فى السلالات PI 407543، و PI 1407544، وPI 407555 من *S. pimpinellifolium*، والسلالة LA 716 من *S. pennellii* فى تلقيحات مع صنف الطماطم كاسل روك، ووجد ما يلى:

١-كانت صفة المقاومة سائدة فى كل من PI 407543، وPI 407544، وسائدة جزئيًا فى PI 407555، ومتنحية فى LA 716.

٢-كان الفعل الجينى مضيفًا فى PI 407543، و LA 716، بينما كان الفعل الجينى مضيفًا، وسيادى، وبتفاعلات غير آليلية فى PI 407544، و PI 407555، ولم يكن التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة مؤثرًا سوى فى سلالات *S. pimpinellifolium*.

٣-قُدر عدد الجينات المتحكمة فى صفة المقاومة بثلاثة أزواج فى *S. pimpinellifolium*، وبأربعة أزواج فى LA 716.

٤-قُدر مُعامل التوريث فى المعنى العام بنحو ٦١,٤٪، و٥٠,٢٪، و٥٩,٧٪، ٧٠,٤٪ - على التوالى - فى كل من PI 407543، و PI 407544، و PI 407555، و LA 716.

٥-قُدر مُعامل التوريث فى المعنى الخاص بنحو ٤٦,١٪، و٢٨,٥٪، و٣٣,٠٪ لسلالات *S. pimpinellifolium* الثلاث، على التوالى (Hassan & Adel-Ati ١٩٩٩).

وعندما قُيمت ٢٥ سلالة من أنواع برية من الطماطم لمقاومة فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم وُجدت مستويات عالية من المقاومة فى ٧ من ٩ سلالات من *S. peruvianum*، وفى خمس سلالات قيمت من *S. chilense*، بينما كانت سبع سلالات قيمت من *S. habrochaites*، و٣ سلالات من ٤ من *S. pimpinellifolium* شديدة القابلية للإصابة، فى الوقت التى أظهرت فيه السلالة CIA S27 من *S. pimpinellifolium* قدرًا متوسطًا من المقاومة للفيرس (Pilowsky & Cohen ٢٠٠٠).

هذا.. وتعرف ثلاث مناطق كروموسومية فى *S. chilense* تخص المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم؛ بما يعنى إسهام ما لا يقل عن ثلاثة مواقع جينية فى المقاومة. وفى دراسة على السلالات LA 2779، و LA 1932، و LA 1938 من *S. chilense* المعروفة بمقاومتها لكل من TYLCV، وفيرس تبرقش الطماطم tomato mottle virus (اختصارًا: ToMV)، أمكن التعرف على واسمات RAPD ارتبطت بالمقاومة؛ اثنتان منها فى المنطقة ١ (التى يوجد بها الجين Ty-1)، وأربع فى المنطقة ٢، وأربع أخرى فى المنطقة ٣. ومن بين تلك الواسمات، أظهرت UBC697 بالمنطقة ١، و UBC264 بالمنطقة ٢ ارتباطًا قويًا بجينات المقاومة، بينما أظهرت واسمات المنطقة ٣ درجات متباينة من الانعزال مع جينات المقاومة (Ji & Scott ٢٠٠٥).

ولقد نُقلت المقاومة لكل من فيرس تبرقش الطماطم tomato mottle virus، وفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم من السلالات LA 1932، و LA 2779، و LA 1938 من *S. chilense*. وأوضحت دراسات سابقة ارتباط ثلاث مناطق بالكروموسوم ٦ بالمقاومة، وأن اثنتان منها ضروريتان لإكساب أى سلالة تربية مستوى عال من المقاومة. وقد أمكن تحديد وجود قطعة كبيرة من السلالة LA 2779 من *S. chilense* فى الطماطم، وكانت سلالات التربية التى تحتويها مقاومة للفيروسين، وتحتوى على جين للمقاومة أُعطى الرمز Ty-3، ويقع بين الواسمتين CLEG-31-P16، و T1079 على الذراع الطويل للكروموسوم ٦. واحتوت تلك القطعة الكبيرة — كذلك — على منطقة الـ Ty-1 بالقرب من الجين Mi المسئول عن المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور؛ بما يفيد احتمال وجود ارتباط بين الجينين Ty-1، و Ty-3 وبالمقارنة.. فإن السلالات التى حصلت على مقاومتها من LA 1932 انتقلت إليها قطعة كروموسومية أصغر كثيرًا، وإن كان من المحتمل أن يكون جين المقاومة فيها آليلى للجين Ty-3 (Ji وآخرون ٢٠٠٧، و Ji & Scott ٢٠٠٦).

وأظهرت دراسة أُجريت على السلالة LA 1777 من *S. habrochaites* المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم أن الكروموسومين ١، و ٧ ليس لهما سوى تأثير ثانوى على المقاومة للفيرس (Momotaz وآخرون ٢٠٠٥).

وفى دراسة لاحقة ذُكِرَ أن السلالة LA 1777 (التى سبق بيان أنها مقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، والتى استخدمت فى إنتاج سلالات منعزلة مرباة داخليًّا RILs من تلقيحات متعددة بينها وبين الصنف التجارى القابل للإصابة E 6203) لم يستدل على وجود أى مقاومة فيها (فى LA 1777) لأى من فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، أو فيرس تبرقش الطماطم (Momotaz وآخرون ٢٠٠٧).

وقد دُرست وراثة المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم فى صنف الطماطم Favi-9، الذى حَصَلَ على مقاومته من النوع البرى *S. habrochaites*. وبناء على هذه الدراسة.. قدرت كفاءة توريث صفة المقاومة فى المعنى العام بنحو ٥٦٪ فى تلقيح مع الصنف Edkawy، وبنحو ٨٨٪ فى تلقيح مع الصنف Peto 86، بينما قُدر عدد الجينات المتحكمة فى الصفة بجين واحد إلى جينين (Mazyad وآخرون ٢٠٠٧).

ووُجد أن مقاومة السلالة UPV16991 من *S. pimpinellifolium* لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم يتحكم فيها جين واحد متنحٍ جزئيًّا، وبنفاذية غير كاملة (de Castro وآخرون ٢٠٠٧).

وتتميز سلالة الطماطم 12-1-1-468 العالية المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم (حيث تختفى منها تمامًا أى أعراض للإصابة بالفيرس فى ظروف الإصابة الشديدة، كما يُقيِّد فيها تكاثر الفيرس).. تتميز بمقاومتها — كذلك — لثلاث فيروسات أخرى تتزامل مع فيرس TYLCV فى الإصابات الحقلية. يتحكم فى هذه المقاومة جين رئيسى متنحٍ مع تفاعلات تفوق (Garcia-Cano وآخرون ٢٠٠٨).

وبالإضافة إلى الجينين Ty-1، و Ty-2 المسئولين عن مقاومة الطماطم لفيرس اصفرار وتجعد أوراق الطماطم، فقد أمكن التعرف على جين ثالث (Ty-3) وجد فى عدة سلالات من *S. chilense* (مثل LA 2779) على الذراع الطويل للكروموسوم ٦. وعلى الرغم من إسهام الجين Ty-3 بقدر كبير فى المقاومة للفيرس، إلا أن الجينين الآخرين

ضروريان للحصول على أعلى مستوى من المقاومة. كذلك اكتُشف جين رابع (Ty-4) حُصل عليه من سلالة *S. chilense* رقم LA 1932 حيث يقع على الكروموسوم ٣ (Ji وآخرون ٢٠٠٨، و Garcia وآخرون ٢٠٠٨).

لقد حُصِلَ على الجين Ty-2 لمقاومة فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم من النوع البرى *S. habrochiates*. يقع هذا الجين فى منطقة 19-cM على الذراع الطويل للكروموسوم رقم ١١، ويحده اثنتان من واسمات الـ RFLP، هما: TG36، و TG 393. ولقد أمكن تحديد موقعه بدقة أكبر بين واسمتين عند 82.5 cM، و 88 cM، ثم بين واسمتين عند 82.5 cM، و 87 cM، والأخيرتان لا تضمان جين المقاومة للسلالة ٢ من الفطر المسبب للذبول الفيوزارى I-2؛ وبذا لا يمكن الاستعانة بهما فى حالة الرغبة فى الجمع بين الجينين عند الانتخاب. ويفيد استخدام تلك الواسمات فى تتبع الجين Ty-2 عند الانتخاب لأجل تهريم جينات المقاومة فى تركيب وراثى واحد (Ji وآخرون ٢٠٠٩).

لقد نُقِلت المقاومة لكلٍ من الفيروسين تبرقش الطماطم، تجعد واصفرار أوراق الطماطم من السلالتين LA 1932، و LA 2779 من *S. chilense* إلى الطماطم. وقد تبين أن الجين الرئيسى Ty-3 الذى يتحكم فى المقاومة لكلا الفيروسين يُحمل على الذراع الطويل للكروموسوم ٦. وأمكن تحديد مسافة كروموسومية 14-cM نُقلت من *S. chilense* إلى الطماطم فى الذراع الطويل للكروموسوم ٣ فى بعض سلالات التربية التى استمدت مقاومتها من LA 1932. ولقد أمكن تحديد جين جديد للمقاومة — Ty-4 — فى منطقة 2.3 cM تقع فى مسافة بين واسمتين فى الجزء الكروموسومى المنقول. وأظهر تحليل انعزالات العشائر فى كل من Ty-3، وTy-4 أن Ty-3 كان مسئولاً عن ٥٩,٦٪ من التباينات فى المقاومة، بينما كان Ty-4 مسئولاً عن ١٥,٧٪؛ بما يفيد أن Ty-4 يُسهم بتأثير أقل على المقاومة لفيرس اصفرار وتجعد أوراق الطماطم. ولقد أظهرت السلالات الانعزالية التى احتوت على كل من Ty-3، و Ty-4 أعلى مستوى من المقاومة

للفيرس. هذا.. ويُستفاد من الواسمات المُعتمِدة على الـ PCR – الشديدة الارتباط بكل من Ty-4، و Ty-3 – فى الانتخاب بكفاءة للمقاومة للفيرس فى برامج التربية (Ji وآخرين ٢٠٠٩).

ووُجد بالتحليل الوراثى لسلالة التربية TY172 (المستمدة من *S. peruvianum*)، والعالية المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم أنها تحتوى على جين جديد رئيسى للمقاومة للفيرس يقع على الكروموسوم ٤، أُعطى الرمز Ty-5. كما وجدت أربعة جينات ثانوية تُسهم بنحو ١٢٪ من التباينات فى شدة الإصابة، وتقع على الكروموسومات: ١، و٧، و٩، و١١، ولكن لم يمكن تحديد نشأتها: أهى من السلالة البرية أم من الطماطم؟ (Anbinder وآخرون ٢٠٠٩).

وبذا.. يمكن القول أنه حتى عام ٢٠٠٩ كان قد أمكن التعرف على ستة من جينات المقاومة لفيرس اصفرار وتجعد أوراق الطماطم، كما يلى:

- الجين Ty1 المتحصل عليه من السلالة LA1969 من *S. chilense*، وهو يقع فى منطقة بين ٤ سنتى مورجان و ١٠ سنتى مورجان على الذراع القصير للكروموسوم ٦. ويستخدم هذا الجين تجاريًا على نطاق واسع.
- الجين Ty2 المتحصل عليه من السلالة B6013 من *S. habrochaites* ونقل إلى الطماطم فى منطقة تقع بين ٨٤، و٩١ سنتى مورجان على الكروموسوم ١١.
- الجين Ty3 المتحصل عليه من السلالة LA2779 من *S. chilense* ونقل إلى الطماطم فى منطقة تقع بين ١٩، و٢٥ سنتى مورجان على الكروموسوم ٦.
- الجين Ty3a المتحصل عليه من السلالة LA1932 من *S. chilense* ونقل إلى الطماطم فى نفس المنطقة الكروموسومية التى نُقل إليها الجين Ty3.
- الجين Ty4 المتحصل عليه – كذلك – من السلالة LA1932، والذى يقع على النصف العلوى من الكروموسوم ٣ قريبًا من ٨٢ سنتى مورجان.

• الجين Ty5 — وهو QTL رئيسية — فى سلالة التربية TY172 التى نقل إليها الجين من *S. peruvianum*، ويقع — تقريبًا — بين ١٦، و٤٦ سنتى مورجان على الكروموسوم ٤ (Mejia وآخرون ٢٠١٠).

وبالإضافة إلى ما تقدم بيانه، فإنه يُعتقد بأن الصنف المقاوم Tyking قد استمد مقاومته — غالبًا — من النوع *S. peruvianum* (عن J. Edwards, J. Scott, and Y. Li J. Edwards, J. Scott & Y. Li فى Tomato Research Report ٢٠٠٩–٢٠١٠– الإنترنت).

ومن بين ١٤ سلالة طماطم — تحمل توافقات مختلفة من جينات الـ Ty المسئولة عن المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم — قُيمت تحت ظروف الحقل فى تونس، أظهرت السلالات ذات التركيب الوراثى Ty-I/Ty-3 + Ty-2 أعلى مستوى من المقاومة للفيرس (Elbaz وآخرون ٢٠١٦).

ولقد وُجد بدراسة المقاومة لفيرس اصفرار وتجعد أوراق الطماطم فى السلالتين Fla 8753، وFla 344، المتحصل عليهما من الهجين المقاوم Tyking، الذى استمد مقاومته من السلالة LA 1938 من النوع *S. chilense* أن هاتين السلالتين — اللتين لا تحتويا على أى من الجينات Ty-1 إلى Ty-4 — تحتويان على جين متنحٍ مسئول عن المقاومة يقع على نفس الموقع الذى يوجد فيه الجين Ty-5 بالكروموسوم ٤، وقد اقتُرح الرمز ty-5 لهذا الجين الذى حُصِلَ عليه — غالبًا — من السلالة البرية LA 1938 (Hutton وآخرون ٢٠١٢).

هذا.. وقد وجد من دراسات أجريت على أصول وراثية متماثلة أن تواجد الجزء الكروموسومى الذى يحمل الجين TyI — الذى يتحكم فى المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم — يؤثر سلبيًّا على كل قياسات الجودة التى تم اختبارها — باستثناء صفة محتوى الثمار من المواد الصلبة الذائبة الكلية — وعلى صفتى المحصول

الكلى والمحصول الصالح للتسويق اللذان انخفضا بنسبة ٥٠٪ (Rubio وآخرون ٢٠١٦).

كما وجد أن سلالات وهجن الطماطم التى تحمل الجين Ty2 لم تكن فعالة فى مقاومة الفيرس، بينما كان الجين Ty3 فعّالاً وهو فى الحالة الأصيلة، وفعال جزئيًا وهو فى الحالة الخليطة. وبالمقارنة فإن الجمع بين الجين Ty2 بحالة أصيلة أو خليطة مع الجين Ty3 فى حالة خليطة حسّن من مستوى المقاومة للفيرس. ويمكن أن يتحقق ذلك فى هجن تحمل الجينين Ty2، و Ty3 بحالة خليطة (Prasanna وآخرون ٢٠١٥).

وتبين أن الجين Ty1 لا يكون فعّالاً ضد بعض سلالات فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم فى إسبانيا وبعض المناطق من أمريكا الجنوبية. كذلك لا يُعد الجين Ty2 فعّالاً ضد سلالات الفيرس فى بعض مناطق أمريكا الجنوبية.

أما الجين Ty6 — الذى يقع على الكروموسوم ١٠، والذى حُصِلَ عليه من السلالتين LA 2779، و LA 1938 من *S. chilense* — فإنه يوفر مقاومة عالية ضد الفيرس عندما يترافق معه أى من الجينين Ty3 أو ty5 (Hutton & Scott ٢٠١٤).

مصادر المقاومة ووراثتها فى فيروسات قريبة من فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم

أُجرى تقييم لمقاومة فيرس التفاف أوراق الطماطم tomato leaf curl virus فى الهند شمل ١٢٠١ صنفًا وسلالة تربية وسلالة برية، وذلك تحت ظروف الحقل. وقد أظهرت السلالتان PI 390658، و PI 390659 من *S. habrochaites*، والسلالتان PI 127830، و PI 127831 من *S. peruvianum* مقاومة للفيرس؛ فلم تظهر عليها أية أعراض، كما ماتت الذبابة البيضاء فى خلال ثلاثة أيام من إطلاقها على سلالتى *S. habrochaites* والسلالة PI 127830 من *S. peruvianum*، بينما عاشت الذبابة لمدة وصلت إلى ٢٥ يومًا من إطلاقها على أصناف الطماطم القابلة للإصابة (Muniyappa وآخرون ١٩٩١).

كما وُجد مستوى عالٍ من المقاومة لفيرس التفاف أوراق الطماطم فى كل من السلالات B6013، و A1904، و LA1353، و LA1223 من *S. habrochaites* والسلالة A1921 من *S. pimpinellfolium*. وتبين أن مقاومة تلك السلالة الأخيرة يتحكم فيها جين واحد سائد سيادة غير تامة (Banerjee & Kalloo ١٩٨٧، و Ragupathi & Narayanaswamy ٢٠٠٠).

وراثة المقاومة لفيرس تجعد أوراق الطماطم

تبين من تلقيحات مختلفة استخدمت فيها السلالة EC-520061 كمصدر للمقاومة لفيرس تجعد أوراق الطماطم انعزال نباتات الجيل الثانى (مقاوم: قابل للإصابة) بنسبة ١٣ : ٣، مع تأثير إضافى وتفاعل سائد غير آليلى، وأمكن التعرف على واسمتى SSR للمقاومة للفيرس (Singh وآخرون ٢٠١٥).

وتُعد سلالة الطماطم H24 التى أُنتجت فى الهند لمقاومة فيرس تجعد أوراق الطماطم — كذلك – مقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، وهى التى حصلت على مقاومتها من السلالة B6013 من النوع البرى *S. habrochaites*. وبدراسة تلك السلالة جزيئيًا وجد أنه قد انتقل إليها من النوع البرى قطعتين كروموسومتين بالكروموسومين ٨، و١١، وتبين أن تلك التى نقلت إلى الكروموسوم ١١ هى المسئولة عن المقاومة للفيرس. وتبين بسبر ذلك المقطع الكروموسومى أنه يقع بين الواسمتين TG 36، و TG 393، و بينهما مسافة ١٤,٦ سنتى مورجان (Hanson وآخرون ٢٠٠٠)، وقد أُعطى هذا الجين المسئول عن المقاومة للفيرس بالكروموسوم ١١ الرمز Ty-2 (Hanson وآخرون ٢٠٠٦).

ولم تظهر أية أعراض للإصابة بالـ bipartite geminivirus الذى تنقله الذبابة البيضاء فى البرازيل، كما وجدت صعوبة فى التعرف على تواجد الفيرس خلال الأربعة أسابيع الأولى بعد العدوى بالفيرس، وذلك فى كل من السلالة LA 1967 من

S. chilense، والسلالة CNPH784 من *S. peruvianum*، والسلالة PI 127827 من *S. habrochaites*، وسلالات التربية TY 197، و TY 198، وTx 468-1؛ بما يعنى أنها مصادر جيدة للمقاومة (Santana وآخرون ٢٠٠١).

واسمات جينات المقاومة

أمكن التعرف على أربع واسمات RAPD ترتبط بـ QTL مسئولة عن ٢٧,٧٪ من المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، وتقع تلك الواسمات على مسافة ١٧,٣ سنتى مورجان من الـ QTL على الكروموسوم ٦ (Chagué وآخرون ١٩٩٧).

وتبين أن سلالة التربية FLA 653 تحمل مقاومة عالية لفيرس تجعد أوراق الطماطم TLCV، وأوضح التحليل الوراثى أن تلك المقاومة يتحكم فيها جين متنحٍ، أُعطى الرمز Tgr-1. يُعطِّل هذا الجين حركة الفيرس فى النبات؛ مما يعيق الإصابة الجهازية (Bian وآخرون ٢٠٠٧).

كذلك أمكن التعرف على بعض الـ QTLs لمقاومة فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، وذلك بالاستعانة بواسمات RAPD (Agrama & Scott ٢٠٠٦).

وأمكن — أيضًا — التعرف على أربعة QTLs تنعزل بصورة متنحية مع صفة المقاومة لسلالة تايوان من فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم tomato yellow leaf curl Thailand virus فى صنف الطماطم العالى المقاومة FLA456، وهى: qTy 4.1، وqTy 6.1، و qTy 10.1، و qTy 11.1، وتقع على كروموسومات ٤، و٦، و١٠، و١١، على التوالى (Kadirvel وآخرون ٢٠١٣).

طرق التقييم للمقاومة

طرق العدوى والتقييم

اتبعت عدة طرق لتقييم النباتات — لتحديد مدى مقاومتها أو قدرتها على تحمل الإصابة بالفيرس — كما يلى:

١-اعتمد معظم الباحثين على أعراض الإصابة، حيث تقسم النباتات — حسب شدة إصابتها — على مقياس وصفى، يتراوح — عادة — من صفر (حيث لا توجد أية أعراض للإصابة) إلى ٤ أو ٥ (حيث توجد أشد أعراض الإصابة)، وتكون بقية درجات المقياس للأعراض الطفيفة والوسطية.

٢-أجريت اختبارات التقييم فى المركز الآسيوى لبحوث وتطوير الخضر بتطعيم النباتات التى يُراد تقييمها على نباتات مصابة بالفيرس. وللكشف عن وجود الفيرس فى الطعوم.. فإنها تطعم على نباتات *N. bentharnina* خالية من الفيرس؛ وهو عائل تظهر عليه أعراض الإصابة بسرعة (AVRDC ١٩٨٧). ويعيب طريقة التقييم هذه أنها ليست الطريقة التى تُصاب بها النباتات — طبيعيًا — تحت ظروف الحقل؛ وعليه.. فإنها تَسْتَبْعِد — تلقائيًا — أى احتمال للعثور على تراكيب وراثية مقاومة للإصابة بالفيرس عن طريق الذبابة البيضاء، ولا يظهر معها إلا طرازان من النباتات، هما:

أ- النباتات المقاومة تمامًا لتكاثر الفيرس فيها.

ب- النباتات التى تتحمل الإصابة بالفيرس، فلا تظهر عليها أية أعراض، أو تظهر عليها أعراض طفيفة.

٣- وُجد أن عدوى الطماطم بالذبابة البيضاء الحاملة لفيرس تجعد واصفرار الأوراق داخل أقفاص cages خاصة أفضل للتقييم من إجرائه بالتعريض للإصابة الشديدة تحت ظروف الحقل؛ لأن الطريقة الأخيرة لا تسمح بالتمييز بين المستويات المختلفة من المقاومة التى يمكن التعرف عليها باختبار العدوى داخل الأقفاص.

وقد أمكن بطريقة العدوى فى الأقفاص انتخاب مصادر برية عالية المقاومة شملت السلالتين LA 1969، و LA 1963 من *S. chilense*. كما أمكن باختبار التقييم الحقلى اكتشاف مستوى جيد من المقاومة فى كل من السلالة PI 126944 من *S. peruvianum*، والسلالة LA 1932 من *S. chilense* (Picó وآخرون ١٩٩٨).

يستفاد مما تقدم أن طريقة التطعيم لا يمكن الاعتماد عليها إلا فى الكشف عن وجود الفيرس فى النباتات المختبرة، وأن العدوى بالفيرس يجب أن تتم بطريق الذبابة البيضاء وتأكيدًا لذلك.. أوضح El-Hammady وآخرون (١٩٧٦) أن نباتات النوع *S. peruvianum* لا تظهر عليها أية أعراض للإصابة عند محاولة إصابتها عن طريق الذبابة البيضاء التى هى الوسيلة الوحيدة لنقل الفيرس فى الظروف الطبيعية، إلا أن الفيرس انتقل إلى هذا النوع بالتطعيم. ومع ذلك.. فقد كان انتقال الفيرس بطيئًا واستغرق أكثر من شهرين لظهور الأعراض التى كانت طفيفة جدًا، وعلى صورة تجعد طفيف جدًا بالوريقات، دون أن يكون ذلك مصاحبًا باى اصفرار أو نقص فى حجم النبات. وقد أكد ذلك Mazyad وآخرون (١٩٨٢) الذين أمكنهم إصابة السلالة CMV sel I.N.R.A. من النوع *S. peruvianum* بطريق التطعيم، غير أنها ظلت خالية من أية أعراض للإصابة. وقد تأكد احتواؤها على الفيرس باختبارات التطعيم على نباتات طماطم سليمة. وجدير بالذكر أن هذه السلالة ظلت معرضة للعدوى الطبيعية بالذبابة البيضاء لمدة عام كامل دون أن تصاب بالفيرس.

٤- تمكن Marco (١٩٧٥) من تقدير درجة القدرة على تحمل الإصابة مبكرًا — وبصورة كمية — بتقدير محتوى الأوراق من الكلوروفيل. وقد طبق الباحث هذه الطريقة على نباتات السلالة LA 121 من *S. pimpinellifolium*، والصنف بيرسون Pearson، ونباتات الجيلين الأول والثانى للتلقيح بينهما؛ فوجد أن محتوى الأوراق من الكلوروفيل كان أعلى فى السلالة البرية مما فى الطماطم، بينما كانت نباتات الجيل الأول وسطًا بينهما. وقد أظهرت الدراسة أن الإصابة بالفيرس أدت إلى نقص محتوى الكلوروفيل بالأوراق إلى ٨٢٪، و٧٢٪، و٥٩٪ بالنسبة للمحتوى الطبيعى لأوراق النباتات السليمة فى السلالة البرية، والجيل الأول، والصنف بيرسون، على التوالى. كما كانت درجات المقاومة المقدرة — عينيًا — فى نباتات الجيل الثانى مرتبطة إيجابيًا مع محتواها من الكلوروفيل.

٥- طريقة الـ agroinoculation:

أدى التحويل الوراثى لأنواع برية من الطماطم مقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم بالـ tandem repeat لجينوم الفيرس إلى ظهور أعراض الإصابة الفيروسية (التجعد والاصفرار) على النباتات المقاومة، وهى التى شملت السلالة LA 1777 من *S. habrochaites*، والسلالة LA 1969 من *S. chilense*. ويعنى ذلك أن إدخال الفيرس فى النباتات بالـ agroinoculation يؤدى إلى كسر آليات المقاومة الطبيعية التى تمنع تكاثر وانتشار الفيرس وظهور الأعراض فى التراكيب الوراثية المقاومة (Kheyr-Pour وآخرون ١٩٩٤).

ولقد أمكن عن طريق عدوى الطماطم بفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم بالطريقة التى تعتمد على الأجروباكتيريم Agrobacterium-mediated inoculation (أو الـ agroinoculation) التعرف على مصادر جديدة لمقاومة الفيرس أفضل من تلك التى سبق معرفتها، شملت ٤ سلالات من *S. pimpinellifolium*، وسلالتين من *S. habrochaites*. كان من مزايا تلك الطريقة للعدوى بالفيرس تجنب التعارض الذى يرجع إلى آليات مقاومة الحشرة فى هذين النوعين (Picó ٢٠٠٠).

وعند الـ agroinoculation بفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم وجدت مقاومة جزئية فى كل من السلالة LA 1777 من *S. habrochaites* والسلالة hirsute INRA من *S. pimpinellifolium*، ووُجد أعلى مستوى من المقاومة فى السلالات LA 1969، و LA 1938، و LA 1932 من *S. chilense* (Picó وآخرون ٢٠٠١).

كما أُجرى تقييم لتسعين صنفًا وسلالة من الطماطم والأنواع البرية لمقاومة فيرس تجعد أوراق الطماطم tomato leaf curl virus فى الهند، وذلك بعد عدواها بالفيرس بكل من طريقتى الـ agroinoculation والذبابة البيضاء. ومن بين ٣٨ صنفًا و١١ سلالة تربية من الطماطم جرى تقييمها لم تظهر مقاومة عالية بأى منها، بينما ظهرت درجة

متوسطة من المقاومة فى ثلاثة أصناف عندما كانت العدوى بالـ cloned virus DNA بطريقة الـ agroinoculation، وفى سبعة أصناف عندما كانت العدوى بالذبابة البيضاء. وقد قُيمت سلالة واحدة من *S. cheesmaniae*، وتبين أنها لم تُصب بالفيرس بأى من طريقتى العدوى. كذلك لم تُصب السلالة EC 251580 من *S. pimpinellifolium*. ولم يمكن إصابة خمس سلالات من *S. peruvianum* تمت عدواها بالذبابة، بينما بدت ثلاث منها مقاومة واثنتان متوسطتا المقاومة عندما كانت العدوى بالـ agroinoculation (Tripathi & Varma ٢٠٠٣).

طرق الكشف عن تواجد الفيرس وتركيزه فى النباتات

إن من أهم الطرق التى اتُبعت فى الكشف عن تواجد الفيرس فى النباتات وتركيزه فيها، ما يلى:

١- كانت طريقة التطعيم أولى الطرق التى استُخدمت لهذا الغرض، وقد أسلفنا بيانها.

٢- اتبعت كذلك طريقة الـ Squash-Blot Method فى الكشف عن وجود الفيرس فى النباتات المختبرة. توضع نقطة من العصير الخلوى لأى نسيج نباتى (أو حتى لأنسجة حشرة الذبابة البيضاء) على غشاء من النايلون nylon membrane. يُكشف عن وجود الفيرس فى هذه النقطة بواسطة DNA probe خاص لهذا الغرض (Czosnek وآخرون ١٩٨٨، و Navot وآخرون ١٩٨٩).

ولقد تبين أن الـ tissue-blot immunoassay يُعد اختبارًا بسيطًا، ورخيصًا، وسريعًا، وحسّاسًا لتحديد مدى تواجد فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، وتركيزه فى النباتات المقيمة للمقاومة. سمح الاختبار بالتعرف على تواجد الفيرس بعد ٦-٨ أيام من عدوى النباتات به، مع إمكان الحصول على النتائج فى خلال أربع ساعات. وبذا.. فإنه يمكن الاعتماد عليه لأجل التقييم السريع للتركيز النسبى للفيرس فى اختبارات التقييم (Abou-Jawdah ٢٠٠٥).

٣- وتُعد طريقة الـ squash blot، يليها طريقة الـ polymerase chan reaction (اختصارًا: PCR) هما الأكثر حساسية للكشف عن تواجد الفيرس فى المصادر الجديدة المقيمة من الأنواع البرية للجنس *Solanum*؛ حيث إنها قد تحتوى على تركيزات منخفضة جدًّا من الفيرس لا يسهل اكتشافها بالطرق السيرولوجية (Picó وآخرون ١٩٩٩).

ولقد أمكن التوصل إلى طريقة سريعة لتعريف وتحديد ست عزلات من فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم — حُصِلَ عليها من مناطق مختلفة من العالم — باستعمال الـ polymerase chain reaction والـ restriction enzyme analysis (Park وآخرون ٢٠١٤).

٤- تُعد طريقة الـ triple antibody sandwich-enzyme-linked immunosorbent assey (اختصارًا: TAS-ELISA) — وهى طريقة محورة عن طريقة الـ ELISA لخفض تأثير الخلفية — هى الأكثر استخدامًا فى الكشف عن الفيرس فى عمليات التقييم التى تُجرى لسلالات التربية المتقدمة على نطاق واسع تحت ظروف الحقل، على أن يُلحق بها — كذلك — طريقة الـ squash blot التى تكون أقل تأثرًا بعمر النسيج المختبر وحالته.

٥- تُعد طرق الـ hybridization هى الأكثر مناسبة للكشف عن توزيع الفيرس فى مختلف أجزاء النبات عن طريقة TAS-ELISA، أو حتى عن طريقة الـ PCR التى فشلت فى اكتشاف الفيرس فى نسيج الجذور (Picó وآخرون ١٩٩٩).

طبيعة المقاومة

كما سبق أن أوضحنا.. فإن مقاومة تكاثر الفيرس داخل النبات إذا نقل إليه بطريق التطعيم، والقدرة على تحمل الإصابة بالفيرس — إذا نقل إليه بأية طريقة كانت — هما وسيلتان لمقاومة النبات للفيرس. كما يمكن للنبات مقاومة الفيرس بوسيلتين أخريين؛ هما المقاومة للإصابة الطبيعية بالفيرس عن طريق الذبابة البيضاء، والمقاومة للذبابة البيضاء ذاتها.

تفيد مقاومة الحشرة الناقلة فى الحد من تكاثرها فى حقول الطماطم، وبذا.. فإنها تحد من انتشار الإصابة بالفيرس. هذا إلا أن هذا النوع من المقاومة لا يمنع الإصابة كلية؛ لأنه تكفى أن تتغذى ثلاث حشرات فقط حاملة للفيرس على نبات سليم؛ لكى تنقل إليه الفيرس (Cohen & Nitzany ١٩٦٦).

وعلى الرغم من قابلية بعض السلالات من الأنواع البرية من الطماطم للإصابة بفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم.. فإن تلك السلالات وجد أنها كانت مقاومة للإصابة بالذبابة البيضاء (كانت إصابتها قليلة أو معدومة)، ومنها سلالات من كل من: *S. pennellii*، و *S. habrochaites*. ولقد وجد أن مقاومة *S. pennellii* كان مردها — كلية — إلى المادة اللزجة التى تُفرزها الشعيرات الغدية للأوراق والسيقان. وقد توقفت المقاومة على العوامل البيئية مثل الفترة الضوئية وشدة الإضاءة (Berlinger & Dahan ١٩٨٧).

وقد أُنتجت سلالة الطماطم ABL 14-8 بنقل صفة الأوراق الغُديَّة (طراز IV)، والقدرة على إفراز الـ acylsucrose من السلالة T0-937 من *S. pimpinellifolium* إلى صنف الطماطم Moneymaker. ولقد تبين أن وجود هذا الطراز من الشعيرات الغدية وإنتاج الـ acylsucrose فى سلالة الطماطم ABL 14-8 أعاق وقوف الذبابة البيضاء (*B. tabaci*) واستقرارها عليها، مقارنة بالوضع مع نباتات صنف Moneymeker، كما قضت الذبابة البيضاء وقتًا أطول فى أنشطة لا علاقة لها بسَبرِ أوراق النبات، كما ضعفت قدرتها على بدء عملية السبر. وقد أدى هذا السلوك إلى إضعاف قدرة الذبابة على الوصول إلى اللحاء؛ ومن ثم فإن هذا الطراز السطحى من المقاومة لسبر الذبابة البيضاء لبشرة السلالة ABL 14-8 خفَّض جوهريًّا من الإصابة الأولية والثانوية بفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم وانتشاره (Rodriguez-López وآخرون ٢٠١١).

التربية للمقاومة

الطرق التقليدية

بدأ Pilowsky & Cohen (١٩٧٤) برنامجًا لهذا الغرض باستخدام السلالة LA 121 من *S. pimpinellifolium* كمصدر لتحمل الإصابة؛ وهى — كما ذكرنا آنفًا — تصاب بالفيرس، ولكن الأعراض التى تظهر عليها تكون طفيفة، كما لا يتأثر نموها بالإصابة. وقد انتخبت خلال برنامج التربية سلالات تتحمل الإصابة بالفيرس، وتظهر عليها أعراض متوسطة للإصابة، إلا أن نموها تأثر بوضوح من جرّاء ذلك. وعليه.. فقد أُوقف هذا البرنامج فى عام ١٩٧٧، وبدأ الباحثان برنامجًا آخر يعتمد على السلالة PI 126935 من *S. peruvianum* كمصدر للمقاومة (Pilowsky & Cohen ١٩٩٠).

أُجرى التلقيح النوعى مع السلالة PI 126935 باستعمال تقنية خليط حبوب اللقاح، واستعملت نفس التقنية فى إجراء التلقيح الرجعى الأول. وقد أفرز هذا البرنامج إنتاج الصنف الهجين TY-20 الذى أصبح متاحًا للاستعمال التجارى فى عام ١٩٨٨. هذا الصنف محدود النمو، وثماره كروية مبططة flat round، ذا كتف أخضر، ويبلغ متوسط وزنها ١١٠ جم. وإلى جانب تحملها لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، فإنها مقاومة لكل من ذبول فيرتسيليم والسلالة ١ من الذبول الفيوزارى.

وقد وصف الباحثان الهجين TY-20 بأنه يصاب بالفيرس، ويعطى — تحت ظروف الحقل — أعراضًا طفيفة من الإصفرار بين العروق، ومع التفاف قليل فى الوريقات بالنباتات البالغة،وأنه لا يختلف — كمصدر للفيرس — عن الصنف الهجين القابل للإصابة Naama، ولكن النباتات تعطى محصولاً مُرْضيًا بالرغم من الإصابة. وباختبار هذا الصنف تحت ظروف الحقل (Hassan وآخرون ١٩٩١).. وجد أنه يصاب بالفيرس بدرجة تقل — بشكل ملموس — عن الأصناف التجارية الأخرى القابلة للإصابة، إلا أن نموه الخضرى يبقى قويًا بالرغم من إصابته.

ويعتقد المؤلف أن مقاومة هذا الصنف (TY-20) تقل كثيرًا جدًّا عن مقاومة الأب البرى الذى أخذت منه المقاومة؛ مما يدل على فقد جزء كبير منها أثناء الانتخاب للمقاومة خلال برنامج التربية.

كما نتج من نفس برنامج التربية هجنًا أخرى أعلى محصولاً من الهجين TY20، مثل: TY70، و TY71.

هذا.. وقد جَرَتْ محاولة أخرى لنقل المقاومة من السلالة البرية CMV sel I.N.R.A. من النوع *S. peruvianum*، وانتخبت سلالة على درجة عالية من المقاومة من الجيل الرابع للتلقيح الرجعى الأول (Hassan وآخرون ١٩٨٧).

كما جرت محاولات أخرى فى عدة دول (مثل: هولندا وفرنسا بالتعاون مع مصر، والسودان، والهند، والأردن ودول أخرى يوجد فيها الفيرس لنقل الفيرس من مختلف الأنواع البرية – خاصة الأنواع *S. peruvianum*، و *S. habrochaites*، و *S. pimpinellifolium* – إلى الطماطم. وقد نتج عن برامج التربية الهولندية والفرنسية أصنافًا على درجة عالية من القدرة على تحمل الإصابة مثل E437 (فيونا Fiona)، وتركوزا تى واى١ Turquesa TY1، وتركوزا تى واى٢ وجميعها من الهجن.

وأُجرى برنامج آخر للتربية تابع للسوق الأوروبية المشتركة بالتعاون مع عدة دول (منها: مصر، والسودان، ولبنان، وقبرص، ومالى، والسنغال)، ورأسه H. Laterrot (١٩٩٠). نتج من هذا البرنامج ثلاث سلالات تتحمل الإصابة بالفيرس بدرجات متفاوتة، وتستخدم لأغراض التربية للمقاومة، وهى:

١–LATYLC: حصلت هذه السلالة على صفة القدرة على تحمل الإصابة بالفيرس من السلالة LA121 للنوع البرى *S. pimpinellifolium* بعد تلقيحين رجعيين إلى الطماطم، وخمس دورات من الانتخاب للمقاومة فى لبنان، خلال الفترة من ١٩٧٦ إلى ١٩٨٢ (Laterrot & Makkouk ١٩٨٣).

٢- PIMHIRTYLC: حصلت هذه السلالة على صفة القدرة على تحمل الإصابة بالفيرس من السلالة Hirsute *S. pimpinellifolium* بعد تلقيحين رجعيين إلى الطماطم.

٣- PERTYLC: حصلت هذه السلالة على صفة القدرة على تحمل الإصابة بالفيرس من السلالة CMV sel I.N.R.A. للنوع *S. peruvianum* بعد تلقيحين رجعيين إلى الطماطم.

وقد أُخضعت سلالتى الطماطم Multichiltylc-95-Jo-C2، و Pimpertylc-J-13 اللتان أُنتجتا فى الـ INRA لمقاومة فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم الأصفر.. أُخضعتا لدراسة جزيئية لتعرف ما تحملاه من جينات المقاومة للفيرس، ووجد أن السلالة الأولى (Multichiltylc-95-Jo-C2) لا تحمل أى من الجينات: Ty-1 أو Ty-2 أو Ty-3 أو Ty-4 أو Ty-5، بينما لم تحمل السلالة الثانية (Pimpertylc-J-13) أى من الجينات: Ty-1 أو Ty-2 أو Ty-3 أو Ty-4، وبدا أنها تحتوى على الجين Ty-5 المتحصل عليه من *S. peruvianum* (Mustafa وآخرون ٢٠١٤).

ولقد أمكن إنتاج خمس سلالات تربية محسنة متحملة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، وباتباع طريقة انتخاب النسب تم التوصل إلى سلالة متميزة (BL012)، أظهرت — هى وسلالة أخرى (BL03) — تحملاً للفيرس ومحصولاً عاليًا، مقارنة بالصنف القياسى Strain B (Mustafa ٢٠١٥).

وأمكن بالتهجين بين السلالتين LA 1777، و LA 386 من *S. habrochaites*، ثم تهجين الجيل الأول الناتج مع الطماطم، ثم التلقيح الذاتى والانتخاب لكل من صفتى المقاومة (عدم وجود أية أعراض مرضية وعدم إمكان اكتشاف الفيرس فى النبات) والتحمل (عدم وجود أية أعراض مرضية مع إمكان اكتشاف الفيرس فى النبات).. أمكن انتخاب سلالتين أعطيتا الرقمين: 902 (وهى مقاومة)، و908 (وهى متحملة للإصابة). لا تحتاج أى من السلالتين للرش بالمبيدات ولا إلى التغطية بالشبك لحمايتها من نقل الفيرس إليها بواسطة الذبابة البيضاء. ويتراوح وزن الثمار فى هاتين السلالتين بين ٨٠، و ١٢٠ جم.

وظهر من التحليل الوراثى لمختلف الأجيال التى تضمنتها الدراسة من BC_1F_1 إلى BC_1F_4 أن صفة التحمل يتحكم فيها جين واحد رئيسى سائد، وأن صفة المقاومة يتحكم فيها ٢-٣ أزواج من الجينات المتنحية ذات التأثير الإضافى (Vidavsky & Czosnek ١٩٩٨).

كما أُنتجت سلالة الطماطم TY172 التى كانت مقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم. وقد تميزت هذه السلالة بعدم ظهور أى أعراض للإصابة بالفيرس على الرغم من التعرف على دنا الفيرس فيها، وإن كان ذلك بتركيز منخفض. كما إنه مع استمرار تعرضها لطعوم مُصابة فى تجارب تطعيم لم تظهر فيها أية أعراض مرضية، ولم يتراكم فيها تركيزات عالية من دنا الفيرس.

وقد أظهرت الهجن التى استُخدمت تلك السلالة فى إنتاجها أعراضًا طفيفة وتركيزات منخفضة من دنا الفيرس، مقارنة بالأب القابل للإصابة الذى استُخدم فى إنتاج الهجين، وإن كانت أشدّ أعراضًا وأكثر احتواء على دنا الفيرس عما حدث فى السلالة TY172. وأظهرت دراسة أُجريت على نباتات الجيل الثانى تحكم ما لا يقل عن ثلاثة أزواج من الجينات المتنحية فى المقاومة (Friedmann وآخرون ١٩٩٨).

وبينما أظهرت سلالات مختلفة من *S. chilense* مستويات متقاربة من المقاومة الجزئية لفيرس اصفرار وتجعد أوراق الطماطم — إلى درجة صعوبة الفصل بينها على أساس شدة الأعراض فيها — فإن المقاومة التى تحتويها تلك السلالات كانت متفاوتة عندما تواجدت فى الخلفية الوراثية للطماطم بعد تهجينها معًا. وقد كانت أفضل مقاومة تلك التى حُصِلَ عليها من السلالتين LA 1932، و LA 1938 من *S. chilense*؛ حيث أمكن الحصول من التهجينات معهما على سلالات تربية متقدمة من الطماطم كانت على درجة عالية من المقاومة للفيرس (Picó وآخرون ١٩٩٩).

وفى هذا البرنامج للتربية.. تم اختيار سبعة أصول وراثية من *S. chilense* عالية المقاومة لسلالات فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم الشائعة فى جنوب إسبانيا. أظهرت جميع هذه الأصول الوراثية مستويات متماثلة من المقاومة؛ حيث لم تظهر عليها أعراض المرض، لكن كان بها مستوى منخفض من تراكم لـ DNA الفيرس. هذا إلاّ إنه ظهرت استجابات مختلفة للإصابة بالفيرس عندما اختبرت مقاومة نباتات الجيل الأول لكل من هذه الأصول الوراثية مع الطماطم؛ مما سمح بالتمييز بينها فى المقاومة. وفى برنامج للتربية هُجِّنت فيه سلالتا *S. chilense* عاليتا المقاومة: LA 1932، و LA 1938 مع الطماطم، ثم التهجين الرجعى للطماطم مع الانتخاب لصفة المقاومة والصفات البستانية.. أمكن إنتاج ست سلالات تربية متقدمة عالية المقاومة وجيدة الصفات البستانية للاستهلاك الطازج، هى: UPV Ty أرقام 1، 3، 6، 9،17 ، 53. وتحت ظروف الإصابة الشديدة بالفيرس حدث بتلك السلالات نقصًا فى المحصول قُدِّر بنحو ٣٠٪ – ٤٠٪ – فقط – مقارنة بنقص قُدِّر بنحو ٩٠٪–٩٥٪ فى نباتات الكنترول القابلة للإصابة (Picó وآخرون ١٩٩٩).

ولقد أُنتج صنف الطماطم H-24 المتوسط المقاومة لفيرس تجعد أوراق الطماطم TLCV، وذلك من تهجين بين السلالة Sel-7 من الطماطم – كأم – والسلالة B 6013 من *S. habrochaites* (طراز glabratum) كأب (Kalloo & Banerjee ٢٠٠٠).

وكانت السلالة TY172 الوحيدة – من بين جميع السلالات المختبرة المعروفة بمقاومتها – التى لم تظهر عليها أية أعراض للإصابة بالفيرس، كما وجد بها مستوى منخفض من دنا الفيرس؛ بما يعنى أنها كانت حاملة للفيرس بدون أعراض. وأظهرت الهجن التى استعملت تلك السلالة فى إنتاجها أعراضًا للإصابة أقل مما ظهر على الأب القابل للإصابة؛ مما يدل على أن مقاومة TY172 سائدة جزئيًا. وقد تبين أن تلك المقاومة يتحكم فيها ما لا يقل عن ثلاثة أزواج من الجينات (Lapidot وآخرون ٢٠٠٠).

وأمكن إنتاج ثلاث سلالات تربية من الطماطم مقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، هى: TLB111، و TLB130، و TLB182 (Muniyappa وآخرون ٢٠٠٢).

وأوضحت دراسة استخدم فيها تحليل RFLP وجود الجين Ty-1 — المتحصل عليه من *S. chilense* – فى أربع سلالات من الطماطم، هى: LD3، و LD4، و LD5، و LD6، بينما لم يوجد هذا الجين فى أى من الهجين المقاوم HA 3105 أو السلالة المقاومة 1-3-18، أو الهجين التجارى المقاوم Fiona؛ بما يعنى وجود جينات مختلفة للمقاومة فى السلالات المقاومة؛ بما يُمكّن من تهريمها فى تركيب وراثى واحد (Pinón وآخرون ٢٠٠٥).

لقد اعتمدت تربية الطماطم لمقاومة فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم TYLCV — لفترة طويلة — على الجين Ty-1 المستمد من السلالة LA 1969 من *S. chilense*. هذا.. إلا أن الأصناف التجارية المتاحة التى تعتمد مقاومتها على هذا الجين تظهر عليها أعراض الإصابة وتتعرض لنقص فى المحصول فى ظروف الإصابات الشديدة المبكرة. كذلك أُنتجت أصنافًا تجارية من الطماطم استمدت مقاومتها من سلالات أخرى من *S. chilense*، هى: LA 1932، و LA 1960، و LA 1971، وهى تشترك جميعًا فى تحكم جين واحد فى المقاومة فيها، وفى وجود جزء كروموسومى كبير منقول إليها على الكروموسوم ٦. وهذا الجزء يتضمن جزءًا سبق التعرف فيه على جينين للمقاومة للفيرس من *S. chilense*، هما: Ty-1، و Ty-3 (de Castro وآخرون ٢٠١٣).

هذا.. ويُعرف ما لا يقل عن خمسة جينات (Ty-genes) لمقاومة فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم فى الطماطم، ويعد الجين Ty-3 من أهمها نظرًا لما يوفره من مقاومة واسعة ضد سلالات الفيرس. وقد أمكن تهريم جينا المقاومة Ty-2، و Ty-3 معًا وأُنتجت خمس سلالات ثابتة وراثيًا اختلفت فى صفاتها المورفولوجية وفى قدرتها الإنتاجية (Prasanna وآخرون ٢٠١٥).

وأمكن بالتهجين بين الطماطم والنوع البرى *S. chilense* إنتاج أربع سلالات (هى: LD3، و LD4، وLD5، وLD6) لم تظهر عليها أعراض للإصابة بفيرس اصفرار وتجعد أوراق الطماطم، لا بعد تطعيمها مع نباتات مصابة، ولا بعد تركها للإصابة تحت ظروف الحقل، كما أن النباتات التى حُقنت بالفيرس كان محتواها من الفيرس شديد الانخفاض حتى بعد ٦٠ يومًا من الحقن؛ حيث بلغ ٠,٠٩، و ٠,٦، و ١,٠٠، و٥,٠ نانوجرام فى السلالات الأربع على التوالى، بينما كان محتوى الفيرس أكثر من ١٠٠٠ نانوجرام فى الصنف القابل للإصابة Campbell 28، وكذلك فى الهجينين المتحملين للإصابة بالفيرس: ARO 8479، و HA 3108، علمًا بأنهما لا يُظهرا سوى أعراض طفيفة للإصابة، وينتجان محصولاً مقبولاً فى ظروف الإصابة (Gómez وآخرون ٢٠٠٤).

وتتوفر المقاومة الجزئية لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم فى سلالة الطماطم L102 التى تستمد مقاومتها من السلالة UPV 16991 من *S. pimpinellifolium*، وهى مقاومة بسيطة ومتنحية جزئيًا وغير تامة النفاذية. وعلى الرغم من عدم سيادة جين المقاومة فى L102، فقد وجد أن مستويات المقاومة كانت عالية فى الهجين بينها وبين سلالات مختلفة من الطماطم. وقد أظهرت الهجن التى جمعت بين المقاومة المستمدة من *S. pimpinellifolium*، وتلك المستمدة من *S. chilense* (الجين Ty-1) — فى حالة خليطة لكلتا المقاومتين — مستوى من المقاومة أعلى مما وفرته المقاومة الخليطة (غير الأصيلة) لأى منهما منفردة. كذلك كان تراكم الفيرس فى بعض الهجن التى جمعت المقاومتين فى حالة خليطة أقل مما فى الهجن الخليطة فى أى منهما منفردة. ويعنى ذلك إمكانية الاستفادة من مقاومة السلالة UPV 16991 بالجمع بينها وبين الجين Ty-1 فى هجن الطماطم. وتلك هى الطريقة العملية للاستفادة من مقاومة السلالة UPV 16991 دون الحاجة إلى جعلها بحالة أصيلة فى الهجن (de Castro وآخرون ٢٠٠٨).

وفى دراسة أجريت لأجل تهريم جينات المقاومة لفيرس اصفرار وتجعد أوراق الطماطم من مصادر مختلفة تم تلقيح سلالات — استمدت مقاومتها من أنواع برية مختلفة — معًا، وهى: *S. chilense*، و *S. peruvianum*، و *S. pimpinellifolium*، و *S. habrochaites*، وكذلك لقحت مع سلالات قابلة للإصابة، ووجد ما يلى:

١–أظهرت جميع هجن الجيل الأول التى نتجت من التلقيح بين أبوين مقاومين مستوى عال نسبيًا من المقاومة، كان فى معظم الحالات مماثلاً لمستوى مقاومة الأب الأكثر مقاومةً.

٢–فى بعض الحالات أظهرت الهجن مستويات من المقاومة أفضل من مستوى مقاومة الأبوين، إلا أن الاختلافات لم تكن جوهرية إحصائيًا.

٣–أظهر الهجين بين سلالة استمدت مقاومتها من *S. habrochaites* وسلالة استمدت مقاومتها من *S. peruvianum* (السلالتان HAB، و 72-PER، على التوالى) أقل فقد فى المحصول وأخف مستوى من الأعراض المرضية. وعلى الرغم من أن مقاومة هذا الهجين لم تختلف جوهريًا عن مقاومة الأب 72-PER ذاته، فإن مقاومة هذا الهجين كانت أفضل — جوهريًا — عن مقاومة هجن الجيل الأول بين 72-PER وأى من السلالات الأخرى المقاومة أو القابلة للإصابة (Vidavski وآخرون ٢٠٠٨).

وفى برنامج آخر للتربية استُخدِمَ الجين Ty-5 — المسئول عن المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم فى الطماطم البرية *S. peruvianum* — فى إنتاج سلالة الطماطم TY 172، ويقع هذا الجين على الكروموسوم ٤ (Anbinder وآخرون ٢٠٠٩).

وقد دُرِسَ تأثير الإصابة بفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم على محصول عدد من أصناف الزراعات المحمية المتحملة للإصابة، شملت الأصناف التالية:

الصنف	الشركة المنتجة له	مستوى التحمل
Anastasia	Bruinsma	عال
Boloudo	Petoseed	عال
Amareto	Zeraim	منخفض
Tovi-Green	Zeraim	متوسط
Tovi-Can	Zeraim	عال
(957)	Zeraim	متوسط
Daniela	Hazera	قابل للإصابة

وقد ترتب على الإصابة فى تلك الأصناف انخفاضًا فى كل من متوسط وزن الثمرة ومحصول النبات على النحو التالى:

فئة التحمل	الانخفاض فى وزن الثمرة (٪)	الانخفاض فى محصول النبات (٪)
العالية	٦–١٠	١٧–٣٦
الأقل تحملاً	١٦–٣٦	٢٥
القابلة للإصابة	٤٢	٧٢

(Milo وآخرون ٢٠٠٣)

وفى دراسة أخرى تفوقت معظم أصناف الطماطم وسلالات التربية المتقدمة المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم.. تفوقت فى المحصول على الأصناف القابلة للإصابة عندما كان التعرض للإصابة بالفيرس شديدًا، بينما لم يظهر تميز واضح للأصناف المقاومة عندما كان التعرض للفيرس ضعيفًا، إضافة إلى أن الأصناف المقاومة أعطت – مقارنة بالأصناف القابلة للإصابة – نِسبًا أعلى من الثمار غير الصالحة للتسويق بسبب اتساع مساحة ندبة الطرف الزهرى، وظهور zippering (نُدَب بشكل السوستة) عليها، وكثرة إصابتها بوجه القط ولسعة الشمس والأكتاف الصفراء والتشققات العمودية والدائرية، وكثرة الأشكال المخالفة للصنف فيها. وكانت أفضل الأصناف وسلالات التربية المتقدمة – فى التقييم الشامل – هى: Security 28، و Sak 5443، و Shanty، بينما كانت أعلاها محصولاً صالحًا للتسويق Tygriss، و Sak 5808 (Ozores-Hampton وآخرون ٢٠١٣).

أمكن الحصول على عشائر من نباتات تلقيح رجعى ثالث للطماطم لتلقيح بين الطماطم والسلالة PI 126944 من *S. peruvainum* (بالاستعانة بمزارع البذور غير المكتملة التكوين)، وهى سلالة تتميز بمقاومتها لعدد من حالات الشدّ البيولوجى والبيئى. وتبين أن نباتات بعض من تلك العشائر كانت مقاومة لكل من فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم وفيرس ذبول الطماطم المتبقع (Campos وآخرون ٢٠١٧).

ولقد أظهرت ٣٢ سلالة وصنفًا من الطماطم المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم – باستثناءات قليلة – مقاومة – كذلك – لفيرس تقزم وتجعد الطماطم tomato curly stunt virus البعيد عنه تقسيميًّا، حيث أظهرت أعراضًا خفيفة للإصابة بالفيرس الثانى، مقارنة بأعراضه التى ظهرت على سلالات أخرى قابلة للإصابة بفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم. هذا ولم يكن النقص فى المحصول الناشئ عن ظهور الأعراض الخفيفة للإصابة بفيرس تقزم وتجعد الطماطم فى الأصناف المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم.. لم يكن هذا النقص فى المحصول جوهريًّا، بينما كان النقص فى محصول أصنافًا أخرى قابلة للإصابة بفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم – جراء إصابتها بفيرس تقزم وتجعد الطماطم – جوهريًّا، وتراوح بين ٤٩٪، و١٠٠٪. ويعنى ذلك أن استعمال الأصناف المقاومة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم فى الزراعة قد يُسهم فى مقاومة فيرس تقزم وتجعد الطماطم، لكن يتعين تقييمها لتحمل الفيرس الأخير قبل استخدامها لهذا الغرض (Pietersen & Smith ٢٠٠٢).

هذا.. وقد قدَّمَ Labidot & Friedmann (٢٠٠٢) عرضًا لمجهود تربية الطماطم لمقاومة فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم.

التحويل الوراثى

أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بجين الغلاف البروتينى (جين الـ capsid protein) لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، وكانت النباتات التى عُبِّرَ فيها عن هذا البروتين (V1) مقاومة للفيرس (Kunik وآخرون ١٩٩٤).

وأمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بالـ Rep gene sequences (وهو جين البروتين ذو العلاقة بالتكاثر replication-assoiated protein)، والـ C4 gene sequences، ووُجد أن النباتات التى حُوِّلت وراثيًّا لم تظهر عليها أية أعراض للإصابة عقب تغذية الذبابة البيضاء الحاملة للفيرس عليها، كما لم يمكن العثور على دنا الفيرس فيها (Yang وآخرون ٢٠٠٤).

وفى دراسة أخرى أمكن تحويل الطماطم وراثيًا بجين الغلاف البروتينى لفيرس التفاف أوراق الطماطم التايوانى Tomato leaf curl Taiwan virus – الذى تنقله الذبابة البيضاء – إلاّ أن الفيرس تراكم بتركيزات منخفضة فى النباتات المحولة وراثيًا، ثم انخفض تركيزه تدريجيًا من الأسبوع العاشر إلى الأسبوع الرابع عشر بعد العدوى (Sengoda وآخرون ٢٠١٢).

فيرس موزايك الخيار

يصيب فيرس موزايك الخيار cucumber mosaic virus (يكتب اختصارًا: CMV) نباتات الطماطم، ويُحْدِث بها أعراضًا طفيفة على صورة موزايك بالأوراق مع صغر فى حجمها. وقد ظهرت سلالة جديدة من الفيرس أطلق عليها اسم CMV satellite RNA، تُحدث أعراضًا شديدة عند إصابتها للطماطم، وتؤدى إلى موت النباتات فى خلال ١٥ يومًا من الإصابة.

مصادر المقاومة لسلالات الفيرس ووراثتها

وجد أن أحد سلالات النوع *S. peruvianum* الناتجة من التهجين: *S. peruvianum* (PI 126926-A_1-A_6) × *S. peruvianum* PI 128648-6 كانت مقاومة جزئيًا لفيرس موزايك الخيار؛ حيث إنه تكاثر بها إلاّ أن أعراض الإصابة التى ظهرت عليها كانت أقل مما فى النباتات القابلة للإصابة. هذا إلا أن هذه السلالة كانت قابلة للإصابة بسلالة الفيرس CMV satellite RNA بنفس درجة قابلية الطماطم للإصابة.

كذلك اكتشفت المقاومة الجزئية لفيرس موزايك الخيار فى النوع *S. lycopersicoides*؛ حيث وجد أنه يُصاب بالفيرس دون أن تظهر عليه أية أعراض. وتصاب نباتات هذا النوع – أيضًا – بسلالة الفيرس CMV satellite RNA غير أن الأعراض تظهر متأخرة، وربما لا تؤدى الإصابة إلى موت النباتات

كما هى الحال فى الطماطم (Jacquemond & Laterrot ١٩٨١). ومن المعروف أن النوع *S. lycopersicoides* يتهجن بسهولة مع الطماطم، إلا أن نباتات الجيل الأول تكون عقيمة بدرجة عالية.

ووجدت المقاومة لكل من فيرس موزايك الخيار وفيرس واى البطاطس فى السلالة PI 247087 من *S. habrochaites* (Gebre-Selassie وآخرون ١٩٩٠).

إن المقاومة لفيرس موزايك الخيار تعد متخصصة؛ بمعنى أنها تكون خاصة بسلالات معينة من الفيرس. ولقد وجدت المقاومة لعزلات الفيرس من شرق إسبانيا فى سلالتين من *S. habrochaites*، وسلالة من *L. chmielewskiae*، وسلالة من *S. pimpinellifolium*، وثلاث سلالات من *S. lycopersicum*. وعندما قيمت تلك السلالات لمقاومة سلالة الفيرس Fny-CMV لم تقاومها سوى السلالة CHM-47 من *L. chmielewskiae*، بينما أظهرت السلالة *S. habrochaites* HIR-25 أعراضًا خفيفة، وكانت باقى السلالات قابلة للإصابة.

هذا.. ولم يتراكم الفيرس فى نباتات أى من هاتين السلالتين؛ حيث لم يمكن التعرف على تواجده فى أى من الأوراق المحقونة أو العليا، على الرغم من إصابتهم بطريقة التطعيم؛ بما يفيد أن آلية المقاومة فى هاتين السلالتين لا تتعارض مع تكاثر الفيرس أو حركته من خلية لأخرى، ولكن ربما مع المراحل المبكرة للإصابة بالفيرس (Abad وآخرون ٢٠٠٠).

وتبين أن مقاومة النوع البرى *S. chilense* لفيرس موزايك الخيار يتحكم فيها جين واحد سائد أُعطى الرمز Cmr، كما وجد أن تلك المقاومة تتأثر جوهريًا بالعوامل البيئية، وربما يتحكم فيها جينات إضافية. ولم يلاحظ أى ارتباط بين المقاومة لفيرس موزايك الخيار والجين $Tm2^a$ — الذى يتحكم فى المقاومة لفيرس موزايك الطماطم – والذى يحمله — كذلك — نفس النوع البرى. وبدا من دراسة

استخدم فيها واسمات RFLP أن هذا الجين المسئول عن المقاومة لفيرس موزايك الخيار يُحمل على الكروموسوم ١٢ (Stamova & Chetelat ٢٠٠٠).

وقد اكتشفت مصادر مفيدة لتحمل العدوى بالـ CMV/satRNA فى بعض الأنواع البرية، شملت *S. habrochaites* (السلالة LA1777)، و *S. chilense* (السلالة LA1932)، علمًا بأن الـ satRNA المستخدم مع الفيرس تُنتج أعراضًا متباينة فى النباتات التى تُصاب بهما (Cillo وآخرون ٢٠٠٧).

وعندما أجرى تقييم لـ ٦٩ سلالة من الطماطم لمقاومة فيرس موزايك الخيار بطرق مختلفة للعدوى بالفيرس، وجد ما يلى:

١- أمكن بالعدوى الميكانيكية التعرف على ست سلالات عالية المقاومة (هى: TMS-1 من *S. lycopersicum*، و LA1963، و L06049 من *S. chilense*، LA1353، و L06146، و L06223 من *S. habrochaites*)، وست أخرى متحملة للإصابة (ظهرت عليها أعراض طفيفة ومتأخرة بعد ١٨-٣٠ يومًا من العدوى؛ هى: L06188، و L06238 من *S. neorickii*، و L06219 من *S. habrochaites*، و L05763، و L05776، و L06240 من *S. pennellii*).

٢- كانت السلالات الست الأخيرة (المتحملة للإصابة بالعدوى الميكانيكية) مقاومة إلى عالية المقاومة فى كل من التقييم الحقلى وعند العدوى بالحشرة الناقلة. وباستثناء السلالة TMS-1 فإنها — جميعًا — حدّت من مستوى تواجد عشيرة المن.

٣- أظهرت تسع سلالات (هى: LA2184 من *S. pimpinellifolium*، و LA2727 من *S. neorickii*، و LA0111، و L06221، و L06127، و L06231 من *S. peruvianum*، و LA1306، و L06057، و L06208 من *S. chimelewskiae*) إصابة عالية بعد العدوى الميكانيكية، ولكنها تباينت بين المقاومة العالية، والمقاومة، والتحمل بعد العدوى بالحشرة (Akhtar وآخرون ٢٠١٠).

طرق التقييم للمقاومة

أُجرى تقييم لـ ٦٩ سلالة من الطماطم لمقاومة فيرس موزايك الخيار CMV (تحت مجموعة IA) بتسجيل شدة أعراض الإصابة الفيروسية، وذلك تحت ظروف الإصابة الطبيعية فى الحقل، وفى البيت المحمى بالعدوى الصناعية بالمن *M. persicae*، وبالعدوى الميكانيكية، وذلك فى موسمين للزراعة، وكانت النتائج كما يلى:

١- لوحظت اختلافات كبيرة فى الاستجابات بين طرق التقييم.

٢- كان التقييم الحقلى عُرضة للأخطاء؛ إذ لوحظت مستويات مختلفة للمقاومة لنفس التراكيب الوراثية فى سنوات مختلفة.

٣- كانت العدوى الميكانيكية الأكثر فائدة فى التعرف على المقاومة لفيرس موزايك الخيار (تحت مجموعة IA).

٤- فى المقابل كانت طريقة نقل الفيرس بواسطة المن الأكثر فائدة فى تحديد المقاومة للنقل الحشرى.

٥- أصبحت جميع التراكيب الوراثية التى أظهرت مقاومة عالية فى الحقل أو عند العدوى بالمن.. أصبحت مصابة جهازيًّا عند عدواها ميكانيكيًّا (Akhtar وآخرون ٢٠١٠).

التحويل الوراثى للمقاومة

التحويل بجين الغلاف البروتينى للفيرس

• أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بجين الغلاف البروتينى لسلالة فيرس موزايك الخيار CMV white leaf؛ مما جعلها مقاومة للفيرس (Xue وآخرون ١٩٩٤).

• وأمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بجين الغلاف البروتينى لفيرس موزايك الخيار، وأظهرت النباتات المحولة وراثيًّا مقاومة تامة لعدد كبير من سلالات الفيرس، حيث نمت

طبيعيًّا، وزاد محصولها بمقدار ١٧ ضعف عن محصول النباتات غير المحولة وراثيًّا، مع زيادة مقدارها ٤٤٪ فى حجم الثمرة، وذلك عند حقن كلاهما — المحولة وغير المحولة وراثيًّا — بالفيرس (Fuchs وآخرون ١٩٩٦، و Provvidenti & Gonsalves ١٩٩٥).

• وفى دراسة أخرى.. أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بجين الغلاف البروتينى لإحدى سلالات فيرس موزايك الخيار، ووفر ذلك للنباتات حماية عالية من الإصابة بعدة سلالات من الفيرس، بما فى ذلك سلالة شديدة الضراوة وتُحدث تحللاً قاتلاً بالنباتات. وتحت ظروف العدوى الطبيعية فى الحقل تحققت الحماية من الإصابة حتى فى النباتات الهجين الـ *hemizygous* فى صفة حمل جين الغلاف البروتينى (Gielen وآخرون ١٩٩٦).

• وأظهرت سلالات محولة وراثيًّا من الطماطم بجين الغلاف البروتينى لفيرس موزايك الخيار تحملاً لإصابة وبائية بالفيرس (Murphy وآخرون ١٩٩٧).

• كذلك أُنتجت ثلاث سلالات محولة وراثيًّا تحمل جين الغلاف البروتينى لفيرس موزايك الخيار، ووجد أن النباتات المحولة وراثيًّا تُصاب بالفيرس، إلاّ أن تراكم الفيرس فيها كان أقل جوهريًّا عما حدث فى نباتات الكنترول القابلة للإصابة؛ الأمر الذى قد يُفسِّر انخفاض شدة أعراض الإصابة فيها (Murphy وآخرون ١٩٩٨).

• وأدى التحويل الوراثى للطماطم بجينى الغلاف البروتينى الخاصين بسلالتين من فيرس موزايك الخيار تنتميان لتحت المجموعتين subgreups: I، و II إلى جعلها مقاومة لسلالات الفيرس من كلتا الـ subgroups (Kaniewski ١٩٩٩).

التحويل بالرنا التابع للفيرس

• أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا برنا (RNA) تابع لفيرس موزايك الخيار. وقد أظهرت النباتات المحولة وراثيًّا أعراضًا للإصابة بالفيرس خلال الأسبوعين الأول والثانى من عدواها به، لكن تلك الأعراض خفّت تدريجيًّا إلى أن اختفت تمامًا فى

الأسبوع الرابع، وكان محتواها من الفيرس يقل بمقدار ١٠ أضعاف عن محتوى النباتات القابلة للإصابة (McGarvey وآخرون ١٩٩٤).

• كذلك أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بالرنا التابع satellite RNA لفيرس موزايك الخيار، وكانت النباتات المحولة وراثيًّا — الملقحة بالفيرس تحت ظروف الحقل — أعلى محصولاً بمقدار ٤٠٪–٨٤٪ عن محصول نظيراتها الملقحة بالفيرس وغير المحولة وراثيًّا (Stommel وآخرون ١٩٩٨).

التحويل بجين الـ replicase

أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بجين replicase (به خلل defective) لفيرس موزايك الخيار. وتبين أن تواجد هذا الجين فى الطماطم يمنع حركة الفيرس وانتقاله فى النبات؛ فلم ينتقل من أصل مصاب إلى الطعم المحول وراثيًّا، كما لم ينتقل خلال قطعة وسطية interstock محولة وراثيًّا بين أصل مصاب وطعم قابل للإصابة (Gal-On وآخرون ١٩٩٨).

وقد استخدمت سلالة محولة وراثيًّا بهذا الجين (الـ replicase) الخاص بفيرس موزايك الخيار فى إنتاج هجين جيل أول، وتبين أن هذا الهجين (الـ hemizygous فى الصفة) أنتج محصولاً طبيعيًّا عندما تمت عدواها بالفيرس، فى الوقت الذى عانت فيه نباتات الهجين غير المحولة وراثيًّا من نقص فى المحصول بلغ ٥٠٪ (Gal-On وآخرون ١٩٩٩).

فيرس ذبول الطماطم المتبقع

مصادر المقاومة لسلالات الفيرس ووراثتها

يحمل صنف الطماطم Stevens مقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع، حُصل عليها من *S. peruviannum*، ويتحكم فيها جين واحد سائد، تبلغ نفاذيته ٩٨,٧٪ (Stevens وآخرون ١٩٩١).

كما يحمل صنف الطماطم CNPH Tx405 الجين Sw-5 المسئول عن المقاومة لكل من فيرس ذبول الطماطم المتبقع، وفيرس بقع الطماطم الخضراء المصفرة tomato chlorotic spot tospovirus (Boiteux & Giordano ١٩٩٣).

وأمكن تمييز نباتات فردية من عدة سلالات من كل من *S. chilense*، و *S. peruvianum* كانت مقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع، بينما لم يمكن تمييز أى سلالات مقاومة من أى من: *S. cheesmaniae*، و *S. chmielewskiae*، و *S. habrochaites*، و *S. neorickii*، و *S. pennellii* (Stevens وآخرون ١٩٩٤).

إن المقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع تتوفر فى أنواع الطماطم *S. peruvianum*، و *S. habrochaites*، و *S. Chmielewskiae*، و *S. pennellii*، و *S. pimpinellifolium*، و *S. chilense*، وكذلك فى صنف الطماطم Rey de los Tempranos (Kumar وآخرون ١٩٩٥).

وقد أظهرت دراسة أُجريت على سلالات من الطماطم مقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع، وحصلت على مقاومتها من *S. peruvianum*، هى: RDD (التى تحمل الجين Sw5)، و UPV 1، و UPV 32 (اللتان حصلتا على مقاومتهما من سلالات أخرى من النوع البرى) أن السلالة UPV 32 كانت مقاومة جزئيًا حسب عزلة الفيرس، وأن الجين Sw5 لا يؤمن الغياب التام للإصابة بالفيرس، وذلك تبعًا لظروف المحصول النامى (Roselló وآخرون ١٩٩٧).

وكما أسلفنا.. حصلت سلالة الطماطم UPV 32 على مقاومتها لفيرس ذبول الطماطم المتبقع من *S. peruvianum*. وقد وجد أن تلك المقاومة يتحكم فيها جين واحد ذو سيادة غير تامة، أُعطى الرمز Sw-6، وهو يختلف عن كل من الجين Sw-5، وجين UPV 1 اللذان حُصِلَ عليهما من نفس النوع البرى، واللذان أظهرا مستوى أعلى من المقاومة للفيرس عن مقاومة الجين Sw-6. كما أظهرت النباتات الخليطة فى الجين UPV 1 قدرًا أعلى من المقاومة للفيرس عما أظهرته النباتات الخليطة فى الجين Sw-5 (Roselló وآخرون ١٩٩٨).

كذلك أظهرت السلالات PI 126935، و PI 126944، وCIAPAN 16، و PE-18، و CIPAN-17 من *S. peruvianum* مستوى عالٍ من المقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع عندما أُجريت العدوى ميكانيكيًّا أو بالتربس (Roselló وآخرون ١٩٩٩).

وقد استخدمت عزلتان من فيرس ذبول الطماطم المتبقع TSWV، هما: TSWV6 (من هاواى)، و An_{wa}-1 (من غرب أستراليا) فى تقييم ٢٨٥ سلالة من *S. peruvianum*. ومن بين ١٧٢ سلالة قيمت لمقاومة كلتا العزلتين وجدت المقاومة لعزلة واحدة فقط — دون الأخرى — فى ٥٤ سلالة من النوع البرى (Gordillo وآخرون ٢٠٠٨).

لقد وُصفت خمسة جينات (اثنان سائدان وثلاثة متنحية) لمقاومة فيرس ذبول الطماطم المتبقع فى الطماطم، أُعطيت الرموز Swa1، و Swb1، و Sw2، و Sw3، و Sw4، وجميعها خاصة بعزلات معينة من الفيرس وذات فائدة محدودة، وقد كُسرت المقاومة التى وفرتها تلك الجينات تحت وطأة سلالات جديدة من الفيرس.

ووُجد جين سائد للمقاومة للفيرس فى صنف الطماطم Stevens، أُعطى الرمز Sw-5، وجين آخر فى الصنف UPV 32 — حُصل عليه من *S. peruvianum* — وأُعطى الرمز Sw-6. وقد تميز الجين Sw-5 بإكسابه الطماطم مقاومة واسعة لعزلات الفيرس فى عديد من المناطق الجغرافية، واستخدم لعدة سنوات فى برامج التربية؛ حيث أعطى نتائج مقبولة فى مكافحة الفيرس. لكن المقاومة التى يوفرها هذا الجين هى من نوع فرط الحساسية (حيث تتكون تحللات موضعية فى مواقع الإصابة الأولية)، وقد تحدث جراء الإصابة — وفى وجود الجين — أضرارًا بمظهر الثمار. ومؤخرًا.. ظهرت سلالات جديدة من الفيرس فى كل من إسبانيا وإيطاليا (مثل TSWV6) كانت قادرة على كسر مقاومة الجين Sw-5.

وقد حَفَّزَ ذلك مربى النبات للبحث عن مصدر جديد للمقاومة، وأدت جهودهم إلى إنتاج سلالة جديدة من الطماطم حصلت على مقاومتها من السلالة LA1938 من *S. chilense*، وكانت مقاومتها مقبولة لمختلف السلالات — بما فى ذلك السلالة TSWV6 — تحت ظروف الحقل وفى عديد من المناطق الجغرافية. وتبين أنه يتحكم فى تلك المقاومة جين واحد سائد أُعطى الرمز Sw-7 (Saidi & Warde ٢٠٠٨).

ويبين جدول (٤-٢) مختلف مصادر المقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع.

جدول (٤-٢): مصادر المقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع (عن Saidi & Warade ٢٠٠٨).

مصدر المقاومة أو التحمل	وراثة المقاومة	المصدر الأصلى
S. lycopersicum		
Amelia, EX. 1405037, BHN 444 and BNN 640		
Steven	جين واحد سائد	
Y118 (Fla 925-2)		*S. habrochaites* LA 1938
UPV 1 and UPV 32	جين واحد سائد	*S. peruvianum*
Viradora	الجين Sw-5 على الكروموسوم٩	*S. pinpinellifolium*
Rey de los Tempranos	آليلات متنحية	
Platense(متحمل)	جين واحد سائد	
S. habrochaites		
PI 127826		
PI 134417		
S. peruvianum		
PI 126928, PI 126944, LA 444/1 and LA 371		
PI-126935, PI-126944, CIAPAN 16, PE-18 and CIAPAN 17		
PE-18 and RDD (Sw-5)		
S. pimpinellifolium		
PI 732293-2V		
S. chilense		
LA 130 and LA 2753		
LA 1938		

واسمات جينات المقاومة

أمكن التعرف على خمس واسمات RAPD ترتبط بالمقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع (Smiech وآخرون ٢٠٠٠).

وقد تبين أن الجين Sw-5 المسئول عن المقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع نظير homolog للجين Mi المسئول عن المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور (Brommonschenkel وآخرون ٢٠٠٠).

وأمكن التعرف على واسمتى SCAR (هما: REX-1، و 421) مرتبطتين مع الجينين Mi، و Sw-5. ويلزم لتجميع الجينين معًا ضرورة إجراء تفاعلىٌ PCR لكل نبات (Masuelli وآخرون ٢٠٠٠).

وأمكن تطوير تفاعل multiplex PCR جديد يسمح بالتقييم والغربلة والانتخاب لكل من جينى المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور Mi ولفيرس ذبول الطماطم المتبقع Sw-5 فى حالة أصيلة؛ الأمر الذى يُفيد كثيرًا فى الانتخاب للصفتين (Asprelli & Gallardo ٢٠١٥).

كذلك أمكن التعرف على أربع واسمات DNA يمكن أن تُفيد مربى الطماطم فى التعرف على التراكيب الوراثية المقاومة للفيرس — والتى تحمل الجين Sw-5 — فى الأجيال الانعزالية (Panthee & Ibrahem ٢٠١٣).

طرق التقييم للمقاومة وتباين نتائجها

توجد طريقتان للعدوى بفيرس TSWV فى الطماطم تعطيا نتائج متباينة فيما يتعلق بآلية المقاومة، والطريقتان هما: العدوى الميكانيكية والعدوى عن طريق التربس الحامل للفيرس. وتُفيد العدوى الميكانيكية فى التعرف على المقاومة المباشرة للفيرس، مثل تكاثر الفيرس وانتقاله فى النبات. وبالمقارنة.. فإن العدوى بالتربس تُفيد فى التعرف على مكونات المقاومة للانتقال الحشرى للفيرس، مثل عدم التفضيل non-preference

والتضادية الحيوية antibiosis والتغيرات فى سلوك التغذية. ويتبين مما تقدم أن الطريقتين قد تعطيا نتائج متباينة عند تقييم الجيرمبلازم (Saidi & Warade ٢٠٠٨).

وقد أُجرى تقييم لثمانية أنواع من الطماطم البرية بالإضافة إلى خمسة أصناف من الطماطم لمقاومة عزلة من فيرس ذبول الطماطم المتبقع من هاواى (العزلة: TSWV-L). وبمقارنة التلقيح بالفيرس بطريقتى العدوى الميكانيكية والتربس عبر تلك الأصناف والسلالات تبين أنهما يُعطيا نتائج مختلفة. كانت طريقة العدوى الميكانيكية مفيدة فى التعرف على مصادر المقاومة المباشرة للفيرس، مثل تكاثر وانتقال الفيرس، بينما كانت العدوى بالتربس مفيدة فى التعرف على مكونات المقاومة للفيرس المتعلقة بالمقاومة للحشرة، مثل التغيرات فى سلوك التغذية. وعلى الرغم من أن كلتا الطريقتين نتج عنهما إصابة جهازية بالفيرس فى كل التراكيب الوراثية المختبرة عدا تلك التى تنتمى إلى النوع *S. peruvianum*، فإن نسبة الإصابة تباينت بين التراكيب الوراثية المختبرة فى الطريقة الواحدة وبين طريقتى العدوى.

وبينما كان *S. neorickii* الأكثر قابلية للإصابة بين الأنواع البرية، كانت الأنواع *S. pennellii*، و *S. chilense*، و *S. peruvianum* الأقل قابلية للإصابة بطريقتى العدوى. وأعطت طريقة العدوى بالتربس نسبة إصابة أقل جوهريًا عما حدث بطريقة العدوى الميكانيكية فى كل من أصناف الطماطم Manzana، و Brazil،و Anahu، وفى النوع البرى *S. habrochaites*؛ بما يعنى مقاومتها لنقل الفيرس بالتربس (Krishna Kumar وآخرون ١٩٩٣).

هذا.. وتُؤدى العدوى المزدوجة للنباتات القابلة للإصابة بكل من فيرس اصفرار الطماطم tomato chlorosis virus اختصارًا: ToCV) وفيرس ذبول الطماطم المتبقع TSWV – معًا – إلى سرعة موت النباتات. وعندما تكون النباتات حاملة للجين Sw-5 – المسئول عن المقاومة لفيرس TSWV – فإن سبق إصابتها بالـ ToCV تؤدى إلى

جعلها قابلة للإصابة بالـ TSWV، بينما لم يحدث ذلك عندما تمت عدواها بالفيروسين فى توقيت واحد؛ بما يعنى ضرورة وصول الإصابة بالـ ToCV إلى مستوى معين، أو مرور مدة معينة على العدوى بالـ ToCV قبل أن يمكنه التأثير على فاعلية الجين Sw-5 فى المقاومة (Garcia-Cano وآخرون ٢٠٠٦).

ويتم الكشف عن تواجد فيرس ذبول الطماطم المتبقع فى حشرات التربس *Frankliniella occidentalis* التى تتغذى على نباتات طماطم مصابة — بالـ squash blotting على أغشية nitrocellulose مع استعمال polyclonal antiserum خاص (Aramburu وآخرون ١٩٩٦).

التربية للمقاومة

إن برامج تربية الطماطم لمقاومة فيرس ذبول الطماطم المتبقع تعتمد على الاستراتيجيات التالية:

١- إنتاج أصناف متعددة السلالات multiines يحتوى كل منها على جين مختلف للمقاومة.

٢- إنتاج أصناف ثابتة وراثيًا تحتوى على عدد من جينات المقاومة multiple resistance.

٣- إنتاج أصناف هجين تجمع بين عدد من جينات المقاومة من سلالات الآباء التى تستخدم فى إنتاجها.

٤- إنتاج أصناف محولة وراثيًا تحتوى على جين الغلاف البروتينى للفيرس (Saidi & Warade ٢٠٠٨).

وللإطلاع على التفاصيل الخاصة بتربية الطماطم لمقاومة فيرس ذبول الطماطم المتبقع بالطرق التقليدية والجزيئية.. يُراجع Saidi & Warade (٢٠٠٨).

الطرق التقليدية

وُجد مستوى عالٍ من المقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع فى بعض نباتات من الطماطم البرية *S. peruvianum*، وأمكن نقل تلك الصفة إلى الطماطم بتلقيحات نوعية تمت الاستعانة فيها بمزارع الأجنة (Segeren وآخرون ١٩٩٣).

ولقد أظهرت دراسة أُجريت على هجن تجارية يُفترض مقاومتها لفيرس ذبول الطماطم المتبقع أن أعلى مستويات المقاومة توجد — فقط — فى الهجن التى تحمل الجين SW-5 (Aramburu & Rodriguez ١٩٩٩).

وتُعد سلالة فلوريدا Y118 من الطماطم (وهى: Fla 925-2) — وكذلك السلالات المشتقة منها — مقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع، وهى التى حصلت على مقاومتها من السلالة LA 1938 من *S. chilense*. تتميز مقاومة تلك السلالة من الطماطم بأنها "تشفى" تدريجيًّا من التركيز المبدئى العالى من الفيرس بعد الإصابة إلى مستوى لا يجدى معه اختبار الـ ELISA فى الكشف عن تواجد الفيرس (Canady وآخرون ٢٠٠١).

كذلك أُنتج فى فلوريدا كلاً من السلالة Fla. 8042، والهجين Fla. 7964، وكلاهما مقاوم لفيرس ذبول الطماطم المتبقع (Scott ٢٠٠٧).

كما وجد أن مقاومة سلالة التربية UPV 1 لفيرس ذبول الطماطم المتبقع، وهى التى استمدت مقاومتها من السلالة PE-18 من *S. peruvianum* أشد من مقاومة سلالة الطماطم RDD التى تحتوى على الجين Sw-5، وأظهرت الدراسات الوراثية أن جينات المقاومة فيهما آليلية (Roselló وآخرون ٢٠٠١).

وكما أسلفنا.. فإن الجين Sw-5 يوفر مستوى عالٍ من المقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع فى الطماطم. وليس لهذا الجين أى تأثير على حشرتى التربس *Frankliniella occidentalis*، و *F. fusca* الناقلتان للفيرس. وتتوفر المقاومة العالية للفيرس التى يتحكم فيها هذا الجين فى عديد من الأصناف، منها: Tycoon، و Tous 91، و Red

Defender، و Nico، و Picus، و Redline وغيرهم (Riley وآخرون ٢٠١١).

وقد أمكن الاستعانة بواسمة CAPS (اختصارًا لـ: cleaved amplified polymorphic sequence) فى نقل جين المقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع Sw-5 إلى سلالة الاستهلاك الطازج Poly 39 وسلالة التصنيع AD-17 (Langella وآخرون ٢٠٠٤).

وبينما يتحكم الجين Sw-5 (المتحصل عليه من *S. peruvianum*) فى المقاومة لفيرس ذبول الطماطم المتبقع، فإن الجين Ph-3 (المتحصل عليه من *S. pimpinellifolium*) يتحكم فى المقاومة للفطر المسبب للندوة المتأخرة، وكلاهما يقع قريبًا من الـ telomere بالذراع الطويل على الكروموسوم ٩، ويرتبطان معًا حيث تبلغ المسافة الكروموسومية بينهما ٥ سنتى مورجان. وقد أُجرى تهجين بين سلالة الطماطم NC 592 التى تحمل الجين Ph-3، والسلالة NC 946 التى تحمل الجين Sw-5، وأمكن الجمع بين الجينين فى تركيب وراثى واحد، وكان الاعتماد على الـ MAS – باستعمال ثلاث واسمات PCR ذات سيادة مشتركة (هى: TG 328، و TG 591، و SCAR 421) – مناسبًا لانتخاب الانعزالات المرغوب فيها والمقاومة لهذين المسببين المرضيين (Robbins وآخرون ٢٠١٠).

التحويل الوراثى

أدى التحويل الوراثى للطماطم بجين الـ nucleoprotein لفيرس ذبول الطماطم المتبقع إلى جعل النباتات المحولة تامة المقاومة للفيرس، مع انتقال تلك المقاومة إلى الهجن التى استخدمت تلك النباتات فى إنتاجها (Ultzen وآخرون ١٩٩٥، و Stoeva وآخرون ١٩٩٩).

كذلك أمكن تحويل الطماطم وراثيًا بجين الغلاف البروتينى nucleocapsid (N) gene لفيرس ذبول الطماطم المتبقع، وكانت النباتات المحولة وراثيًا مقاومة للفيرس تحت ظروف الحقل (Herrero وآخرون ٢٠٠٠).

فيرس واى البطاطس

مصادر المقاومة ووراثتها

تحمل السلالة PI 247087 من *S. habrochaites* صفة المقاومة لفيرس Y البطاطس، وهى مقاومة يتحكم فيها جين واحد متنحٍ (Thomas & McGrath ١٩٨٨، و Gebre-Selassie وآخرون ١٩٩٠).

وتتميز السلالة PI 247087 من *S. habrochaites* بمقاومتها العالية جدًّا لفيرس Y البطاطس؛ فقد قاومت كل عزلات الفيرس التى استُخدِمت فى العدوى (١٦ سلالة)، ولم تتأثر مقاومتها بدرجة الحرارة أو بتركيز اللقاح الفيروسى. ترقى تلك المقاومة إلى مستوى المناعة؛ فلم يمكن الكشف عن وجود الفيرس فى النباتات التى حُقنت به، سواء أُجرى اختبار الكشف بالـ ELISA، أو بالتطعيم على نباتات قابلة للإصابة. تعمل هذه المقاومة على منع انتقال الفيرس من خلية لأخرى، ومنع حركته لمسافات كبيرة فى النبات.

وأوضحت دراسة وراثية أن مقاومة السلالة PI 247087 يتحكم فيها — على خلاف ما سبق بيانه — زوجان من العوامل الوراثية المتنحية المستقلة (Legnani وآخرون ١٩٩٥).

كما وجد أن المقاومة لفيرس واى البطاطس فى السلالة PI 247087 من *S. habrochaites* يتحكم فيها جين المقاومة pot-1. وتبين أن هذا الجين يوفر مقاومة ضد ١٧ عزلة إيطالية من الفيرس حُصِلَ عليها من الطماطم والفلفل وأنواع برية (Fanigliulo وآخرون ٢٠٠٥).

فيرس موزايك البرسيم الحجازى

وُجدت المقاومة لفيرس موزايك البرسيم الحجازى فى السلالتين LA1777، و PI 134417 من *S. habrochaites*، حيث لم يمكن باختبار الـ ELISA التعرف على

تواجد الفيرس فى أى من الأوراق المحقونة أو غير المحقونة بالفيرس بعد ١٥، و٣٠ يومًا من العدوى بالفيرس، كما لم يمكن التعرف على تواجد الفيرس فى نباتات السلالة PI 134417 عندما استخدمت فى عدوى نباتات دالة (Parrella وآخرون ١٩٩٧).

وتحمل السلالة PI 134417 من *S. habrochaites* مقاومة لمعظم سلالات فيرس موزايك البرسيم الحجازى. يتحكم فى هذه المقاومة جين واحد أُعطى الرمز Am (Parella وآخرون ١٩٩٨). ولم يمكن أبدًا الكشف عن وجود الفيرس فى النباتات الحاملة لهذا الجين؛ بما يعنى أنه يمنع تراكم الفيرس بالنباتات. ولقد وجد أن الجين Am يُحمل على الذراع القصير للكروموسوم ٦ فى الـ "hotspot" الخاصة بالمقاومة، والتى تتضمن الـ R-genes التالية: Mi، و Cf-2/Cf-5، بالإضافة إلى عوامل المقاومة الكمية Ty-1، و Ol-1، و Bw-5 (Parrella وآخرون ٢٠٠٤).

فيرس موزايك بيبينو

تتوفر المقاومة لفيرس موزايك بيبينو pepino mosaic virus بدرجة عالية فى انعزالات من نباتات سلالة الطماطم البرية LA1731 من النوع *S. habrochaites*، كما وجدت انعزالات أخرى عالية المقاومة فى السلالتين LA2156، و LA2167 من نفس النوع، ووجدت درجة متوسطة من المقاومة فى السلالتين LA107، و LA1305 من *S. peruvianum*، والسلالتين LA1971، و LA2748 من *S. chilense*؛ هذا.. بينما كانت جميع السلالات المختبرة من كل من الطماطم *S. lycopersicum*، والنوع *S. pimpinellfolium* قابلة للإصابة بهذا الفيرس الذى يصعب مكافحته فى الزراعات المحمية (Ling & Scott ٢٠٠٧).

المقاومة المتعددة للفيروسات والميكوبلازما

وُجدت سبعة أصول وراثية من *S. peruvianum* كانت جميعها مقاومة للـ tospoviruses التالية: فيرس بقع الفول السودانى الحلقية groundnut ringspot

virus، وفيرس ذبول الطماطم المتبقع tomato spotted wilt virus، وفيرس بقع الطماطم الصفراء tomato chlorotic spot virus، وفيرس تحلل ساق الأقحوان chrysanthemum stem necrosis virus. كانت جميع النباتات خالية من أى أعراض الإصابة بأى من هذه الفيروسات.

وجدت — كذلك — مصادر للمقاومة فى أصناف من الطماطم تحمل الجين Sw-5، وفى سلالات من كل من: *S. pimpinellifolium*، و *S. chilense*، و *S. arcanum*، و *S. habrochaites*، و *S. corneliomuelleri*، و *S. lycopersicum* (Dianese وآخرون ٢٠١١).

وقد أمكن التوصل إلى إنتاج سلالتى جيل خامس من تهجين بين السلالة PI 128655 من النوع البرى *S. peruvianum* كأب وصنف الطماطم Bonnie Best كأم، أُعطيتا الرمزين الكوديين Pr18-4، و Pr8-5، وهما يرجعان إلى تلقيحين نوعيين مستقلين استخدمت فيهما تقنية زراعة الأجنة. تعد هاتان السلالتان فريدتين لاحتوائهما على آلية للمقاومة تضفى عليهما مناعة أو مقاومة قصوى للمسببات المرضية التى تعيش فى اللحاء بكل من الطماطم والبطاطس، وتتضمن فيرس التفاف أوراق البطاطس، وفيرس اصفرار قمة الطماطم، وفيرس التفاف قمة البنجر، ومسبب الاصفرار المخضر virescence الذى ينتقل بنطاط أوراق البنجر، وهو ميكوبلازما يسبب مرض البرعم الكبير فى الطماطم؛ علمًا بأنه لم يُعثر سابقًا على مقاومة عالية فعالة ضد أى من تلك المسببات المرضية سوى لفيرس التفاف أوراق البطاطس. وكان قد اعتُمِدَ على التلقيح الحقلى المفتوح لإنتاج نباتات الأجيال من الثانى إلى الخامس. وقد وُجد أن نحو ٦٥٪ من نباتات الجيل الخامس كانت مقاومة للمسببات المرضية الأربعة، كما بدت الـ ٣٥٪ الباقية منها منيعة كذلك للثلاثة فيروسات.

وتعد سلالتا الهجين — Pr18-4، و Pr8-5 — متماثلتين تمامًا فيما يتعلق بالمقاومة للمسببات المرضية الأربعة، كما أن فيهما كثير من الصفات المشتركة مع الأب البرى. ولا تتلقح أى من سلالتى الهجين بيسر مع الطماطم، ولكن يمكن إكثار نباتات كل سلالة منهما؛ بالتلقيح المفتوح فيما بين نباتاتها (Thomas & Mink ١٩٩٨).