الفصل السادس

التربية لمقاومة الحشرات والأكاروسات

المـــن

مصادر المقاومة ووراثتها

تتوفر المقاومة لمن البطاطس *Macrosiphum euphorbiae* فى بعض سلالات الطماطم البرية من الجنس *Solanum*، خاصة فى النوع *S. pennellii*، الذى كان النوع الوحيد المنيع ضد الإصابة بمَّن البطاطس (أو منّ الطماطم الوردى) *M. euphorbiae*، وذلك من بين حوالى ١٠٠ سلالة جرى تقييمها من *S. pimpinellifolium* وسلالات أخرى من كل من الطماطم، و *S. peruvianum*. وكان هذا النوع مقاومًا — كذلك — لذبابة البيوت المحمية البيضاء (Clayberg & Kring ١٩٧٤).

كذلك وُجدت المقاومة لمن الطماطم الوردى (من البطاطس) فى سلالات من الطماطم والنوع *S. pimpinellifolium* جُمعت من بيئات ذات رطوبة نسبية عالية، وهى التى تشتد فيها الإصابة بالمن بصورة طبيعية. وتبين أن المقاومة يتحكم فيها ٢–٤ جينات (Geneif ١٩٧٦).

وقد وُجد أن كفاءة توريث مقاومة السلالة LA716 من *S. pennelli* لمنّ البطاطس كان منخفضًا؛ حيث قُدّر بنحو ٣٠٪، و ٤٧٪ فى عشيرتين مختلفتين. وأمكن تفسير التباين فى كثافة الشعيرات الغدية من الطراز IV — بما فيه الكفاية — بموديل وراثى مضيف وسيادى (Goffreda & Mutchler ١٩٨٩).

كذلك وجدت المقاومة لمن البطاطس الوردى فى السلالة PI 134417 من *S. habrochaites*، وبدرجة أقل فى السلالة PI 126449 من نفس النوع البرى (Musetti & Neal ١٩٩٧).

طبيعة المقاومة

حاول Quiros وآخرون (١٩٧٧) دراسة العلاقة بين المقاومة لمنّ البطاطس وعدد من الصفات فى الطماطم والأنواع البرية القريبة، وتوصلوا إلى ما يلى:

١-لم توجد أية علاقة بين المقاومة والمركبات القابلة للتطاير؛ حيث وجدت نفس المركبات فى النموات الخضرية لكل من النباتات المقاومة والنباتات القابلة للإصابة، وبرغم اختلافهما كميًّا فى محتواهما من هذه المركبات.. إلا أن ذلك لم يكن له أية علاقة بالمقاومة أيضًا.

٢-لم يكن لشعيرات البشرة غير الغدية أى تأثير على درجة تعلق المن بالأوراق العادية غير الكثيفة الشعيرات، ولم يكن لوجود الشعيرات Pubescence فى النباتات العادية أى دور فى المقاومة، إلا أن زيادة طول وكثافة الشعيرات قلل من تغذية الحشرة تحت ظروف الحقل؛ حيث تجنب المن التغذية على طفرة كثيفة الشعر Ln-Wo، وعلى النوع البرى *S. habrochaites*، ولكن المن تمكن من التغذية عليهما تحت ظروف المختبر.

٣-لم يكن الانثوسيانين بالمجموع الخضرى عائقًا أمام تغذية المن.

٤-لم تلاحظ أية عوائق تشريحية فى طريق تغذية الحشرة حتى اللحاء فى النوع *S. habrochaites*، غير أن طبقة القشرة — فى الساق — قد تمنع وصول الحشرة إلى الأنسجة الوعائية.

٥-احتوت النباتات القابلة للإصابة — مقارنة بالنباتات المقاومة — على كميات أكبر من السيليلوز، وكميات أقل من حامض الكونيك quinic acid، والألانين alanine، والتيروزين tyrosine مع اتجاه نحو زيادة فى محتواها العام من الأحماض الأمينية الحرة، كما كانت — أى النباتات القابلة للإصابة — فريدة كمصدر للـ O-phosphoethanol.

هذا.. وقد أوضحت دراسات Goffreda ومعاونيه (١٩٩٠) أن مقاومة النوع *S. pennellii* لمن البطاطس مردها إلى وجود مركبات استرات الجلوكوز (2,3,4-tri-O-acylglucoses) فى إفرازات الشعيرات المعروفة بطراز IV التى توجد بهذا النوع.

وقد وجد – تحت ظروف المختبر – أن استرات الجلوكوز النقية تعيق الحشرة عند وجودها على سطح الأوراق بتركيز ٢٥ ميكروجرامًا/سم^{٢}، وتمنع تغذيتها نهائيًا إذا وجدت بتركيز ١٠٠ ميكروجرام/سم^{٢}. ومن المعروف أن هذا الطراز من الشعيرات الغدية لا يوجد فى الطماطم.

وبرغم أن صفة وجود هذه الشعيرات بسيطة وَيتحكم فيها جينان سائدان (يكفى أى منهما لظهور الصفة فى الجيل الأول).. إلا أن وراثة تمثيل وتراكم مركبات إسترات الجلوكوز تبدو أكثر تعقيدًا؛ حيث تقوم الهجن النوعية بين *S. pennelli* والطماطم بتمثيل إسترات جلوكوز تختلف فى محتواها من الأحماض الدهنية عما فى النوع البرى المقاوم.

وتوضح الدراسات التى أجريت فى هذا الشأن أن الانتخاب لصفة تراكم إسترات الجلوكوز بالأوراق يعد أفضل وسيلة للتربية للمقاومة (Goffreda وآخرون ١٩٩٠).

وعلى الرغم من أن شلّ حركة المنّ بين الشعيرات التى تكثر فى وريقات *S. pennelli* يُسهم فى مقاومة هذا النوع لمنّ البطاطس، إلاّ أن المقاومة العالية مردها إلى ما تُفرزه الشعيرات الغدية من الطراز IV – التى توجد بأوراق هذا النوع البرى – من مركبات تُسهم فى تأخير تغذية الحشرة، وضعف وقِصَر فترة تغذيتها. وقد أدى التخلص من تلك الإفرازات الغدية إلى تحسُّن فى تغذية الحشرة، كما أن نقل الإفرازات لأوراق الطماطم القابلة للإصابة أكسبها مقاومة (Goffreda وآخرون ١٩٨٨).

ووُجدت علاقة جوهرية سالبة بين محتوى الـ sugar esters التى تُفرزها الشعيرات الغدية من الطراز IV بسطح الأوراق فى *S. pennellii* وبين شدة إصابة السلالة بمنّ البطاطس *M. euphorbiae* (Goffreda وآخرون ١٩٩٠).

كما وجد أن مقاومة النوع البرى *S. pennellii* لمن البطاطس *M. euphorbiae* مردها إلى كثافة تواجد الشعيرات الغدية من الطراز IV، وإلى كمية triacylglucose التى تُنتجها تلك الشعيرات (Goffreda وآخرون ١٩٩٠).

وجدير بالذكر أن الشعيرات التى توجد بالنموات الخضرية للطماطم *S. lycopersicum* هى — أساسًا — شعيرات غير غدية تبلغ نسبتها ٩٠٪، بينما يحتوى الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum من النوع البرى *S. habrochaites* (مثل السلالة PI 134417) — أساسًا — على شعيرات غدية، تكون بنسبة ٩٧٪. وتُنتج الشعيرات الغدية الرئيسية للنوع البرى المركبين 2-tridecanone (اختصارًا: 2-TD)، و 2-undecanone (اختصارًا: 2-UD) اللذان يزداد تركيزهما فى الأوراق بزيادة كثافة الشعيرات الغدية. وقد وجِدَ تأثير سلبى لتركيز الـ 2-TD، وكثافة الـ crystalliferous idioblasts بالأوراق على بقاء من الخوخ الأخضر *Myzus persica*؛ ولذا.. فإن *S. habrochaites* يُعد مصدرًا جيدًا لمقاومة من الخوخ الأخضر فى برامج التربية (Leite وآخرون ١٩٩٩).

الذبابة البيضاء

مصادر ووراثة المقاومة

الذبابة البيضاء *Bemisia tabaci* ، و *B. argentifolii*

اختبر DePonti وآخرون (١٩٧٥) ٨٥ صنفًا وسلالة من الطماطم والأنواع البرية القريبة منها، ووجدوا المقاومة للذبابة البيضاء فى كل من الأنواع *S. habrochaites*، و *S. pennellii*. وعندما وُضعت أربعون أنثى من الذبابة على كل نبات مختبر، وتركت لمدة ثلاثة شهور — أى لمدة ثلاثة أجيال — وصل عددها — بكل نبات — إلى نحو ١٠ آلاف حشرة فى أصناف الطماطم التجارية، وإلى ٥٠ حشرة فى النوع *S. habrochaites*، بينما كان من الصعب العثور على حشرة واحدة على نباتات النوع *S. pennellii* (Anon ١٩٨٠).

وقد وجد Kisha (١٩٨١) اختلافات بين أربعة أصناف من الطماطم فى كثافة الشعيرات الغدية على السطح العلوى للأوراق؛ حيث كانت الشعيرات فى الأصناف أيس، وسترين بى، ومنى ميكر أكثر كثافة مما فى الصنف مارجلوب. وقد أحدثت هذه الشعيرات تقييدًا لحركة الذبابة البيضاء *Bemisia tabaci*، وكان ذلك التأثير أقوى ما يمكن فى الصنف سترين بى. كما وجد Berlinger وآخرون (١٩٨٣) المقاومة لنفس نوع الذبابة فى بعض السلالات البرية من الجنس *Solanum*. كانت هذه المقاومة كمية، وأُرجعت إلى عديد من المسببات؛ منها: الـ pH، ومحتوى النبات من المركبات الثانوية، والإفرازات النباتية اللزجة التى ربما كانت سامة للحشرة.

ولوحظ وجود مستويات عالية من المقاومة للذبابة البيضاء *B. argentifolli* فى كل من النوعين البريين *S. habrochaites*، و *S. pennellii*. وتبين أن العوامل الوراثية المسئولة عن المقاومة فى *S. pennellii* تُحمل على ما لا يقل عن خمسة كروموسومات، لكن الجزء الأكبر منها يقع — غالبًا — على كروموسوم واحد (Heinz & Zalom ١٩٩٥).

وقد أمكن التعرف على أربع QTLs تتحكم فى المقاومة للذبابة البيضاء فى السلالة LA1777 من *S. habrochaites*، تقع على الكروموسومات ٩، و١٠، و ١١ (Momotaz وآخرون ٢٠١٠).

ويبين جدول (٦–١) نتائج تقييم ٣٥ سلالة تمثل ٩ أنواع من الطماطم لمقاومة الذبابة البيضاء، من حيث قدرة الحشرة البالغة والأفراد غير البالغة على البقاء ومعدل وضع البيض على كل منها، وعلاقة ذلك بكثافة الشعيرات الغدية من الطرازين IV، و V فى كل منها. كما يبين جدول (٦–٢) كثافة تواجد حشرة الذبابة البيضاء البالغة وكثافة البيض بكل سنتيمتر مربع من سطح الأوراق لستٍ وعشرين من السلالات التى تمثل إثنى عشر نوعًا، وذلك بعد ٨–٩، و٢٢–٢٣، و ٣٦–٣٧ يومًا من العدوى بالذبابة.

جدول (٦-١): دلائل المقاومة للذبابة البيضاء وكثافة الشعيرات الغدية من طرازى IV، و V فى سلالات الطماطم المقيمة (عن Firdaus وآخرين ٢٠١٢).

كثافة الشعيرات الغدية /سم٢		دلائل المقاومة للذبابة			السلالة
طراز V	طراز IV	بقاء الأفراد غير البالغة	معدل وضع البيض	بقاء الحشرة البالغة	
0	30	0.0 a	0.1 a	0.0 a	*S. galapagense* PR195004/PY-8027
40	0 [a]	0.9 hi	6.9 hij	0.98 efg	*S. galapagense* PR195004/PY-8028
19	0 [a]	0.9 ghi	9.7 klm	0.97 efg	*S. galapagense* PR195004/PY-8029
20	0 [b]	0.8 fghi	5.7 gh	0.96 ef	*S. galapagense* PR195004/PY-8030
27	0 [a]	0.8 fghi	5.6 gh	0.97 ef	*S. galapagense* PR195004/PY-8031
17	0	0.9 hi	10.7 lm	1.0 g	*S. cheesmaniae* LA1448
35	0	0.9 ghi	9.5 klm	0.98 efg	*S. arcanum* CGN15531
34	0	0.9 ghi	9.4 klm	0.99 fg	*S. arcanum* CGN14356
2	0	0.8 ghi	3.8 ef	0.97 efg	*S. arcanum* CGN15801
45	0	0.3 b	5.2 fgh	0.99 fg	*S. arcanum* CGN115392
25	0	0.9 ghi	4.0 fg	0.97 efg	*S. arcanum* CGN15799
56	0	0.9 ghi	10.1 klm	0.99 fg	*S. cornelionulleri* CGN 14357
7	7	0.5 cde	0.8 abc	0.97 bc	*S. habrochaites* f. *glabratum* CGN15792
13	3	0.7 cde	1.8 cd	0.72 b	*S. habrochaites* f. *glabrotum* CGN15879
0	29	0.4 cd	0.3 ab	0.72 b	*S. habrochaites* f. *glabratum* P1134417
0	36	0.0 a	0.2 a	0.0 a	*S. habrochaites* f. *glabratum* P1134418
10	21	0.6 cd	1.9 cd	0.82 c	*S. habrochaites* f. *glabratum* PR1921237
11	5	0.0 a	0.3 ab	0.78 bc	*S. habrochaites* LA1718
0	8	0.6 cdef	4.3 ef	0.98 efg	*S. habrochaites* LA4137
0	14	0.4 bc	1.2 bc	0.89 d	*S. habrachaites* LA1777
30	0	0.9 fghi	6.3 hij	1.0 g	*S. lycopersicum* Moneymaker
24	0	0.6 cde	5.9 ghi	1.0 g	*S. lycopersicum* PR191117
43	0	0.9 hi	5.1 fgh	0.97 efg	*S. neorickii* CGN15816
31	0	0.7 defg	5.2 fgh	0.98 efg	*S. neroickii* LA2072

يتبع

تابع: جدول (٦-١)

السلالة	دلائل المقاومة للذبابة			كثافة الشعيرات الغدية /سم٢	
	بقاء الحشرة البالغة	معدل وضع البيض	بقاء الأفراد غير البالغة	طراز IV	طراز V
S. neorickii LA2133	0.83 c	2.4 de	0.7 cdef	25	0
S. peruvianum CGN17052	0.94 e	3.6 ef	0.9 ghi	0	16
S. peruvianum CGN17046	1.0 g	10.7 lm	1.0 i	0	17
S. peruvianum P1126928/PY-8037	0.99 fg	8.1 jk	0.9 ghi	0	44
S. peruvianum P1126928/PY-8038	0.99 fg	11.4 m	0.9 hi	0	51
S. pimpinellifolium PR191059	0.98 efg	10.9 lm	0.9 hi	0	28
S. pimpinellifolium LA1261	0.98 efg	8.6 jkl	0.9 ghi	0	32
S. pimpinellifolium LA1584/PY-8040	0.71 b	0.6 ab	0.7 efgh	21	2
S. pimpinellifolium LA1584/PY-8039	0.97 efg	6.7 hij	0.9 ghi	0 [b]	26
S. pimpinellifolium CGN15912	0.97 efg	7.6 hij	0.6 cd	0	21
S. pimpinellifolium CGN15808	0.99 fg	7.8 ijk	0.9 hi	0	20

المتوسطات التى تشترك معًا فى حرف أبجدى واحد — أو أكثر — لا تختلف عن بعضها جوهريًا عند مستوى احتمال ٠,٠٥ تبعًا لاختبار دنكن.

(a) لم توجد الشعيرات الغدية من طراز IV على نصل الورقة، ولكنها وُجدت على الساق وأعناق الأوراق.

(b) وُجدت أعداد قليلة من الشعيرات الغدية من طراز IV على سطح الورقة.

جدول (٦–٢): كثافة تواجد حشرة الذبابة البيضاء البالغة وكثافة البيض بكل سم^2 من سطح الأوراق بسلالات الطماطم المقيمة تحت أقفاص مشتركة لكل السلالات Free-choice condition (عن Firdaus وآخرين ٢٠١٢).

السلالة	وقت الملاحظة أ					
	كثافة الحشرة البالغة			كثافة البيض		
	١	٢	٣	١	٢	٣
S. galapagense PR195004/PY-8027	0.0 (a) [a]	0.1 (a) [a]	0.0 (a) [a]	0.0 (a) [a]	0.0 (a) [a]	0.5 (a) [a]
S. galapagense PR195004/PY-8030	0.5 (e) [b]	0.5 (cde) [b]	0.3 (def) [a]	4.4 (d) [a]	8.1 (d) [ab]	8.4 (ed) [b]
S. cheesmaniae CGN15916	2.1 (jk) [a]	2.4 (k) [a]	1.4 (0) [a]	69.3 (m) [b]	52.1 (k) [a]	65.2 (i) [ab]
S. cheesmaniae CGN24039	0.8 (g) [a]	1.2 (ij) [a]	0.9 (mn) [a]	37.8 (j) [a]	79.7 (l) [b]	55.7 (j) [ab]
S. cheesmaniae CGN17086	2.2 (k) [b]	1.2 (j) [a]	0.9 (mn) [a]	60.4 (lm) [c]	14.5 (fg) [b]	9.1 (d) [a]
S. arcanum CGN14355	1.8 (j) [b]	0.3 (b) [a]	0.2 (cd) [a]	45.5 (jk) [a]	62.1 (k) [a]	37.7 (gh) [a]
S. arcanum CGN15877	0.9 (g) [b]	0.6 (ef) [b]	0.5 (ghi) [a]	9.5 (ef) [a]	12.8 (ef) [ab]	13.1 (e) [b]
S. corneliomulleri CGN15803	1.3 (hi) [c]	0.9 (gh) [b]	0.7 (jkl) [a]	26.3 (i) [a]	23.8 (i) [a]	21.6 (f) [a]
S. corneliomulleri CGN14357	0.5 (e) [a]	0.1 (a) [b]	0.1 (b) [b]	10.2 (ef) [a]	20.3 (hi) [b]	22.1 (f) [b]
S. corneliomulleri CGN14358	1.0 (g) [b]	0.5 (cde) [a]	0.5 (hij) [a]	5.4 (d) [a]	10.9 (e) [a]	9.0 (d) [a]
S. habrochaites f. glabratum CGN24035	0.4 (cd) [a]	0.9 (ghi) [b]	0.8 (lm) [b]	5.1 (d) [a]	6.7 (d) [ab]	10.4 (de) [b]
S. habrochaites f. glabratum PR1921237	0.2 (b) [a]	0.2 (a) [a]	0.2 (c) [a]	1.3 (b) [a]	2.9 (b) [a]	30.4 (g) [b]
S. habrochaites CGN15391	1.4 (i) [a]	3.5 (l) [c]	2.3 (p) [b]	18.8 (b) [a]	62.2 (k) [b]	62.2 (i) [b]
S. habrochaites LA1777	0.4 (de) [a]	0.4 (bcd) [a]	0.4 (fgh) [a]	3.0 (c) [a]	34.8 (j) [b]	41.6 (h) [c]
S. habrochaites LA1033	0.1 (b) [a]	0.8 (fg) [b]	0.8 (klm) [b]	2.3 (c) [a]	58.5 (k) [b]	54.0 (i) [b]
S. lycopersicoides CGN23973	0.3 (c) [a]	1.2 (j) [b]	1.1 (no) [b]	28.1 (i) [a]	35.8 (j) [a]	37.7 (gh) [a]
S. lycopersicum PR191117 (control)	1.5 (i) [b]	0.9 (ghij) [a]	0.7 (jkl) [a]	11.3 (f) [a]	39.6 (j) [b]	42.4 (h) [b]
S. lycopersicum EWS124294	2.1 (jk) [b]	0.6 (ef) [a]	0.6 (ijk) [a]	2.6 (c) [a]	40.2 (j) [b]	36.7 (gh) [b]
S. lycopersicum EWS149444	0.5 (de) [a]	0.8 (gh) [b]	0.8 (lm) [b]	4.4 (d) [a]	4.7 (c) [a]	6.6 (bc) [a]
S. neorickii CGN15816	0.3 (c) [a]	0.5 (cde) [c]	0.4 (efg) [b]	10.2 (ed) [b]	4.6 (c) [a]	5.4 (b) [a]
S. neorickii CGN15815	0.7 (f) [b]	0.4 (hc) [a]	0.3 (de) [a]	14.6 (g) [b]	4.9 (c) [a]	6.2 (bc) [a]
S. pennelli CGN23952	3.3 (l)					
S. peruvianum CGN17052	1.2 (h) [a]	0.6 (de) [a]	0.5 (ghij) [a]	4.3 (d) [a]	16.8 (gh) [b]	19.1 (f) [b]
S. peruvianum CGN17047	2.0 (jk) [b]	0.9 (ghi) [a]	0.8 (klm) [a]	55.0 (kl) [b]	33.0 (j) [a]	42.2 (h) [ab]
S. pimpinellifolium CGN14401	0.5 (e) [a]	1.2 (j) [b]	1.2 (o) [b]	8.1 (e) [a]	37.8 (j) [b]	35.8 (gh) [b]
S. pimpinellifolium PR191059	0.7 (f) [a]	1.1(hij) [b]	0.8 (lm) [ab]	10.9 (f) [a]	12.4 (ef) [a]	13.6 (e) [a]

المتوسطات التى تشترك معًا فى حرف أبجدى واحد – أو أكثر — فى الأقواس لا تختلف عن بعضها جوهريًا تبعًا لاختبار دنكن، وفى المعقفات لا تختلف عن بعضها جوهريًا تبعًا لاختبار Fisher، وذلك عند مستوى جوهرية ٠,٠٥.

أ– وقت الملاحظة: (١): ٨–٩ أيام بعد العدوى؛ (٢): ٢٢–٢٣ يوم بعد العدوى؛ (٣): ٣٦–٣٧ يوم بعد العدوى.

وبدراسة المقاومة للذبابة البيضاء فى النوع البرى *S. galapagense* وجدت QTLs لبقاء الحشرة من عدمه (survival) تتفق مع مواصفات الشعيرات الغدية من طراز IV من حيث التواجد، والكثافة، وفترة حياة الغدة، وحجم الغدة. وأمكن التعرف على QTL (هى: Wf-1) لبقاء الحشرة وصفات الشعيرات الغدية على الكروموسوم ٢، أُرْجِعَ إليها ٥٤,١٪ من التباينات فى بقاء الحشرة البالغة، و ٨١,٥٪ لتواجد الشعيرات الغدية من الطراز IV. ووُجدت QTL أخرى أقل أهمية (هى: Wf-2) لبقاء الحشرة البالغة وصفات الشعيرات الغدية على الكروموسوم ٩. ويستفاد مما تقدم أن مقاومة *S. galapagense* للذبابة البيضاء تبدو بسيطة نسبيًا، مقارنة بالمقاومة للذبابة البيضاء التى أمكن التعرف عليها فى مصادر أخرى (Firdaus وآخرون ٢٠١٣).

إن المقاومة للذبابة البيضاء *B. tabaci* تتوفر فى عديد من سلالات النوع البرى *S. galapagense*، ومنها السلالة LA1401. وتوجد علاقة بين المقاومة للحشرة ووجود الطراز IV من الشعيرات الغدية على سطح الأوراق. وعندما أُجرى تلقيح بين الطماطم كام وتلك السلالة تبين أن كفاءة توريث كثافة الطراز IV من الشعيرات الغدية كانت عالية على كل من النطاقين العريض والضيق؛ بما يدل على أن وراثة تلك الصفة ليست معقدة. كذلك وُجد أن المقاومة للذبابة البيضاء كانت مُصاحَبة بكثافة عالية لهذا الطراز من الشعيرات الغدية. وتبين أن نباتات الجيل الثانى للتلقيح العكسى (*S. galapagense* × *S. lycopersicum*) المنتخبة لأعلى كثافة من طراز IV للشعيرات الغدية كانت مقاومتها للذبابة مماثلة لمقاومة الأب البرى (Andrade وآخرون ٢٠١٧).

ذبابة البيوت المحمية البيضاء *Trialeurodes vaporariorum*

اكتشف Ponti وآخرون (١٩٨٣) المقاومة لذبابة البيوت المحمية البيضاء *Trialeurodes vaporariorum* (وهى ليست ناقلة لفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم) فى النوعين البريين *S. habrochaites*، و *S. pennellii*، بينما لم يعثروا على المقاومة للحشرة فى أى من أصناف الطماطم التجارية المختبرة. كما ذُكِرَ (عن Ponti & Steenhius ١٩٨٤، و Van Gelder & De Ponti ١٩٨٧) أن النوعين *S. pennellii*، و *S. habrochaites* مقاومان لكل من نوعى الذبابة *T. vaporariourm*، و *B. tabaci*.

وتبين من اختبارات Lobo وآخرين (١٩٨٧) وجود درجة عالية من المقاومة لذبابة البيوت المحمية البيضاء فى أربع من سلالات النوع *S. habrochaites* هى: LA 1252، و AL 1255،و LA 1362، و PI 127826. وفى دراسة أخرى (Lobo وآخرون ١٩٨٧ أ).. زادت درجة المقاومة فى سلالة من النوع *S. pennellii* (من بين ٢٩ سلالة تضمنها الاختبار) عن مقاومة صنف المقارنة Licato؛ وكان من بينها ست سلالات لم تتكاثر عليها الذبابة مطلقًا؛ وهى: LA716، و LA1299، و LA1302، و LA1340، و LA1515، و LA1735.

وقد درس Plage (١٩٧٥) وراثة المقاومة للذبابة البيضاء *T. vaporariorum* فى النوع *S. pennellii*، ووجد أن الجيل الأول كان وسطًا فى مقاومته، وأن كفاءة توريث المقاومة — فى المعنى العام — كانت ٧٥٪.

وفى تلقيحات بين الطماطم والنوع *S. pennellii* .. وجد Lemke & Mutschler (١٩٨٤) أن صفة وجود الطراز IV من الشعيرات الغدية يتحكم فيها زوجان من الجينات غير المرتبطة، وأن كفاءة توريث هذه الصفة — فى المعنى العام — عالية.

كذلك وُجدت مقاومة لذبابة البيوت المحمية البيضاء تعتمد على زغبية الأوراق فى سلالات من كل من *S. habrochaites*، و *S. pimpinellifolium*، و *S. chilense*، و *S. pennellii* (Hogenboom وآخرون ١٩٧٤).

وعندما قيم عدد من سلالات الطماطم والنوع البرى *S. habrochaites* من الطراز ذات الأوراق الملساء (glabratum) لمقاومة ذبابة البيوت المحمية البيضاء *T. vaporariorum* وجد أن النوع البرى المذكور كان مقاومًا للذبابة، وتمثل ذلك فى انخفاض أعداد الحشرة البالغة التى استمرت حية عليه، فضلاً عن انخفاض معدل وضع البيض، وكذلك بقاء الأطوار السابقة لطور الحشرة البالغة عليه (Bas وآخرون ١٩٩٢).

وقد دُرست وراثة الشعيرات الغدية والمقاومة لذبابة البيوت المحمية البيضاء بالنوع البرى *S. habrochaites* (الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum) فى تهجين مع صنف

الطماطم Moneymaker؛ حيث أمكن التعرف على اثنتان من QTLs تؤثران فى معدل وضع الحشرة لبيضها، هما: Tv-1 على الكروموسوم ١، و Tv-2 على الكروموسوم ١٢. كما أمكن التعرف على اثنتان من الـ QTLs تؤثران فى كثافة الشعيرات الغدية من الطراز IV (هما: TriIV-1، و TriIV-2)، و QTL ثالثة تؤثر فى كثافة الشعيرات الغدية من الطراز VI (هى: TriVI-1) على الكروموسومات ٥، و٩، و١، على التوالى. ولا تؤيد تلك النتائج فرضية أن كثافة الشعيرات الغدية من الطراز IV تلعب دورًا فى المقاومة للذبابة البيضاء (Maliepaard وآخرون ١٩٩٥).

طرق التقييم للمقاومة

كان التقييم لمقاومة ذبابة البيوت المحمية البيضاء أفضل وأدق عندما أجرى على النباتات البالغة، وهى بعمر ٤ شهور. ففى هذا العمر كانت قياسات بقاء أفراد الحشرة البالغة، ومعدل وضع البيض، وبقاء الأطوار السابقة للطور البالغ أقل ما يمكن فى الطراز ذات الأوراق الملساء *glabraturm* من النوع البرى *S. habrochaites*، وكانت وسطًا فى الطراز كثيف الشعيرات من نفس النوع البرى، والأعلى فى الطماطم (Bas وآخرون ١٩٩٢).

طبيعة المقاومة

ترجع مقاومة النوع *S. habrochaites* لذبابة البيوت المحمية البيضاء إلى عدم ملاءمة النباتات لوضع البيض عليها ابتداء، وإلى موت اليرقات التى تتغذى على النباتات. أما النوع *S. pennellii*.. فإن نباتاته تكون مغطاة بشعيرات غدية لزجة، تعمل كمصايد للذبابة البيضاء التى تلتصق بها، ولا يمكنها وضع البيض إلا بأعداد قليلة جدًا. ومن الطبيعى أن صفة الشعيرات الغدية اللزجة ليست مرغوبة فى أصناف الطماطم التجارية (Anon. ١٩٨٠). وتُشير دراسات Lobo وآخرين (١٩٨٧ أ) إلى وجود علاقة مؤكدة بين كثافة الشعيرات من الطراز الرابع (IV) على السطح السفلى للوريقات، وبين المقاومة معبرًا عنها بمعدلات موت الحشرة mortality rate.

إن مقاومة النوع *S. pennellii* لذبابة البيوت المحمية البيضاء مردها إلى أمرين، هما: كثافة الشعيرات بالسطح السفلى للأوراق، وطراز الشعيرات. تسبب تواجد الشعيرات بكثافة تزيد عن ٢٤ شعيرة/مم^2 فى مكافحة عالية، وتسبب تواجد إفرازات غدية لزجة — بالإضافة إلى الشعيرات — فى مناعة ضد الحشرة. وقد تحكم فى كلتا الصفتين (كثافة الشعيرات وطرازها) عوامل وراثية ذات تأثيرات مضيفة وسيادية (Georgiev & Sotirova ١٩٨٢).

وعلى ضوء ما هو معلوم من أن المقاومة العالية للحشرات فى النوع *S. habrochaites* مردها إلى ارتفاع محتوى النموات الخضرية لنباتات هذا النوع فى مركب ألفاتوماتين alpha tomatine، الذى يعد — أيضًا — سامًّا للإنسان.. قام Van Gelder & De Ponti (١٩٨٧) بدراسة محتوى الثمار الناضجة لسلالات التربية المقاومة للذبابة البيضاء من مادة الألفاتوماتين، مقارنة بمحتوى ثمار الصنف التجارى أول روند Allround، والطراز ذات الأوراق الملساء من النوع البرى *S. habrochaites*، ووجدا فارقًا هائلاً بين الطماطم والنوع البرى. فبينما تساوت ثمار سلالات التربية والصنف التجارى فى محتواها من الألفاتوماتين — الذى لم يتعد ٥ مجم/كجم من الثمار الطازجة — فإن محتوى الثمار الناضجة الطازجة للنوع البرى بلغ ٣٣٩٠ مجم/كجم؛ ويدل ذلك على أن التربية للمقاومة للذبابة البيضاء لا يترتب عليها أية زيادة فى محتوى الثمار الناضجة من المركبات السامة للإنسان.

وأظهرت تلقيحات نوعية بين السلالتين: LA1735، و LA716 من *S. pennellii* وسلالة التربية ICR13 (كأم) قدرًا كبيرًا من المقاومة لذبابة البيوت المحمية البيضاء، وكان التهجين النوعى الأول (مع LA 1735) الأكثر سُمية وطردًا للحشرات البالغة، والتهجين الثانى (مع LA 716) على درجة عالية من التضادية الحيوية للحوريات والأفراد البالغة (antixenosis)، وكانت أعداد البيض واليرقات وجيل الحشرة البالغة الثانى الأقل على نباتاته. وترجع تلك التأثيرات إلى إفرازات الشعيرات الغدية فى أوراق

السلالتين البريتين، وربما إلى وجود آلية إضافية فى السلالة LA1735 (Erb وآخرون ١٩٩٤).

ولقد دُرست طبيعة المقاومة لذبابة البيوت المحمية البيضاء فى نباتات فردية منتخبة من كل من:

- السلالات LA 1340، وLA 1674، وLA 2560 من *S. pennellii*.
- السلالات LA 386، و LA 1353، و LA 1777، و PI 127826، و PI 127827 من الطراز الممثل للنوع typicum من النوع *S. habrochaites*.
- السلالة PI 126449 من الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum من النوع *S. habrochaites*.

حيث عُرِّضت النباتات للذبابة فى غير اختيار لها (no-choice test)، ووُجد انخفاض كبير فى استقرار الحشرة البالغة على وريقات تلك السلالات البرية، ووضعت بيضًا يقل بمقدار ٧٥٪–١٠٠٪، مقارنة بما حدث فى الطماطم المنزرعة. وتراوحت معدلات موت الحشرة البالغة بين ٧٧٪، و١٠٠٪ على النباتات البرية، بينما كانت ١٪ فقط على نباتات الطماطم المنزرعة. وكانت معظم الحشرات البالغة الميتة محتجزة فى إفرازات الشعيرات الغدية. كما أحدثت تلك الإفرازات نفس التأثير عندما نُقلت إلى أوراق نباتات قابلة للإصابة (Muigai وآخرون ٢٠٠٢).

إن الذبابة البيضاء *B. tabaci* (طراز B) لا تضع بيضها على أوراق نباتات السلالة LA716 من *S. pennellii*، وهى التى لا تحتوى على أى acyl sugars. وباختبار عدد من السلالات الأخرى البرية والأصناف المزروعة التى تتفاوت فى محتواها من الـ acyl sugars لم يمكن التوصل إلى أى علاقة تربط بين المقاومة للذبابة البيضاء ومحتوى الأوراق من الـ acyl sugars؛ خاصة عندما كان المحتوى يقل عن ٣٧,٨ ميكروجرام/سم^{٢}. كذلك أظهرت الذبابة ميلاً أقل للتغذية ووضع البيض والتكاثر على أصناف الطماطم التى تحمل

الجين Mi المسئول عن المقاومة لكل من نيماتودا تعقد الجذور وحشرة من البطاطس *M. euphorbiae* عن ميلها للتغذية على الأصناف التى لا تحمل هذا الجين. ويعنى ذلك وجود مستوى من عدم تفضيل للتغذية antixenosis، ومن التضادية الحيوية antibiosis فى النباتات التى تحمل الجين Mi، وأن هذا الجين — أو جين آخر شديد الارتباط به — ربما يلعب دورًا فى المقاومة الجزئية للذبابة البيضاء، وهى مقاومة لا ترتبط بوجود شعيرات غُدية أو إفرازاتها؛ وبما يعنى وجود تشابه بين آليات المقاومة لكل من الذبابة البيضاء والمن والنيماتودا فى أصناف الطماطم التجارية (Nombela وآخرون ٢٠٠٠).

هذا.. وتُفرز أوراق الأنواع البرية من الطماطم — مثل *S. pennellii* — عديدًا — من المركبات المتطايرة المنفرة للذبابة البيضاء *B. tabaci*، والتى أهمها السيسكيوتربينات sesquiterpens: الـ zingiberene والـ curcumene؛ والمونوتيربينات monoterpenes: الـ p-cymene، والـ ∝-terpinene، والـ ∝-phellandrene (Bleeker وآخرون ٢٠٠٩).

وتُعد التضادية الحيوية التى تؤدى إلى تضاؤل بقاء الحشرات البالغة من الذبابة البيضاء على النباتات أهم مكونات المقاومة للذبابة فى الطماطم، ولكن مكونات أخرى قد تلعب أدوارًا إضافية فى المقاومة. ففى بعض السلالات البرية حدثت تغيرات فى مستوى المقاومة مع الوقت. وكانت أفضل مقاومة للذبابة البيضاء فى السلالة PRI95004/PY-8027 من *S. galapagense*، وهو نوع قريب الصلة من الطماطم ويسهل تهجينهما معًا. ولقد وجدت علاقة بين كل من عدم تفضيل الذبابة للتغذية non-preference والمقاومة، وبين تواجد الشعيرات الغدية من النوع الرابع IV. إلاّ إنه قد توجد آليات أخرى للمقاومة نظرًا لأن بعض السلالات التى لا توجد بها شعيرات غُدية من النوع الرابع أظهرت كثافة منخفضة لحوريات الذبابة. ولقد أمكن إجراء التقييم للمقاومة بكفاءة باستعمال اختبار الأقراص الورقية leaf disc test، الذى ارتبطت نتائجه بنتائج اختبار التقييم تحت الأقفاص المغطاة cages (عن Firadus وآخرين ٢٠١٢).

التربية للمقاومة

تمكن Plage (١٩٧٥) من نقل صفة المقاومة لحشرة ذبابة البيوت المحمية البيضاء من النوع *S. pennellii* إلى الطماطم، وانتخاب نباتات شبيهة بالطماطم، وذات ثمار صغيرة حمراء، وعلى درجة متوسطة من المقاومة للحشرة بعد تلقيح رجعى واحد للطماطم، استُخدِم فيه نباتات الجيل الثانى المقاومة.

وقد تمكن De Ponti ومعاونوه (١٩٧٥) من نقل صفة المقاومة لذبابة البيوت المحمية البيضاء إلى عدد من سلالات التربية المتقدمة.

صانعات الأنفاق

مصادر المقاومة ووراثتها

اختبر Webb وآخرون (١٩٧١) عددًا من أصناف وسلالات الطماطم والأنواع البرية القريبة منها لمقاومة صانعات الأنفاق الملتفة بالأوراق serpentine leaf miners من النوع *Liriomyza munda* (= *L. trifolii*)، وتوصلوا إلى النتائج التالية:

١- كان الصنف VF145-B - 7879 غير مفضل لتغذية الحشرة تحت ظروف الحقل.

٢- كانت بعض سلالات النوع *S. lycopersicum* غير مفضلة لتغذية الحشرة البالغة، أو ضارة بنمو وتطور اليرقات، أو لها التأثيران معًا.

٣- كانت جميع السلالات المختبرة من النوع *S. habrochaites* وطرازه ذات الأوراق الملساء منيعة تمامًا ضد الحشرة فى كل من اختبارى الصوبة والحقل.

٤- أظهرت السلالات المختبرة من النوع *S. pimpinellifolium* مستوى مرتفعًا من التضادية الحيوية antibiosis فى اختبارات الصوبة، إلا أن النتائج لم تكن مشجعة تحت ظروف الحقل.

٥-كانت جميع السلالات المختبرة من النوعين *S. peruvianum*، و *S. corneliomulleri* قابلة للإصابة.

وفى دراسة أخرى.. وجد Laterrot وآخرون (١٩٨٧) مناعة ضد صانعات الأنفاق الملتفة بالأوراق (*L. trifolii*) فى السلالة LA1401 من النوع *S. cheesmaniae*، ومستويات متوسطة من المقاومة فى كل من طفرة الطماطم الكثيفة الشعيرات Ln^G بالصنف فلورادید Floradade، والسلالة Clayberg من *S. pennellii*، والسلالات PI 126449، و PI 134417، و PI 247087، و PI 129157 (line H2) من الطراز ذات الأوراق الملساء من *S. habrochaites*، والسلالة B من الطراز كثيف الشعيرات من نفس النوع البرى.

كما وُجد مستوى عالٍ من المقاومة لصانعة أنفاق الخضر *Liriomyza sativae* فى السلالة PI 126445، و PI 127826، و PI 126449 من *S. habrochaites* تمثَّل فى انخفاض عدد أنفاق الحشرة، كما كانت السلالتان PI 129230، و PI 140403 من الطماطم متوسطتا المقاومة (Schuster وآخرون ١٩٧٩).

وفى دراسة أخرى.. وُجد أعلى مستوى من المقاومة لصانعة الأنفاق الملتفة serpentime بالأوراق *L. trifolii* فى صنف الطماطم VF 7718، وذلك من بين سبعة أصناف تم تقييمها (Bethke وآخرون ١٩٨٧).

وكما أن مقاومة السلالة LA 716 من النوع البرى *S. pennellii* لمن البطاطس *M. euphorbiae* ترجع إلى خليط لزج من الـ acylsugars يُفرَز من الطراز IV للشعيرات الغدية، فإن تلك الإفرازات تعيق — كذلك — صانعة الأنفاق الملتفة *L. trifolii* عن التغذية ووضع البيض (Hawthorne وآخرون ١٩٩٢).

ووُجد أن مقاومة النوع *S. pennellii* لصانعات الأنفاق *L. trifolii* انخفضت بعد غسيل نمواته الخضرية بالإيثانول، كما أن معاملة أوراق الطماطم بالإفرازات النقية للشعيرات الغدية من الطراز IV خفَّضت جوهريًّا من وضع الحشرة لبيضها بنسبة

٦١٪-٩٩٪. وقد كانت تلك الإفرازات فعّالة بتركيز منخفض وصل إلى ١٠٪ من تركيزه الطبيعى فى النوع البرى (Hawthorne وآخرون ١٩٩٢ أ).

وتتوفر المقاومة لصانعة الأنفاق الملتفة *L. trifolii* – كذلك – فى النوع البرى *S. cheesmaniae* (Jouy وآخرون ١٩٩٢).

كذلك كانت السلالات الأكثر كثافة فى الشعيرات الغدية من *S. pimpinellifolium* (خاصة LA1663) أقل إصابة بصانعة الأنفاق *Lyriomyza* spp. عن غيرها (Eigenbrode وآخرون ١٩٩٣).

ولقد وُجد أن مقاومة السلالة LA1401 من *S. cheesmaniae* لصانعة الأنفاق الملتفة *L. trifolii* صفة كمية ذات سيادة غير تامة (Bordat وآخرون ١٩٩٥).

وتتوفر صفة المقاومة لصانعة الأنفاق الملتفة *L. trifolii* فى السلالة G1561 من الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum من النوع البرى *S. habrochaites*، وبالدراسة.. وجدت واسمتا RAPD للمقاومة على الكروموسوم ٢. وتبين – كذلك – أن هذا الكروموسوم يحمل QTLs لعدد العذارى، وعدد أنفاق الحشرة، والضرر الحشرى. وتبين أن QTL رئيسية واحدة – على الأقل – ضرورية للمقاومة، وهى تُحمل على الكروموسوم رقم ٢ بالقرب من الواسمة TG451 (Moreira وآخرون ١٩٩٩).

ولقد أظهر صنف الطماطم Husk Cherry Red أقل درجة من الإصابة بفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم، بالإضافة إلى أقل درجة من أضرار صانعة الأنفاق *Liriomyza* sp.، وكذلك أقل درجة من تقدم أضرار تحلل الأوراق بفعل تغذية التربس (McGovem وآخرون ٢٠١٦).

طبيعة المقاومة

وُجد أن مقاومة النوع البرى لصانعة الأنفاق الملتفة *L. trifolii* مردها إلى ما تفرزه شعيراته الغدية من الـ sucrose esters ذات التركيب العام: -(2,3,4-tri-O-acyl)-a-

D-glucopyranosyl)-(3-O-acyl)-b-D-fructofuranoside، وفيها مجموعات الـ acyl لأحماض دهنية من C2 إلى C24:1 (Jouy وآخرون ١٩٩٢).

التربية للمقاومة

أمكن إنتاج سلالات من الطماطم مقاومة لصانعة الأنفاق الملتفة *L. trifolii*، وذلك بتهجين الطماطم مع السلالة المقاومة LA1401 من *S. cheesmaniae*، ثم التهجين الرجعى الذى يعقبه تلقيح ذاتى؛ نظرًا لكون الصفة كمية. وقد وُجد أن السلالات المنتجة كانت — كذلك — مقاومة لكل من فطرى الـ *Fusarium* والـ *Stemphylium* (Laterrot وآخرون ١٩٩٥).

الدودة الدبوسية، ودودة أمريكا الجنوبية الدبوسية (دورة التوتاأبسلوتا)، وفراشة درنات البطاطس

مصادر ووراثة المقاومة

وُجد مستوى عالٍ من المقاومة للدودة الدبوسية *Keiferia lycopersicella* فى السلالات PI 126445، و PI 127826، و PI 126449 من *S. habrochaites* تمثل فى انخفاض ضرر يرقات الحشرة، كما كانت السلالتان PI 129230، و PI 140403 من الطماطم متوسطتا المقاومة (Schuster وآخرون ١٩٧٩).

كما وجدت مستويات عالية من المقاومة لدودة أمريكا الجنوبية الدبوسية *Scrobipalpuloides absoluta* فى كل من: السلالتين PI 127826، و PI 127827 من *S. habrochaites* (الطراز كثيف الشعيرات typicum)، والسلالة PI 134418 من *S. habrochaites* (الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum)، والسلالة LA 716 من *S. pennellii* (Franca وآخرون ١٩٨٩).

كذلك أظهرت نباتات السلالة LA1777 من الطراز الممثل للنوع typicum من النوع البرى *S. habrochaites* مقاومة لصانعة الأنفاق *Tuta absoluta*، تمثلت فى

زيادة طول مرحلة اليرقة، وارتفاع فى معدلات موتها، وانخفاض فى عدد الأنفاق الكبيرة/ ورقة، مع زيادة فى عدد الأنفاق الصغيرة/ ورقة، وانخفاض فى عدد الأنفاق الكلى/ ورقة (فى بعض النباتات)، وذلك مقارنة بما حدث فى الطماطم (Ecole وآخرون ١٩٩٩).

وتُعد السلالة LA1777 مقاومة لحشرة فراشة درنات البطاطس *Phthorimaea operculella* (Gurr & McGrath ٢٠٠١).

ولقد وُجدت درجة عالية من المقاومة لفراشة درنات البطاطس *P. operculella* فى السلالات: LA 1927، و PI 127827، و PI 134418، و PI 134428 من *S. habrochaites*، وارتبطت المقاومة فى تلك السلالات — وغيرها — بمدى كثافة تواجد الشعيرات الغدية من الطرازين IV، و VI، وليس الطراز V. وأدى التخلص من إفرازات تلك الشعيرات بالمعاملة بمحلول الإيثانول إلى نقصان حالات موت الحشرة على السلالات البرية التى كانت مقاومة، إلاّ أن معاملة الإيثانول لم تكن مؤثرة فى حالات السلالات التى لم تكن مقاومة أصلاً (Gurr & McGrath ٢٠٠٢).

طبيعة المقاومة

تبين لدى مقارنة وضع البيض وتغذية يرقات دودة أمريكا الجنوبية الدبوسية التى تصيب الطماطم *S. absoluta* فى عدد من سلالات الطماطم التى تتباين فى محتوى نمواتها الخضرية من الـ 2-tridecanone.. تبين وجود علاقة سلبية بين ذلك المحتوى وشدة الإصابة الحشرية متمثلة فى الأضرار بالأوراق والنموات الخضرية بصورة عامة، ونسبة الوريقات التى تهاجمها الحشرة (Maluf وآخرون ١٩٩٧).

وفى دراسة أخرى.. أظهرت سلالات الطماطم ذات المحتوى العالى من الـ 2-tridecanone — والتى نتجت من تلقيح نوعى بين الطماطم والنوع البرى *S. habrochaites* — أضرارًا قليلة للإصابة بالدودة الدبوسية الأمريكية الجنوبية *Tuta*

absoluta، بآلية تضمنت عدم تفضيل الحشرة لوضع البيض عليها أو التغذية عليها (Labory وآخرون ١٩٩٩).

وتتميز نباتات السلالة LA 1777 وهى من الطراز المطابق للنوع typicum من النوع البرى *S. habrochaites* بمقاومتها لدودة أمريكا الجنوبية الدبوسية *Tuta absoluta*؛ الأمر الذى انعكس فى وجود عدد أقل من الأنفاق الكبيرة/ورقة، وزيادة طول فترة مرحلة اليرقة، وزيادة موت اليرقات، وصغر حجم الأنفاق. وبدا أن أكثر المركبات علاقة بالمقاومة كانت الـ sesquiterpenes التالية:

2,5,5-trimethyl-1,3,6-heptatriane

(+) camphene

Farnesene

Santalol

∝-bergamotene

β-sinesal

farnesol

(Ecole وآخرون ٢٠٠٠).

وكما أسلفنا — فإن السلالة PI. 134417 من *S. habrochaites* (طراز glabratum) تحمل مقاومة لدودة أمريكا الجنوبية الدبوسية *T. absoluta*، كما أنها تُنتج تركيزًا من الـ 2-tridecanone أعلى جوهريًّا عما تُنتجه الطماطم القابلة للإصابة Uco Plata، وذلك من الشعيرات الغدية من الطراز VI؛ إلا أن تواجد هذا المركب فى نباتات النوع البرى لم يُفسر سوى جزء يسير من المقاومة (R^2: ٨,١٧٪)، كما لم يُلاحظ وجود اختلافات جوهرية فى كثافة تلك الشعيرات الغدية من الطراز VI بين الطماطم والسلالة البرية؛ فكانت تلك الصفة مستقلة عن كلٍّ من مستوى الـ 2-tridecanone والإصابة بدودة أمريكا الجنوبية الدبوسية (Gilardón وآخرون ٢٠٠١).

وقد أمكن بالاستعانة بقياسات الـ colorimetry للمستخلصات الورقية عند ٥٤٠ نانوميتر تقدير محتوى الأوراق من الـ 2-tridecanone؛ وهو المركب الذى كان على علاقة قوية بالمقاومة لدودة أمريكا الجنوبية الدبوسية *T. absolouta* فى كل من النوع البرى *S. habrochaites* (الطراز glabratum) المقاوم وأصناف وسلالات طماطم مقاومة للحشرة وأخرى قابلة للإصابة بها (Aragão وآخرون ٢٠٠٠).

كما وُجد أن مقاومة السلالة PI 127826 من *S. habrochaites* والسلالة LA716 من *S. pennellii* لدودة أمريكا الجنوبية الدبوسية *Tuta absoluta* ترتبط بمحتوى النموات الخضرية المرتفع من الزنجبرين zingiberene، الذى يؤثر سلبًا على تغذية الحشرة ووضعها للبيض (de Azevedo وآخرون ٢٠٠٣).

دودة ثمار الطماطم (دودة كيزان الذرة أو دودة اللوز الأمريكية) وثاقبة ثمار الطماطم (دودة لوز القطن الأفريقية)

مصادر ووراثة المقاومة

اختبر Fery & Cuthbert (١٩٧٤) ١٠٣٠ صنفًا وسلالة من الطماطم لمقاومة دودة ثمار الطماطم (دودة كيزان الذرة) *Helioths zea*، و *Helicoverpa zea*) ووجدا أن جميعها كانت قابلة للإصابة، إلا أن بعضها كان أقل إصابة من غيره. وقد كان الصنف Tiny Tim أقلها قابلية للإصابة؛ حيث كانت إصابته تقل بمقدار ٨٣,١٪ عن الصنف الذى استخدم كشاهد قابل للإصابة، وبمقدار ٥٧,٦٪ عن السلالة TF-2 التى استخدمت كشاهد للمقاومة، كما كانت السلالة TF-2 على درجة لا بأس بها من المقاومة.

وقد أُجرى تقييم لمقاومة دودة ثمار الطماطم *H. zea* استخدمت فيه أوراق ٣٨ صنفًا وسلالة من الطماطم فى أطباق بترى، كانت نتيجته بقاء (معيشة وعدم موت) ٣٢٪–٥٢٪ من يرقات الحشرة. وبالمقارنة.. فإن اختبار تسع سلالات من *S. habrochaites*

كانت نتيجته بقاء أقل من ١٠٪ من يرقات الحشرة بعد ٩٦ ساعة من بدء الاختبار، وحدث أكثر من ٥٠٪ من حالات موت اليرقات فى خلال ٢٤ ساعة فقط؛ مما يرجح حدوث التسمم لليرقات جرّاء تواجد مركبات سامة بالأوراق (Sinha & McLaren ١٩٨٩).

وتبين أن مقاومة السلالة B6013 من *S. habrochaites* (الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum) يتحكم فيها – على الأرجح – تأثيرات جينية مُضيفة، وكانت كفاءة توريثها فى المعنى الخاص عالية (Kalloo وآخرون ١٩٨٩).

وكان النوع *S. habrochaites* (السلالتان: PI 134417، و PI 126449) أفضل مصادر لمقاومة يرقات ثاقبة ثمار الطماطم (أو دودة لوزن القطن الأفريقية) *Helicoverpa armigra*، بينما كانت الأنواع *S. peruvianum*، و *S. chilense*، و *S. cheesmaniae*، و *S. pimpinellifolium* أقل مقاومة، وإن كانت جميعها أكثر مقاومة – جوهريًّا – عن الطماطم (Kashyap وآخرون ١٩٩٠).

ولقد وُجد أن مقاومة السلالة PI 134417 من *S. habrochaites* (الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum) لكل من خنفساء بطاطس كلورادو *L. decemlineata*، وثاقبة ثمار الطماطم (أو دودة لوز القطن الأفريقية) *Helicoverpa armigera* يتحكم فيها نظامين وراثيين مستقلين بآليتين مختلفتين لطبيعة المقاومة (Farrar & Kennedy ١٩٩١ب).

كما وجد مستوى متوسطًا من المقاومة لثاقبة ثمار الطماطم tomato fruit borer (وهى *H. armigera*) فى سلالة الطماطم V-29 (Khanam وآخرون ٢٠٠٣).

طبيعة المقاومة

وُجد ارتباط سلبى بين حجم النمو الخضرى ومدى الضرر الذى تُحدثه دودة كيزان الذرة (دودة ثمار الطماطم) *H. zea* بالثمار؛ حيث كان حجم النمو الخضرى مسئولاً عن

٦١,٢٪ من التباينات فى شدة الضرر بين ٢٢ صنفًا تم تقييمها. ولقد تراوح مدى الضرر الذى أحدثته الدودة بالثمار فى تلك الأصناف بين ٣١,٤٪، و ٧٥,٣٪ من محصول الثمار، واختفى ذلك التباين عندما عُدِّلت النتائج إحصائيًا لحجم النمو الخضرى. كذلك ارتبط التبكير فى النضج إيجابيًا بشدة الضرر، إلاّ أن ذلك كان مرده إلى ارتباط التبكير بضعف النمو الخضرى (Fery & Cuthbert ١٩٧٣).

وفى دراسة أخرى (Fery & Cuthbert ١٩٧٥).. وجد الباحثان مركبًا ذا تأثير قوى مضاد لنمو وتطور دودة ثمار الطماطم highly antibiotic فى النوع *S. habrochaites* وطرازه الأملس (glabratum)، وتمكنا من استخلاص هذا المركب فى الإيثانول وإثبات سميته للحشرة فى بيئة صناعية. وقد ورِّثت تلك المادة كصفة متنحية.

وقد أوضحت دراسات تغذية حشرة دودة ثمار الطماطم أن لمركب الألفا التوماتين alpha-tomatine تأثيرًا مؤكدًا مضادًا لنمو وتطور اليرقة؛ حيث تؤدى زيادة تركيز المركب فى غذاء الحشرة إلى زيادة نسبة معدلات موتها وزيادة الفترة اللازمة لإكمال دورة حياتها، مع نقص فى حجم اليرقة والعذراء والحشرة الكاملة. ويعد ذلك أمرًا جيدًا بالنسبة للتربية لمقاومة الحشرة؛ نظرًا لأن هذا المركب يختفى فى الثمار الحمراء الناضجة (Stevens ١٩٧٩ ب).

وعندما عُرِّضت ثمار ثلاث سلالات من الطماطم فى مراحل مختلفة من التكوين ليرقات دودة ثمار الطماطم وجد ارتباط إيجابى بين محتوى الثمار من الألفاتوماتين وكل من طول مرحلة النمو اليرقى ومعدل موتها؛ كما وجد ارتباط عكسى بين كل من معدل نمو اليرقات ووزن الحشرة الكاملة وبين محتوى الثمار من الألكالويد (Juvik & Stevens ١٩٨٢).

كذلك. أوضح Isman & Duffey (١٩٨٢) أن المستخلصات الفينولية شبه النقية من النموات الخضرية للطماطم تثبط نمو دودة ثمار الطماطم عند إضافتها إلى البيئة

الصناعية التى تتغذى عليها الحشرة، وتناسبت درجة تثبيط النمو – طرديًا – مع تركيز هذه الفينولات. وقد تشابه التأثير المثبط لهذه الفينولات مع تأثير أى من حامض الكلوروجنك Chlorogenic acid، أو الروتين rutin النقيين، وهما من أهم المركبات الفينولية التى توجد فى النموات الخضرية للطماطم.

كما وُجد أن المركب 2-tridecanone الذى يوجد فى إفرازات الشعيرات الغدية بالسلالة PI 134417 من *S. habrochaites* (الطراز glabratun) هو المسئول عن مقاومة السلالة لدودة ثمار الطماطم. وقد أدى غسيل تلك الإفرازات بالإيثانول إلى فقد السلالة البرية لمقاومتها. وعلى العكس.. أدت معاملة أوراق الطماطم بأبخرة الـ 2-tridecanone إلى شلّ حركة الدودة (Dimock & Kennedy ١٩٨٣).

وتبين أن الـ 2,3,4-tri-O-acylated glucoses هى المسئولة عن المقاومة لكل من دودة ثمار الطماطم والدودة الخضراء، حيث إنها قللت من نمو وتطور يرقات الحشرتين (Juvik وآخرون ١٩٩٤).

كذلك وُجد أن محتوى الـ Sesquiterpene carboxylic acids (اختصارًا: SCA) فى السلالة LA1777 من *S. habrochaites* (الطراز typicum) – وهى المسئولة عن مقاومة السلالة لكل من الدودة الخضراء *Spodoptera exigua*، ودودة ثمار الطماطم – وُجد أن ذلك المحتوى صفة كمية، وقُدِّر معامل توريث الصفة فى المعنى العام بنحو ٠,٨٤؛ بما يعنى إمكان الانتخاب للصفة على أساس الشكل المظهرى فى الأجيال الانعزالية (Frelichowski & Juvik ٢٠٠٥).

التربية للمقاومة

طرق التربية التقليدية

فى برنامج للتربية جرت محاولة لنقل صفات المقاومة لكل من الدودة الخضراء beet armyworm (وهى: *Spodoptera exigua*)، ودودة ثمار الطماطم ومنّ البطاطس

من السلالة LA 716 من *S. pennellii* إلى الطماطم. وقد وجد ارتباط وراثى (rg^2) كبير بين أضرار يرقات الحشرتين الحرشفيتين وبين كلاً من تأخر النضج، وانخفاض محصول الثمار، وصغر كتلة الثمرة، ولم يكن كل التباين الوراثى مضيفًا (Hartman & St. Clair ١٩٩٨).

التحويل الوراثى

أمكن تحويل الطماطم وراثيًا بجين بروتين مقاومة الحشرات من السلالة HD1 للبكتيريا *B. thuringensis* subsp. *kurstaki*، وكانت النباتات المحولة وراثيًا مقاومة ليرقات حرشفية الأجنحة: *Manduca sexta* (وهى دودة التبغ tobacco hornworm)، ودودة ثمار الطماطم *Heliothis zea*، ودودة براعم التبغ *Heliothis virescens*؛ حيث ماتت اليرقات التى غُذِّيت على أوراق النباتات التى حُوِّلت وراثيًا – بنسبة وصلت إلى ١٠٠٪. وقد انتقلت صفة المقاومة لنسل النباتات المحولة وراثيًا وانعزلت كصفة مندلية بسيطة وسائدة (Fischhoff وآخرون ١٩٨٧).

دودة ورق القطن والدودة الخضراء

مصادر المقاومة

كان تضرر سلالات الطماطم الكريزية (الطراز cerasiforme من الطماطم *S. lycopersicum*) والنوع البرى *S. pimpinellifolium* من الإصابة بالدودة الخضراء *Spodoptera exigua* أقل جوهريًا من تضرر أصناف وسلالات الطماطم العادية. كذلك كان تضرر النباتات المتقزمة من صنف الطماطم الشيرى أقل من تضرر الأصناف القياسية وارتبطت نسبة الثمار المصابة جوهريًا مع كل من وزن النمو الخضرى، ووزن الثمرة، وعدد الثمار، ونسبة وزن النمو الخضرى إلى وزن الثمار (Eigenbrode وآخرون ١٩٩٣).

طبيعة المقاومة

وُجد ارتباط جوهرى جدًا بين مدى صلابة طبقة أديم الثمرة وموت يرقات حشرة

الدودة الخضراء *S. exigua*، ولم يكن لمحتوى الثمار من الألفاتوماتين علاقة بمقاومة تغذية الحشرة (Juvik & Stevens ١٩٨٢).

هذا.. بينما وجد أن لمحتوى النمو الخضرى للنوع البرى *S. pimpinellifolium* من الألفاتوماتين أهمية فى مقاومته ليرقات دودة ورق القطن *Spodoptera littoralis* (Dhillon ١٩٨٦).

ولقد تشابهت سلالات *S. habrochaites* المقيمة (من الطرازين glabratum، و typicum) فى مقاومتها العالية ليرقات الدودة الخضراء *S. exigua*، وارتبط بقاء الحشرة جوهريًا سلبًا مع كثافة تواجد الشعيرات الغدية من الطراز IV على سطح الأوراق. وقد ساد فى الإفرازات الغدية لسلالات glabratum كُلاً من الـ 2-undecanone، والـ 2-tridecanone (وهما methylketones)؛ بينما ساد فى الإفرازات السطحية للطراز typicum ثلاثة من الـ sesquiterpenes، هى: الـ zinginberene، والـ delta-elemene، والـ gamma-elemene. وباستثناء السلالة PI 199381 من الطراز typicum التى كانت قابلة للإصابة بالحشرة، فإن بقاء الحشرة ارتبط سلبًا بالكميات الكلية المقدرة للمركبات المتطايرة المستخلصة من سطح الأوراق (Eigenbrode & Trumble ١٩٩٣).

ووجدت المقاومة للدودة الخضراء beet armyworm (وهى: *S. exigua*) فى ثلاث سلالات من *S. habrochaites* (الطراز typicum)، تمثلت فى ضعف القدرة على البقاء ونمو اليرقات على الوريقات المفصولة، مقارنة بما يحدث على أوراق صنف من الطماطم قابل للإصابة. وقد أدت إزالة إفرازات الشعيرات الغدية من LA 1777، و LA 2329 إلى القضاء على المقاومة المؤثرة على الأطوار اليرقية المبكرة، لكن تلك المعاملة لم يكن لها تأثير على مقاومة السلالة PI 126445. وبدا أن عوامل بأنسجة الورقة تتحكم فى مقاومة السلالة PI 126445، وتُسهم فى المقاومة للأطوار اليرقية المتأخرة فى كل من

السلالتين LA 1777، و LA 2329. وكانت الشعيرات الغدية من الطراز VI بالثلاث سلالات سامّة للطور اليرقى الأول، وكانت تلك السمية أعلى فى LA 1777 عما فى LA 2329، بينما كانت إفرازات PI 126445 الأقل سمية. هذا.. ولم تكن سمية الإفرازات فى تلك السلالات مرتبطة بمحتواها من الـ sesquiterpene أو الفينولات الكلية (Eigenbrode وآخرون ١٩٩٦).

التربية للمقاومة بالتحويل الوراثى

أمكن بتحويل الطماطم وراثيًا بالجين Bt من *Bacillus thuringensis* جعلها قادرة على إنتاج هذا البروتين البللورى، ووفر لأوراقها وثمارها مستوى عالٍ من الحماية من الإصابة بيرقات ثاقبة ثمار الطماطم *Helicoverpa armigera* (Mandaokar وآخرون ٢٠٠٠).

دودة الكرنب القياسة

أجرى تقييم لمقاومة دودة الكرنب القياسة cabbage looper (وهى: *Trichoplusia ni*) استخدمت فيه أوراق ٣٨ صنفًا وسلالة من الطماطم فى أطباق بترى، كانت نتيجته بقاء (معيشة وعدم موت) ٢٥٪-٧٦٪ من يرقات الحشرة. وبالمقارنة.. فإن اختبار تسع سلالات من *S. habrochaites* كانت نتيجته موت كل اليرقات فى خلال ٩٦ ساعة من بدء الاختبار، وحدث أكثر من ٥٠٪ من حالات موت اليرقات فى خلال ٢٤ ساعة فقط؛ مما يرجح حدوث التسمم لليرقات جرّاء تواجد مركبات سامة بالأوراق (Sinha & McLaren ١٩٨٩).

دودة التبغ

مصادر ووراثة المقاومة

يُعد الطراز ذات الأوراق الملساء (glabratum) من النوع البرى *S. habrochaites* شديد المقاومة لحشرة دودة التبغ tobacco hornworm (وهى: *Manduca sexta*)؛

حيث تموت اليرقات الصغيرة للحشرة إذا لامست أوراق الطراز البرى، حتى وإن لم تتغذ عليه.

وفى دراسة على وراثة وطبيعة المقاومة لحشرة دودة التبغ فى الطماطم.. لقح Fery & Kennedy (١٩٨٧) السلالة المقاومة PI 134417 من الطراز ذات الأوراق الملساء من *S. habrochaites* مع كل من صنف الطماطم Wallter والسلالة PI 127826 من الطراز الكثيف الشعيرات من نفس النوع البرى، وأنتجا الجيلين الأول والثانى لكل تلقيح. وقد أوضحت الدراسة تحكم ثلاثة أزواج من العوامل الوراثية المتنحية — على الأقل — فى كل من صفتى التركيز المرتفع لمركب 2-tridecanone، والمقاومة العالية لحشرة *M. sexta*، بينما لم يكن للشكل الظاهرى للطراز الرابع (IV) من الشعيرات الغدية أية علاقة بكثافة هذه الشعيرات، أو تركيز المركب، أو مقاومة الحشرة.

طبيعة المقاومة

تدل الدراسات على أن مركب 2-tridecanone الذى يوجد فى إفرازات غدد الشعيرات الغدية هو المسئول الأول — وربما الوحيد — عن المقاومة لحشرة دودة التبغ.

ويبدو أن الشعيرات الغدية من الطراز السادس (VI) هى المصدر الرئيسى لهذا المركب؛ حيث كان تركيزه متناسبًا — طرديًّا — مع عدد الشعيرات التى توجد من هذا الطراز فى وحدة المساحة من الأوراق. إلا أن آخرين أوضحوا أن توفر كميات من المركب فى هذا النوع البرى — تكفى لقتل الحشرة — يتوقف على الكمية الكلية الموجودة منه فى النموات الخضرية، وليس على كثافة الشعيرات الغدية. ويعد هذا المركب (2-tridecanone) هو المركب الرئيسى فى زيت أوراق الطراز ذات الأوراق الملساء من النوع *S. habrochaites*، ويزيد تركيزه فى هذا النوع بمقدار ٧٢ ضعف ما يوجد منه فى الطماطم.

خنفساء بطاطس كلورادو

مصادر ووراثة المقاومة

تتوفر المقاومة لحشرة خنفساء بطاطس كلورادو *Leptinotarsa decemilneata* فى النوع البرى *S. habrochaites*.

طبيعة المقاومة

وجد Sinden وآخرون (١٩٧٨) ارتباطًا سالبًا بين محتوى النبات من مادة التوماتين Tomatine وبين تغذية حشرة خنفساء كلورادو (كان معامل الارتباط r: – ٠,٦٤٣ وجوهريًا جدًا).

وقد اتضحت تلك العلاقة فى ثلاث صور كما يلى:

١–كانت تغذية الحشرة أكبر فى مراحل النمو النباتى المبكرة التى كان محتوى التوماتين فيها منخفضًا.

٢–كان لتأثير الفترة الضوئية فى محتوى التوماتين فى كل من الطماطم والنوع *S. habrochaites* تأثير مماثل على تغذية الحشرة.

٣–نقصت أعداد الحشرة بمقدار ٢٠٪–٨٠٪ عندما شُرِّبَتْ الأوراق بالتوماتين بمعدل ٦٥–١٦٥ مجم/١٠٠ جم وزنًا طازجًا.

هذا.. بينما لم يمكن التوصل إلى علاقة بين محتوى النمو الخضرى للطماطم من الألفاتوماتين والمقاومة لخنفساء كلورادو (Barbour & Kennedy ١٩٩١).

وقد أوضحت دراسات Carter وآخرين (١٩٨٨) أن تركيز مركب زنجبرين zingiberene (وهو sequiterpene)، الذى يوجد فى النموات الخضرية للسلالة PI 126445 من الطراز ذات الأوراق الملساء من النوع *S. habrochaites* يرتبط بمعدلات موت يرقات الحشرة (r = ٠,٩). ولوحظت نفس العلاقة كذلك بالنسبة لمركب 2-tridecanone (وهو methyl ketone)؛ حيث كان معامل الارتباط r = ٠,٨٨.

إن مقاومة النوع البرى *S. habrochaites* (الطراز hirsutum) ليرقات خنفساء كلورادو ترجع — كما أسلفنا — إلى ما تحتويه أوراقه من المركب زنجبرين zingiberene. ينحصر تواجد هذا المركب — فقط — فى قمة الشعيرات الغدية من الطراز VI، وليس فى أى مكان آخر من الورقة أو فى الشعيرات الغدية من الطراز IV. وقد وجد أن كل سنتيمتر مربع من سطح الورقة يحتوى على ٥٠ ميكروجرام من الزنجبرين؛ بما يعنى احتواء كل قمة لشعيرة غدية من الطراز VI على ٠,٠٦ ميكروجرام من المركب (Carter وآخرون ١٩٨٩أ).

وفى دراسة أخرى (Carter وآخرون ١٩٨٩ب) .. وُجد المركب 2-tridecanone فى إفرازات الشعيرات الغدية للطراز glabratum من نفس النوع البرى، بالإضافة إلى الزنجبرين فى الشعيرات الغدية للطراز hirsutum كثيف الشعيرات. وبالتهجين بين الطرازين البريين (hirsutum، و glabratum) ظهر فى الجيل الثانى انعزال للمركبين (الـ zingiberene والـ 2-tridecanone)، وارتبطت المقاومة لخنفساء كلورادو (*L. decemlineata*) بكل من محتوى الزنجبرين والـ 2-tridecanone.

وقد وُجد ارتباط قوى بين كثافة الشعيرات الغدية فى السلالة PI 134417 من النوع البرى *S. habrochaites* (الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum)، والطماطم Walter، ونباتات الجيلين الأول والثانى للتهجين بينهما، وبين المقاومة لكل من خنفساء كلورادو، ودودة التبغ tobacco hornworm (وهى: *Manduca sexta*). وإلى جانب الشعيرات الغدية، فقد قاومت السلالة البرية خنفساء كلورادو بسبب ما تميزت به الطبقات الخارجية لأوراقها (lamella-based resistance) من تركيب أدى إلى موت ٩٨٪ من الأطوار اليرقية المتأخرة والعذارى. وهاتان الآليتان للمقاومة تورثان مستقلتين (Sorenson وآخرون ١٩٨٩).

إن الـ sesquiterpene الذى يُعرف باسم zingiberene يتراكم بكميات كبيرة فى الشعيرات الغدية من الطراز VI فى *S. habrochaites* (الطراز كثيف الشعيرات

hirsutum)، ويرتبط ذلك بالمقاومة التى يتحكم فيها الجين hir ضد خنفساء كلورادو *L. decemlineata*. أما الطراز الأملس الأوراق glabratum من نفس النوع البرى — والذى يحمل الجين gla — فإنه يفتقد الزنجبرين، ولكنه يقاوم خنفساء كلورادو بما يحتويه من 2-tridecanone.

ولقد وجد أن تواجد الزنجبرين يُورَّث كصفة بسيطة سائدة فى التلقيح بين الطماطم، و.hir، وكصفة بسيطة متنحية فى التلقيح بين .gla، و.hir. ويُستفاد من انعزالات التلقيحات بين الطماطم، و.hir وبين .gla، و.hir، وبين الطماطم، و.gla وجود موقع جينى واحد به جين سائد يتحكم فى تواجد الزنجبرين؛ أُعطى الرمز Z. هذا الآليل فى .hir سائد على الآليل المقابل فى الطماطم، ولكنه متنحٍ بالنسبة للآليل المقابل فى .gla (Rahimi & Carter ١٩٩٣).

التربية للمقاومة بالتحويل الوراثى

أمكن تحويل الطماطم وراثيًا بجين بللورات الـ delta-endotoxin للبكتيريا *B. thuringiensis* subsp. *tenebrionis* (ورمزه Btt) الذى يُشفر لتمثيل سُمٍّ متخصص على حشرات غمدية الأجنحة، وكانت النباتات المحولة وراثيًا مقاومة لحشرة خنفساء كلورادو (Rhim وآخرون ١٩٩٥).

العنكبوت الأحمر ذات البقعتين، والعنكبوت القرمزى، وعنكبوت الطماطم الأحمر

مصادر ووراثة المقاومة

وُجدت المقاومة لكل من العنكبوت القرمزى والعنكبوت الأحمر ذات البقعتين فى سلالات من كل من *S. pennellii*، و *S. habrochaites*، ولكن ليس فى *S. peruvianum*. وفى السلالات المقاومة.. وجد أن أفراد العنكبوت تتشابك مع الإفرازات اللزجة للشعيرات الغدية (Gentile وآخرون ١٩٦٩).

كذلك تتميز السلالة TO-937 من *S. pimpinellifolium* بمقاومتها للعنكبوت الأحمر ذات البقعتين، وقد وجد أن تلك الصفة بسيطة وسائدة سيادة تامة، ولكنها تتأثر

بجينات أخرى ثانوية غير معروفة. تحمل تلك السلالة شعيرات غدية من الطراز IV، ويتحكم فى تواجدها جينين سائدين غير مرتبطين. وقد ارتبطت كثافة تلك الشعيرات إيجابيًا بالمقاومة، لكن لم يمكن تحديد السبب المباشر فى تلك العلاقة (Fernández-Muñoz وآخرون ٢٠٠٠، و٢٠٠٣).

وتأكيدًا لما سبق.. فقد وجد أن صفة المقاومة للعنكبوت الأحمر ذات البقعتين *Tetranychus urticae* التى تتوفر فى السلالة TO-937 من *S. pimpinellifolium* يتحكم فيها جين رئيسى واحد يؤثر فيه عدد من الجينات الثانوية التى لا يُعرف موقعها فى جينوم هذا النوع البرى. وتعد Rtu2.1 أحد الـ QTLs الرئيسية ذات العلاقة بالمقاومة للعنكبوت الأحمر ذات البقعتين، وهى تقع على الكروموسوم ٢، كما وجدت QTL أخرى على نفس هذا الكروموسوم، أُعطيت الرمز Rtu2.2؛ وبذا.. فإنه يمكن الاستفادة من كلتا الـ QTLs Rtu2 فى الانتخاب لصفة المقاومة للعنكبوت الأحمر ذات البقعتين (Salinas وآخرون ٢٠١٣).

وفى دراسة أخرى تبين أن المقاومة للعنكبوت الأحمر ذات البقعتين *T. urticae* فى السلالة TO-937 من *S. pimpinellifolium* يتحكم فى وراثتها جين واحد رئيسى سائد (أُعطى الرمز Rtu2.1) وعدد من الجينات الثانوية. وقد وجد باتباع تقنية الـ QTL mapping أن الجين Rtu2.1 يقع على الكروموسوم رقم ٢ (Salinas وآخرون ٢٠١٢).

ويُوجد sesquiterpenoid طارد للعنكبوت الأحمر ذات البقعتين (هو: 2,3-dihydrofarnesoic acid) ضمن إفرازات الشعيرات الغُدية فى السلالة LA1363 من *S. habrochaites*. وبتهجين هذه السلالة مع خمس سلالات مرباة داخليًا من الطماطم كانت تركيزات الحامض منخفضة فى الجيل الأول؛ بما يفيد سيادة المستوى المنخفض من الحامض (Zhang وآخرون ٢٠٠٨).

وتتوفر المقاومة لعنكبوت الطماطم الأحمر *Tetranychus evansi* فى السلالة LA2204 من الطراز ذات الأوراق الملساء *glabratum* من النوع *S. habrochaites*. وبينما كانت الشعيرات الغدية من طراز IV غير موجودة فى صنف الطماطم القابل للإصابة Moneymaker، وتلك التى من طراز V (وهى غير غدية) غير موجودة فى السلالة LA2204، فإن الهجين النوعى بينهما والعشائر الانعزالية لهذا التهجين احتوت نباتاتها على كلا الطرازين IV، وV. ولقد كانت الشعيرات الغدية من طراز IV هى السائدة فى السلالة LA 2204، بينما كانت الشعيرات غير الغدية من الطراز V هى السائدة فى Moneymaker. وبينما لم تصل أى يرقة من *T. evansi* إلى مرحلة الطور البالغ على LA2204، فإن ٥٢,٥٪ منها بلغت الطور البالغ على Moneymaker. كذلك كان تكاثر العنكبوت أغزر (٥٧,٩ بيضة/أنثى) واستمر لفترة أطول (١٣,١ يوم) على Moneymaker عما كان على LA 2204 (٠,٠٤ بيضة/أنثى، و٤,٥ يوم)، بينما كانت تلك القيم متوسطة على الجيل الأول الهجين وفى الأجيال الانعزالية (Wosula وآخرون ٢٠٠٩).

طبيعة المقاومة

وجد Stoner (١٩٦٦، ١٩٦٨) أن من الممكن تعرُّف أصناف الطماطم المقاومة للعنكبوت القرمزى carmine spider mite (وهو *Tetranycus cinnabarinus*) من كثافة الشعيرات الغدية بالأوراق؛ حيث كان الارتباط إيجابيًّا بينهما. كان تقدير الكثافة بالعين المجردة كافيًا للانتخاب لصفة المقاومة، وكانت كثافة الشعيرات أعلى فى الأصناف المقاومة عما فى الأصناف القابلة للإصابة، إلاّ أنها لم تكن العامل الرئيسى فى المقاومة. وقد تبين أن الشعيرات جعلت الأكاروس غير مستقر، وأنها شلت حركته تمامًا فى بعض الحالات. كما وجد الباحث ذاته (Stoner ١٩٧٠) أن عدد البيض الذى تضعه أنثى الأكاروس على النباتات المقاومة ذات الشعيرات الغدية

الكثيفة يقل بمقدار ٦,٢٪–٥٠,٥٪ عن البيض الذى تضعه على النباتات الأقل كثافة فى هذه الشعيرات.

وقد تبين من دراسات Snyder & Carter (١٩٨٤) أن مقاومة العنكبوت الأحمر ذات البقعتين *T. uricae* فى النوع البرى *S. habrochaites* ترتبط بالطراز IV من الشعيرات الغدية. وبرغم احتواء هذا النوع (السلالة PI 251303) على ثلاثة طرز أخرى من الشعيرات التى تُسهم بدرجة أقل فى المقاومة (وهى الطرز: I، و V، و VI).. إلا أن تأثير الطراز IV طغى عليها جميعًا (Carter & Snyder ١٩٨٥).

وقد وصف الباحثان طرز الشعيرات التى توجد فى الجنس *Solanum*، كما يلى:

١–الطراز I: شعيرة طويلة ذات طرف غدى وحيد الخلية.

٢–الطراز II: لا يوجد فى أى من النوعين *S. lycopersicum*، أو *S. habrochaites*.

٣–الطراز III: شعيرة طويلة غير غدية.

٤–الطراز IV شعيرة قصيرة ذات طرف وحيد الخلية، وتنتج إفرازات لزجة. يوجد هذا الطراز بكثافة عالية فى النوع *S. habrochaites* — خاصة على السطح العلوى للأوراق — وهو المسئول الأول عن مقاومة العنكبوت الأحمر العادى وبعض الحشرات الأخرى. لا يوجد هذا الطراز فى الطماطم، بينما — يوجد — بكثافة منخفضة — فى نباتات الجيل الأول للهجين النوعى بين الطماطم و *S. habcrochaites*، الذى يكون وسطًا فى مقاومته للعنكبوت الأحمر.

٥–الطراز V شعيرة قصيرة غير غدية.

٦–الطراز VI: شعيرة ذات طرف سام، تختلف – موروفولوجيًّا وفسيولوجيًّا – باختلاف الأنواع.

إن سلالات *S. habrochaites* تتميز بمقاومتها العالية للحشرات. وقد وجد أن سلالات النوع البرى الكثيفة فى طراز الشعيرات VI (النوع البرى الكثيف الشعيرات *S. habrochaites* من الطراز typicum؛ اختصارًا hir) – مثل PI 251303 – تفرز عُددها مركبات sesquiterpene hydrocarbons رئيسية، مثل الـ zingiberene، والـ gamma-elemene، بينما كان إفراز الشعيرات الغدية لسلالات نفس النوع البرى (ذات الأوراق شبه الملساء glabratum؛ اختصارًا: gla) – وهى من طراز IV بصورة أساسية – تُفرز غددها الـ methyl ketones الرئيسية 2-undecanone، و 2-tridecanone. كانت كثافة الشعيرات الغدية من طراز IV أعلى فى سلالات gla عما فى hir، بينما كانت كثافة الشعيرات الغدية من طراز VI أعلى فى سلالات hir عما فى gla. وعمومًا.. كانت سلالات hir أكثر مقاومة للعنبكوت الأحمر ذات البقعتين *T. urticae* عن سلالات gla، وارتبطت بكثافة الشعيرات من طراز VI فى hir وليس فى gla. ولم تُفسر الاختلافات فى كثافة الشعيرات من طراز IV – منفردة – بين hir، وgla المقاومة الأعلى فى سلالات hir (Weston وآخرون ١٩٨٩).

وتتوفر المقاومة للعنكبوت الأحمر ذات البقعتين *T. urticae* فى السلالة PI 134417 من *S. habrochaites*، ومرد ذلك إلى تواجد اثنان من الـ methyl ketones – هما: 2-tridecanone، و 2-undecanone – فى إفرازات الطراز VI من الشعيرات الغدية بتلك السلالة. ووجد أن موت العنكبوت يتحقق بالتلامس مع الشعيرات مرات قليلة (Chatzivasileiadis & Sabelis ١٩٩٧).

مصادر المقاومة للحشرات والعناكب فى الطماطم وأنواعها البرية، ووراثتها

يُبين جدول (٦–٣) أهم مصادر المقاومة للحشرات والعناكب فى الطماطم وأنواعها البرية.

جدول (٦-٣): مصادر المقاومة لمختلف أنواع الحشرات والأكاروس (عن Opena ١٩٩٠).

الآفة	مصدر المقاومة	النوع
خنفساء التبغ البرغوثية Flea beetle (*Epitrix hirtipennis*)	PI 126449	الطراز ذات الأوراق الملساء من *S. habrochaites*
من البطاطس Potato aphid (*Macrosiphum euphorbiae*)	PI 129145	*S. peruvianum*
العنكبوت الأحمر ذات البقعتين Spider mite (*Tetranychus telarius* L.)	Anahu	*S. lycopersicum*
العنكبوت القرمزى Carmine spider mite (*Tetranychus cinnabarinus*)	Several accessions	*S. habrochaites*
خنفساء بطاطس كلورادو Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decimlineata*)	PI 134417	*S. habrochaites*
الدودة الدبوسية Pinworm (*Keiferia lycopersicella*)	PI 127826	*S. habrochaites*
صانعات الأوراق Leaf miner (*Liriomyza munda*)	PI 126445, PI 126449	الطراز ذات الأوراق الملساء من *S. habrochaites*
دودة ثمار الطماطم Fruitworm (*Heliothis zea*)	PI 126449	الطراز ذات الأوراق الملساء من *S. habrochaites*
دودة التبغ Tobacco hornworm (*Manduca sexta* L.)	PI 134417	الطراز ذات الأوراق الملساء من *S. habrochaites*
ذبابة البيوت المحمية البيضاء Whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*)	IVT 74453	*S. habrochaites*
الذبابة البيضاء Whitefly (Beminisia *tabaci*)	IVT 72100	*S. pennelli*

كذلك يُعد النوع *S. pennellii* (السلالة LA716) مقاومًا لكل من العنكبوت القرمزى carmine spider mite، والعنكبوت الأحمر ذات البقعتين، وذبابة البيوت المحمية البيضاء. ودودة لوز القطن الإفريقية (ثاقبة ثمار الطماطم *Heliothis armigra*، ودودة الطماطم القيّاسة tomato looper (وهى: *Plusia chaicites*)، ودودة ورق القطن، ومنّ البطاطس.

ولقد أوضحت الدراسات أن مقاومة نباتات النوع البرى لمنّ البطاطس مرجعه إلى إعاقتها لتغذية الحشرة؛ بسبب ما تُفرزه شعيراتها — التى هى من طراز IV — من الـ acylglucoses. كذلك توفر تلك السكريات مقاومة فى هذا النوع البرى لكل من منّ البطاطس ومنّ الخوخ الأخضر، وصانعات الأنفاق، ودودة الثمار، ودودة ورق القطن الصغرى (الدودة الخضراء)، وربما تكون تلك السكريات هى المسئولة — كذلك — عن مقاومة الحشرات الأخرى (Rodriguez وآخرون ١٩٩٢).

ولقد وجدت المقاومة لـ ١٦ نوع حشرى فى سلالات من الطراز المطابق للنوع (typicum) من النوع البرى *S. habrochaites*، والمقاومة الإضافية لـ ١٦ حشرة فى الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum من نفس النوع البرى، ولتسع حشرات فى النوع *S. pennelli*.

وكما أسلفنا.. فإن بعض سلالات النوع البرى *S. pennellii* تحمل مقاومة لعدد من الآفات الحشرية الهامة؛ بسبب تراكم الـ acylsugars بها، وهى التى تمثل ٩٠٪ من إفراز الشعيرات الغدية من الطراز IV فى السلالة LA716. وقد أمكن بتحليل RFLP/QTL تحديد خمسة مناطق كروموسومية — اثنتان بالكروموسوم ٢، وواحدة بكل من الكروموسومات ٣، و٤، و١١ — ترتبط بواحدة أو أكثر من أوجه إنتاج الـ acylsugars. وبينما كان آليل الطماطم سائدًا جزئيًا على آليل *S. pennellii* بمناطق الكروموسومين ٢، و ١١؛ فإن آليل *S. pennellii* كان هو السائد بمنطقة الكروموسوم ٣ (Mutschler وآخرون ١٩٩٦).

وقد أظهرت سلالات *S. pennellii* — وبخاصة LA716 — مستوى عال من المقاومة للذبابة البيضاء طراز أ (ذبابة البطاطا أو القطن البيضاء) *Bemisi tabaci*، وطراز ب (ذبابة أوراق الكوسة الفضية البيضاء) *Bemisi argentifollii*، ونوعا المنّ: منّ القطن *Macrosiphum euphorbiae* ومنّ الخوخ الأخضر *Myzus persicae*، وحرشفيات الأجنحة، بما فى ذلك الدودة الدبوسية الجنوب أمريكية *Tuta absoluta*. وترجع تلك المقاومات إلى طراز IV من الشعيرات الغدية وما تفرزه من إسترات سكروز وأحماض دهنية.

ولقد أظهرت التغذية على acylsugars نقية ضعفًا فى تغذية نوعا المن *M. persicae* و *M. euphorbiae*، وضعفًا فى التغذية وفى نمو وتطور يرقات كلاً من دودة كيزان الذرة *Helicoverpa zea*، والدودة الخضراء *Spodoptera exigua*، وضعف وضع البيض والتغذية فى صانعة الأنفاق *Liriomyza trifolii* وذبابة أوراق الكوسة الفضية *Bemisia argentifollii*.

وقد تبين أن وجود طراز IV من الشعيرات الغُدية يتحكم فيه زوجان من الجينات — غير المرتبطة — كحد أقصى — وذلك فى تلقيح بين *S. pennellii* و *S. lycopersicum*.

وأظهرت دراسة على وراثة كثافة طراز IV من الشعيرات الغُدية، ومستويات تراكم الـ *acylsugars*، ونسبة الـ acylsugars فى تلقيح بين السلالة LA716 من *S. pennellii* وسلالة الطماطم LA1912 وجود ثلاثة جينات رئيسية وعشرة جينات على صلة بها (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧).

وعندما قُيم نحو ١٠٠ سلالة من الطماطم، وجدت فى بعضها المقاومة لما لا يقل عن ١٢ نوعًا من الحشرات، متضمنة كلاً من: دودة لوز القطن الأفريقية (دودة ثمار الطماطم) *Helicoverpa armigera*، ودودة ثمار الطماطم *H. zea*، والدودة الدبوسية *Keiferia*

lycoprsicella، وصانعة الأنفاق *Liriomyza sativa*، وصانعة الأنفاق *L. trifolii*، وطرازين من منّ البطاطس *Microsiphum euphorbiae*، والدودة الخضراء الجنوبية *Spodoptera eridania*، والعنكبوت القرمزى *Tetranchyus cinnabarinus*، والعنكبوت الأحمر العادى *T. urtica*، وذبابة البيوت المحمية البيضاء *Trialeurodes vaporarium*.

كذلك كانت ١٦ سلالة من الطماطم مقاومة لاثنتين أو أكثر من الحشرات. ووجدت المقاومة لكل من: دودة ثمار الطماطم *H. zea*، ومنّ البطاطس *M. euphorbiae*، والدودة الخضراء *S. exigua*، والعنكبوت القرمزى *T. cinnabarinus* فى ثلاث سلالات من الطماطم الكريزية.

وبالنسبة للأنواع البرية.. وُجدت المقاومة للحشرات فى العديد منها، وبمستويات أعلى عما فى الطماطم. فقد وجدت مستويات عالية من المقاومة لأكثر من ٢٠ نوعًا حشريًا فى كل من الطرازين: المثل للنوع typicum وذات الأوراق الملساء glabratum من النوع البرى *S. habrochaites*، علمًا بأن كثيرًا من سلالاتيهما تحمل مقاومة متعددة للحشرات.

وعلى سبيل المثال.. فإن السلالة PI 134417 من الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum من النوع البرى *S. habrochaites* تحمل مقاومة لكل من:

Aphis gossypii منّ القطن

Epitrix hirtipennis خنفساء التبغ البرغوثية

H. armigera دودة لوز القطن الأفريقية

H. zea دودة ثمار الطماطم

K. lycopersicella الدودة الديوسية

Leptinotarsa decemlineata خنفساء كلورادو

L. sativa صانعة الأنفاق

Manduca sexta دودة التبغ

Myzus persicae من الخوخ الأخضر

S. exigua الدودة الخضراء

T. cinnabarinus العنكبوت القرمزى

T. urticae العنكبوت الأحمر ذات البقعتين

كذلك وُجدت مقاومة لبعض الحشرات فى سلالتين من *S. cheesmaniae*، وسلالة من *S. chilense*، وسلالة من *S. chmielewskii*، وتسع سلالات على الأقل من *S. pennellii*، و١٦ سلالة من *S. peruvianum*، وثلاث سلالات من *S. pimpinellifolium* (عن Barbour ١٩٩٩).

طبيعة مقاومة الحشرات والعناكب فى الطماطم وأنواعها البرية

يلعب مركب الألفاتوماتين alpha tomatine دورًا كبيرًا فى مقاومة الحشرات والعناكب فى الطماطم؛ فهو مثبط لنمو كل من الذبابة البيضاء (Snyder وآخرون ١٩٨٧)، ويرقات خنفساء كلورادو، ودودة ثمار الطماطم، وحوريات نطاطات النباتات ذات الخطين two striped grasshoppers (عن Juvic & Stevens ١٩٨٢.

وتختلف أصناف الطماطم وسلالات الأنواع البرية القريبة منها — كثيرًا — فى محتواها من الألفاتوماتين؛ ففى دراسة شملت ٢٦ صنفًا وسلالة من سبعة أنواع من الجنس *Solanum* (Juvic وآخرون ١٩٨٢).. كان محتوى الألفاتوماتين أقل كثيرًا فى الطماطم العادية والكريزية، و *S. pimpinellifolium*، والسلالة LA 462 من *S. peruvianum* كذلك يوجد المركب بتركيز عالٍ جدًا (٣٣٩٠ مجم/كجم من الثمار

الناضجة الطازجة) فى الطراز ذات الأوراق الملساء *S. habrochaites* مقارنة بالطماطم (أقل من ٥ مجم/كجم من الثمار الناضجة الطازجة) (Van Gelder & De Ponti ١٩٨٧).

وقد أوضحت دراسات Juvic & Stevens (١٩٨٢أ) أن صفة المحتوى المرتفع من الألفاتوماتين يتحكم فيها آليلان لجين واحد.

وفى دراسة لاحقة (Good & Snyder ١٩٨٨).. درست علاقة مقاومة العنكبوت الأحمر ذات البقعتين *T. urticae* بكل من كثافة طرز الشعيرات IV، وV، و VI، وتركيز المركبين زنجبرين Zingiberene، وجاما إليمين gamma-elemene (اللذين لهما علاقة بمقاومة بعض الحشرات) فى نباتات الجيل الثانى للتلقيح بين الطماطم وسلالة مقاومة للأكاروس من *S. habrochaites*، وتبين أن كثافة الطراز IV من الشعيرات هى أكثر الصفات ارتباطًا بصفة المقاومة.

وتبين لدى مقارنة خمس سلالات أخرى من نفس الطراز ذات الأوراق الملساء من النوع البرى *S. habrochaites* (Weston وآخرون ١٩٨٩) — أن سلالات الطراز النوعى كثيف الشعيرات *typicum* كانت أكثر مقاومة من الطراز النوعى الأملس *glabratum*. وقد ارتبطت مقاومة العنكبوت الأحمر ذات البقعتين بكثافة الطراز IV من الشعيرات الغدية فى الطراز النوعى كثيف الشعيرات typicum، ولكن مثل هذا الارتباط لم يوجد فى الطراز النوعى ذات الأوراق الملساء glabratum. كما لم يمكن إرجاع الاختلافات الكبيرة فى المقاومة بين الطرازين النوعيين (*typicum*، و *glabratum*) إلى اختلافهما فى كثافة الطراز IV للشعيرات.

وتأكيدًا لما سبق بيانه.. وجدت صفة المقاومة للعنكبوت الأحمر ذات البقعتين فى النوع البرى *S. habrochaites*، وارتبطت تلك المقاومة — أساسًا — بكثافة الشعيرات الغدية من الطراز IV، وبدرجة أقل كثيرًا بكل من سطح الوريقات، ومحتوى قمة

الشعيرات الغدية من الفينولات. ولقد وجد أن نباتات الجيل الثانى المنعزلة للتهجين بين الطماطم وهذا النوع البرى أظهرت مقاومة للعنكبوت مماثلة لمقاومة النوع البرى عندما كانت كثافة شعيراتها الغدية من الطراز IV لا تقل عن ٥,٦ شعيرة/مم٢ (Carter & Snyder ١٩٨٦).

وتبعًا لـ Snyder وآخرين (١٩٨٧).. فإن مقاومة الطراز *glabratum* ذات الأوراق الملساء من النوع البرى *S. habrochaites* للحشرات ترجع — جزئيًا — إلى وجود مادتين فى إفرازات الطراز IV من الشعيرات الغدية من الـ methyl ketonses هما: 2-tridecanone، و 2-undecanone. أما الطراز الكثيف الشعيرات من نفس النوع البرى فترجع مقاومته للحشرات إلى نوعين آخرين من المركبات، يوجدان فى إفرازات الشعيرات الغدية، وكلاهما من السسكويتربينات Sesquiterpenes.

وتحتوى الشعيرات الغدية (من الطراز IV) للطماطم البرية من الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum من النوع *S. habrochaites* (السلالة PI 134417) على تركيزات مرتفعة من المبيد الحشرى القاتل 2-tridecanone يزيد عما يوجد فى الطماطم بخمسين ضعفًا. وقد أوضحت الدراسات وجود علاقة مؤكدة بين تركيز هذا المركب فى النبات ومقاومته لكل من دودة التبغ (*Manduca sexta*)، ودودة ورق القطن (*Spodoptera littoralis*)، وحشرة *Phthorimaea operculella*، ومن القطن (عن Weston وآخرين ١٩٨٩).

وقد وجد Zamir وآخرون (١٩٨٤) أن المستوى المرتفع لهذا المركب (2-tridecanione) صفة متنحية. كذلك وجد مركب آخر هو 2-undecanone مع المركب الأول (2-tridecanone) فى نفس السلالة (PI 134417)، وكان كلاهما سامًا لكل من حشرتى الدودة الدبوسية *Keiferia lycopersicella*، والدودة الخضراء *Spodoptera exigua*.

وكما سبق بيانه.. فإن لكثافة الشعيرات الغدية من الطراز IV وإفرازاتها دورًا بارزًا فى مقاومة العنكبوت الأحمر العادى *T. urticae*. وعندما تكون كثافة هذا الطراز من الشعيرات منخفضة.. فإن كثافة الطرازين V، و VI، والخصائص الكيميائية للطراز VI من الشعيرات تؤثر فى المقاومة للعنكبوت الأحمر (عن Good & Snyder ١٩٨٨).

ويستنتج من ذلك أن التربية لزيادة كثافة الشعيرات الغدية ربما تزيد من مقاومة الأكاروس والحشرات التى تتأثر بإفرازات هذه الشعيرات. هذا.. إلا أن الانتخاب لتلك الصفة يمكن أن يتعقد بطول الفترة الضوئية؛ ففى ظروف الفترة الضوئية الطويلة.. تحتوى وريقات السلالة PI 134417 من النوع *S. habrochaites* على مستوى من مركب الـ 2-tridecanone أعلى مما تكون عليه الحال فى الفترة القصيرة.

كما وجد أن كثافة الطراز VI من الشعيرات الغدية تكون أكثر فى ظروف الفترة الضوئية الطويلة، بينما تكون كثافة الطراز IV أعلى فى ظروف النهار القصيرة فى كل من السلالتين PI 134417، و PI 251303؛ لذا فإن العثور على سلالات من *S.habrochaites* — لا تتأثير فيها كثافة الشعيرات الغدية بطول الفترة الضوئية — يمكن أن يجعل الانتخاب للمقاومة أكثر بساطة (عن Weston وآخرين ١٩٨٩).

إن الغدد المتصلة بالشعيرات الغدية فى بعض الأنواع التابعة للجنس *Solanum* تفرز مواد متنوعة قد تعمل على إعاقة حركة الآفة، وقد تكون سامة بالملامسة، أو طاردة لها. تكسب هذه الإفرازات السلالات المنتجة لها مقاومة لكل من الآفات التالية:

خنفساء التبغ البرغوثية *Epitrix hirtipenni*

ذبابة البيوت المحمية البيضاء *Trialeurodes vaporariorum*

من البطاطس *Macrosiphum euphorbiae*

وكما أسلفنا.. فإن مقاومة الطراز الأملس الأوراق glabratum للنوع *S. habrochaites* ترجع — جزئيًا — إلى وجود مبيدين حشريين ضمن إفرازات الطراز السادس type VI

للشعيرات الغدية من الـ methyl ketones، هما: 2-tridecanone, 2-undecanone. أما المكونات الرئيسية المسئولة عن المقاومة فى إفرازات الشعيرات الغدية للطراز كثيف الشعيرات typicum من نفس النوع البرى؛ فهى نوعان من الـ sesquiterpenes، هما: زنجبرين zingiberene، وجاما إيليمين gamma-elemene (Snyder وآخرون ١٩٨٧، و Weston وآخرون ١٩٨٩).

كما لا يخلو الأمر من تأثير ميكانيكى كذلك لشعيرات الطراز الرابع على حركة الأكاروس (Good & Snyder ١٩٨٨)، التى ارتبطت كثافتها — كما أسلفنا — بالمقاومة للأكاروس فى الطراز كثيف الشعيرات من نفس النوع البرى (Weston وآخرون ١٩٨٩).

ويبلغ محتوى نموات *S. habrochaites* (طراز الـ glabratum) من المركب 2-tridecanone بتركيزات تزيد عن تلك التى توجد فى النموات الخضرية للطماطم بمقدار ٧٢ مرة، وهو مركب وجد أن له تأثير قاتل — كذلك — على كل من دودة ثمار الطماطم، ومنّ القطن، ودودة التبغ *M. sexta* (Williams وآخرون ١٩٨٠).

هذا.. وقد وجد أن التركيز المرتفع للمركب 2-tridecanone فى السلالة PI 134417 من الطراز ذات الأوراق الملساء من النوع البرى *S. habrochaites* يتحكم فيه ثلاثة أزواج — على الأقل — من الجينات المتنحية، وأن مقاومة حشرة دودة التبغ *Manduca sexta* — فى هذه السلالة — ترتبط بالتركيز العالى لهذا المركب، ويتحكم فيها نفس النظام الوراثى (Fery & Kenndy ١٩٨٧).

إن المركب 2-tridecanone — الذى يوجد فى إفرازات الشعيرات الغدية ذى الأربعة فصوص للطراز ذات الأوراق الملساء من نفس النوع البرى — يعد سامًا لمدى واسع من الحشرات، وهو — فى الوقت ذاته — لا يتواجد بتركيز يعتد به فى السلالة PI 251304 من نفس الطراز والنوع البرى، وهى التى استخدمت من قبل فى تربية المحصول لأجل مقاومة ذبابة البيوت المحمية البيضاء. وبالمقارنة.. فإن المقاومة المعتمدة

على 2-tridecanone فى السلالة PI 134417 من ذات النوع البرى لا تكون فعالة إلاّ إذا كسرت الشعيرات الغدية.

كما أن الذبابة البيضاء لا يمكنها كسر الأغشية الخلوية لتلك الشعيرات. ولذا.. لا يعتقد بأهمية هذا المركب فى مقاومة الذبابة البيضاء.

كذلك تعد الجليكوألكالويدات Glycoalkaloids (وهى steroidal gulcosides تحتوى على نيتروجين)– التى توجد فى جميع الأنسجة النباتية للباذنجيات – طاردة، أو سامة للحشرات التى تتغذى عليها؛ فمثلاً.. وجد أن زيادة تركيزها فى النموات الخضرية للطماطم يكون مصاحبًا بزيادة فى مستوى المقاومة لحشرة *Leptinotarsa decemlieata*.

أما النوع *S. pennellii* الذى يقاوم عديدًا من الحشرات، فقد وجد أن مقاومته ترجع إلى وجود إسترات سكر (sugar esters) ضمن إفرازات الطراز الرابع للشعيرات الغدية، علمًا بأن هذه الشعيرات لا توجد طبيعيًا فى الطماطم المزروعة وأن وجودها يورّث كصفة بسيطة سائدة يتحكم فيها زوجان من الجينات، وأن أيًا من هذين الجينين كافٍ لظهور الصفة (Goffreda وآخرون ١٩٩٠).

وقد تبين أن مقاومة النوع *S. pennellii* لذبابة البيوت المحمية البيضاء ترجع إلى ما تحتويه نباتاته من إفرازات لزجة للشعيرات الغدية التى توجد بأوراقها وسيقانها، والتى لا يمكن للحشرة الفكاك منها. ولقد تبينت تلك العلاقة بين المقاومة والإفرازات الغدية اللزجة بجلاء فى النباتات الانعزالية فى الجيل الثانى والأجيال التالية له للتلقيح بين الطماطم وهذا النوع البرى، كما أن إزالة الشعيرات اللزجة – من أوراق النباتات المقاومة – بالأسيتون جعلتها قابلة للإصابة.

وبينما تزداد المقاومة بشدة فى النباتات التى تكثر فيها الشعيرات اللزجة بدرجة عالية، فإن ذلك لا يتناسب مع عمليات تداول المحصول أثناء إنتاجه. كذلك فإن

اللزوجة الجزئية التى قد لا تتعارض مع عمليات تداول المحصول أثناء إنتاجه يصاحبها – كذلك – مقاومة جزئية؛ الأمر الذى قد يكون أفضل من عدم المقاومة، إلاّ أن تلك اللزوجة الجزئية تؤدى إلى إضعاف نشاط الزنبور المتطفل على الذبابة: *Encarsia formosa*، الذى يُفيد فى مكافحة الذبابة – بيولوجيًّا – فى البيوت المحمية. وبسبب تلك المشاكل، فقد توقف برنامج تربية الطماطم لمقاومة ذبابة البيوت المحمية البيضاء اعتمادًا على *S. pennellii* كمصدر للمقاومة.

وبالمقارنة.. فإن برنامج التربية لمقاومة ذبابة البيوت المحمية البيضاء اعتمادًا على *S. habrochaites* نجح فى انتخاب سلالة جيل سابع كان مستوى مقاومتها مماثل لمقاومة الأب البرى (عن De Ponti وآخرين ١٩٩٠).

ولقد وُجد أن مقاومة السلالة LA716 من *S. pennellii* لصانعة الأنفاق *L. trifolii* مردها إلى ما تُفرزه شعيراتها الغدية من طراز IV لخليط لزج من الـ acylsugars. ووُجد أن معاملة الطماطم بتلك الـ acylsugars بتركيز ١٠٪ من تركيزها فى *S. pennellii* وفرت مكافحة جيدة لصانعة الأنفاق تمثلت فى انخفاض قدره ٩١٪ فى تكوين الأنفاق (Hawthorn وآخرون ١٩٩٢).

ولقد بدا أن الـ acylsugars التى تُفرزها الشعيرات الغدية لتلك السلالة هى المسئولة – كذلك – عن مقاومتها لكل من دودة ثمار الطماطم ودودة ورق القطن الصغرى (الدودة الخضراء) *S. exigua*، حيث تؤثر على سلوك دودة ثمار الطماطم، بينما تؤثر على المستوى الفسيولوجى ومستوى السلوك فى دودة ورق القطن الصغرى، وكان التركيز الفعال للـ acylsugars مع كلتا الحشرتين أقل كثيرًا مما يوجد – طبيعيًّا – فى السلالة LA 716 (Juvik وآخرون ١٩٩٢).

إن مقاومة النوعان البريان *S. habrochaites*، و *S. pennellii* ترجع – أساسًا – إلى ما تحمله من شعيرات غُدية. وترتبط عدة عوامل بالمقاومة لعدد من الحشرات،

وبخاصة دودة ثمار الطماطم (أو دودة كيزان الذرة) *H. zea*، ومن تلك العوامل: الـ 2-tridecanone، والـ 2-undecanone، والتوماتين، ومثبطات البروتيز protease inhibitors، والـ sesquiterpenes، والفينولات، وصلابة أديم الثمرة. ويُعد الـ 2-tridecanone سامًّا لكل من: دودة التبغ *M. sexta*، والدودة الدبوسية *Keiferia lycopersicella*، ومنّ القطن *Aphis gosseypii*. ويرتبط المركب 2-methyl ketone undecanone — الذى يوجد فى شعيرات السلالة PI 134417 من الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum من النوع *S. habrochaites* بالمقاومة للحشرات.

كذلك يُثبط المركبان: rutin ، وchlorogenic acid — اللذان يتواجدان فى الشعيرات الغدية — نمو الحشرات.

ومن المركبات الكيميائية الأخرى ذات العلاقة بمقاومة الحشرات فى الأنواع البرية كلاً من: الـ curcumene والـ zingiberene (وهما من الـ sesquiterpenes) فى الطراز ذات الأوراق الملساء من *S. habrochaites* (حيث يرتبطان بمقاومة خنفساء كلورادو)، وإسترات السكريات والـ tomatine فى *S. pennellii*، حيث وجد أن إسترات السكريات ترتبط بمقاومة المن.

كذلك وجد ارتباط بين صلابة طبقة الأديم بالثمرة ومقاومة إحدى سلالات الطماطم الكريزية cerasiforme لدودة ثمار الطماطم *H. zea*، وكذلك بين سمك القشرة فى سيقان بعض سلالات *S. habrochaites* ومقاومتها للمنّ (عن Kalloo ١٩٩٣).

إن الشعيرات الغدية لأوراق النوع البرى *S. habrochaites* (الطراز hirsutum) تحتوى على الزنجبرين zingiberene، وهو sesquiterpene يُعد مسئولاً عن مقاومة نباتات هذا النوع للحشرات. وفى السلالة PI 127826 لهذا النوع البرى وجد أن كفاءة التوريث فى المعنى الواسع كانت عالية، وقدرت بنحو ٠,٨٣، و١,٠، و٠,٧٨، و٠,٧٢ — على التوالى — لصفات محتوى الزنجبرين، وكثافة الشعيرات من الطرز I، و IV، و VI، و VII. كما وجدت ارتباطات إيجابية جوهرية بين محتوى الزنجبرين وكثافة

الشعيرات من الطرز IV، و VI، و VII. وتبين أن صفة محتوى الزنجبرين المرتفع فى النوع البرى يتحكم فيها – بصفة أساسية – جين واحد رئيسى متنحٍ. ووجدت كذلك أدلة على تحكم أليل واحد رئيسى متنحٍ فى موقع واحدٍ فى كثافة طرز الشعيرات IV، و VI، و VII، مع ظهور أدلة على وجود فعل لمواقع ذات تأثير متفوق بالنسبة للطرازين IV، و VI. ولقد أظهرت نباتات الجيل الثانى الغنية بالزنجبرين مستوى عالٍ من المقاومة للذبابة البيضاء (طراز B) كان أعلى مما فى صنف الطماطم TOM-556 ومقارب لما فى نباتات السلالة البرية (de Freitas وىخرون ٢٠٠٧).

ولقد أمكن تقدير محتوى أوراق الطماطم من الزنجبرين zingiberene (المسئول عن مقاومة الحشرات والعناكب) بدقة وسهولة بالـ spectrophotometry لمستخلص جزء يسير من الورقة، وهى الطريقة التى أعطت نتائج ترتبط إيجابيًا مع التقدير بالـ HPLC (r= ٠,٨٥). وقد استخدم فى الدراسة سلالة طماطم فقيرة فى محتواها من الزنجبرين (هى TOM-556)، والسلالة PI 127826 من *S. habrochaites* (طراز hirsutum) الغنية بالزنجبرين، والجيل الأول بينهما، وكلاً من سلالة الطماطم TOM-600 والسلالة PI 34417 من *S. habrochaites* (طراز glabratum) الغنيان كثيرًا فى محتواهما من الـ 2-tridecanone، والجنجر ginger (وهو *Zingiber officinalis*) الغنى فى محتواه من الزنجبرين (de Freitas وآخرون ٢٠٠٠).

وقد أمكن التعرف على واسمات RFLP ترتبط بمحتوى أوراق الطماطم والسلالة PI 134417 من النوع البرى *S. habrochaites* (الطراز glabratum) من المركب 2-tridecanone المسئول عن المقاومة العالية للحشرات فى السلالة البرية؛ بما يفيد إمكان الانتخاب لصفة المقاومة عن طريق تلك الواسمات (Nienhuis وآخرون ١٩٨٧).

ولقد وُجد أن سلالات الطماطم ذات الأصول الوراثية المتشابهة (للصنف Micro-Tom) والتى تختلف فى قدرتها على إنتاج الإثيلين، والجبريللين، والأوكسين تُظهر –

بصورة غير مباشرة – تحورات فى كثافة الشعيرات الغدية من خلال تأثيرها على مساحة خلايا البشرة؛ هذا إلاَّ أن البراسينوستيرويدات brassinosteroids، والجاسمونات jasmonates تؤثر – مباشرة – على كثافة الشعيرات الغدية ومحتوى المركبات التى تفرزها تلك الغدد، ولكن بصُورٍ مختلفة. فطفرة الطماطم غير المنتجة للبراسينوستيرويدات dpy يزداد فيها تكوين الشعيرات الغدية، وتمثيل الزنجبرين zingiberene، والتعبير عن مثبط إنزيم البروتينيز proteinase inhibitor، بينما يحدث العكس فى الطفرة غير الحساسة للجاسمونات jai1-1. ولقد أظهرت نباتات الطفرة المزدوجة dpy jai1-1 أن jai1-1 متفوق على dpy. كما أظهرت الدراسات التى استخدمت فيها الحشرتين الدودة الخضراء الخريفية (وهى: fall armyworm *Spodoptera frugiperda*، ودودة أمريكا الجنوبية الدبوسية *Tuta absoluta* – بوضوح – أهمية التفاعل بين الجاسمونات والبراسينوستيرويدات فى الدفاع ضد تغذية الحشرات (Campos وآخرون ٢٠٠٩).

الانتخاب للمقاومة للحشرات والعناكب

تُعد الأنواع البرية *S. peruvianum*، و *S. habrochaites*، و *S. pennellii* مصادر لمقاومة عديد من الأنواع الحشرية. ولقد أمكن التعرف على عديد من المركبات الكيميائية التى ترتبط بالمقاومة فى تلك الأنواع، مثل: الـ methyl-ketones (مثل الـ tridecanone) والـ sesquiterpenes فى *S. habrochaites*، والـ acylsugars فى *S. pennellii*. توجد تلك المركبات فى الشعيرات الغدية بأسطح الأوراق، وهى تُوَّرث – غالبًا – بمستويات متوسطة إلى عالية من درجات التوريث. وقد ثبت إمكان الانتخاب لمقاومة الدودة الدبوسية الجنوب أمريكية (الـ *Tuta absoluta*) وكذلك القدرة على طرد العنكبوت الأحمر على أساس محتوى الـ 2-tridecanone والـ sesquiterpene (وهو الـ zingiberene) (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧).

تأثير التسميد فى المقاومة الطبيعية

أدت زيادة معدل التسميد من ١,٨ إلى ١٩,٦ جم NPK/ نبات إلى خفض المقاومة التى تعتمد على الشعيرات الغدية فى السلالة PI 134417 من *S. habrochaites* (الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum) لكل من دودة التبغ *M. sexta*، وخنفساء بطاطس كلورادو، و *L. decemlineata* بخفض كل من كثافة الشعيرات الغدية من الطراز VI وكمية الـ 2-tridecanone التى تتواجد فى قمة تلك الشعيرات، كذلك أدت تلك الزيادة فى مستوى التسميد إلى خفض المقاومة التى تعتمد على الأنسجة الورقية السطحية فى السلالة البرية لكل من خنفساء بطاطس كلورادو *L. decemlineata*، ودودة ثمار الطماطم *H. zea* (Barbour وآخرون ١٩٩١).

تأثير المقاومة الطبيعية للحشرات والعناكب فى كفاءة المقاومة الحيوية بالحشرات والعناكب

تتطفل الترايكوجراما (مثل *Trichogramma petiosum*، و *T. exiguum*) على بيض دودة ثمار الطماطم، وتُستخدم فى مكافحتها بيولوجيا. وقد وُجد أن هذا التطفل يكون أعلى ما يمكن على أصناف الطماطم القابلة للإصابة بالحشرة، وكان أقل ما يمكن فى السلالة PI 134417 من *S. habrochaites* (وهى من الطراز ذات الأوراق الملساء *glabratum*) العالية المقاومة للحشرة، وكذلك فى سلالات تربية الطماطم التى حصلت على مقاومتها للحشرة منها. وعلى الرغم من أن الاختلافات فى كثافة الشعيرات الغدية فسّرت التباينات فى تطفل الترايكوجراما، فإن تلك الاختلافات لم يمكن فصلها عن تأثير إفراز الشعيرات من المثيل كيتونات: 2-tridecanone، و 2-undecanone (Kauffman & Kennedy ١٩٨٩).

كما وُجد أن المتطفل *Telenomus sphingis* تقل قُدرته على وضع البيض على يرقات دودة التبغ *Manduca sexta* التى تتغذى على أوراق السلالة PI 134417 من

S. habrochaites (الطراز glabratum)، وذلك مرده إلى محتوى أوراق تلك السلالة من المركب 2-tridecanone الذى يُثبط نمو الحشرة، وكذلك نمو خنفساء بطاطس كلورادو *L. decemlineata* (Farrar & Kennedy ١٩٩١أ).

كذلك وُجد أن إفرازات الشعيرات الغدية للنوع البرى *S. habrochaites* (الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum) — السلالة PI 134417 — تؤثر سلبًا على تطفل الترايكوجراما *Trichogramma pretiosum* على بيض دودة ثمار الطماطم، وعلى كل من دودة التبغ *M. sexta* وخنفساء بطاطس كلورادو *L. decemlineata*. وقد ماتت الحشرة البالغة للطفيل بمجرد ملامستها للنمو الخضرى للسلالة البرية، أو تعرضها للمركبات المتطايرة المنبعثة منها؛ وهو الأمر الذى توقف حدوثه عندما أُزيلت الشعيرات الغدية. وكان المركب 2-tridecanone المكون الرئيسى الهام للطفيل بالشعيرات الغدية للسلالة البرية (Kashyap وآخرون ١٩٩١).

وفى دراسة أخرى كان لكل من الـ 2-tridecanone، والـ 2-undecanone– اللذان تفرزهما الشعيرات الغدية بالسلالة PI 134417 من *S. habrochaites* (الطراز ذات الأوراق الملساء glabratum) — دورهما فى تقليل تطفل كلاً من *Trichogramma pretiosum*، و *Telenomus sphingis* على دودة ثمار الطماطم (أو دودة كيزان الذرة أو دودة اللوز الأمريكية) *Helicoverpa zea* (Kashyap وآخرون ١٩٩١أ).

كما وُجد أن المتطفل *Archytas marmoratus* الذى تفقس يرقاته على العائل النباتى ينخفض تواجده جوهريًا على سلالات الطماطم المقاومة لدودة ثمار الطماطم *H. zea* التى تحتوى على methyl ketones (هى: الـ 2-tridecanone والـ 2-undecanone)، مقارنة بما يحدث على سلالات الطماطم القابلة للإصابة بالحشرة. وبالمقارنة.. فإن المتطفل *Eucelatoria bryani* الذى تفقس يرقاته على الحشرة مباشرة ولا يلامس العائل النباتى لا يتأثر بالمقاومة التى توفرها الـ methyl ketones (Farrar & Kennedy ١٩٩٣).

ووُجد — كذلك — أن قدرة كل من الـ *Trichogramma* spp.، و الـ *Telenomus sphingis*، و *Campoletis sonorensis*، و *Cotesia congregata* على التطفل على كل من دودة ثمار الطماطم *H. zea*، ودودة براعم التبغ *Heliothis virescens*، ودودة التبغ *Manduca sexta* تنخفض فى السلالة PI 134417 من *S. habrochaites* (الطراز glabratum) المقاومة لتلك الحشرات، مقارنة بما يحدث فى التراكيب الوراثية القابلة للإصابة بها (Farrar وآخرون ١٩٩٤).

التربية لتحسين قدرة المفترسات على المكافحة الحيوية

لا ينجح استعمال مفترس العنكبوت الأحمر *Phytoseiulus persimilis* فى المكافحة الحيوية للعنكبوت الأحمر فى الطماطم؛ ذلك لأنه يتعين على المفترس — لكى يجد فريسة جديدة — الانتقال لأعلى على الساق حتى يصل لورقة جديدة. هذا.. إلا أن سيقان أصناف الطماطم تكون غالبًا شديدة الوبرية ولزجة؛ مما يؤدى إلى تقيد حركة المفترس بنسبة ٦١٪، ثم موته بنسبة ٧٣٪. ويمكن الاستفادة من صفة غياب تلك الشعيرات والتى تتوفر فى النوع البرى *L. peruvianum*، وكذلك تتوفر فى إحدى طفرات الطماطم (de Ponti & Mollema ١٩٩٢).