الفصل السادس

الطفرات ووراثة الصفات

كان عدد الطفرات المعروفة فى الطماطم ٩ طفرات فقط فى عام ١٩١٧، وارتفع الرقم إلى ٢٠ طفرة فى عام ١٩٣١، ثم إلى ٤٩ طفرة فى عام ١٩٤٧، و١١٨ فى عام ١٩٥٦، و٦٩٠ فى عام ١٩٦٧، ونحو ٨٠٠ طفرة فى عام ١٩٧٥، وحوالى ١٢٠٠ طفرة فى عام ١٩٨٦، وإلى أكثر من ذلك بكثير فى الوقت الحاضر. يتبين من هذه الأرقام الزيادة الكبيرة التى تطرأ سنويًّا على عدد الجينات المعروفة فى الطماطم. ومن بين هذه الطفرات.. أُحدثت أكثر من ٣٠٠ طفرة بواسطة المعاملة بأشعة X، وأدخلت أكثر من ٢٠٠ طفرة من النوع القريب *S. pimpinellifolium*، واستحدثت طفرات أخرى كثيرة بالمعاملة بأشعة جاما أو بالنيترونات السريعة، إضافة إلى عديد من الطفرات التى نتجت من المعاملة بالمركبات الكيميائية المطفرة؛ مثل الـ ethylene imine، والـ ethyl methansulfonate.

والطفرات تتنوع ما بين المورفولوجية والفسيولوجية، ومنها ما هو على جانب كبير من الأهمية الاقتصادية، وما يستخدم فى دراسات النمو والتطور النباتى، ومنها ما تُكسب النبات أو الثمار مظهرًا غير مألوف.

ومن بين الطفرات غير المألوفة المظهر، ما يلى:

١- طفرة النمو الخضرى الصوفى Wo (Wooly foliage).

٢- طفرة النمو الورقى الملتف Cu (Curl).

٣- الطفرتان at، و r اللتان تعطيان ثمارًا صفراء اللون.

٤- الطفرة y التى تنتج ثمارًا وردية اللون.

٥- الطفرتان r، و y اللتان تنتجان – عند تواجدهما معًا – ثمارًا بيضاء اللون.

٦- الطفرة t التى تنتج ثمارًا ذات لون برتقالى محمر (tangerine).

٧- الطفرة B التى تنتج ثمارًا برتقالية اللون.

٨- الطفرة d الخاصة بالنمو المتقزم dwarf التى تستخدم للزراعة فى أصص الزينة.

٩- الطفرة gh (ghost أو الشبح): تنبت بذور النبات الأصيلة فى الطفرة (ghgh)، لتنتج بادرات ذات أوراق فلقية طبيعية أو مصفرة قليلاً، إلاّ أن الورقة الحقيقية الأولى تبدو باللونين الأخضر العادى والأبيض، ثم تكون الأوراق التالية طبيعية أو مبرقشة كذلك باللونين الأخضر والأبيض (Rick ١٩٨٦).

ولدراسات وراثة الصفات والهندسة الوراثية .. اقترح Meissner وآخرين (١٩٩٧) الاستعانة بصنف الطماطم الشديد التقزم ميكروتوم Micro-Tom فى دراسات وراثة الطماطم؛ فهذا الصنف يمكن زراعته بكثافة تصل إلى ١٣٥٧ نباتًا بكل متر مربع، وهو يُكمل دورة حياته — حتى اكتمال نضج الثمار خلال فترة ٧٠-٩٠ يومًا، كما يمكن تحويله وراثيًّا بمعدلات تصل إلى ٨٠٪ بواسطة الأجروباكتيرم Agrobacterium عند استعمال الأوراق الفلقية. لا يختلف هذا الصنف عن أصناف الطماطم القياسية سوى فى زوجين من الجينات؛ وبذا.. فإن أى طفرة أو جين معزول بطرق الهندسة الوراثية يمكن دراستها بسهولة فى الخلفية الوراثية للصنف ميكروتوم، ثم نقله — عند الضرورة — إلى أى صنف آخر عادى.

أمثلة لبعض الطفرات الاقتصادية

من بين الطفرات البسيطة الهامة التى أمكن التعرف عليها فى الطماطم ما يلى:

١-الجين (self pruning) الذى يتحكم فى النمو المحدود، والذى ربما كان أهم الطفرات التى أمكن التعرف عليها فى الطماطم. اكتشف هذا الجين عام ١٩١٤ كطفرة طبيعية فى ولاية فلوريدا الأمريكية، ونقل إلى الأصناف الجديدة المحسنة منذ الأربعينات، ويعد حاليًّا أكثر الجينات انتشارًا فى جميع أصناف الطماطم التى تزرع فى الحقول المكشوفة من أى جين طفرى آخر.

٢-جين النضج الأخضر المتجانس ug (uniform green) الذى تختفى معه الأكتاف الخضراء القاتمة اللون فى الثمار الخضراء الناضجة، أو غير الناضجة، ويحل محلها لون أخضر متجانس.

٣–جين عدم وجود المفصل فى عنق الثمرة j أو j-2 (jointless pedicel)، وهو المسئول عن عدم بقاء جزء من العنق متصلاً بالثمرة بعد الحصاد، وتبقى – بالتالى – بحالة جيدة فى العبوات أثناء التداول. أما الأصناف العادية.. فتشاهد فيها أعناق الثمار، وقد اخترقت الثمار المجاورة لها فى العبوات؛ مما يؤدى إلى تلفها فى الغالب.

٤–أكثر من ٥٠ جينًا مختلفًا لصفة العقم الذكرى، يكفى أى منها لجعل النبات عقيم الذكر.

٥–عدد من الجينات التى تتحكم فى مكونات الطعم فى الثمرة.

٦–عديد من الجينات التى تتحكم فى المقاومة لكثير من الأمراض. وتعتبر الطماطم من المحاصيل الهامة التى تكثر بها الأصناف المتعددة المقاومة للأمراض، والتى تصل إلى خمسة أمراض فى بعض الأصناف الثابتة وراثيًّا، وإلى ١٠–١٢ مرضًا فى بعض الهجن (عن Rick ١٩٨٦).

ومن بين الدراسات المبكرة التى أُجريت خلال الثُّلث الأول من القرن العشرين على وراثة بعض الصفات المورفولوجية فى الطماطم تبين ما يلى (عن Boswell ١٩٣٧):

الصفة	الجين المتحكم فيها	الصفة السائدة
• لون لب الثمرة		
أحمر مقابل الأصفر	R-r	الأحمر
أحمر مقابل برتقالى محمر	T-t	الأحمر
• الجلد		
أصفر مقابل عديم اللون	Y-y	الأصفر
أكتاف داكنة الخضرة مقابل لون أخضر متجانس	U-u	الأكتاف داكنة الخضرة
ناعم مقابل زغبى	P-p	الناعم
• شكل الثمرة		
كروى مقابل كمثرى		الكروى
قصير مقابل مطاول	O-o	القصير
الطبيعى مقابل المفصص	F-f	الطبيعى

الصفة	الجين المتحكم فيها	الصفة السائدة
الطبيعى مقابل المنتهى بحلمة	N-n	الطبيعى
• الفصوص بالثمرة		
فصان مقابل عدة فصوص		الفصان
• حجم الثمرة		
كبيرة مقابل صغيرة		الوسط
• طبيعة النمو		
طويل مقابل متقزم	D_1-d_1	الطويل
متقزم مقابل شديد التقزم	D_2-d_2	المتقزم
الطويل مقابل القصير المتفرع	Br- br	الطويل
الطويل مقابل المحدود النمو	Sp-sp	الطويل
• الأوراق		
خضراء مقابل صفراء اللون	L-l	الخضراء
طبيعة مقابل شكل ورقة البطاطس	C-c	الطبيعية
طبيعية مقابل سلكية	W-w	الطبيعية
طبيعية مقابل ذابلة	Wt- wt	الطبيعية
طبعية مقابل عديمة الشعيرات	H-h	الطبيعة
• النورة		
بسيطة مقابل مركبة	S-s	البسيطة
بسيطة مقابل بها أوراق	Lf-lf	الطبيعية
• لون الساق		
قرمزى مقابل أخضر	A_1-a_1	القرمزى
قرمزى مقابل يتحول إلى الأخضر	A_2-a_2	القرمزى
• موعد النضج		
مبكر مقابل متأخر		وسط
• عنق الثمرة		
بمفصل مقابل بدون مفصل	J-j	بمفصل
• طفرات مستحدثة بالإشعاع		
أوراق طبيعية مقابل خشنة	R_1-r_1	طبيعية

الصفة	الجين المتحكم فيها	الصفة السائدة
أوراق طبيعية مقابل صفراء	L-l	طبيعية
أوراق فلقية طبيعية مقابل ملتفة	Rc-rc	طبيعية
أزهار طبيعية مقابل عقيمة	St-st	طبيعية
بادرات طبيعية مقابل صفراء	Ys-ys	طبيعية
بادرات طبيعية مقابل بيضاء مصفرة	V-v	طبيعية

ويشتمل جدول (٦–١) على قائمة بعدد من جينات الطماطم الهامة، التى استخدمت فى برامج التربية لإنتاج أصناف محسنة، وأمثلة للأصناف التى توجد بها الجينات.

جدول (٦–١): أمثلة لبعض جينات الطماطم التى استخدمت فى برامج التربية لإنتاج أصناف محسنة (عن Tigchelaar ١٩٨٦).

اسم الجين	رمز الجين	أمثلة للأصناف التى يوجد بها الجين
	طبيعة النمو	
النمو المحدود (التقليم الذاتى) self pruinig	sp	UC 82, Cal Ace
النمو المتقزم dwarf	d	Epoch, Tiny Tim
ورقة البطاطس potato leaf	c	Geneva 11
العنق عديم المفصل jointless pedicel	*j-1*	Penn Red
	j-2	عدة أصناف
	المقاومة للآفات	
تلطخ الأوراق leaf mold	Cf-1	Sterling Castle
	Cf-2	Vetamold
	Cf-3	V121
	Cf-4	Purdue 135
المناعة للذبول الفيوزارى fusarium wilt		
السلالة ١	I-1	Pan American
السلالة ٢	I-2	Walter
المقاومة لذبول فيرتيسيليم verticllium wilt	Ve	VR Moscow
المقاومة لتبقع الأوراق السبتورى septoria leal spot		Targinnie Red

يتبع

تابع: (جدول ٦-١).

اسم الجين	رمز الجين	أمثلة للأصناف التى يوجد بها الجين
المقاومة للندوة المتأخرة late blight	Ph-1	New Yorker
المقاومة للندوة المبكرة early blight	Ad	Southland
المقاومة لتبقع الأوراق الرمادى gray leaf spot	Sm	Tecmseh, Chio III
المقاومة لفيرس موزايك التبغ tobacco mosaic	Tm, Tm-2, $Tm\text{-}2^2$	عدة أصناف
المقاومة لفيرس التفاف القمة curly top	؟	C5, Columbia
المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور	Mi	Rossoll, VFN Bush
النضج المنتظم uniform ripening	صفات الثمار / u	Heinz 1350
الصبغة العالية high pigment	hp	Redbush
التخطيط الأخضر green stripe	gs	Tigerella
صبغة البيتاكاروتين العالية high beta	B	Caro-Rich
اللون القرمزى old gold crimson	og^c	Vermillion
الكاروتين المنخفض low total carotene	r	Snowball
اللون البرتقالى المحمر tangerine	t	Sunray, Jubilee
الجلد الشفاف colorless peel	y	Traveller
عدم النضج nonropening	nor	Long Keeper
العقم الذكرى	جينات كثيرة	
العقد البكرى parthenocarpy	pat-2	Severianin

ومن بين جينات الطماطم الهامة (والتى أسلفنا الإشارة إلى بعضها)، ما يلى (عن Kalloo ١٩٩٣):

الجين	الصفة التى يتحكم فيها
aa	غياب الأنثوسيان anthocyanin absent
alc	ألكوباكا alcobaca
Aps 1	أسيد فوسفاتيز ١ acid phosphatase 1

الجين	الصفة التى يتحكم فيها
B	بيتاكاروتين beta-carotene
bs	البذور البنية brown seed
c	ورقة البطاطس potato leaf
d	التقزم dwarf
h	غياب الشعيرات hair absent
hp	الصبغة الكثيرة high pigment
j	غياب المفصل من عنق الثمرة jointless
ls	تثبيط التفرع الجانبى lateral suppression
ms	العقم الذكرى male sterility
nor	عدم النضج non-ripening
Nr	لا تنضج أبدًا never ripe
rin	مانع النضج ripening inhibitor
sp	التقليم الذاتى self pruning
tmf	الانتهاء بزهرة terminating flower
u	الثمار الخضراء الفاتحة المتجانسة uniform green
Cf, I, I-1, I-2, Mi, Ph, Tm-1, Tm-2, $Tm-2^2$	جينات لمقاومة بعض المسببات المرضية

النمو المحدود ونصف المحدود

يتحكم الجين sp (من self-pruning) فى صفة النمو المحدود determinate (الذى يقل فيه عدد النورات الزهرية على الساق الرئيسية عن أربع نورات)، مقابل النمو غير المحدود (الذى يستمر فيه الساق الرئيسى فى النمو على صورة امتدادات للنموات الجانبية بعد تكوين النورات التى تأخذ وضعًا جانبيًّا على الساق الرئيسية).

وقد اكتشفت سلالة نصف محدودة النمو semideterminate يتأخر فيها توقف النمو القمى فى الساق الرئيسية بدرجة أكبر عما فى حالة النمو المحدود. وقد تبين أن تلك الصفة يتحكم فيها جين واجد مُتنحٍ أعطى الرمز sdt، علمًا بأن Sp متفوق على sdt (Elkind وآخرون ١٩٩١).

النمو المنبطح

إن صفة النمو المنبطح prostrate الذى يزداد معها المحصول الكلى والمحصول الصالح للتسويق (Ozminkowski وآخرون ١٩٩٠أ) هى صفة كمية ذات درجة توريث عالية قدرت – على النطاق الضيق – بين ٠,٧٧، و ١,٠ (Ozminkowski وآخرون ١٩٩٠ب).

الوريقات كاملة الحافة

توجد طفرة متنحية فى الطماطم تعرف باسم solanifolia، ويتحكم فيها الجين المتنحى sf. يتحكم هذا الجين فى إنتاج وريقات ذات حافة كاملة غير مفصصة. وقد وجد أن نباتات الطماطم العادية غير الحاملة لهذا الجين تُنتج وريقات كاملة الحافة غير مفصصة لدى معاملتها بحامض الجبريلليك، بينما تُنتج نباتات الطماطم المطفرة أوراقًا عادية لدى معاملتها بالكلورمكوات chlormequat (أى الـ CCC) المثبط لتمثيل الجبريللين (Sekhar & Sawhney ١٩٩١).

الأوراق القائمة

تُوجد فى الطماطم طفرة تُعرف باسم erectioid leaf يتحكم فيها الجين السائد جزئيًّا Erl. تتميز هذه الطفرة بأن أوراقها تصنع زاوية حادة مع الساق؛ مما يهيئ للنبات – ككل – فرصة أفضل لاستقبال أشعة الشمس والاستفادة منها، مع إمكان زيادة المحصول بزيادة كثافة الزراعة (Georiev & Kraptchev ١٩٩٢).

جين الشعيرات الورقية الصوفية

ظهرت طفرة فى سلالة الطماطم LS1371 تميزت بشعيراتها الورقية الكثيفة Wooly، أُعطيت الرمز Wo^{mz}، وتبين أنها ذات سيادة غير تامة، وظهرت الصفة بدرجة متوسطة فى الجيل الأول (Wo^{mz} /wo)، وكانت فعالة فى خفض الإصابة بالمن وصانعة الأنفاق حتى وهى فى الحالة الخليطة (Chai & Ding ٢٠٠٢).

النورات الزهرية الضخمة

حُصل من الانتخاب فى الأجيال الانعزالية لتلقيح بين الطماطم والنوع البرى ذو الثمار الصغيرة الحمراء (سابقًا: *L. humboltii*) على سلالة ثابتة وراثيًّا أُطلق عليها اسم Multiflor تميزت بتكوينها لنورات زهرية فائقة الضخامة. تحمل تلك السلالة أوراقًا قليلة و ٤–٥ نورات ضخمة. وقد بلغ عدد الأزهار الخصبة المكتملة التكوين فى إحدى تلك النورات ٧٠٠–١٢٠٠ زهرة. تستمر النورات فى الازدياد فى الحجم حتى نهاية موسم النمو،ويعقد بها من ٥٠ إلى ٦٠ ثمرة متوسطة الحجم يتراوح وزن كل منها بين ٤٠، و ٥٥ جم (Stancheva وآخرون ١٩٩٧).

الجين $j\text{-}2^{in}$ وتشريح طبقة الانفصال

تحمل طماطم جُزر جالاباجوس البرية *S. cheesmaniae* جين غياب المفصل فى عنق الثمرة $j\text{-}2^{in}$ (وهو: jointless). يؤدى هذا الجين – مقارنة بالطماطم العادية – إلى تأخير بدء تكوين طبقة الانفصال عن المراحل الأولى لتمييز السبلات، وتغير فى شكل خلايا طبقة الانفصال عند تفتح الزهرة إلى صغيرة وقرصية، وتغير فى شكل خلايا البشرة قريبًا من منطقة الانفصال من مقعرة بوضوح تجاه القشرة الداخلية فى الطماطم العادية إلى خلايا متساوية الأقطار فى طبقة الانفصال عند تفتح الزهرة، بينما تكون خلايا البشرة قليلة التقعر. وتؤدى تلك التغيرات إلى تأخير تكوين طبقة الانفصال (Tabuchi وآخرون ٢٠٠٠).

وقد وجد من دراسة على أصول وراثية متشابهة isogenic lines – لا تختلف إلاّ فى صفة وجود أو غياب مفصل الثمرة – أن غياب المفصل كان مصاحبًا بانخفاض جوهرى فى كل من عدد الثمار الكلى والمحصول الكلى (Boiteux وآخرون ١٩٩٥).

وأمكن باستعمال واسمات الـ RFLP، والـ RAPD تحديد وجود الجين jointless-2 على الكروموسوم ١٢ (Zhang ٢٠٠٠).

طفرات لون الثمار الأخضر

تكون ثمار الطماطم التى تحمل الطفرة pale green بيضاء اللون تقريبًا، مقارنة باللون الأخضر الفاتح لثمار الطفرتين uniform green، و uniform gray-green اللتان لا يمكن تمييزهما عن بعضهما البعض. أما ثمار الطفرة apple green فإنها تكون متجانسة بلون ثمار صنف التفاح Granny Smith. كذلك يكون النمو الخضرى للطفرة الأخيرة بلون أخضر قاتم. وتعرف طفرة أخرى يطلق عليها اسم medium green، وفيها تكون الثمار خضراء متجانسة تقريبًا، ولكن مع لون أخضر أكثر قتامة عند الأكتاف، ومماثل للطفرة green shoulder، ولكن ليس بنفس درجة وضوحها.

وقد تبين أن الطفرتين apple green، و pale green يتحكم فيهما آليلات للجين u عند موقع الـ uniform green على الكروموسوم ١٠ (Mattia & Scott ٢٠١٤).

جين اللُب الثمرى الأخضر gf

تتميز الطماطم السوداء والقرمزية اللون باحتوائها على الجين gf المسئول عن صفة اللب الأخضر، وفيها لا يتحلل الكلوروفيل، مع تمثيل الليكوبين اللذان يعملان معًا على إكساب الثمار لونًا داكنًا، هو فى حقيقته لون بنى، ولكن مع تباين تركيز الصبغات الأخرى نسبة إلى الكلورفيل.. تظهر الثمار بلون أسود أو قرمزى. وعلى خلاف الاعتقاد الخاطئ الشائع، فإن هذه الثمار لا يتراكم فيها الأنثوسيانين المضاد للأكسدة. يقع هذا الجين على الذراع الطويل للكروموسوم رقم ٨ (الإنترنت).

أمثلة للطفرات الفسيولوجية

حظيت الطماطم بدراسات عديدة فى مجال الوراثة الفسيولوجية، وأمكن التعرف على عديد من الجينات التى تتحكم فى صفات فسيولوجية معينة، منها — على سبيل المثال — ما يلى:

١–الجين Del ذو السيادة غير التامة: يتحكم هذا الجين فى إنتاج كميات كبيرة من الدلتا — كاروتين delta–carotene على حساب بقية الصبغات الكاروتينية التى