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

تتكون طبيعيًّا فى النباتات العادية، ويعنى ذلك أن كاروتينات الطماطم يتم تمثيلها — كل على انفراد — من مادة أولية مشتركة بينها Common Precursor.

٢- تبين أن المركبات الرئيسية المسئولة عن النكهة والطعم المميزين فى الطماطم — وهى: 2-isobutylthiazole، و methylsalicylate، وeugenol، وcitrate، و malate يتحكم فى كل منها جين واحد.

٣- أظهرت النباتات الحاملة للجين btl نقصًا واضحًا فى البورون بالنموات الخضرية. وقد تبين من دراسات التطعيم أن الطفرة تمتص البورون بصورة طبيعية، إلا أنها قليلة الكفاءة فى نقل البورون الممتص من الجذور إلى بقية أجزاء النبات. كما اكتشفت طفرة مماثلة (fer) بالنسبة لعنصر الحديد.

٤- ظهرت كذلك طفرات ذابلة wilty mutants فى الطماطم أعطيت الرموز flc، و not، و sit. وقد أوضحت الدراسات الفسيولوجية أن ذبولها يرجع إلى سلوك غير طبيعى للثغور. كما تبين كذلك أن جذور الطفرات الثلاث تقاوم حركة الماء بها، وأنها تعانى حالة عدم توازن هرمونى؛ حيث وجد أن بها نقصًا واضحًا فى حامض الأبسيسيك abscisic acid. وقد أدت معاملتها بحامض الأبسيسيك إلى رجوعها إلى الحالة الطبيعية، فيما يتعلق بالذبول، وحالة الثغور والجذور. كما وجد أن حالة الذبول فى — النباتات الحاملة لطفرتين مجمعتين من هذه الطفرات الثلاث — كانت أشد مما فى النباتات الحاملة لطفرة واحدة.

٥- تبين أن نباتات الطماطم الطبيعية تنتج صبغة الأنثوسيانين المسماة بيتانين Petanin. وقد اكتشفت ثلاثة جينات غير آليلية، هى ag، و al، و Pn تسمح بتمثيل الأنثوسيانين، ولكنها تنظم ذلك زمنيًّا خلال مختلف مراحل النمو النباتى. ويمثل الأنثوسيانين خلال المراحل الوسطية فى التراكيب af، و ah، و aw، و bls. كما اكتشفت طفرتان أخريان تتحكمان فى تركيب الصبغة الأنثوسيانينية، هما: a وفيها

الأجليكون aglycone عبارة عن بيونيدن Peonidin، و ai التى توجد فيها الصبغة فى صورة بتيونيدين Petunidin.

٦- تعانى الطفرة dgt من الاستجابة غير الطبيعية للجاذبية الأرضية فى كل من السيقان والجذور.

وأوضحت دراسات التطعيم أن سبب هذه الظاهرة يوجد فى النموات الخضرية، وقد وجد أن هذه الطفرة تستجيب للمستويات المنخفضة من الإثيلين؛ مما يدل على أن نموها غير الطبيعى يرجع إلى خلل فى تمثيل الأوكسين والإثيلين.

٧- ظهرت طفرة عقم ذكرى غير منتظمة فى ظاهرة العقم variable male sterile (vms). تُزهر الطفرة بصورة طبيعية فى الجو البارد، بينما تكون عقيمة فى حرارة ٣٠-٣٢°م. وقد تبين أن مرحلة النمو الحساسة للحرارة المرتفعة هى قبل الانقسام الميوزى فى المتوك بنحو ١٠ أيام.

٨- وجدت طفرة لا يمكنها تمثيل الحامض الأمينى ثيامين thiamine، ويلزم تزويدها به، وقد أخذت الرمز (tl) كما وجدت طفرتان هما: spa، و ten بهما نقص غير كامل فى الثيامين، وكانت تعانى الطفرة الأولى منهما (spa) من نقص آخر فى البريميدين Pyrimidine.

٩- ظهرت طفرة طماطم ذات احتياجات عالية جدًا من البوتاسيوم تصل إلى ١٠٠-٢٠٠ ضعف التركيز الطبيعى للتغذية بالبوتاسيوم فى النباتات العادية؛ حتى لا تظهر عليها نقص العنصر؛ علمًا بأن محتوى نباتات هذه الطفرة من العنصر عادى، وهو ما يدل على أن أعراض نقص العنصر بها لا ترجع إلى ضعف فى قدرتها على امتصاصه أو نقله فى النبات. ويُظهر ذلك خطأ الاعتماد على تحليل النموات الخضرية فى تقدير نقص العناصر (عن Rick ١٩٨٦).

طفرات الأنثوسيانين وعلاقتها بتحمل الشدِّ البيئى

دُرس تأثير ثلاثة جينات تؤثر فى تمثيل الأنثوسيانين (تمنع تكوينه) فى الطماطم، وهى: الجين ah (وهو Holfmann's anthocyaninless)، والجين aw (وهو anthocyanin without)، والجين bls (وهو baby lea syndrome)، ووجد أن كل هذه الجينات حفَّزت قدرة البذور على الإنبات فى ظروف شدٍّ بيئى متباينة (أيًّا كانت الخلفية الوراثية للسلالات ذات الأصول الوراثية المتشابهة التى استخدمت فى الدراسة)، هى ١٣ °م (حرارة منخفضة)، و ٣٣ °م (حرارة عالية)، و ١٢٠ مللى مول كلوريد صوديوم (شد ملحى)، و١٥٪ PEG-600 (شدٍّ جفافى)، بينما لم تؤثر أى من تلك الجينات على استطالة الجذور أو السويقة الجنينية العليا فى ظروف الشدِّ المختلفة (Atanassova وآخرون ٢٠٠١).

الطفرات الهرمونية فى الطماطم

تتوفر عديد من الطفرات الهرمونية فى الطماطم تؤثر فى محتوى النبات من الهرمون الطبيعى أو استجابتها له، ومن أمثلتها، ما يلى (عن Campos وآخرين ٢٠٠٩):

الطفرة	تأثيراتها
dgt	ضعف الحساسية للأوكسين
Nr	ضعف الحساسية للإثيلين
epi	الإنتاج العالى للإثيلين
not	ضعف إنتاج حامض الأبسيسك
gib3	المحتوى المنخفض من الجبريللينات
pro	زيادة إنتاج الجبريلييينات
dpy	المحتوى المنخفض من البراسينوستيرويدات brassinosteroids
jai1-1	عدم الحساسية للجاسمونات jasmonates

وتتوفر فى صنف الطماطم Micro-Tom (الذى يُستخدم فى الأغراض البحثية بسبب صغر حجمه وقصر دورة حياته) عددًا من الطفرات الهرمونية التى أمكن نقلها لهذا الصنف كلٍ على انفراد. ومن بين تلك الطفرات، ما يلى (عن Campos وآخرين ٢٠٠٩):

الطفرة	الكروموسوم	الفئة الهرمونية	الوظيفة والتأثير المورفولوجى
diageotropica (dgt)	١	الأوكسين	ضعف الإحساس بالأوكسين. تفتقر للـ cyclophillin – عدم وجود جذور جانبية – الأوراق تتجه لأعلى hyponastic
Never ripe (Nr)	٩	الإثيلين	ضعف الإحساس بالإثيلين – تفتقر لمستقبل للإثيلين – لا تكمل الثمار نضجها
epinastic (epi)	٤	الإثيلين	زيادة إنتاج الإثيلين – الأوراق شديدة التدلى epinastic
notabilis (not)	٧	حامض الأبسيسك	مستوى منخفض من حامض الأبسيسك – الفقد الشديد للماء فى ظروف الحرارة العالية
Gibberellin deficient 3 (gib3)	٧	حامض الجبريلليك	محتوى منخفض من حامض الجبريلليك – متقزم – الأوراق صغيرة وخضراء قاتمة اللون
procera (pro)	١١	حامض الجبريلليك	زيادة إنتاج حامض الجبريلليك – زيادة الطول – ضعف التفصيص فى الوريقات الرئيسية
dumpy (dpy)	٢	البراسينوستيرويدات	انخفاض محتوى البراسينوستيرويدات – غالبًا غير قادرة على تحويل 6-deoxocatasterone إلى 6-deoxoteasterone – النبات قصير – يحدث تغير فى مورفولوجى الورقة
jasmonic acid insensitive 1-1 (jai 1-1)	٥	الجاسمونات	غير حساس لحامض الجاسمونك – ضعف كثافة الشعيرات الغدية بالأوراق والثمار

ولقد أمكن التعرف على ثلاث طفرات متنحية يقل فيها إنتاج الجبريللين بشدة، وأعطيت الرموز gib 1، و gib 2، و gib 3، وهى تقع على كروموسومات مختلفة، وتتحكم فى خطوات معينة فى مسار تمثيل الجبريللين (Koornneef وآخرون ١٩٩٠).

وتتم المحافظة على طفرات الطماطم التى لا يمكنها تمثيل هرمونات معينة بالطرق التالية (عن Rick ٢٠٠٧ ج):

الطفرات	الجينات	معاملات الإكثار
ABA mutants	flc, sit, not	الرش أسبوعيًّا ابتداء من مرحلة البادرة بمحلول من: ٥٠ مجم ABA مُذاب فى ٥ مل إيثانول و ٠,٤ مل Triton و٤٠٠٠ مل ماء
Gibbrellin mutants	gib-1, gib-2, gib-3	معاملة البذور بحامض الجبريللك بتركيز ١٠٠ ميكرومول لكى تنبت
Thiamine mutants	ten, spa, tl	تستفيد هذه الطفرات من المعاملة بالثيامين، الذى يُعد ضروريًّا فى حالة الطفرة tl. تكون المعاملة رشًّا طوال فترة حياة النباتات، أو بوضع حبوب فيتامين ب٦ فى التربة بعد الشتل

الطفرات المسببة للذبول

تُعرف عديد من طفرات الطماطم التى تسبب ذبولاً للأوراق، منها ما يلى:

الطفرة	الجين المتحكم فيها
impatiens	imp
notabilis	not
flacca	flc
sitiens	sit
wilty	Wlt

وجميع هذه الطفرات متنحية فيما عدا الطفرة الأخيرة. تبقى النباتات فى هذه الطفرة الأخيرة ذابلة حتى اكتمال حياتها، ولا تستجيب للرى، كما يظهر بأوراقها – تحت ظروف الزراعة المحمية – تحللا بالحواف يمتد تدريجيًّا نحو المركز، وتكون بدايته فى الأوراق السفلى، ثم يتقدم تدريجيًّا نحو الأوراق العليا (Rasmussen & Peirce ١٩٩٢).

الجين SI-SROI 1 لتحمل الملوحة

اكتُشِفَ الجين SI-SROI 1 الذى يجعل النباتات أكثر تحملاً للملوحة (Babajani وآخرون ٢٠٠٩).

النمو إلى أسفل فى الضوء

تحمل طفرة الطماطم lazy-2 الجين المتنحى lz-2 الذى يجعل بادرات الطماطم الحاملة له تنمو إلى أسفل فى الضوء، ولكنها تنمو إلى أعلى فى الظلام. وقد تبين أن الصبغة المستقبلة لتأثير الضوء الذى يتحكم فى اتجاه النمو هى صبغة الفيتوكروم phytochrome (Caiser & Lomax ١٩٩٣).

الـ epinasty

توجد طفرة فى الطماطم تعرف باسم epinastic، ويتحكم فيها الجين السائد Epi. تتميز هذه الطفرة بأن أوراقها تأخذ وضعًا عموديًّا إلى أسفل، وهى الظاهرة التى تعرف باسم epinasty. يُنتَج الإثيلين فى جميع أجزاء النباتات الحاملة لهذه الطفرة بمعدلات أعلى عن معدلات إنتاجه فى الأجزاء المناظرة لها من النباتات العادية، كما يزداد الفرق إنتاج الإثيلين بين النباتات الطفرية والعادية مع تقدمها فى العمر، وتزداد معها حدة ظاهرة الـ epinasty. هذا.. وكان مرد الزيادة فى إنتاج الإثيلين فى النباتات الطفرية إلى زيادة محتواها من الـ 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid وليس إلى زيادة فى نشاط الإنزيم المكون للإثيلين (Fujino وآخرون ١٩٨٨).

طفرة الطماطم od-2 التى تقلل إفرازات الشعيرات الغدِّية

ظهرت طفرة متنحية أُطلق عليها اسم odorless-2 (ورمزها od-2) ذات تأثير متعدد، منها حدوث تغير فى مورفولوجى وكثافة ومحتوى الشعيرات الغدية، ولا يتراكم بتلك الشعيرات — التى هى من طراز VI — سوى آثار من المونوتربينات monoterpenes، والسيسكويتربينات sisquiterpenes، والفلافونويدات vlavonoids. هذا.. وتُنتج بالأوراق الـ od-2 المركبات الدفاعية الأخرى، والتى تتضمن الـ acyl sugars، و glycoalkaloids،

ومثبطات الـ proteinase التى ينظمها حامض الجاسمونك. ويبدو أن تلك الطفرة تؤثر فى رائحة النمو الخضرى لنبات الطماطم وتُسهم فى التأثير على التفاعل مع الكائنات الأخرى فى البيئة الطبيعية (Kang وآخرون ٢٠١٠).

طفرة الطماطم LeMir ذات العلاقة بالتفاعل مع كائنات التربة الدقيقة

تحمل الطماطم جينًا يعرف بالرمز LeMir ينشَط ويُستَحث عند إصابة القمة النامية للجذر بنيماتودا تعقد الجذور – أو عند التجريح – ليُفرز الجذر – سريعًا – بروتينًا يتشابه فى ٥٤٪ منه مع البروتين miraculin. ينتشر هذا البروتين فى التربة عقب إفرازه؛ بما يرجح أنه ربما يتفاعل مع الكائنات الدقيقة فى التربة (Brenner وآخرون ١٩٩٨).

طفرة عقم ذكرى تُحفز إنبات البذور فى ظروف الشدِّ البيئى

تُعد بذور طفرة الطماطم عقيمة الذكر 7B-1 أكثر قدرة – عند الإنبات – على تحمل التأثيرات المثبطة للإنبات التى تُسببها معاملات الضغط الأسموزى العالى بفعل أى من المانيتول mannitol أو البولى إثيلين جليكول، ومعاملات الأملاح المختلفة والتى منها NaCl، و Na_2SO_4، وKCl، و K_2SO_4، ومعاملة شد الحرارة المنخفضة، وذلك مقارنة بالإنبات فى الطماطم العادية غير الطفرية. وقد تبين أن بذور الطفرة 7B-1 بها مستوى عالٍ من حامض الأبسيسك يُعد هو المسئول عن زيادة المقاومة لمختلف ظروف الشد. ونظرًا لإمكان التحكم فى خاصية العقم الذكرى فى تلك الطفرة بالتحكم فى الفترة الضوئية، فإنها يمكن أن تكون مفيدة فى برامج تربية الطماطم وإنتاج الهجن التجارية (Fellner & Sawhney ٢٠٠١).

جين البروتين LAT52 المتحكم فى إنبات حبوب اللقاح

يلعب الجين Lat52 – الذى يتحكم فى إنتاج البروتين LAT52 – دورًا أساسيًّا فى إنبات حبوب اللقاح؛ حيث أدى تحويل الطماطم وراثيًّا بشفرة الرنا المضادة للـ

Lat52 إلى إنبات حبوب اللقاح بصورة غير طبيعية وعدم قدرتها على إخصاب البويضات (Muschietti وآخرون ١٩٩٤).

طفرة طماطم صفراء اللون

عُثِرَ على طفرة ذات ثمار صفراء اللون فى صنف الطماطم Santa Clara، وتبين أنه يتحكم فيها جين واحد متنحٍ، وبدون أى تأثير أُميٍّ. وفى هذه الطفرة انخفض تراكم الليكوبين بالثمار بنحو ٩٩٪، والبيتاكاروتين بمقدار ٧٧٪ فى الثمار الصفراء الناضجة، مقارنة بنسبتيهما فى الثمار الحمراء العادية. ولم يكن للطفرة أى تأثير على نسبة ما تحتويه الأوراق والأزهار من الكاروتينويدات الكلية (do Rego وآخرون ١٩٩٩).

الجين INT7 ; SI المؤثر فى نضج الثمار والمستحث بعوامل الشدِّ البيئى

أمكن التعرف على جين فى الطماطم يؤثر فى نضج الثمار ويُستحَث ببعض حالات الشد، أُعطى الرمز INT7 ; SI. ومن بين مؤثرات الشدِّ التى تستحث فعل هذا الجين: حامض السلسيلك ، وحامض الجاسمونك، وأكسيد النيتريك NO، والملوحة (Aboul-Soud & El-Shemy ٢٠٠٨).

جين إنبات البذور داخل الثمار

تتميز طفرة الطماطم sitiens بانخفاض محتواها بشدة من حامض الأبسيسك، حيث قل محتوى الحامض فى جنين وإندوسوم بذورها إلى١٠٪ من محتوى الحامض فى الأجزاء المناظرة لها من بذور الطماطم العادية. تنبت بذور هذه الطفرة بسرعة أكبر كثيرًا عن سرعة إنبات بذور الطماطم العادية؛ بل إن بعض بذورها تنبت داخل الثمار قبل استخلاصها منها، وهى الظاهرة التى تُعرف باسم vivipary (Groot & Karssen ١٩٩٢).

التأثيرات المتعددة للطفرات

لأجل دراسة التأثير الكلى للآليلات الطفرية على مختلف الصفات النباتية — إضافة إلى تأثيراتها الأولية الأساسية — قامت Philouze (١٩٩١) بإنتاج سلالات ذات