عفن الأوراق

لا يصيب الفطر *Fulvia fulva* (سابقًا: *Cladosporium fulvum*) سوى الطماطم؛ حيث يسبب لها مرض عفن الأوراق leaf mould. بعد اختراق الفطر للعائل من خلال الثغور فإن الغزل الفطرى يستعمر المسافات التى توجد بين خلايا النسيج الوسطى، حيث يبقى محصورًا فيها طوال الجزء الرئيسى من دورة حياة الفطر. وخلال المراحل المبكرة للإصابة لا يُحدث الفطر أى ضرر منظور لأنسجة الورقة ويحصل على غذائه غالبًا من المسافات البينية التى توجد بين الخلايا (الـ apoplasm)، حيث لا يكوّن الفطر خلال تلك المرحلة أى تراكيب خاصة لتغذيته مثل الممصات haustoria. وفى المقابل.. فإنه فى التفاعلات غير المتوافقة يكون النمو الفطرى مقيدًا وتظهر البقع المتحللة سريعًا بأوراق أصناف الطماطم المقاومة.

مصادر المقاومة لمختلف السلالات الفسيولوجية للفطر ووراثتها

يتحكم فى المقاومة للفطر أكثر من جين ذى تأثير مضيف غالبًا. ويُعتمد على متوسط نسبة الإصابة كدليل للانتخاب للمقاومة؛ فذلك أفضل من الاعتماد على معدل انتشار الإصابة.

إن المقاومة للفطر يتحكم فيها عدة جينات تأخذ رموزاً من Cf_1 إلى Cf_n. ويمكن للفطر المسبب للمرض إنتاج سلالات فسيولوجية جديدة مع ظهور جينات المقاومة الجديدة واستخدامها فى الزراعة التجارية. ولذا.. فإن مقاومة هذا المرض بالتربية لا تكون مُرضية. هذا.. علمًا بأن المقاومة حُصِلَ عليها من كل الأنواع البرية *S. chilense*، و*S. habrochaites*، و*S. peruvianum*، و*S. pimpinellifolium* (عن Dixon ١٩٧٨).

ويبين جدول (٢–١) تفاعل جينات المقاومة من Cf_1 إلى Cf_{11} مع السلالات ١، ٦، ١٠، ١١، ١٢ للفطر.

جدول (٢-١): تفاعل جينات Cf1 إلى Cf11 للسلالات ١، ٦، ١٠، ١١، و١٢ من الفطر *F. fulva* (سابقًا: *Cladosporium fulvum*) (عن Stevens & Rick ١٩٨٦).

الجين	الصنف	مصدر المقاومة	١	٦	١٠	١١	١٢
قابل للإصابة	Potentate	*S. lycopersicum* PI 270245	١	١	١	١	١
Cf1	Stirling Castle	*S. lycopersicum* PI 270247	٣	٢	٣	٣	٣
Cf2	Vetomold	*S. pimpinellifolium* PI 270254	٥	١	٥	١	١
Cf3	V121	*S. pimpinellifolium* PI 270252	٤	١	٤	١	١
Cf4	P135	*S. habrochaites* PI 370085	٤,٨	٥	١	٤	١
Cf5	Ont 7717	*S. pimpinellifolium* PI 187002	٥	٥	٥	٥	٥
Cf6	Ont 7526	*S. pimpinellifolium* PI 211839	٤	٣	٥	٥	٤
Cf7	Ont 7720	*S. pimpinellifolium* PI 124161	٤	٣	٥	٣	٤,٨
Cf8	Ont 7522	*S. pimpinellifolium* PI 124161	٤	٤	١	٤	١
Cf9	Ont 7719	*S. pimpinellifolium* PI 126933	٥	٤,٨	٥	٤,٨	٤,٨
Cf10	Ont 7515	*S. pimpinellifolium* PI 124161	٤,٨	٤,٥	٤,٨	٤,٥	٤,٨
Cf11	Ont 7716	*S. peruvianum*?	٥	٤,٨	٥	—	٢

درجات التقييم:

١- البقع بقطر ١٠مم، والتجرثم طبيعي، والسطح أبيض.

٢- التجرثم متأخر، والأوراق خضراء مصفرة.

٣- البقع صفراء مخضرة بقطر ٥-٨ مم، والتجرثم في الإضاءة الضعيفة والرطوبة العالية.

٤- نقاط صفراء مخضرة بقطر ٢-٣ مم، وبدون تجرثم.

٤,٥ — نقاط متحللة بقطر ١ مم.

٤,٨ — نقاط باهتة اللون بقطر ١ مم.

٥- منيعة ولا توجد إصابة ظاهرة.

هذا.. ويعرف فى الطماطم ما لا يقل عن ١١ جينًا تتحكم فى المقاومة للفطر *F. fulva*. ولقد نقل بعضها، مثل الجينات: Cf-2، و Cf-3، و Cf-4، و Cf-5، و Cf-9 إلى صنف الطماطم Moneymaker (الذى لا يحتوى على أى جينات لمقاومة الفطر وهى الحالة التى تعطى الرمز Cf-0) فى برامج تلقيحات رجعية متوازية، بهدف إنتاج سلالات من الصنف ذات أصول وراثية متشابهة isogenic lines تختلف فى جينات المقاومة التى تحملها. ولقد أظهرت استجابة مختلف سلالات الصنف لسلالات مختلفة من الفطر أن التفاعل بينهم تنطبق عليه علاقة الجين بالجين، إلا أنه لم يمكن إثبات وجود جينات سائدة مفردة لعدم الضراوة نظرًا لأنه لا يعرف لهذا الفطر دورة جنسية (Knogge & Marie ١٩٩٧).

إن المقاومة للفطر *F. fulva* تتوفر فى عديد من أصناف الزراعات المحمية، وتتضمن – أو تشمل – المقاومة لجميع مجموعات السلالات الفطرية الخمس. وتُمكّن تلك المجموعات الفطرية لسلالات الفطر تقسيم الأصناف، إلاّ أنها قد لا تُبين بجلاء أى جينات المقاومة تتوفر فيها، وخاصة إذا وجدت معها جينات محورة (جدول ٢–٢).

جدول (٢–٢): تقسيم سلالات *F. fulva* إلى المجموعات، وما تحمله سلالات كل مجموعة من جينات الضراوة.

مجموعات السلالات					
E	D	C	B	A	
2.3.4.5	5	2.4	4	1	السلالات وما تحمله من جينات الضراوة
		1.2.4	1.4	2	
		2.3.4	3.4	3	
		1.2.3.4	1.3.4	1.2	
				1.3	
				2.3	
				1.2.3	

وعلى الرغم من أن الجينين Cf-2، و Cf-4 ليسا فعَّالين وهما منفردين، فإن إدخالهما معًا فى ستينيات القرن الماضى أكسب الأصناف الحاملة لهما مقاومة دامت عدة سنوات.

وأُدخل الجين Cf-5 فى عام ١٩٧٥ إلاّ أن السلالة ٥ (المجموعة D) ظهرت وأمكنها التغلب على تلك المقاومة فى خلال عام واحد (Fletcher ١٩٩٢).
هذا.. ويقع الجين Cf-2 (الذى يتحكم فى المقاومة للفطر *F. fulva*) والمتحصل عليه — أصلاً — من *S. pimpinellifolium*، والجين Cf-5 (الذى يتحكم — كذلك — فى المقاومة لذات الفطر) والمتحصل عليه من الطماطم الكريزية *S. lycopersicum* (طراز cerasiforme).. يقعان مع الجين Mi (الذى يتحكم فى المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne* spp.) فى منطقة كروموسومية قصيرة للغاية من الكروموسوم السادس، قُدِّرت فى إحدى الدراسات بنحو ١–٢ سنتى مورجان وفى دراسة أخرى بنحو ٤–٥ سنتى مورجان (Dickinson وآخرون ١٩٩٣).

وأوضحت الدراسات الوراثية التى أُجريت على خمسة من الجينات المتحكمة فى المقاومة للفطر *F. fulva* أن الجينات Cf-4، و Cf4A، وCf-9 تقع على الذراع القصير من الكروموسوم الأول بالقرب من الـ Hcr 9 Milky Way Cluster، وأنها آليلية أو شديدة الارتباط، وأن الجينين Cf-2، و Cf-5 يقعان على الكروموسوم السادس، وأنهما — كذلك — آليليان أو مرتبطان بشدة (Jones وآخرون ١٩٩٣، و Hannstra وآخرون ٢٠٠٠).

وقد ذُكر أن الجينين Cf-4، و Cf-9 المسئولان عن المقاومة للفطر *F. fulva* يقعا على الكروموسوم١؛ حيث يوجدا فى موقع مركب. وقد اكتُشِف جين آخر عند الموقع Cf-4 يتحكم فى المقاومة للفطر من خلال التعرف على عامل جديد للـ avirulence، أُعطى الرمز Avr4E (Takken وآخرون ١٩٩٩).

هذا.. ويوفر الجين Cf-9 مقاومة للإصابة بسلالات الفطر *F. fulva* التى تحمل جين عدم الضراوة Avr9، وقد أمكن عزله لاستعماله فى عمليات التحويل الوراثى (Jones وآخرون ١٩٩٤).

وربما ترجع قوة الجين Cf-9 المسئول عن المقاومة للفطر *F. fulva* – والمنقول إلى الطماطم من *S. pimpinellifolium* – إلى احتواء منطقة الجين Cf-9 المنقولة للطماطم على جين أو جينات أخرى ضعيفة، تؤدى إلى تراكم بروتينات لها علاقة بالنشاط المرضى pathogenesis-related proteins (Laugé وآخرون ١٩٩٨).

كما وجد أن جينات Cf الفعالة فى المقاومة للفطر *F. fulva* تُحمل فى عدة مواقع Hcr9 على الذراع القصير للكروموسوم ١، وكانت هذه المواقع highly polymorphic (Haanstra ٢٠٠٠).

أما الموقع الجينى المركب Cf-6 فإنه يتحكم فى المقاومة لعدد من سلالات الفطر *F. fulva*، وأمكن التعرف على ثلاث واسمات RAPD، وواسمتى SSR ترتبط بالـ Cf-6 loci (Wang وآخرون ٢٠٠٧).

وأمكن تحديد موقع جين الـ Cf – المتحصل عليه من *S. pennellii*، والمسئول عن مقاومة الفطر *F. fulva* – على الذراع القصير للكروموسوم ١ (Haanstra ٢٠٠٠).

وقد أمكن ترتيب الكفاءة النسبية لمختلف جينات Cf المقاومة للفطر *F. fulva* – تصاعديًا – على النحو التالى: Cf-2، ثم Cf-5، ثم Cf-9، ثم Cf-11، ثم Cf-3، وذلك بناء على مقدرة الفطر على النمو فى خلايا النسيج الوسطى، ومدى تحجيم العائل (مختلف الجينات) لذلك النمو (Hammond-Kosack & Jones ١٩٩٤).

طبيعة المقاومة

نظرًا لأن نمو الفطر يبقى محصورًا فى المسافات التى بين الخلايا، فقد بُحِث عن أى مثيرات لتفاعلات عدم التوافق المتخصصة فى تلك المسافات التى يستعمرها الفطر فى

أوراق الطماطم، وأمكن تنقية اثنتان من البولى ببتيدات polypeptides — أعطيتا الرمزين AVR4، و AVR9 — كانتا متخصصتين فى حث تفاعل فرط الحساسية فى نباتات الطماطم الحاملة للجينين Cf-4، و Cf-9، على التوالى. وبناء على تتابعات الأحماض الأمينية فى كل من AVR4، و AVR9 أمكن تصميم سلاسل النيكليوتيدات التى يمكن أن تشفر لهما، وهى التى استخدمت فى عزل الـ cDNA الخاص بهما وعمل genomic clones لهما. وبذا.. أصبح Avr4، و Avr9 أول جينات فطرية لعدم الضراوة يتم عزلها (عن Knogge & Marie ١٩٩٧).

تبقع الأوراق السبتورى

يُسبب الفطر *Septoria lycopersici* مرض تبقع الأوراق السبتورى Septoria leaf spot فى الطماطم.

مصادر المقاومة ووراثتها

تتوفر المقاومة للمرض — بدرجة عالية — فى السلالة PI 422397 من النوع *S. pimpinellifolium* وتورث كصفة بسيطة سائدة.

طرق التقييم لمقاومة المرض

وقد وجد Tu & Poysa (١٩٩٠) أن حقن أوراق النباتات — التى يراد اختباراها للمقاومة — بفرشاة سبق غمسها فى معلق الفطر كان أفضل من غمس الأوراق فى المعلق أو رشها به. استُخدم فى العدوى معلق لجراثيم الفطر بتركيز مليون جرثومة بكل ملليلتر، أو أعلى من ذلك، واستخدمت فرشاة من شعر الجمل فى عدوى الأوراق من السطحين، وأعقب ذلك وضع الأصص المحتوية على النباتات المحقونة فى صوان بها طبقة رقيقة من الماء، وتغطية النباتات بشريحة بلاستيكية، ثم تركها فى صوبة على حرارة ٢٤ ± ٢°م لمدة يومين. وقد ظهرت الاختلافات — فى شدة الإصابة — بين التراكيب الوراثية بعد ذلك بستة أيام أخرى، وكانت الإصابة متجانسة بدرجة أفضل مما كانت عليه الحال فى أى من طريقتى غمس الأوراق، أو رشها.