٢- انقلاب لاسنترومیری paracentric inversion :

وهو الذى لاتشتمل فيه القطعة المنقلبة على منطقة السنترومير .

قد يكون الفرد أصيلا أو خليطاً للانقلاب ، وقد يحدث انقلاب مركب ؛ فتنقلب قطعة داخل الانقلاب الأول .

يؤدى الانقلاب الخليط - عادة - إلى إحداث عقم بنسبة ٥٠٪ فى كل من الجاميطات المذكرة والمؤنثة ؛ ويرجع ذلك إلى تكوين كروماتيدات ، تحتوى على إضافة أو نقص . كما يؤدى الانقلاب إلى تغيير العلاقة الارتباطية بين الجينات الموجودة على نفس الكروموسوم ؛ كذلك .. يحدث الانقلاب نقصاً كبيراً فى نسبة العبور المقدرة عن طريق التراكيب العبورية ؛ ويرجع ذلك إلى قلة الحصول على هذه التراكيب فى الجاميطات المتحصل عليها ؛ إذ إن الكروماتيدات المتحصل عليها تكون دائماً غير عبورية ؛ أى يؤدى الانقلاب إلى نقص كبير فى العبور الوراثى ، دون أن يكون له بالضرورة ، أى تأثير فى العبور الستيولوجى ، ويتبين من ذلك أهم تأثير للانقلاب الخليط ، ألا وهو تقليل التراكيب العبورية أو منعها كلية . كما يحدث الانقلاب الخليط درجة من التعارض interferance ؛ نظراً لأنه يؤدى إلى تقليل العبور خارج المنطقة التى حدث فيها الانقلاب ، ويستفاد من حالات الانقلاب الكروموسومى فى دراسة سلوك الكروموسومات ، وموقع الجينات على الكروموسات بالنسبة لكل من الصفات النوعية والكمية ( عن طنطاوى وحامد ١٩٦٣ ، Fehr ١٩٨٧) . ولمزيد من التفاصيل .. يراجع Elliott (١٩٥٨) ، و Swanson وآخرون (١٩٦٧ ) .

ويبين شكل (١٣-١) كيفية حدوث التحورات الكروموسومية السابقة ، ومظهر الكروموسومات فى الدور التزاوجى من الدور التمهيدى الأول للانقسام الاختزالى (عن Birkett ١٩٧٩) .

## الطفرات الطبيعية

يتراوح معدل حدوث الطفرات الطبيعية Naturally Occurring Mutations فى النباتات من ٠,٠٠١٪ إلى ٠,٠٠١٪ من الجاميطات ، ويتوقف ذلك على النوع المحصولى والصفة ذاتها ، وتوجد حالات يكون معدل حدوث الطفرات فيها أقل ، أو أكثر من ذلك ، ويبين جدول ( ١٣ - ١ ) معدلات حدوث الطفرات الطبيعية فى بعض الجينات التى تتحكم

فى صفات الحبة فى الذرة . ويتبين من الجدول أن نسبة الطفرات المشاهدة تتراوح من أقل من واحد إلى ٤٩٢ طفرة فى كل مليون جاميطة .

جدول (١٢-١) : معدل حدوث الطفرات الطبيعية فى بعض الجينات التى تتحكم فى صفات الحبة فى الذرة .

| الجين وتأثيره المظهرى | عدد الجاميطات المختبرة | عدد الطفرات المشاهدة | نسبة الطفرات لكل مليون جاميطة |
|---|---|---|---|
| R عامل يتحكم فى لون الحبة | ٥٥٤٧٨٦ | ٢٧٣ | ٤٩٢ |
| I عامل يمنع تكوين اللون | ٢٦٥٢٩١ | ٢٨ | ١٠٦ |
| $P_2$ لون الحبة القرمزى | ٦٤٧١٠٢ | ٧ | ١١ |
| $S_u$ الأندوسبرم السكرى | ١٦٧٨٧٣٦ | ٤ | ٢,٤ |
| Y اللون الأصفر | ١٧٤٥٢٨٠ | ٤ | ٢,٢ |
| Sh الإندوسبرم المنكمش | ٢٢٤٩٢٨٥ | ٣ | ١,٢ |
| Wx الإندوسبرم الشمعى | ١٥٠٣٧٤٤ | صفر | صفر |

وقد تنشأ الطفرات فى الأنسجة الجسمية Somatic Tissues ، ويطلق عليها اسم طفرات برعمية Bud Sports أو Sport Mutations . وهى قد تكون شاملة لكل أنسجة الفرخ النامى من البرعم ، أو توجد فى بعض أنسجته فقط ، بينما تبقى بقية الأنسجة على حالتها الأصيلة ، وتعرف الطفرة فى هذه الحالة باسم كيميرا Chimera .

## الطفرات البرعمية والكيميرا

قد تشمل الطفرة البرعمية كل نسيج الفرخ النامى إذا حدثت فى مرحلة مبكرة من نمو البرعم ، ويؤدى ذلك إلى احتواء كل خلايا البرعم أو معظمها على هذه الطفرة ؛ فتظهر - بالتالى - فى جميع خلايا الفرخ الذى ينمو منه . ورغم انخفاض نسبة حدوث هذه النوعية من الطفرات .. إلاّ أنه يمكن الاستفادة منها بسهولة ؛ فالثمار التى تنتج على الفرخ المطفر تحتوى بذورها على العامل أو العوامل الوراثية المسئولة عن الطفرة ؛ وهو ما

يعنى إمكان إكثارها جنسيًا . كما يمكن باتباع طريقة التكاثر الخضرى المناسبة إنتاج سلالة خضرية جديدة من الفرخ المطفر ، يمكن أن تصبح صنفاً جديداً إذا كانت الطفرة جيدة ومرغوبة .

أما الكيميرا فإنها تظهر عندما تحدث الطفرة الجسمية فى مرحلة متأخرة من تكوين البرعم ؛ مما يؤدى إلى ظهورها فى بعض خلاياه فقط ، ويؤدى نمو هذا البرعم إلى تكوين فرخ يحتوى على الطفرة فى بعض أنسجته ، بينما تكون الأنسجة الأخرى على حالتها الأصلية . وكلما تأخر وقت حدوث الطفرة أثناء تكون البرعم .. قلت نسبة النسيج الذى يحتوى على الطفرة فى الفرع المتكون من هذا البرعم . كما قد تظهر الكيميرا فى عضو نباتى واحد ، مثل الورقة أو الثمرة ؛ فتبدو الورقة مبرقشة ، أو تحتوى الثمرة على جزء مطفر وجزء عادى ؛ كأن تحتوى ثمرة التفاح – مثلاً – على جزء حامضى وجزء حلو ، أو تحتوى ثمرة الخوخ على جزء زغبى وجزء أملس . ولايشترط لظهور الكيميراً أن تحدث الطفرة فى البرعم الإبطى الذى يعطى – عند نموه – فرخاً يحتوى على الطفرة فى بعض أنسجته ، بل إن الطفرة قد تحدث – كذلك – فى القمم النامية ( البراعم القمية ) للسيقان، مما يؤدى إلى ظهور الكيميرا فجأة فى الساق بعد فترة من النمو الطبيعى . ولا تكون معظم أنواع الكيميرا ثابتة عند إكثارها . هذا .. وتظهر حالات الطفرات التى سبق ذكرها – تلقائيًا – فى الطبيعة ، كما يمكن إحداثها صناعياً ، بمعاملة الأجزاء الخضرية للنبات بالعوامل المطفرة .

## كيفية ظهور الكيميرا

تحتوى قمم أفرخ النباتات ذوات الفلقتين من مغطاة البذور على ثلاث طبقات ( توجد طبقتان فقط فى معراة البذور وذوات الفلقة الواحدة ) تعرف معاً باسم تونيكا Tunica ، تعلو كتلة من خلايا أقل تنظيماً ، تعرف باسم كوربس Corpus ، والطبقات الثلاث هى:

١– الطبقة الخارجية (تعطى الرمز L-I ) :

تنقسم خلايا الطبقة الخارجية – محيطياً – بصفة أساسية ، وبذا .. تكون هى المسئولة عن تكوين طبقة البشرة ، بينما لاتسهم فى تكوين أنسجة أخرى تحت البشرة إلا فى حالات نادرة . وتنقسم خلايا هذه الطبقة قطرياً .

٢- الطبقة الوسطى ( تعطى الرمز L - II ) :

تنقسم خلايا الطبقة الوسطى - محيطياً - أثناء تكوين مبادئ الأعضاء النباتية ، كما تنقسم - قطريًا - عند تكوين مبادئ الأوراق ؛ وعليه .. فإن هذه الطبقة تعد مسئولة عن تكوين النسيج الوسطى (الميزوفيل) فى الأوراق ، والطبقات الخارجية من القشرة ، وبعض أجزاء الأسطوانة الوعائية ، كما تنشأ منها الخلايا الجنسية (حبوب اللقاح والبويضات).

٣- الطبقة الداخلية ( تعطى الرمز L - III) :

تنقسم خلايا الطبقة الداخلية - قطريًا - بشكل أساسى ، وتكون هى المسئولة عن الزيادة فى حجم مبادئ الأعضاء النباتية . تحتفظ الخلية الخارجية - بعد كل انقسام لخلايا هذه الطبقة - بطبيعتها الميرستيمية ، بينما تصبح الخلية الداخلية جزءاً من النسيج الداخلى للعضو النباتى ، ولذا .. تعد هذه الطبقة مسئولة عن تكوين جميع الأنسجة الداخلية فى السيقان والأوراق ، بما فى ذلك الطبقات الداخلية من القشرة والأسطوانية الوعائية والنخاع .

## أنواع الكيميرا

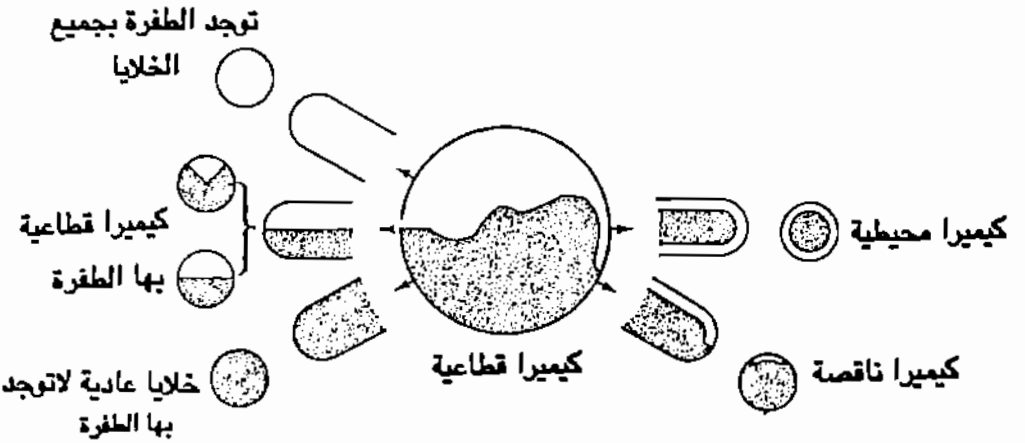
توجد ثلاثة انواع من الكيميرا ، تظهر عند عمل قطاع فى العضو النباتى المحتوى على الطفرة ، وهى :

١- الكيميرا القطاعية ( أو المخروطية ) Sectorial chimera :

يحتوى العضو النباتى الذى تظهر به الكيميرا القطاعية على نسيجين مختلفين فى تركيبهما الوراثى ، يكون أحدهما على شكل مخروط ، ويمتد هذا المخروط - غالباً - من البشرة إلى منتصف العضو النباتى ، سواء أكان ورقة ، أم ساقا ، أم جذراً . وتختلف النموات التى تنتج من هذا النوع من الكيميرا تبعاً للنسيج الذى تنشأ منه . وقد تظهر مختلف أنواع الكيميرا بهذه النموات كما هو مبين فى شكل ( ١٣ - ٣ ) .

٢- الكيميرا المحيطية Periclinial Chimera :

يحتوى العضو النباتى الذى تظهر به الكيميرا المحيطية على نسيجين مختلفين فى تركيبهما الوراثى ، يحيط أحدهما بالآخر إحاطة تامة. ويتكون النسيج الخارجى - عادة -




شكل ( ١٣ – ٣ ) : تخطيط لقطاع عرضى (الدائرة الوسطى ) فى ساق توجد بها كيميرا مقطعية . يمثل الجز ء الأبيض النسيج الذى توجد فيه الطفرة ، بينما يمثل الجزء المظلل النسيج الأصلى للنبات . يبين الشكل أنواع الكيميرا التى يمكن أن تظهر بالفروع ، التى تنمو من براعم ، تتكون فى مواضع مختلفة من الساق الأصلية ، وتبين الدوائر الجانبية شكل القطاعات العرضية لهذه الفروع وهى التى تظهر بها مختلف أنواع الكيميرا (عن Hartmann & Kester ١٩٨٣) .

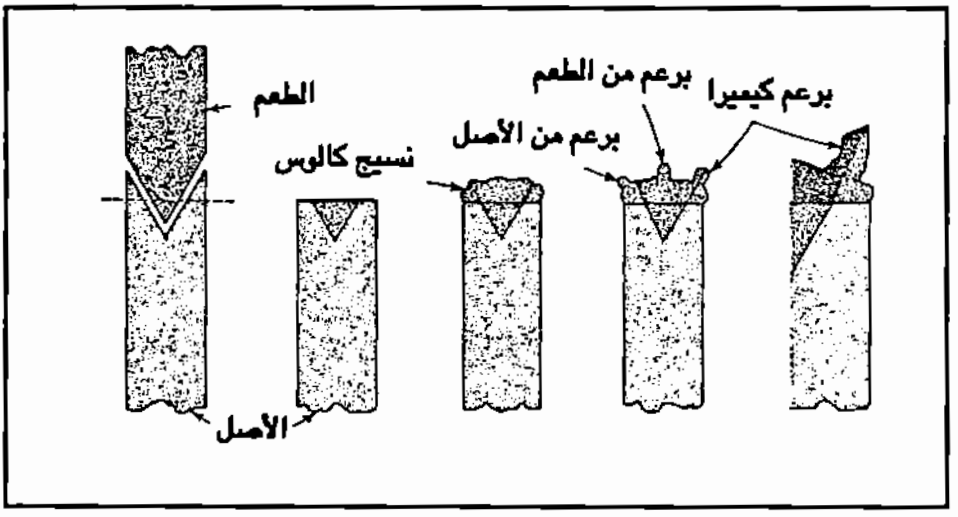
من طبقة واحدة إلى عدة طبقات من الخلايا . وغالبا ما تكون الطبقة الخارجية هى التى تحتوى على النسيج المطفر ، إلاّ أن الطفرة قد تكون فى النسيج الداخلي فى أحيان قليلة.

٣– الكيميرا الناقصة Mericlinal Chimera :

تتشابه الكيميرا الناقصة مع الكيميرا المحيطية فى وجود نسيجين مختلفين فى تركيبهما الوراثى ، يحيط أحدهما بالآخر ، ولكن الإحاطة فى حالة الكيميرا الناقصة تكون فى جزء صغير فقط من النسيج الخارجى للعضو الذى تظهر به الطفرة . ويعنى ذلك أن الطفرة تكون قد حدثت أصلاً فى إحدى الخلايا المسئولة عن تكوين جزء من نسيج البشرة . وتعتبر تلك هى أكثر أنواع الكيميرا – شيوعاً – فى الطبيعة .

ويتوقف تطور الكيميرا على النبات على موقع البراعم العرضية التى تعطى النموات الجديدة بالنسبة للنسيجين المطفر والعادى . ويبدو ذلك جلياً فى شكل ( ١٣ – ٣ ) .

وتجدر الإشارة إلى أن كيميرا التطعيم Graft Chimera تتشابه مع كيميرا الطفرات في المظهر العام ، وفي إمكان ظهور الأنواع الثلاثة من الكيميرا في أي منهما . وتحدث كيميرا التطعيم حينما ينشأ برعم من منطقة التحام الأصل بالطعم . وتتكون مثل هذه البراعم بصورة طبيعية – أحيانا – إلاّ أنه يمكن دفعها للظهور بقطع الطعم حتى منطقة الالتحام في النباتات الصغيرة المطعمة . ويتكون –حينئذ نسيج كالوس Callus Tissue على السطح المقطوع ، تتكون فيه براعم عرضية ، يكون بعضها من نسيج الأصل فقط ، وبعضها من نسيج الطعم فقط ، إلا أن بعضها يتكون من نسيجي الأصل والطعم معًا ، وهي التي تعطي فروعاً تظهر فيها الكيميرا ( شكل ١٣ – ٤ ) .




شكل ( ١٣ – ٤ ) : كيفية ظهور كيميرا التطعيم .

## طرق إكثار الكيميرا

سبق أن أوضحنا أن القمة النامية في البرعم تحتوي على ثلاث طبقات من الخلايا ، وأن الطبقة الخارجية تنتج نسيج البشرة ، بينما تنتج الطبقة الوسطى النسيج التمثيلي في الورقة والأنسجة التناسلية في كل من الطلع والمتاع ، وتنتج الطبقة الثالثة الأنسجة

الداخلية ، وعليه . فإن ظهور الطفرة فى كل خلايا الطبقة الخارجية يعنى ظهورها فى طبقة البشرة فقط ، ومثل هذه الطفرات لاتنتقل إلى الأنسجة التناسلية ، ولايمكن إكثارها بالبذور، ولكن يمكن المحافظة عليها بالإكثار الخضرى بواسطة العقل الساقية ، أو بالترقيد القمى ، وتجدر الاشارة إلى أنه لايمكن المحافظة على هذا النوع من الطفرات بالعقل الجذرية ؛ لأن النموات الجديدة التى تتكون من العقل الجذرية تنشأ من الأنسجة الداخلية التى لاتحتوى على الطفرة .

أما إذا ظهرت الطفرة فى خلايا الطبقتين الخارجية والوسطى .. فإنها تظهر بعد ذلك فى كل من خلايا البشرة وخلايا النسيج التناسلى ، ويمكن - بالتالى - إكثار هذه النوعية من الطفرات - خضرياً بالعقل الساقية ، وجنسياً بالبذور - ولكنها -كسابقتها- لايمكن إكثارها بالعقل الجذرية .

وإذا ظهرت الطفرة فى خلايا الطبقة الداخلية فقط .. فإنها لاتوجد بعد ذلك إلاّ فى الأنسجة الداخلية ، ولايمكن إكثار هذا النوع بالعقل الساقية ، أو بالبذور ، ولكنه يكثر بالعقل الجذرية التى تنشأ فيها براعم عرضية من الأنسجة الداخلية . وتعطى هذه البراعم نموات تحتوى كل خلاياها على الطفرة ، بما فى ذلك البذور التى تتكون عليها . كذلك .. يمكن إكثار الطفرات الداخلية بالعقل الساقية بعد إزالة براعمها ؛ حتى تتكون بها براعم عرضية بديلة من أنسجتها الدخلية المحتوية على الطفرة .

وجدير بالذكر .. أن جميع خلايا النبات تحتوى على نفس الجينات ، إلاّ أن الجين لايظهر تأثيره إلا فى عضو نباتى معين ؛ فقد تحدث - مثلاً - طفرة خاصة بلون مختلف لبتلات الأزهار فى خلايا الطبقة الداخلية ،إلاّ أنها لاتظهر على النبات ، لأن بتلات الأزهار لاتتكون من خلايا الطبقة الداخلية ، ولايمكن ظهور هذه الطفرة إلا إذا أكثر النبات الحامل لها بالعقل الجذرية ، حيث تنشأ النموات الجديدة من الأنسجة الداخلية .

وتحتوى بعض أصناف البطاطس على كيميرا محيطية غير ظاهرة ، ويمكن التحقق من ذلك بإزالة العيون من الدرنات لدفعها إلى تكوين عيون عرضية جديدة من الأنسجة الداخلية ؛ - فمثلاً - تؤدى إزالة العيون من درنات الصنف نورتون بيوتى Norton Beauty ذى الدرنات المبرقشة إلى تكوين نموات ، تعطى درنات ذات جلد أحمر مماثلة

لدرنات الصنف ترايمف Triumph ؛ وكذلك تؤدى إزالة عيون من درنات الصنف جولدن وندر Colden Wonder ذى الدرنات البنية والجلد السميك الخشن إلى تكوين نموات ، تعطى درنات ذات جلد رقيق أبيض وناعم ، مماثلة لدرنات الصنف لانج ورثى Langworthy .

وجدير بالذكر .. أن حالات التبرقش Variegation – التى تشاهد فى أوراق عديد من النباتات – تعد كيميرا أيضاً ، وهى تظهر عند حدوث طفرات فى الجينات السيتوبلازمية Plasmagenes (وهى التى تتحكم فى الصفات التى تورث عن طريق الأمهات) ، المسئولة عن محتوى الخلايا من البلاستيدات الخضراء ؛ فيقل محتوى الكلوروفيل – بالتالى – فى الخلية التى تحدث فيها الطفرة ، وفى جميع الخلايا التى تنشأ منها (Hartmann & Kester ١٩٨٣ ، Vaughn ١٩٨٣) .

## أمثلة للطفرات الطبيعية فى المحاصيل الزراعية

يبين جدول ( ١٣ – ٢ ) قائمة ببعض الأصناف المهمة التى ظهرت كطفرات طبيعية وانتخبت منها ، لتصبح أصنافاً جديدة ( عن Elliott ١٩٥٨ ، و Edmond وآخرين ١٩٧٥ ، و Welsh ١٩٨١ ) .

## الطفرات المستحدثة

إن الطفرات المستحدثة Induced Mutations هى التى يتم إنتاجها صناعياً عن طريق المعاملة بواسطة العوامل المطفرة Mutagenic Agents . وكانت أولى محاولات استحداث الطفرات فى عام ١٩٢٧ حينما نشر Muller أن معدل الطفرات يمكن زيادته فى حشرة الدروسفيلا لدى معاملتها بأشعة إكس X - rays ، ثم حصل Stadler على نتائج مماثلة على نبات الشعير فى العام التالى ، وقد أعقب ذلك محاولات كثيرة جادة لاستحداث الطفرات فى المحاصيل الزراعية بغرض تحسينها ، ويستخدم لذلك نوعان رئيسيان من العوامل المطفرة Mutagenic Agents هما : الأشعة ، والمركبات الكيمائية .

### أهمية استحداث الطفرات

إن الفائدة الرئيسية التى ترجى من محاولات استحداث الطفرات صناعياً هى