١٠٠٪ (Dickson & Wallace ١٩٨٦). كما تختلف شدة حالة عدم التوافق من محصول إلى آخر، فنجد فى الصليبيات – مثلاً – أن عدم التوافق يكون ضعيفًا فى القنبيط، وقويًا فى الكيل (عن Riggs ١٩٨٨).

مقارنة بين الأنواع المختلفة لعدم التوافق

إن من أهم خصائص نظام عدم التوافق الجاميطى الذى يتحكم فيه جين واحد عديد الآليلات، ما يلى:

١ – يتحدد سلوك حبة اللقاح بتركيبها الوراثى.

٢ – تتشرب حبة اللقاح بالرطوبة عند ملامستها لإفرازات الميسم الذى تسقط عليه.

٣ – تنبت حبة اللقاح، وتنمو الأنبوبة اللقاحية مخترقة الميسم سواء أكان التلقيح متوافقًا أم غير متوافق.

٤ – تنمو حبوب اللقاح فى التلقيحات غير المتوافقة بين الخلايا فى القلم، ولكنها سريعًا ما تتوقف عن النمو.

أما فى نظام عدم التوافق الاسبوروفيتى .. فإن توقف نمو حبوب اللقاح غير المتوافقة يحدث مبكرًا جدًا عند سطح الميسم، مما يعنى أن العوامل المسئولة عن تفاعل التوافق تُحمل سطحيًا على الميسم. ولقد أمكن التعرف على جليكوبروتينات glycoproteins – خاصة بعوامل S معينة – ولها خصائص الليكتين lectin .. أمكن التعرف عليها فى مياسم الأزهار (عن Richards ١٩٨٦).

هذا .. ونقدم فى جدول (٨–٢) مقارنة بين النظم المختلفة لظاهرة عدم التوافق فى النباتات الزهرية، كما نقدم فى جدول (٨–٣) بيانًا بالاختلافات المورفولوجية والفيزيائية التى تميز بين نظامى عدم التوافق الجاميطى والاسبوروفيتى.

طبيعة ظاهرة عدم التوافق

النظريات التى قدمت لتفسير الظاهرة

اقترح Ferrari & Wallace عام ١٩٧٧ نظرية لتفسير حالات عدم التوافق فى الصليبيات (عن Ryder ١٩٧٩)، وبيان هذه النظرية كما يلى:

١ – يتحكم أحد آليلات الجين S فى إنتاج مادة فى الميسم، هى الجزئ المؤثر effector molecule.

٢ – يتحكم نفس الآليل فى إنتاج مادة مقابلة فى حبوب اللقاح، هى الجزئ المستقبل receptor molecule.

٣ – توجد مجموعة متكاملة من الإنزيمات، يتوقف عليها إنبات حبوب اللقاح، خاصة فى المراحل الأولى من عملية الإنبات.

٤ – توجد مادة تمنع إنبات حبوب اللقاح germination inhibitor.

٥ – توجد مادة أخرى تنشط إنبات حبوب اللقاح germination activator.

جدول (٨–٢): مقارنة بين نظم عدم التوافق فى النباتات الزهرية (عن Agrawal ١٩٩٨).

مورفولوجى الزهرة	التحكم الوراثى			فسيولوجى
	عدد الجينات	عدد الآليلات عند كل موقع	فعل آليل S	
			فى أنبوبة اللقاح	فى القلم	التفاعل
Heteromorphic					
distyly	١	٢	سيادة	سيادة	منشط مكمل
tristyly	٢	٢	اسبوروفيتية		أو مثبط متضاد
Homomorphic	١	العديد	سيادة اسبوروفيتية أو فعل فردى	سيادة أو فعل فردى	مثبط متضاد
	١ أو ٢	الكثير	فعل جاميطى فردى	فعل فردى	مثبط متضاد

المصطلحات: **heteromorphic**: عدم تماثل مواقع المتوك مع الميسم؛ **homomorphic**: تماثل مواقع المتوك مع الميسم؛ **distyly**: موقعان للميسم بالنسبة للمتوك؛ **tristyly**: ثلاثة مواقع للميسم بالنسبة للمتوك؛ سيادة اسبوروفيتية: **sporophytic dominance**، وفعل فردى: **individual action**؛ فعل جاميطى فردى: **gametophytic individual action**؛ منشط مكمل: **complementary stimulant**؛ مثبط متضاد **oppositional inhibitor**.

وتبعًا لهذه النظرية .. فإنه إذا لامست حبة لقاح ميسمًا، وكان آليل الجين S المؤثر في كليهما (أى فى حبوب اللقاح والميسم) واحدًا .. فإنه تحدث سلسلة من التفاعلات، تؤدى إلى وقف إنبات حبة اللقاح؛ فيتفاعل الجزئ المستقبل الموجود فى حبة اللقاح مع الجزئ المؤثر الموجود فى الميسم؛ ويؤدى ذلك إلى إنتاج المادة المانعة لإنبات حبوب اللقاح. ووقف إنتاج المادة المنشطة للإنبات، ثم تؤدى المادة المانعة للإنبات إلى وقف إنتاج الإنزيمات الضرورية لنمو الأنابيب اللقاحية واستطالتها.

جدول (٨-٣): الاختلافات المورفولوجية والفيزيائية التى تميز بين عدم التوافق الجاميطى وعدم التوافق الاسبوروفيتى (عن Richards ١٩٨٦).

الخاصية	عدم التوافق الجاميطى	عدم التوافق الاسبوروفيتى + العائلة النجيلية[أ]
حبوب اللقاح	ثنائية النواة	ثلاثية النواة
التنفس	منخفض	عال
مدة الحيوية	طويلة	قصيرة
النمو فى البيئات الصناعية	سهل	صعب
زوائد الميسم	مبتلة وبها أجزاء غير مغطاة بالكيوتيكل	جافة ومغطاة تمامًا بالكيوتيكل
موقع تثبيط نمو الأنابيب اللقاحية	فى القلم	على سطح الميسم
موقع ترسيب الكالوز فى حبوب اللقاح غير المتوافقة	الجدار الداخلى intine	الجدار الخارجى exine

(أ) لا تنطبق بعض من تلك المواصفات على بعض حالات عدم التوافق الـ heteromorphic، علما بأن النجيليات تظهر بها كل خصائص النظام الاسبوروفيتى، إلا أن عدم التوافق فيها من النوع الجاميطى الذى يتحكم فيه زوجان من الجينات.

وفى المقابل .. فإنه إذا لامست حبة لقاح ميسمًا، وكانا (أى حبة اللقاح والميسم) مختلفين فى آليل الجين المؤثر فى حالة عدم التوافق فيهما .. فإنه لا يحدث تفاعل بين الجزئ المستقبل الموجود فى حبة اللقاح. والجزئ المؤثر الموجود فى الميسم لعدم وجود علاقة بينهما؛ مما يسمح بتكوين المادة المنشطة لإنبات حبوب اللقاح، وهى التى تمنع بدورها تكوين المادة المثبطة للإنبات، ويسمح ذلك بتكوين الإنزيمات اللازمة لنمو

الأنابيب اللقاحية واستطالتها. وتفترض هذه النظرية أن المادة المثبطة لإنبات حبوب اللقاح تتكون فى البداية، إلا أن نمو الأنابيب اللقاحية يتوقف على تكون المادة المنشطة للإنبات من عدمه.

ولقد أظهرت اختبارت الفصل الكهربائى للبروتينات اختلاف طرز البروتينات المعزولة من مياسم ولقاح السلالات المتوافقة ذاتيًا عن تلك التى عزلت من السلالات غير المتوافقة (Wang وآخرون ١٩٩١).

أنواع التفاعلات الفسيولوجية وطبيعتها

قد تحدث التفاعلات التى تؤدى إلى عدم التوافق بأى من الصور التالية:

التفاعل بين حبة اللقاح والميسم

يحدث التفاعل بين حبة اللقاح والميسم بعد وصول اللقاح إلى ميسم الزهرة مباشرة؛ مما يؤدى إلى منع إنبات حبوب اللقاح.

توجد فى حالة عدم التوافق الجاميطى فروقًا سيرولوجية واضحة بين حبوب اللقاح التى تختلف فيما تحمله من آليلات S، وهى فروق لم تشاهد فى حالة نظام عدم التوافق الاسبوروفيتى. وعمومًا فإن حبوب اللقاح فى حالات عدم التوافق الجاميطى تنبت وتنمو أنبوبة اللقاح قليلاً، ثم يتوقف نموها إن لم تكن متوافقة مع التركيب الوراثى للميسم.

أما فى حالة عدم التوافق الاسبوروفيتى .. فقد لوحظ وجود فروقًا كبيرة وواضحة فى أنتيجينات المياسم تعتمد على تركيبها الوراثى الخاص بعوامل S. وفى خلال دقائق قليلة من وصول حبة اللقاح إلى الميسم فإنها تفرز من جدارها الخارجى بروتينيًا أو جليكوبروتين glycoprotein يؤدى – فى الحال – إلى تكوين كالوز Callose فى زوائد الميسم papillae (التى تكون متصلة مباشرة مع حبة اللقاح) فى المياسم غير المتوافقة معها. وكثيرًا ما يفرز الكالوز – كذلك – فى الأنابيب اللقاحية الصغيرة المتكونة؛ مما يؤدى إلى توقف نموها. وبذا .. فإن الميسم هو مكان تفاعل عدم التوافق الرئيسى فى النظام الاسبوروفيتى، وما أن تعبر حبة اللقاح هذا الحاجز فإن نموها لا يتوقف بعد ذلك.

وقد ثبت أن عدم التوافق الاسبوروفيتى يتحدد بنوع من التفاعل بين أنتيجينات antigens توجد فى مياسم الأزهار، وأجسام مضادة antibodies توجد فى حبوب اللقاح؛ فقد وجدت ثلاثة أنتيجينات مختلفة فى مياسم ثلاثة تراكيب وراثية من الكرنب، هى: S_1S_1، و S_2S_2، و S_3S_3، كما وجدت الأنتيجينات الأبوية فى الهجن: S_1S_2، و S_1S_3، و S_2S_3، وأمكن تقسيم نباتات الجيل الثانى إلى نباتات تحتوى على أنتيجين الأب فقط، وأخرى تحتوى على أنتيجين الأم فقط، وثالثة تحتوى على أنتيجينى الأب والأم معًا. هذا .. بينما لم يمكن تمييز هذه الأنتيجينات فى حبوب اللقاح، أو فى الأنسجة الأخرى للنبات (عن Wallace & Nasrallah ١٩٦٨).

ومن المعروف أن الجليكوبروتينات glycoproteins تؤدى دورًا مهماً فى نظام عدم التوافق الاسبوروفيتى، وأن زيادة معدل تمثيل الجليكوبروتينات الخاصة بكل آليل S فى الميسم يتلازم مع حدوث تفاعل عدم التوافق (عن Riggs ١٩٨٨).

ولقد اختلفت زوائد الميسم – فى كل من البراعم الزهرية والأزهار فى *Brassica oleracea* – فى جليكوبروتين glycoprotein واحد (Roberts وآخرون ١٩٧٩). كذلك أمكن التعرف على جليكوبروتين يلعب دورًا فى تفاعل عدم التوافق الجاميطى فى النوع *Lycopersicon peruvianum* (Chung ١٩٩٧). كما عزلت بروتينات معينة ذات وزن جزيئى منخفضة من جدر حبوب اللقاح فى النوع *B. oleracea*، يفترض أنها تلعب دورً فى التفاعل الذى يحدث بين حبوب اللقاح ومياسم الأزهار بعد التلقيح (Ruiter وآخرون ١٩٩٧، و Dickinson وآخرون ١٩٩٨).

التفاعل بين أنبوبة اللقاح وقلم الزهرة

يحدث التفاعل فى كثير من حالات عدم التوافق الاسبوروفيتى بين أنبوبة اللقاح وقلم الزهرة فى التلقيحات غير المتوافقة، ويشاهد ذلك فى كل من الأجناس *Petunia*، و *Lycopersicon*، و *Lilium*، وفى الأخير .. يتوقف تمثيل البروتينات وعديدات التسكر فى الأنبوبة اللقاحية؛ مما يؤدى إلى تدهور جدرها، ثم انفجارها قبل وصولها إلى المبيض.

التفاعل بين أنبوبة اللقاح والبويضة

يحدث التفاعل بين أنبوبة اللقاح والبويضة فى الأجناس ذات المياسم المجوفة،

مثل: *Lilium*، و *Ribes*، *Narcissus*. وفى النوع *Theobroma cacao* تصل الأنبوبة اللقاحية إلى البويضة ويحدث الإخصاب. ولكن الجنين يدهور ويضمحل فى المراحل الأولى من تكوينه عندما يكون التلقيح غير متوافق (عن Singh ١٩٩٣).

وللاطلاع على الطبيعة الجزيئية لتفاعلات عدم التوافق بنوعية الجاميطى والاسبوروفيتى .. يراجع Hiscock وآخرون (١٩٩٥).

طرق التعرف على عوامل عدم التوافق

توجد أربع طرق رئيسية للتعرف على عوامل عدم التوافق فى النباتات، هى:

١ - إجراء كل التلقيحات الممكنة بين مجموعة من السلالات التى يعرف التركيب الوراثى لبعضها، ثم تحسب عدد البذور التى تنتج من كل تلقيح؛ حيث تعطى التلقيحات المتوافقة عددًا كبيرًا، بينما تكون البذور قليلة جدًّا - أو معدومة - فى التلقيحات غير المتوافقة. ويستدل من ذلك .. على درجة القرابة الوراثية (من حيث آليلات S) بين السلالات المختلفة. كما يستدل من السلالات المعلومة التركيب الوراثى على التركيب الوراثى للسلالات المجهولة، ويعاب على هذه الطريقة أنها تتطلب فترة زمنية طويلة لإجرائها.

٢ - إجراء كل التلقيحات الممكنة - كما فى الطريقة السابقة -، ثم عمل قطاعات فى أجزاء مختلفة من أقلام الأزهار الملقحة. بعد يوم - أو يومين - من إجراء التلقيحات؛ حيث تُرى أعداد كبيرة من الأنابيب اللقاحية فى أقلام أزهار التلقيحات المتوافقة. بينما تكون الأنابيب اللقاحية قليلة جدًّا - أو معدومة - فى التلقيحات غير المتوافقة، ويستدل من ذلك على التركيب الوراثى للسلالات المجهولة التركيب. كما فى الطريقة السابقة. وبرغم أن هذه الطريقة سريعة .. إلا أنها تتطلب جهدًا كبيرًا فى عمل القطاعات وفحصها (Frey ١٩٧٢).

٣ - الطريقة السيرولوجية Serological Method:

تجرى الطريقة السيرولوجية بجمع ١٠٠٠-٢٠٠٠ ميسم من كل من السلالات التى يراد دراسة القرابة الوراثية بينها، ويفضل أن يكون بعضها معلوم التركيب الوراثى.