الفصل السادس

التهجين الرجعى

تعد طريقة التهجين الرجعى Backcross Method هى طريقة التربيـة الوحيـدة التـى تعطى نتائج يمكن التنبـؤ بـهـا. وهـى تستعمل فـى تحسـين كـل مـن النباتـات الذاتيـة التلقيح، والنباتات الخلطية التلقيح، ولكن بشروط خاصـة فـى الحالـة الأخـيرة. وتتبـع طريقة التلقيح الرجعى لتحقيق هدف معين، هو تحسين صنف تجارى ناجح، أو سـلالة أصيلة مرغوبة؛ وذلك بأن يضاف إليها - بطريـق التلقيـح الرجعـى - صفـة واحـدة، أو صفتان أحيانًا، أو ثلاث صفات على الأكثـر، من مصدر آخر تتوافر فيه هـذه الصفـات، ولكنـه لا يكون مرغوبًا من الوجهة الزراعيـة فيما عـدا ذلـك مـن صـفات، وقـد يـكون بـريًا.

وتتلخص التربية بطريقة التهجين الرجعى فى تلقيح الصنف الـذى يُـراد تحسينه - والذى يطلق عليه اسم الأب الرجعى Recurrent Parent - مـع الصنـف الـذى يحتـوى على الصفة التى يُراد نقلها - والذى يطلق عليه اسم الأب المعطـى Donar Parent؛ ثـم تلقيح نباتات الجيل الأول - وكذلك الأجيال التالية التى تحتوى على الصفة التى يُـراد نقلها - مع الأب الرجعى.

يلزم لنجاح التربيـة بطريقـة التـهجين الرجعـى .. أن يكـون الأب الرجعـى ناجحًـا ومرغـوبًا فيه وأن تكون الصفة التى يُراد نقلها ذات درجـة توريـث عاليـة، وأن يجـرى عدد كاف من التلقيحات الرجعية لاستعادة جميع صفات الأب الرجعـى. يكتفـى عـادة بنحو ٥-٦ تلقيحات رجعية، إلا أن العدد قد يصل إلى ١٠ تلقيحات.

ولقد كان Harlan & Pope هما أول من اقترح هذه الطريقة للتربيـة فـى عـام ١٩٢٢. وقد استخدمها Briggs فى السنة نفسها لتحسـين أصنـاف القمـح والشـعير، بإكسـابهما صفات المقاومة لبعض الأمراض الهامة.

برنامج التهجين الرجعى لنقل صفة بسيطة سائدة

خطوات برنامج التربية

تكون خطوات برنامج التربية لنقل جين سائد (وليكن A) من الأب المعطى (الذى يكون تركيبه الوراثى AA) إلى الأب الرجعى (الذى يكون تركيبه الوراثى aa) كما يلى:

١ – يلقح الأب الرجعى مع الأب المعطى لإنتاج نباتات الجيل الأول (F_1) التى يكون تركيبها الوراثى Aa.

٢ – تلقح نباتات الجيل الأول – رجعيًا – إلى الأب الرجعى؛ لإنتاج بذور الجيل الأول للتهجين الرجعى الأول (F_1BC_1) – التى تكون منعزلة فى الصفة التى يراد نقلها –إلى متنحية أصيلة (aa)، وخليطة (Aa) بنسبة ١:١.

٣ – تلقح نباتات الجيل الأول للتهجين الرجعى الأول الحاملة للصفة (أى التى يكون تركيبها الوراثى Aa) رجعيًا إلى الأب الرجعى لإنتاج بذور الجيل الأول للتهجين الرجعى الثانى (F_1BC_2) التى تكون منعزلة – فى الصفة التى يراد نقلها – إلى منتحية أصيلة (aa)، وخليطة (Aa) بنسبة ١:١.

٤ – يستمر برنامج التهجين الرجعى على النحو السابق إلى حين إنتاج بذور الجيل الأول للتهجين الرجعى السادس F_1BC_6، التى تكون هى الأخرى منعزلة – فى الصفة التى يُراد نقلها –إلى متنحية أصيلة (aa)، وخليطة (Aa) بنسبة ١:١.

٥ – تزرع بذور الجيل الأول للتهجين الرجعى السادس، وتستبعد النباتات الحاملة للصفة المتنحية غير المرغوب فيها، وتلقح النباتات الحاملة للصفة السائدة ذاتيًا؛ لإنتاج بذور الجيل الثانى للتهجين الرجعى السادس F_2BC_6 التى تكون منعزلة – فى الصفة التى يُراد نقلها – إلى متنحية أصيلة (aa)، وخليطة (Aa)، وسائدة أصيلة (AA) – بنسبة ١:٢:١.

٦ – تزرع بذور الجيل الثانى للتهجين الرجعى السادس، وتستبعد النباتات التى تكون حاملة للصفة المتنحية غير المرغوبة، وتلقح النباتات الحاملة للصفة السائدة ذاتيًا؛ لإنتاج بذور الجيل الثالث للتهجين الرجعى السادس F_3BC_6.

٧ – تزرع بذور الجيل الثالث للتهجين الرجعى السادس (وهى أنسال النباتات الفردية الحاملة للصفة المرغوب فيها من الجيل الثانى للتلقيح الرجعى السادس).

يلاحظ أن ثلثى الأنسال تنعزل نباتاتها بنسبة ٣ تحمل الصفة السائدة: ١ تحمل الصفة المنتحية، وهى التى تنتج من نباتات الجيل الثانى للتهجين الرجعى السادس (F_2BC_6) التى كان تركيبها الوراثى Aa، وتستبعد جميع هذه الأنسال التى تظهر بها انعزالات فى الصفة التى يُراد نقلها، أما الثلث المتبقى من الأنسال .. فإن جميع نباتاته تكون حاملة للصفة السائدة، ويكون تركيبها الوراثى AA، وتلقح هذه الأنسال ذاتيًا لإنتاج بذور الجيل الرابع للتهجين الرجعى السادس F_4BC_6، وهى التى تخلط معًا، وتشكل بذور المربى Breeder Seed للصنف الجديد، الذى يكون مماثلاً للأب الرجعى فى جميع الصفات، فيما عدا احتوائه على الصفة السائدة المرغوب فيها بحالة أصيلة.

ولكن كيف تُسترد جميع صفات الأب الرجعى بعد أن كان قد لُقح مع الأب المعطى فى بداية برنامج التربية؟ هذا ما نوضحه فى الجزء التالى.

استرداد صفات الأب الرجعى وتتبعها

نظرًا لأن الغرض من برنامج التربية هو إنتاج صنف جديد يماثل الصنف الأصلى (الأب الرجعى) فى جميع الصفات، ولكن مع إضافة الصفة المطلوبة من الأب المعطى؛ لذا .. يكون من المهم تتبع صفات الأب الرجعى خلال أجيال التربية، ويؤدى التلقيح الأول بين الأب الرجعى، والأب المعطى إلى إنتاج جيل، يكون قد تلقى نصف آليلاته (عوامله الوراثية) من الأب الرجعى، والنصف الآخر من الأب المعطى، ويلاحظ عدم وجود فرصة للانتخاب لصفات الأب الرجعى فى هذا الجيل؛ نظرًا لأن نباتاته تكون متجانسة ولا تظهر بينها أية انعزالات وراثية، أما عند تلقيح نباتات الجيل الأول رجعيًا إلى الأب الرجعى فإن النسل الناتج من هذا التلقيح (وهو F_1BC_1) يكون قد تلقى نصف آليلاته (عوامله الوراثية) من الأب الرجعى والنصف الآخر من الجيل الأول، ونظرًا لأن الجيل الأول كان قد تلقى نصف آليلاته من الأب الرجعى؛ لذا .. فإن نباتات الجيل الأول للتلقيح الرجعى الأول تتلقى ٧٥٪ من آليلاتها من الأب الرجعى، بينما تحصل على ٢٥٪ فقط من آليلاتها من الأب المعطى، ومع كل تلقيح رجعى .. تقل نسبة الآليلات المتحصل عليها من الأب المعطى بمقدار النصف؛ لتصبح ١٢,٥٪ فى الجيل

الأول للتلقيح الرجعى الثانى F_1BC_2، و ٦,٢٥٪ فى الجيل الأول للتلقيح الرجعى الثالث F_1BC_3 ... وهكذا، وترتفع فى الوقت ذاته نسبة الآليلات المتحصل عليه من الأب الرجعى؛ لتصبح ٨٧,٥٪ فى الـ F_1BC_2، و ٩٣,٧٥٪ فى الـ F_1BC_3 ... وهكذا.

والمعادلة العامة لذلك - فى غياب الانتخاب لصفات الأب الرجعى، والارتباط بين الصفة التى يراد نقلها، وصفات أخرى غير مرغوبة - هى كما يلى:

نسبة الآليلات المتحصل عليها من الأب الأصلى المعطى = $(1/2)^{ت+1} \times 100$

حيث تمثل (ت) عدد التلقيحات الرجعية (فمثلاً .. ت = صفر للتلقيح الأصلى بين الأب الرجعى والأب المعطى، و ١ للتلقيح الرجعى الأول ... وهكذا).

أما نسبة الآليلات المتحصل عليه من الأب الرجعى .. فيحصل عليها بطرح نسبة الآليلات المتحصل عليها من الأب المعطى من مئة.

فلو فرض أن أجريت ستة تلقيحات رجعية .. تكون ت = ٦، وتكون نسبة الآليلات المتحصل عليها من الأب المعطى = $(1/2)^{6+1} \times 100 = 0,78$٪، وتكون نسبة الآليلات المتحصل عليها من الأب الرجعى = ١٠٠ - ٠,٧٨٪ = ٩٩,٢٢٪ بعد ستة تلقيحات رجعية، وتصل هذه النسبة إلى ٩٩,٩٥٪ بعد ١٠ تلقيحات رجعية.

ويبين جدول (٦-١) نسبة جينات الأب الرجعى فى مختلف أجيال برنامج للتربية بطريقة التهجين الرجعى، وذلك فى غياب الارتباط. ونتناول الموضوع بالشرح - فى حالة وجود الارتباط - فى موضع لاحق من هذا الفصل.

يتضح مما تقدم بيانه أن التلقيحات الرجعية تؤدى فى نهاية الأمر إلى استرداد جميع صفات الأب الرجعى. ومع ذلك .. فإنه يمكن الإسراع فى استرجاع هذه الصفات، بانتخاب النباتات التى تكون أقرب فى صفاتها إلى الأب الرجعى خلال الأجيال الأولى من برنامج التربية. ومن المعتقد أن كل دورة من الانتخاب لصفات الأب الرجعى تعادل - فى فاعليتها - تلقحين رجعيين. ويكون الانتخاب لصفات الأب الرجعى غير مُجْدٍ - عادة - بعد التلقيح الرجعى الثالث؛ لأن النباتات تكون قد أصبحت متجانسة إلى حد كبير.

جدول (٦-١): نسبة جينات الأب الرجعى فى مختلف أجيال برنامج للتربية بطريقة التهجين الرجعى.

جيل التهجين الرجعى	الجينات المتحصل عليها من الأب الرجعى (٪)
F_1	٥٠
BC_1	٧٥
BC_2	٨٧,٥
BC_3	٩٣,٧٥
BC_4	٩٦,٨٧٥
BC_5	٩٨,٤٣٨
BC_6	٩٩,٢١٨
BC_7	٩٩,٦٠٩
BC_8	٩٩,٨٠٥
BC_9	٩٩,٩٠٢
BC_{10}	٩٩,٩٥١

هذا .. ولا يؤثر التلقيح الذاتى بعد أى تلقيح رجعى على نسبة الآليلات المتحصل عليها من الأب الرجعى؛ حيث تبقى كما هى، إلاّ إذا أخضع النسل الناتج من التلقيح الذاتى للانتخاب، ويكون للانتخاب لصفات الأب الرجعى – فى هذه الحالة – نفس التأثير الذى سبق بيانه.

وعادة .. يتكون الأب الرجعى من خليط من السلالات النقية (فى حالة المحاصيل الذاتية التلقيح)، كما أن تلك السلالات (وكذلك السلالات المرباة داخليًا من المحاصيل الخلطية التلقيح، والتى قد يرغب فى تحسينها بطريقة التهجين الرجعى) تحتوى – غالبًا – على قدر يسير من عدم الأصالة الوراثية، حتى وإن لم تكن ظاهرة؛ مما يستدعى المحافظة على ذلك التباين الوراثى فى برامج التربية بالتهجين الرجعى. ويتحقق ذلك باستعمال عدد كاف من نباتات الأب الرجعى فى كل تلقيح رجعى لكى تمثل ما يوجد به من اختلافات، ولكى يمكن استعادة جميع صفاته، ولذلك أهمية خاصة فى التلقيح الرجعى الأخير؛ حيث يجب ألا يقل عدد نباتات الصنف الرجعى التى تستخدم فى هذا التلقيح عن ٣٠ نباتًا.

أهمية تتبع الصفات المنقولة

إن الهدف من برنامج التربية كله هو نقل صفة معينة مرغوب فيها إلى صنف جيد تنقصه هذه الصفة، لذا .. فإن تتبع هذه الصفة يجب أن يكون هو الهدف الأول للمربى فى جميع مراحل التربية، فيجب توخى الحرص التام على أن تكون النباتات المنتخبة لتلقيحها – رجعيًا – تحتوى – فعلاً – على الصفة التى يُراد نقلها، وبالتركيز الذى توجد عليه فى الأب المعطى. ويؤدى الفشل فى انتخاب هذه النباتات فى أية مرحلة من مراحل برنامج التربية إلى ضياع كل الجهود السابقة لتلك المرحلة، إن لم يوجد لدى المربى احتياطى من البذور فى كل جيل، لإعادة التقييم، والانتخاب – عند الضرورة – للصفة التى يراد نقلها.

وتجدر الإشارة إلى أن الانتخاب لصفات الأب الرجعى لا يمارس إلاّ على النباتات التى تحمل الصفة المنقولة، أى تحدد – أولاً – النباتات التى تحمل الصفة التى يراد نقلها فى كل جيل، ثم تنتخب من بينها النباتات التى تكون أقرب فى صفاتها إلى الأب الرجعى، وذلك لأن جميع صفات الأب الرجعى يمكن أن تسترجع – تلقائيًا بالتلقيح الرجعى – دون أى انتخاب بينما يمكن أن تفقد الصفة التى يراد نقلها – بسهولة – إن لم يجر التقييم بعناية؛ لمعرفة النباتات الحاملة لها لتلقيحها رجعيًا.

مدى الحاجة إلى التلقيح الذاتى بعد كل جيل من أجيال التلقيح الرجعى

عندما يكون الأمر متعلقًا بنقل صفة بسيطة سائدة بطريقة التهجين الرجعى .. فإنه لا توجد حاجة إلى إجراء التلقيح الذاتى بعد أى من التلقيحات الرجعية، باستثناء التهجين الرجعى الأخير كما سبق بيانه. ويرجع ذلك إلى أن جميع النباتات التى تهجن – رجعيًا – فى أى جيل تكون دائمًا خليطة بالنسبة للصفة التى يُراد نقلها؛ أى إنها تحمل الآليل المرغوب.

هذا .. إلا أن التلقيح الذاتى بعد التلقيحات الرجعية يكون أمرًا مرغوبًا فيه فى الحالتين التاليتين:

١ – فى الأنواع التى يصعب إجراء التلقيح الصناعى فيها .. خاصة، حينما لا يعطى

التلقيح سوى بذرة واحدة أو عدد قليل من البذور؛ حيث يوصى - فى هذه الحالة - بإنتاج الجيلين الثانى والثالث بعد كل تلقيح رجعى؛ لإتاحة الفرصة لانتخاب نباتات تحتوى على الصفة التى يُراد نقلها مع أكبر قدر ممكن من صفات الأب الرجعى.

٢ - فى الحالات التى يكون فيها الأب المعطى بريًّا، أو يحتوى على صفات كثيرة غير مرغوب فيها؛ حيث يوصى - فى هذه الحالة - بإنتاج الجيلين الثانى والثالث بعد كل من التلقيح الرجعى الأول، والثالث، والسادس لإتاحة فرصة أكبر لانتخاب صفات الأب الرجعى.

وبالإضافة إلى ما تقدم بيانه .. فإن التلقيح الذاتى يكون ضروريًّا فى حالات نقل الصفات المتنحية، والكمية، وذات درجات التوريث المنخفضة كما سيأتى بيانه فيما بعد.

عدد التلقيحات الرجعية اللازمة

يختلف عدد التلقيحات الرجعية التى تجرى - عادة - من ثلاثة إلى عشرة، ويكتفى بالعدد القليل من التلقيحات الرجعية فى الحالات التالية:

١ - عندما يكون الأب المعطى صنفًا تجاريًّا يحتوى على بعض الصفات الأخرى الهامة، التى يُرغب فى الاحتفاظ بها فى الصنف الجديد.

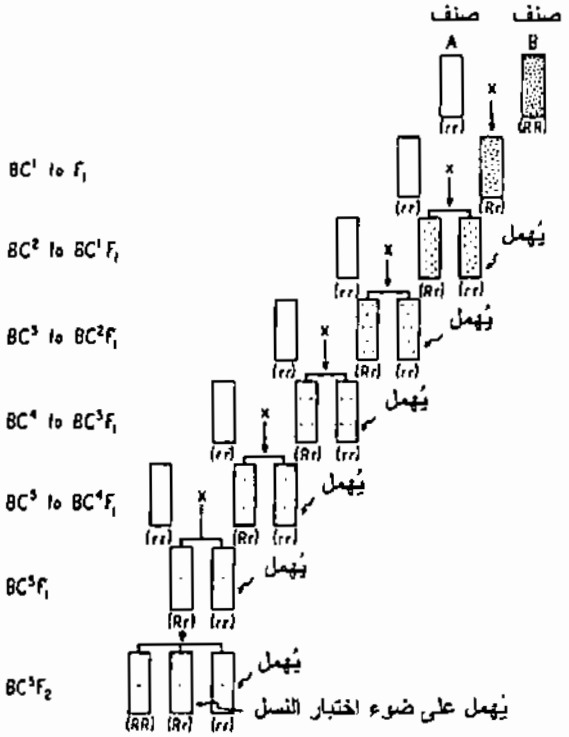
٢ - عندما لا توجد اختلافات كثيرة بين الأب الرجعى والأب المعطى.

٣ - عندما تكون الصفة التى يُراد نقلها مرتبطة بصفات أخرى غير مرغوب فيها؛ حيث يفضل فى هذه الحالة الاكتفاء بثلاثة تلقيحات رجعية لإنتاج الجيل الأول للتلقيح الرجعى الثالث F_1BC_3 الذى تكون نباتاته قد تلقت ٩٣,٧٥٪ من آليلاتها (عواملها الوراثية) من الأب الرجعى، ثم يجرى عليها التلقيح الذاتى لعدة أجيال بعد ذلك؛ لإعطاء فرصة لحدوث عبور يؤدى إلى كسر الارتباط بين الآليل الذى يتحكم فى الصفة التى يراد نقلها، والآليلات التى تتحكم فى الصفات الأخرى غير المرغوبة.

ونجد فى الحالات السابقة أن الصنف الجديد لا يكون تام التشابه مع الأب الرجعى نظرًا لأنه لا يتم استعادة كل صفاته، إما عن قصد كما فى الحالتين الأولى والثانية، وإما لكسر ارتباط غير مرغوب فيه كما فى الحالة الثالثة.

وإذا أجريت ستة تلقيحات رجعية مع الانتخاب الشديد لصفات الأب الرجعى فى الأجيال الأولى من برنامج التربية .. فإن ذلك يكون كافيًا لاستعادة كل صفات الأب الرجعى تقريبًا؛ لأن كل دورة من الانتخاب لصفات الأب الرجعى تعادل تلقيحًا أو تلقحين رجعيين، أما عند إجراء عشرة تلقيحات رجعية .. فإن الصنف الجديد يكون مماثلاً للصنف الأصلى، فيما عدا الصفة التى نقلت إليه، ويعدّ ذلك ضروريًا عندما يكون فى النية إعطاء الصنف الجديد اسم الصنف السابق نفسه مضافًا إليه رقمًا أو حرفًا، كما يكون ضروريًا كذلك عندما يكون الأب المعطى سلالة غير مزروعة أو نوعًا بريًا يحتوى على صفات كثيرة غير مرغوبة (عن Allard ١٩٦٤، و Briggs & Knowles ١٩٦٧).

هذا .. ويبين شكل (٦-١)، وجدول (٦-٢) مختلف خطوات برنامج التربية لنقل صفة بسيطة سائدة بطريقة التهجين الرجعى، مع بيان بالانعزالات الوراثية المتوقعة والتدرج فى استعادة مختلف صفات الأب الرجعى خلال برنامج التربية.



شكل (٦-١): تخطيط لبرنامج تربية بطريقة التهجين الرجعى، لنقل صفة بسيطة سائدة.

جدول (٦-٢): نقل صفة سائدة بطريقة التهجين الرجعى.

الموسم والعشيرة	التراكيب الوراثية (أ)		العشيرة المنتجة		النسبة المئوية
المزروعة	الأب	الأم	الجيل	التراكيب الوراثية	لجينات الأب المتكرر
١ - التلقيح الأولى	Rr × RR		F_1	Rr	٥٠
٢ - F_1	Rr × rr		BC_1	1Rr : 1rr	٧٥
٣ - BC_1	Rr × rr		BC_2	1Rr : 1rr	٨٧,٥٠
٤ - BC_2	Rr × rr		BC_3	1Rr : 1rr	٩٣,٧٥
٥ - BC_3	Rr × rr		BC_4	1Rr : 1rr	٩٦,٨٧
٦ - BC_4	Rr × rr		BC_5	1Rr : 1rr	٩٨,٤٤
٧ - BC_5	Rr × rr		BC_6	1Rr : 1rr	٩٩,٢٢
٨ - BC_6	تلقيح ذاتى لـ Rr		F_2BC_6	1rr:2Rr:1rr	ينتخب RR، و Rr
٩ - F_2BC_6	تلقيح ذاتى لكل من:		F_3BC_6		
	RR			RR	ينتخب وتخلط البذور
	و Rr			1RR:2Rr:1rr	تستبعد كل الأنسال المنعزلة

(أ) الأب المتكرر (الرجعى rr)، والأب المعطى RR. تنتخب للاستعمال كأمهات أكثر الأفراد قربًا فى صفاتها مع صفات الأب المتكرر.

أعداد النباتات التى تلزم زراعتها خلال برنامج التربية

يتوقف احتمال الحصول على نباتات تحتوى على الجينات المرغوب فيها أثناء التهجين الرجعى على النسبة المتوقعة للأفراد التى تحمل تلك الجينات وعلى عدد الأفراد المزروعة والمتاحة للتقييم، ويمكن حساب تلك النسب، كما يمكن الحصول عليها من جدول (٦-٣).

وبالنسبة للحالات التى لا يشملها جدول (٦-٣)، فإنه يمكن الحصول على العدد المناسب من النباتات التى يتعين زراعتها بالمعادلة التالية:

$$n = \left\{ [\, 2(r - 0.5) + z^2(1 - q)] + z\, [z^2(1-q)^2 + 4(1 - q)\,(r - 0.5)\,]^{1/2} \right\} / 2q$$

حيث إن:

n = العدد الكلى من النباتات التى تلزم زراعتها.

r = العدد المطلوب من النباتات التى تحمل الجينات المرغوب فيها.