الرباعية المجموعة الكروموسومية) فيما يلي: تظهر الكروموسومات الأربعة المتماثلة في الدور القلادى، ثم تتصل في أزواج في الدور التزاوجي. يبدأ الاتصال عند عدة مواقع على امتداد الكروموسومات؛ وبذلك .. يقترن كل كروموسوم من الكروموسومات الأربعة بكروموسوم آخر منها عند مواقع مختلفة. ومع نهاية الدور الضام .. يكون الكروموسوم الواحد قد اقترن مع كروموسومات مختلفة (شكل ١٢-٢)، وانقسم كل كروموسوم منها إلى كروماتيدتين، وتكون قد تكونت الكيازمات chiasmata نتيجة للعبور بين الكروموسومات المتقارنة. ويؤدى الاختلاف في عدد ومواقع الكيازمات إلى ظهور عدة أشكال مميزة (مثل الوحدات الثنائية الكروموسوم، والسلاسل، والحلقات) في الدور الانفراجي.

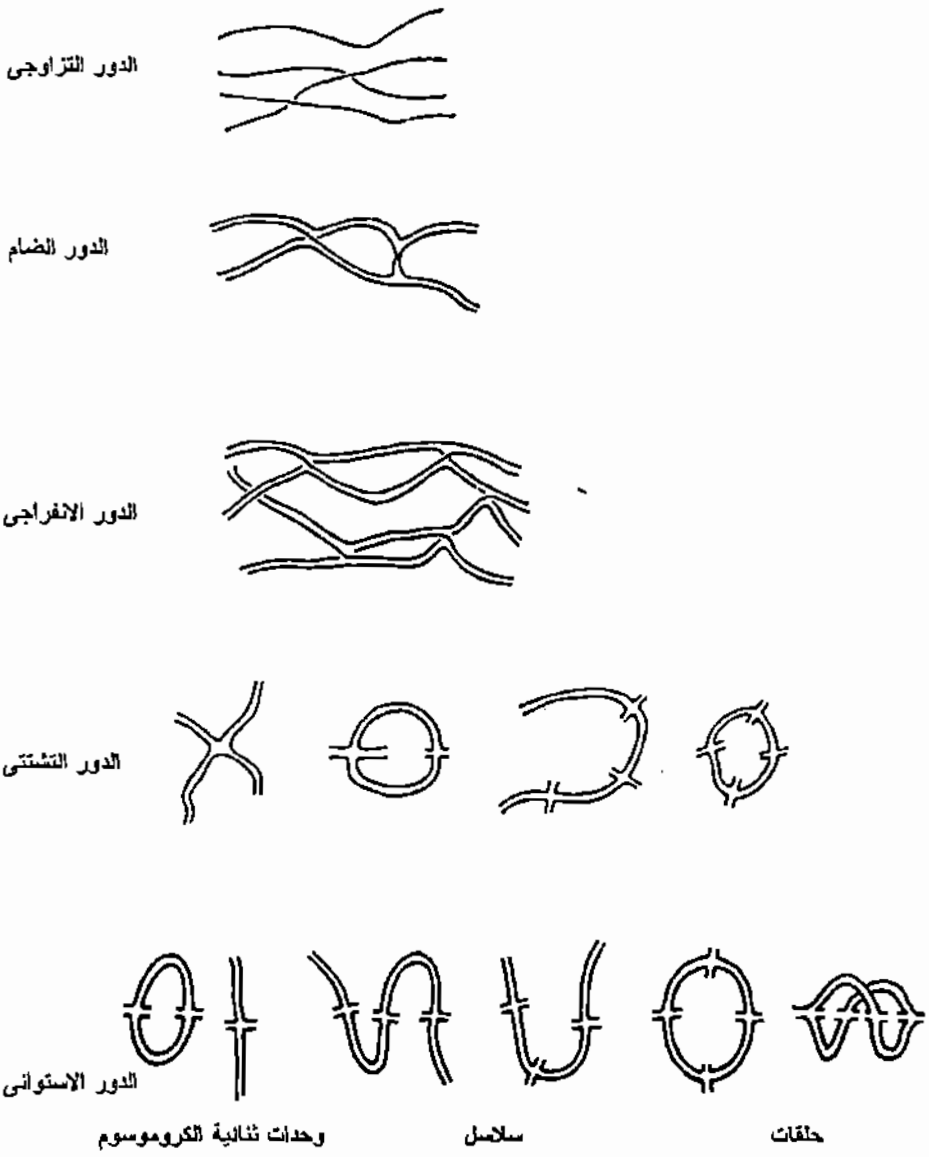
وبعد أن تتعلق الوحدات الرباعية الكروموسوم بخيوط المغزل في دور الوضع المتوسط الأول .. فإن الانفصال قد يحدث بحيث تذهب الكروموسومات المتجاورة (في أى من الأشكال المميزة السابقة) إلى نفس القطب، أو إلى أقطاب مختلفة. ولكن قد تتكون وحدتان ثنائيتا الكروموسوم إن لم تتكون كيازمتان بين أزواج الكروماتيدات؛ وحينئذ .. يتحتم على كروموسومى كل وحدة ثنائية الكروموسوم أن يتوزعا على قطبين مختلفين في الدور الانفصالى الأول.

وتجدر الإشارة إلى أن بعض الأنواع المعروفة الرباعية المجموعة الكروموسومية (مثل البطاطس والبرسيم الحجازى) تظهر بها أحيانًا درجة من التقارن الاختيارى Selective Pairing. ويرجع ذلك إلى تراكم تغيرات طفيفة حدثت في الكروموسومات منذ فترات زمنية بعيدة، برغم أنها كانت في الأصل تامة التماثل. وبعد التقارن الاختيارى في مثل هذه النباتات الرباعية المجموعة الكروموسومية انحرافًا نحو العودة إلى الحالة الثنائية diploidization.

السلوك الوراثى للنباتات المتضاعفة ذاتيًا

يختلف السلوك الوراثى للنباتات الذاتية التضاعف عن النباتات الثنائية، بسبب احتمال وجود أكثر من آليلين لكل جين، ولتكوين وحدات متعددة الكروموسوم. وحتى

إذا وجد آليلان فقط للجين .. فإن عدد التراكيب الوراثية المكنة فى نبات رباعى المجموعة الكروموسومية (وهى درجة منخفضة نسبيًا من التضاعف) يصبح خمسة مقارنة بثلاثة فقط فى النباتات الثنائية المجموعة الكروموسومية.



شكل (١٢-٢): أشكال الوحدات الرباعية الكروموسوم خلال الانقسام الميوزى الأول (يراجع المتن للتفاصيل).

ويطلق على التراكيب الوراثية الخمسة الممكنة في حالة وجود أليلين، أحدهما سائد (A)، والآخر مُتنحٍ (a) الأسماء التالية:

المصطلح	التركيب الوراثي
Nulliplex	aaaa
Simplex	Aaaa
Duplex	AAaa
Triplex	AAAa
Quadriplex	AAAA

يلاحظ أن نسبة الأليلات السائدة إلى المتنحية تختلف في النباتات الـ triplex والـ duplex، والـ simplex عن النسب المعهودة في النباتات الثنائية المجموعة الكروموسومية، إلا أن الشكل الظاهري للفرد الخليط يتوقف على درجة السيادة بين الأليلات؛ ففي حالة السيادة التامة .. لا يظهر سوى نوعين من الأشكال المظهرية، بينما يظهر عدد أكبر من الأشكال المظهرية في حالات السيادة غير التامة. ويصل عدد الأشكال المظهرية إلى خمسة عند غياب السيادة، وفي حالات التأثير الإضافي للجين.

ويمكن تمييز التراكيب الوراثية المكنة في نسل كل حالة إذا ما وجدت أربعة أليلات عند الموقع الجيني المعني، مثل: a، و b، و c، و d .. وقد رمز إليها جميعًا بحروف صغيرة لتجنب أي دلالة أو إيحاء بالسيادة. ففي هذه الحالة يحتمل وجود أربعة تراكيب وراثية مختلفة للـ nulliplex، هي aaaa، و bbbb، و cccc، و dddd، بينما لا يتوفر سوى qudriplex واحد هو abcd. وبالمقارنة يمكن تواجد أعداد كبيرة من التوافقات المختلفة للأليلات في كل من الـ simplex، والـ duplix، و triplex.

تعرف التراكيب الوراثية التي تحتوي على ثلاثة أليلات مختلفة بأنها trigenic (وجميعها triplexes)، بينما يعرف التركيب الوراثي الذي يحتوي على أربعة أليلات مختلفة – الـ qudriplex – بأنه tetragenic.

وتكون الجاميطات التي ينتجها النبات الرباعي التضاعف ذاتيًا أحادية مزدوجة العدد الكروموسومي dihaploid (2x). ويتباين عدد الأنواع المختلفة من الجاميطات التي

يمكن أن ينتجها كل نبات من نوع واحد فقط فى الـ nulliplexes إلى ستة أنواع فى الأفراد الـ tetragonics، كما يلى:

التركيب الوراثى	أنواع الجاميطات الممكنة
(aaaa) Nulliplex	aa
(aaab) Simplex	aa + ab
(aabb) Duplex	aa + 4ab + bb
(aabc) Trigenic	aa + 2ab + 2ac + bc
(abcd) tetragenic	aa + ac + ad + bc + bd + cd

وعند إجراء التلقيح الذاتى لأى نبات رباعى التضاعف ذاتيًا، فإن التراكيب الوراثية التى ينتجها تكون عبارة عن مربع أنواع الجاميطات الخاصة به، كما يلى (عن Fehr ١٩٨٧):

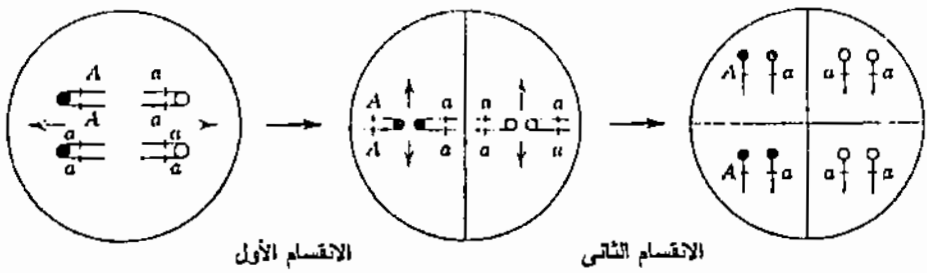
النبات الملقح ذاتيا	مربع الجاميطات	التراكيب الوراثية المنتجة
aaaa	$(aa)^2$	جميعها nulliplex
aaab	$(aa+ab)^2$	nulliplex $^1/_4$ + simplex $^1/_2$ + duplex $^1/_4$
aabb	$(aa+4ab+bb)^2$	nulliplex $^1/_{16}$ + simplex $^4/_8$ + duplex $^1/_2$
aabc	$(aa+2ab+2ac+bc)^2$	+ trigenic $^2/_4$ + duplex $^1/_4$ + trigenic $^1/_2$ duplex $^1/_2$
abcd	$(ab+ac+ad+bc+bd+cd)^2$	duplex $^1/_2$ + trigenic $^2/_2$ + tetragenic $^1/_2$

هذا .. ويتوقف نسب التراكيب الوراثية التى يتوقع ظهورها فى نسل كل حالة على كل من التركيب الوراثى لجيل الآباء، وعلى مدى كون انعزال الجينات يحدث فى أثناء الانقسام الاختزالى على مستوى التوزيع الحر للكروموسومات، أم للكروماتيدات. وسنفترض – للتبسيط – أن التركيب الوراثى للآباء simplex أى Aaaa، ثم نستعرض النسب المتوقعة فى كل من حالتى التوزيع الحر.

أولاً: التوزيع الحر للكروموسومات

يحدث التوزيع الحر للكروموسومات Random Chromosome Assortment عندما تفشل الكروموسومات فى تكوين وحدة رباعية الكروموسوم، أو عندما يكون الجين

قريبًا بدرجة كبيرة من موضع السنترومير؛ فنجد أن كل كروموسوم يحمل فى أثناء الانقسام الاختزالى آليلين متشابهين على كروماتيدتية، ويذهب الآليلان – معًا – إلى أحد أقطاب الخلية فى أثناء الانقسام الاختزالى الأول؛ لأنهما يكونان متصلين بنفس السنترومير، ثم يتوزع الآليلان إلى أقطاب مختلفة فى الانقسام الاختزالى الثانى؛ وعليه .. فلا يمكن أن يتواجد الآليلان – معًا – فى جاميطة واحدة بعد الانقسام (شكل ١٢–٣). ولتوضيح ذلك .. نفترض أن الآليلات التى يحملها النبات الـ simplex (وهى آليل واحد سائد A، وثلاثة متنحية a) تتضاعف عند تكوين الكروماتيدات (أثناء الانقسام الاختزالى)؛ لتصبح (A_1، و A_2)، و (a_3، و a_4)، و (a_5، و a_6)، و (a_7، و a_8)، علمًا بأن كل زوج منها (داخل قوسين) يمثل آليلين متماثلين على كروماتيدين متماثلتين لكروموسوم واحد.



شكل (١٢–٣): انعزال الجينات من وحدة رباعية الكروموسوم **quadrivalent** لنبات **simplex** (Aaaa). يعتمد الانعزال على التوزيع الحر للكروموسومات، لوجود الجين قريبًا جدًا من السنترومير وانعدام العبور فى هذه المنطقة.

ونظرًا لأن كل زوج من الآليلات ينتهى به الأمر فى جاميطات مختلفة؛ لذا .. فإن كلاً من A_1، و A_2 يكون له نفس الفرصة لأن ينعزل مع أى من a_3، أو a_4، أو a_5، أو a_6، أو a_7، أو a_8، ولكنهما – أى A_1، و A_2 – لا يمكن أن يتواجدا معًا فى جاميطة واحدة .. وهكذا الأمر بالنسبة لأزواج الآليلات الأخرى. وتكون نتيجة ذلك أن تنعزل الجينات فى الجاميطات – على أساس التوزيع الحر للكروموسومات – كما هو مبين فى شكل (١٢–٤). ويتبين من الشكل أنه يتكون نوعان من الجاميطات، هما: Aa، و aa بنسبة ١:١. ويمكن بتحليل مماثل إثبات أن النبات الـ duplex (AAaa) ينتج ثلاثة

أنواع مـن الجاميطات هـى AA، و Aa، و aa بنسبة ١ : ٤ : ١، وأن triplex (AAAa) ينتج نوعين من الجاميطات هما AA، و Aa بنسبة ١ : ١.

	A_1	A_2	a_3	a_4	a_5	a_6	a_7	a_8
A_1			A_1a_3	A_1a_4	A_1a_5	A_1a_6	A_1a_7	A_1a_8
A_2			A_2a_3	A_2a_4	A_2a_5	A_2a_6	A_2a_7	A_2a_8
a_3					A_3a_5	A_3a_6	A_3a_7	A_3a_8
a_4					A_4a_5	A_4a_6	A_4a_7	A_4a_8
a_5							A_5a_7	A_5a_8
a_6							A_6a_7	A_6a_8
a_7								
a_8								

شكل (١٢-٤): تكوين الجاميطات فى نبات simplex فى حالة التوزيع الحر للكروموسومات.

وتحسب نسب التراكيب الوراثية المتوقعة بعد ذلك كما يلى:

١ – فى حالة الـ Simplex:

		الجاميطات المذكرة	
		1 Aa	1 aa
الجاميطات المؤنثة	1 Aa	1 AAaa	1 Aaaa
	1 aa	1 Aaaa	1 aaaa

أى يتوقع أن تكون التراكيب الوراثيـة ونسبها كمـا يلـى : ١ AAaa : ٢ Aaaa : ١ aaaa، وتكون الأشكال المظهرية المتوقعة فى حالة السيادة التامة هى ٣ سائد : ١ متنح.

٢ – فى حالة الـ duplex:

		الجاميطات المذكرة		
		1 AA	4 Aa	1 aa
الجاميطات المؤنثة	1 AA	1 AAAA	4 AAAa	1 AAaa
	4 Aa	4 AAAa	16 AAaa	4 Aaaa
	1 aa	1 AAaa	4 Aaaa	1 aaaa

أى يتوقع أن تكون التراكيب الوراثية ونسبها كما يلى: ١ AAAA :٨ AAAa :١٨ AAaa :٨ Aaaa :١ aaaa. وتكون الأشكال المظهرية المتوقعة فى حالة السيادة التامة هى ٣٥ سائد: ١ متنحٍ.

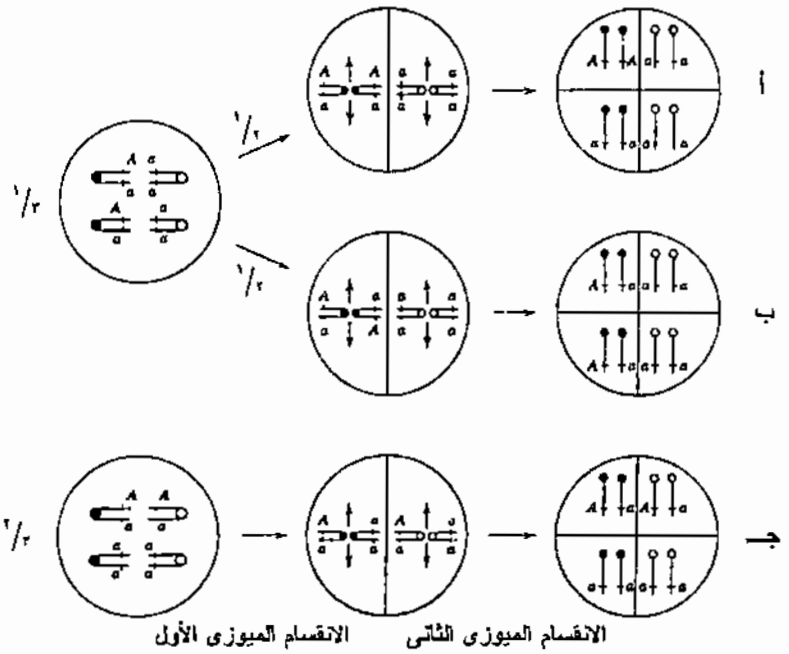
٣ – فى حالة triplex:

	الجاميطات المذكرة	
	1 AA	1 Aa
الجاميطات المؤنثة 1 AA	1 AAAA	1 AAAa
1 Aa	1 AAAa	1 AAaa

أى يتوقع أن تكون التراكيب الوراثية ونسبها كما يلى: ١ AAAA :٢ AAAa :١ AAaa. وتكون جميع الأشكال المظهرية سائدة فى حالة السيادة التامة.

ثانياً: التوزيع الحر للكروماتيدات

إذا تكونت وحدات رباعية الكروموسوم مع وجود الجينات بعيدة عن السنترومير بدرجة تسمح بحدوث عبور بين موقع الجين والسنترومير (حالة التوزيع الحر للكروماتيدات Random Chromatid Assortment .. فإن ذلك يعطى فرصة متكافئة لأن يتواجد أى آليل مع أى آليل آخر، بما فى ذلك أزواج الآليلات التى توجد على الكروماتيدات الشقيقة (شكل ١٢–٥). وتتكون الجاميطات على النحو المبين فى شكل (١٢–٦) من كل نبات simplex (Aaaa)، بفرض حدوث عبور بنسبة ٥٠٪، علمًا بأن كل زوج من الآليلات (A_1، و A_2)، و (a_3، و a_4)، و (a_5، و a_6)، و (a_7، و a_8) – داخل قوسين – يمثل آليلين متماثلين على كروماتيتين متماثلتين لكروموسوم واحد. ويتبين من الشكل أنه يتكون ثلاثة أنواع من الجاميطات هى AA، و Aa، و aa بنسبة ١ :١٢ :١٥. ويمكن بتحليل مماثل إثبات أن النبات الـ duplex (AAaa) ينتج الجاميطات AA، و Aa، و aa بنسبة ٣ :٨ :٣، وأن الـ triplex (AAAa) ينتج الجاميطات AA، و Aa، و aa بنسبة ١٥ :١٢ :١.



شكل (١٢-٥): تكوين الجاميطات من وحدة رباعية الكروموسوم لنبات Simplex (Aaaa) يحدث فيه عبور بين الكروموسوم الحامل للآليل السائد وكروموسوم آخر. ينتج من هذا العبور كروموسومين An وآخرين aa. ينعزل الكروموسومان An إلى نفس القطب فى الانقسام الاختزالى الأول فى ثلث الحالات (الانعزال العلوى)، وإلى أقطاب مختلفة فى ثلثى الحالات (الانعزال السفلى). وعندما ينتهى بهم الأمر فى القطب نفسه فى كل من الانقسامين الاختزالين الأول والثانى (الحالة أ) .. فإن ذلك يعنى تكون جاميطات أصيلة. أما تكوين الجاميطات من الوحدات الرباعية الكروموسوم للنباتات الـ duplex فيكون أكثر تعقيدًا؛ بسبب كثرة التوافيق الممكنة.

	A_1	A_2	a_3	a_4	a_5	a_6	a_7	a_8
A_1		A_1A_2	A_1a_3	A_1a_4	A_1a_5	A_1a_6	A_1a_7	A_1a_8
A_2			A_2a_3	A_2a_4	A_2a_5	A_2a_6	A_2a_7	A_2a_8
a_3				a_3a_4	a_3a_5	a_3a_6	a_3a_7	a_3a_8
a_4					a_4a_5	a_4a_6	a_4a_7	a_4a_8
a_5						a_5a_6	a_5a_7	a_5a_8
a_6							a_6a_7	a_6a_8
a_7								a_7a_8
a_8								

شكل (١٢-٦): التركيب الوراثى للجاميطات التى يكونها نبات Simplex (Aaaa) على أساس التوزيع الحر الكروماتيدات (يراجع المتن للتفاصيل).

وتحسب نسبة التراكيب الوراثية المتوقعة بعد ذلك كما يلي،

١ – في حالة الـ simplex:

		الجاميطات المذكرة		
		1 AA	12 Aa	15 aa
الجاميطات المؤنثة	1 AA	1 AAAA	12 AAAa	15 AAaa
	12 Aa	12 AAAa	144 AAaa	180 Aaaa
	15 aa	15 AAaa	180 Aaaa	225 aaaa

أى يتوقع أن تكون التراكيب الوراثية ونسبها كما يلى:

quadriplex	AAAA	بنسبة ١
triplex	AAAa	بنسبة ٢٤
duplex	AAaa	بنسبة ١٧٤
simplex	Aaaa	بنسبة ٣٦٠
nulliplex	aaaa	بنسبة ٢٢٥

وتكون الأشكال المظهرية المتوقعة فى حالة السيادة التامة هى ٥٥٩ سائدًا: ٢٢٥ متنحيًا، أو حوالى ٢,٤٨ : ١.

٢ – فى حالة الـ duplex:

		الجاميطات المذكرة		
		3 AA	8 Aa	3 aa
الجاميطات المؤنثة	3 AA	9 AAAA	24 AAAa	9 AAaa
	8 Aa	24 AAAa	64 AAaa	24 Aaaa
	3 aa	9 AAaa	24 Aaaa	9 aaaa

أى يتوقع أن تكون التراكيب الوراثية ونسبها كما يلى:

quadriplex	AAAA	بنسبة ٩
triplex	AAAa	بنسبة ٤٨
duplex	AAaa	بنسبة ٨٢
simplex	Aaaa	بنسبة ٤٨
nulliplex	aaaa	بنسبة ٩

وتكون الأشكال المظهرية المتوقعة فى حالة السيادة التامة هى ١٧٨ سائدًا: ٩ متنحيًا، أو حوالى ٢١:١.

٢ – فى حالة الـ triplex:

		الجاميطات المذكرة		
		15 AA	12 Aa	1 aa
الجاميطات المؤنثة	15 AA	225 AAAA	180 AAAa	15 AAaa
	12 Aa	180 AAAa	144 AAaa	12 Aaaa
	1 aa	15 AAaa	12 Aaaa	1 aaaa

أى يتوقع أن تكون التراكيب الوراثية ونسبها كما يلى:

quadriplex	AAAA	بنسبة ٢٢٥
triplex	AAAa	بنسبة ٣٦٠
duplex	AAaa	بنسبة ١٧٤
simplex	Aaaa	بنسبة ٢٤
nulliplex	aaaa	بنسبة ١

وتكون الأشكال المظهرية المتوقعة فى حالة السيادة التامة هى ٧٨٣:١.

ويبين جدول (١٢–١) ملخصًا لانعزالات الأشكال المظهرية المتوقعة فى حالات التزاوجات المختلفة لنباتات رباعية المجموعة الكروموسومية مع افتراض السيادة التامة (عن Allard ١٩٦٤). ويتبين من الجدول استحالة تمييز النبات الـ quadriplex عن النبات الـ triplex على أساس اختبار النسل؛ لأن جميع نباتات النسل تحمل الصفة السائدة فى كل منهما، ولا يفيد انعزال النباتات الـ triplex فى حالة التوزيع الحر للكروماتيدات إلى ٧٨٣ سائدًا: ١ متنحٍ؛ لأن نسبة النباتات المتنحية تكون منخفضة جدًا إلى درجة يصعب معها ظهور واكتشاف هذه النباتات فى النسل.

وتجدر الإشارة إلى أن الانعزالات المبينة فى جدول (١٢–١) هى لحالتى التوزيع الحر للكروموسومات (حينما لا تتكون وحدات رباعية الكروموسوم نهائيًا، أو حينما تكون الجينات قريبة جدًا من السنترومير إلى درجة لا يحدث معها عبور بين موقع الجين والسنترومير)، والتوزيع الحر للكروماتيدات (حينما تكون الجينات بعيدة عن

السنترومير بقدر يسمح بحدوث عبور تام بين موقع الجين والسنترومير)، إلا أنه يتعين – حتمًا – وجود حالات تتكون فيها وحدات رباعية الكروموسوم بنسب مختلفة، أو لا يكون فيها ارتباط الجين بالسنترومير كاملاً، وهى حالات يكون فيها الانعزال – دائمًا – وسطًا بين الحالات السابقة.

جدول (١٢–١): ملخص لانعزالات الأشكال المظهرية المتوقعة فى حالات التزاوجات المختلفة لنبات رباعى المجموعة الكروموسومية، مع افتراض السيادة التامة.

التزاوج	انعزال الأشكال المظهرية (سائد : متنح) على أساس	
	التوزيع الحر للكروموسومات	التوزيع الحر للكروماتيدات
AAAA ذاتى	كلها سائدة	كلها سائدة
AAAn ذاتى	كلها سائدة	١:٧٨٣
AAaa ذاتى	١:٣٥	١:٢٠,٨
Aaaa ذاتى	١:٣	١:٢,٥
aaaa ذاتى	كلها متنحية	كلها متنحية
AAaa × AAAa	كلها سائدة	١:١٣٠
Aaaa × AAAa	كلها سائدة	١:٥١,٣
aaaa × AAAa	كلها سائدة	١:٢٧
Aaaa × AAaa	١:١١	١:٧,٧
aaaa × AAaa	١:٥	١:٣,٧
aaaa × Aaaa	١:١	١:٠,٨٧

الأهمية النسبية للتربية بالتضاعف الذاتى

أدى اكتشاف الكولشيسين Colchicine (مركب كيميائى يستخرج من أحد النباتات، ويستعمل فى مضاعفة أعداد الكروموسومات فى النباتات) وسهولة استخدامه فى مضاعفة كروموسومات عديد من النباتات .. أدى اكتشافه فى عام ١٩٣٧ إلى اتجاه العلماء نحو مضاعفة كروموسومات عدد كبير من الأنواع النباتية؛ ظنًا منهم أن ذلك كفيل بإحداث تقدم سريع فى تحسين المحاصيل الزراعية، خاصة أن بعضًا من أهم