كذلك توجد عوائق أخرى نشأت من العزل الجغرافى لنوع ما عن بقية الأنواع، ويعد النوع *S. cheesmaniae* أفضل مثال على ذلك. ينتشر هذا النوع فى جزر جالاباجوس، كما لا يوجد ناميًا بريًّا فى أى مكان آخر. ويمكن التهجين بسهولة بينه وبين الأنواع القريبة مثل *S. lycopersicum*، و *S. pimpnellifolium*، ويكون الجيل الأول الهجين والأجيال التالية تامة الخصوبة، فلا تفشل الجاميطات فى التكوين بنسبة أكبر مما يحدث فى الآباء؛ إلا أن كثيرًا من النباتات المنعزلة تكون غير مثمرة، وضعيفة النمو، مما يدل على وجود حالة من عدم التناسق بين جينات نوعى الآباء، ترتبت على تطور كل منهما منفصلاً ومعزولاً – كليًّا – عن النوع الآخر.

التهجين بين الطماطم والنوع *S. peruvianum*

مشاكل التهجين

تؤدى حالة عدم التوافق – التى توجد فى النوع *S. peruvianum* – إلى استحالة استخدامه كأم فى التلقيحات مع الطماطم، حيث يتوقف نمو الأنابيب اللقاحية قبل حدوث الإخصاب، كما لا يحدث تخصيب للبيضات حتى لو وصلت أية أنبوبة لقاحية فى نموها إلى موضع البيضات فى المبيض، وبذلك لا تعقد الثمار، ويطلق على استحالة إجراء التهجين بين النوع *S. peruvianum* والطماطم – عند استخدام النوع البرى كأم – اسم unilateral incompatibility. أما عند استخدام النوع البرى كأب فى تلقيحات مع الطماطم.. فإنه يحدث إخصاب، وتعقد الثمار، وتستمر فى نموها، إلا أنها تكون خالية من البذور؛ نظرًا لأن الأجنة الهجين تتوقف عن النمو فى مرحلة مبكرة من تكوينها، ثم تندثر ويطلق على ظاهرة اندثار الأجنة اسم embryo abortion.

وقد ذكر أن حالة عدم التوافق التى من جانب واحد فى التلقيحات بين الطماطم و *S. peruvuanum* مردها إلى وجود معقد من العوامل المستقلة (Hogenboom ١٩٧٢أ)، يتحكم فيها جينات سائدة مستقلة. وتكسر حالة عدم التوافق تلك عند حدوث انعزال فى جينات متنحية يتأثر بعضها بالعوامل البيئية (Hogenboom ١٩٧٢ب).

ومن الثابت حاليًّا أن حالة عدم التوافق الذاتى فى النوع *S. peruvianum* يتحكم فيها آليلات متعددة للجين S. وقد يمكن خفض شدة عدم التوافق بالمعاملة ببعض منظمات النمو، وبزيادة الرطوبة النسبية، وبالتلقيح البرعمى فى ظروف بيئية معينة، وذلك قبل بدء تفتح الزهرة بنحو ٢–٣ أيام. كذلك تتميز الأنواع عديمة التوافق الذاتى بتعدد أشكالها المظهرية فى تلك الخاصية (polymorphic)؛ مما يسمح بانتخاب سلالات منها تكون متوافقة ذاتيًّا ويمكن تهجينها من الطماطم (Kalloo ١٩٩٣).

ولقد تباينت البذور التى أنتجتها نباتات الجيل الأول للهجين النوعى: *S. lycopersicum* x *S. peruvianum* فى الحجم واللون، وكان من الضرورى إعادة زراعة البذور الصغيرة الخضراء مرة أخرى فى بيئة صناعية؛ حيث أمكنها – حينئذٍ – النمو مباشرة إلى نباتات دون المرور بمرحلة كالوس. أما البذور الكبيرة البنية اللون فقد زُرعت فى التربة مباشرة. وبينما أعطت البذور الكبيرة الحجم نباتات أقرب فى صفاتها إلى *S. lycopersicum*، فإن البذور الصغيرة أنتجت نباتات أقرب فى شكلها المظهرى للنوع *S. peruvianum*. وقد تباينت الثمار الهجين فى اللون من الأخضر المخطط إلى الأصفر أو البرتقالى عند اكتمال تكوينها، وكان حجمها أكبر قليلاً من ثمار *S. peruvianum*. وكانت جميع نباتات الجيل الأول غير متوافقة ذاتيًّا، بينما كانت بعض نباتات الجيلين الثانى والثالث التى حُصِلَ عليها من تلقيحات أخوية متوافقة ذاتيًّا. وقد أظهرت اختبارات التقييم لنباتات من عشيرتى الجيلين الثانى والثالث انعزالاً فى صفات المقاومة لكل من فيرس ذبول الطماطم المتبقع وصانعات أنفاق الطماطم (Segeren وآخرون ١٩٩٣أ).

وسائل التغلب على مشاكل التهجين

حظى الهجين النوعى بين الطماطم والنوع البرى *S. peruvianum* – عند استخدام الأخير كأب – باهتمام كثير من الباحثين، فى محاولة منهم للتغلب على مشكلة اندثار الأجنة.

ومن أهم المحاولات التى أمكن التوصل إليها فى هذا الشأن، ما يلى:

١- استخدمت مزارع الأجنة – لأول مرة فى التهجينات النوعية فى الجنس *Lycopersicon* – وذلك لأجل تأمين الحصول على نباتات جيل أول من التهجين *S. lycopersicum* (cv. Michigan State Forcing) × *S. peruvianum* (P. I. 128657). ومن بين ٥٠ – ٦٠ جنين ثم فصلها وزرعت فى البيئة الصناعية نجحت زراعة ثلاثة منها ووصلت نباتاتها إلى حجم صالح للزراعة فى التربة (Smith ١٩٤٤).

وجدير بالذكر أن نباتات الجيل الأول الهجين لا يمكن تهجينها – رجعيًّا – إلى الطماطم، إلا بعد اللجوء إلى مزارع الأجنة مرة أخرى. أما التهجينات الرجعية التالية لذلك.. فإنها تنجح دونما حاجة إلى مزارع الأجنة، وتعطى بذورًا مكتملة النمو (عن Thomas & Pratt ١٩٨١). وقد نجح اتباع هذه الطريقة واستخدمها الكثيرون (مثل Saccardo وآخرون ١٩٨١) فى التغلب على ظاهرة اندثار الأجنة فى هذا الهجين النوعى.

وتكمن صعوبة هذه الطريقة فى ضرورة فصل الأجنة عن الإندوسبرم وهى مازالت فى مرحلة مبكرة جدًّا من تكوينها إلى درجة يصعب معها تداولها. وقد وجد Barbano & Topoleski (١٩٨٤) أن الإندوسبرم يختفى تمامًا بعد ١٠ أيام من التلقيح، إلا أن الجنين يستمر فى النمو ككتلة غير متميزة من خلايا الكالوس callus، إلى أن يندثر – تمامًا – بعد مرور ٢٤ يومًا على التلقيح.

وزُرعت أجنة طماطم بعمر ١٥ يومًا – فقط – على بيئات متنوعة، وكان أفضلها تلك التى احتوت على تركيزات عالية من الأملاح والسكروز، مع تركيزات منخفضة من الفيتامينات والأحماض الأمينية (Neal & Topolski ١٩٨٣).

وأمكن تلقيح الطماطم مع النوع البرى *S. peruvianum* بنجاح، بعزل الأجنة الناتجة وهى فى مرحلة النمو الكروى globular stage – بعد ١٣–١٥ يومًا من إجراء التلقيح – وزراعتها فى بيئة صناعية، وذلك بعد كل من التهجين النوعى والتلقيح

الرجعى الأول إلى الطماطم. أعطت تلك الطريقة أجنة خضرية تطورت إلى نبيتات plantlets، وذلك بمعدل ٥–٩ نبيتات لكل جنين مزروع (Chen & Adachi ١٩٩٦).

كذلك أمكن الحصول على هجن نوعية من التهجين *S. lycopersicum* × *S. peruvianum* بزراعة الأجنة غير المكتملة التكوين فى بيئات صناعية، حيث تكون منها نسيج كالوس ذات خلايا جنينية، تكونت منها نموات خضرية. ونظرًا لأن جميع الأجنة المتكونة من هذا التهجين النوعى تُجهض وتندثر بعد ٢٥ يومًا من التلقيح، فقد استخدمت الأجنة وهى بعمر ١٥–٢٥ يومًا فى مزارع الأجنة. وقد استخدمت لذلك بيئات بتركيزات مختلفة من الأوكسينات والسيتوكينيات وإضافات أخرى متنوعة، وكانت أفضل البيئات تلك التى احتوت على ١٠ ميكرومول من 6-BA، و ٢,٥ ميكرومول من IAA، وهى التى أدت إلى إنتاج كالوس من نحو ٢٠٪ من الأجنة غير المكتملة التكوين التى تمت زراعتها. وقد أمكن عزل أربع سلالات كالوس أعطت نموات طبيعية، وتمت أقلمة النبتات المجذرة على ظروف الصوبة، وأعقب ذلك شتل ١٢٨ هجينًا فى الحقل. وقد ظهرت الطبيعة الهجين لتلك النباتات من صفاتها المورفولوجية مثل لون وشكل الأوراق والثمار، وبروز ميسم الأزهار، والزغبية. وقد أيَّد تحليل الأيزوزيم لكل من الـ acid phosphatase، والـ phosphoglucoisomerase الطبيعة الهجين لنباتات الجيل الأول (Segeren وآخرون ١٩٩٣ب).

ولقد قدَّم Sánchez–Donaire وآخرون (٢٠٠٠) شرحًا عمليًّا مفصلاً لطريقة التهجين بين الطماطم و *S. peruvianum* بالاعتماد على فصل الأجنة وزراعتها فى بيئات صناعية.

٢– أمكن تهجين الطماطم — بنجاح — مع *S. peruvianum* باستعمال مخلوط من حبوب لقاح الطماطم مع *S. peruvianum*. ومع استعمال صنف من الطماطم — كأم — يحتوى على جين مُعلِّم متنح لصفة تظهر فى طور البادرة.. فإن جميع البادرات التى تعطيها البذور التى تنتج من التلقيح المختلط — والتى لا تحمل صفة البادرة المعلمة —

تكون هجينًا؛ علمًا بأن البذور تكون كثيرة العدد فى كل ثمرة، إلا أن البذرة الهجين تكون نسبتها منخفضة؛ فهى لا تتعدى ١–٥ بذور هجين لكل ١٠٠ زهرة ملقحة. ويمكن زيادة كفاءة هذه الطريقة بتلقيح مُزدوج، يكون أولهما باستعمال حبوب لقاح *S. peruvianum*، وثانيهما – بعد فترة وجيزة – باستعمال حبوب لقاح الطماطم (Laterrot ١٩٨٣). وتنتج بذور الجيل الثانى بتلقيح نباتات الجيل الأول الهجين بخليط من حبوب لقاح جميع هذه النباتات. ويجرى التهجين الرجعى الأول بنفس طريقة إنتاج بذور الجيل الأول الهجين (عن Makkouk & Laterrot ١٩٨٣). وقد تمكن Saccardo وآخرون (١٩٨١) من تطبيق طريقة مخلوط حبوب اللقاح لإنتاج بذور التهجين الرجعى الأول باستعمال مخلوط من حبوب لقاح عدد كبير من أصناف وسلالات الطماطم – التى تختلف فى خلفيتها الوراثية – فى تلقيح نباتات الجيل الأول الهجين.

٣– وجد C.M. Rick سلالتين من *S. peruvianum* (هما: LA1708 و LA2172) تتهجنان بسهولة تامة مع الطماطم؛ وتبين أن الجيل الأول الهجين كان متوافقًا ذاتيًّا جزئيًّا، وأمكن تهجينه رجعيًّا إلى الطماطم. وقد ذكر Lindhout & Purimahua (١٩٨٨) أن هاتين السلالتين لا تتلقحان مع أية سلالة أخرى من النوع *S. peruvianum* بالرغم من انتمائهما – موروفولوجيا – إلى هذا النوع، ولم يمكن استعمالهما كقنطرة للتلقيح بين الطماطم والسلالات الأخرى من *S. peruvianum*. إلا أن Lobo & Marulanda (١٩٨٩) وجدا أن الهجين بين سلالة الطماطم الكريزية LA2394 كأم، والسلالة LA1708 من *S. peruvianum* كأب كان خصبًا، وكانت نباتات الجيل الأول الهجين خصبة فى تهجيناتها مع السلالات الأخرى من *S. peruviannum*، وأعطت التلقيحات بينها أعدادًا كبيرة من البذور الجيدة؛ مما يسمح باستعمال هذا الهجين النوعى كقنطرة وراثية بين كل من الطماطم، و *S. peruvianum*.

٤– وجدت اختلافات بين أصناف وسلالات الطماطم فى قدرتها على إنتاج نسل هجين بأعداد كبيرة نسبيًّا عند تهجينها مع سلالات من النوع البرى *S. peruvianum* (Sacks وآخرون ١٩٩٧).

وفى محاولة للتغلب على ظاهرة صعوبة التهجين بين الطماطم والنوع *S. peruvianum*، تم تلقيح ٤١ صنفًا وسلالة من الطماطم بخليط من حبوب لقاح ٥ سلالات من النوع البرى. وأعقب ذلك زراعة أكبر ١٥ بذيرة من كل ثمرة ناضجة على بيئة صناعية لمدة شهر. وقد حُصِلَ بهذه الطريقة على ٧٥٣ هجينًا من ١٢٢٨ ثمرة، وتبين وجود اختلافات جوهرية بين التراكيب الوراثية للطماطم فى قابليتها للتلقيح مع النوع البرى، ويتعين انتخاب الأكثر قابلية منها للتلقيح عند الرغبة فى إنتاج هذا التهجين النوعى (Sacks وآخرون ١٩٩٧).

٥- أمكن تجنب ظاهرة عدم التوافق الذاتى فى النوع *S. peruvianum* بتحفيز إنبات حبوب اللقاح ونموها فى متاع الزهرة غير المكتمل النمو، قبل تفتح الزهرة بيومين إلى ثلاثة أيام، وذلك بتهيئة ظروف خاصة لذلك. ونظرًا لأن المياسم غير المكتملة النمو لا يوجد بها إفرازات تكفى لإنبات حبوب اللقاح، فإن البديل الفعّال كان بوضع طبقة رقيقة من بيئة إنبات حبوب اللقاح بين الميسم وطبقة أخرى من زيت معدنى يحتوى على حبوب لقاح. سمح ذلك الإجراء بإنبات حبوب اللقاح، ونمو بعضها خلال القلم. وعلى الرغم من نجاح التلقيحات وسهولة إجرائها تحت ظروف الحقل، فإن نسبة كبيرة من البذور فشلت غى إكمال نموها، وظهرت تشوهات موروفولوجية كبيرة وكثيرة بين البادرات أدت إلى موت بعضها؛ مما يدل على وجود مواقع قوية تظهر بعد الإخصاب وتكوين الزيجوت الناشئ عن مثل هذا التلقيح الذاتى (Gradziel & Robinson ١٩٨٩).

٦- أدت معاملة مياسم براعم أزهار *S. peruvianum* ببيئة صناعية تحتوى على إفرازات مياسم الطماطم إلى السماح بإنبات حبوب لقاح الطماطم ونموها فى المبايض غير المكتملة التكوين للنوع البرى، ولكن لم يمكن الحصول على أى نبيتات من ذلك التلقيح. هذا.. بينما حُصِلَ على نباتات هجين نوعى عندما أُجرى التلقيح العكسى، مع استعمال سلالة منتخبة من *S. peruvianum* تتوافق مع الطماطم. وسمح التلقيح البرعمى للنوع البرى — باستعمال حبوب لقاح من هذا الهجين النوعى — بنمو أجنة مكتملة التكوين والحصول على نبيتات منها (Gradziel & Robinson ١٩٩١).

٧- كانت معاملة الميسم والمبيض بجامض البوريك H_3BO_3، وحامض الجيريلليك GA_3، ثم زراعة البذور غير المكتملة التكوين الناتجة أكثر الطرق فاعلية للتغلب على مشاكل التهجين النوعى مع السلالة PI126944 من *S. peruvianum*، وهى الأعلى مقاومة لكل من فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم وفيرس ذبول الطماطم المتبقع (Picó وآخرون ٢٠٠٢).

التهجين بين الطماطم والنوع *S. habrochaites*

هذا التهجين ممكن ولا توجد فيه مشاكل

ولقد وُجدت تباينات بين ٧ تراكيب وراثية من الطماطم و٣٦ سلالة من *S. habrochaites* فى قابليتها للتلقيح النوعى معًا. وقد تبين أن سلالات *S. habrochaites* التى وجدت – أصلاً – نامية فى الجزء الجنوبى لمدى التوزيع الجغرافى الطبيعى للنوع (إكوادور وبيرو) أعطت – بصورة عامة – من صفر إلى قليل من البذور/ثمرة فى تهجيناتها مع الطماطم، بالمقارنة مع السلالات التى وجدت – أصلاً – نامية فى الجزء الشمالى من مدى التوزيع الجغرافى للنوع، والتى أعطت عددًا أكبر من البذور/ثمرة (Sacks & St. Clair ١٩٩٨).

التهجين بين الطماطم والنوع البرى *S. pennellii*

ينجح التهجين *S. lycopersicum* × *S. pennellii*، إلاّ أن التهجين العكسى يفشل؛ بما يعنى أن الفشل فى التهجين العكسى لا يرجع إلى وجود عدم توازن وراثى كبير أو إلى شذوذ كروموسومى. وقد وجد أن عدم عقد البذور فى التهجين *S. pennellii* × *S. lycopersicum* كان مرده إلى عدم قدرة الأنابيب اللقاحية على النمو لأكثر من ٢-٣ مم فى القلم؛ هذا.. بينما نجد فى التلقيحات (الأخرى) غير المتوافقة أن الأنابيب اللقاحية تنمو ببطء، ولكنها تفشل فى عقد بذور. ويعنى ذلك أن حالة تهجين *S. pennelli* كأم مع الطماطم تختلف بوضوح عن حالة عدم التوافق، حيث يختلفان فى الظاهرة ومكان وتوقيت التعبير عنها فى القلم. ولذا.. فإن من المعتقد أن حالة التهجين *S. pennelli* × *S. lycopersicum* تمثل تنافر أو تعارض فى اتجاه معين unilateral incongruity (اختصارًا: UI)، وليس عدم