ظاهرة العقم الذكرى وأهميتها فى إنتاج الهجن

توجد عدة أنواع من العقم الذكرى فى الطماطم. ويمكن التعرف على النباتات العقيمة الذكر – بسهولة – فى حقول الطماطم؛ بفحص النباتات فى موسم الحصاد؛ حيث تكون النباتات العقيمة الذكر إما غير مثمرة، وإما حاملة لعدد قليل من الثمار الناتجة من التلقيح الخلطى الطبيعى، كما يكون النمو الخضرى لهذه النباتات غزيرًا ومنتشرًا رأسيًّا وأفقيًّا بدرجة أكبر من بقية النباتات فى الحقل. وقد تمكن C. M. Rick ومساعدوه من التعرف على ٢٥٠ نباتًا غير مثمر فى حقل للطماطم مزروع بالصنف San Marzano، وكان معدل ظهورها بنسبة ٠,١٪. لم تكن هذه النباتات مختلفة عن بقية النباتات فى الحقل سوى فى شكل ولون أسديتها، ونموها الخضرى الغزير، بالإضافة إلى كونها غير مثمرة. وبالتحليل الوراثى لهذه النباتات.. وجد أن بها من ٣٠–٤٠ جينًا للعقم الذكرى (عن Mann ١٩٦٢). وقد ارتفع هذا الرقم إلى أكثر من ٥٠ جينًا مختلفًا (Rick ١٩٨٦)، وربما أكثر. هذا.. إلاّ أنه لم يستعمل إلاّ عدد قليل منها فى إنتاج الهجن، وكان أكثرها استعمالاً الجين ms-10، الذى يرتبط بالجين aa، الذى يتحكم فى صفة غياب الأنثوسيانين؛ بما يسمح بالتعرف على النباتات عقيمة الذكر فى مرحلة مبكرة من نمو البادرة. وتتم المحافظة على صفة العقم الذكرى – وهى فى حالة خليطة – بالتهجين الرجعى.

ومن بين حالات العقم الذكرى الوظيفى functional (إذ إنها تُنتج حبوب لقاح خصبة، ولكنها لا تكون مُتاحة للتلقيح) كلاً من: قلم الزهرة البارز ps (بسبب قِصَر الأسدية)، وعدم تفتح المتوك ps-2، والمياسم البارزة ex (بسبب استطالة قلم الزهرة). وتتميز تلك الطرز بإمكان تلقيحها ذاتيًّا وهى بحالة أصيلة، ولكن يعيبها إمكان حدوث تلقيح ذاتى فيها (عند استخدامها فى إنتاج الهجن) بنسبة ٢٪–٥٪ (Kalloo ١٩٩٣).

هذا ويعطى Stevens & Rick (١٩٨٦) جدولاً يضم ٤٧ جينًا للعقم الذكرى فى الطماطم، مع مواصفات حالة العقم التى يحدثها كل منها. إلاّ أن نسبة عالية من هذه الجينات لا يمكن الاعتماد عليها فى إنتاج الهجن للأسباب التالية:

١–لا تعطى بعض الجينات عقمًا ذكريًّا تامًّا. وهو شرط أساسى؛ حتى لا يحدث أى تلقيح ذاتى عند إنتاج الهجن.

٢–تؤثر بعض جينات العقم الذكرى فى خصوبة أعضاء التأنيث كذلك، أو فى قدرة النبات على إنتاج الأزهار، أو صغر حجم الأزهار المنتجة؛ مما يجعلها غير مناسبة لإنتاج الهجن؛ لأن الإنتاج الاقتصادى لبذور الهجن يتطلب أن تكون سلالات الأمهات خصبة أنثويًّا وطبيعية النمو.

وبالإضافة إلى ما تقدم بيانه.. فإن جينات العقم الذكرى – التى تستخدم فى إنتاج الهجن – يجب أن تكون متنحية تمامًا؛ حتى لا تظهر فى الجيل الأول الهجين.. وهو شرط يتحقق فى كل الجينات المعروفة. كما يفضل أن يكون تأثير الجين اختياريًّا؛ بحيث لا يُحدث الجين حالة العقم فى ظروف خاصة؛ حيث يمكن – حينئذ – إكثار السلالات الحاملة لهذا الجين بالتلقيح الذاتى الطبيعى. كذلك يفيد – كثيرًا – أن يكون للجين تأثير متعدد فى صفات أخرى، أو أن يكون مرتبطًا بشدة بجين أو جينات أخرى، يظهر تأثيرها فى طور البادرة؛ لكى يمكن تمييز النباتات الخصبة الذكر من النباتات العقيمة الذكر فى خطوط سلالات الأمهات فى حقول إنتاج بذور الهجن.

استخدام العقم الذكرى فى إنتاج الهجن

للاستفادة من ظاهرة العقم الذكرى فى إنتاج البذرة الهجين .. يجب مراعاة ما يلى:

١–اختيار حالة العقم الذكرى المناسبة للظروف البيئية فى منطقة إنتاج البذور.

٢–إدخال صفة العقم الذكرى التى وقع الاختيار عليها فى السلالات المستعملة كأمهات للهجن.

٣–إكثار السلالات العقيمة الذكر بتهجين نباتات أصيلة فى صفة العقم الذكرى مع نباتات أخرى من نفس السلالة، تكون خليطة فى هذه الصفة (أى Msms). ويعتبر موضوع إكثار السلالات العقيمة الذكر من أكبر المشاكل التى تحد من استخدام هذه الظاهرة فى إنتاج الهجن التجارية.

٤- تُزال النباتات الخصبة الذكر من سلالات الأمهات فى حقول إنتاج البذور بمجرد التعرف عليها؛ علمًا بأن ٥٠٪ منها تكون خصبة؛ ولذا فإن زراعة هذه السلالات فى حقول إنتاج البذور يجب أن تكون كثيفة نوعًا ما.

ولقد استخدمت ظاهرة العقم الذكرى فى إنتاج هجن الطماطم لأول مرة فى عام ١٩٤٥، وكانت أكثر حالات العقم الذكرى جاذبية للمربين: العقم الذكرى الوراثى (ms)، وعديم الأسدية stamenless (أو sl).

إن معظم جينات العقم الذكرى فى الطماطم تنتمى إلى سلسلة جينات ms الخاصة بعقم حبوب اللقاح، وسلسلة جينات sl الخاصة بصفة غياب الطلع stamenless، بينما ينخفض معدل ظهور طفرات سلسلة جينات ps الخاصة بالعقم الموضعى positimal sterility.

وعلى الرغم من توفر أعداد كبيرة من جينات العقم الذكرى بمختلف أنواعه، فإنها لم تستخدم فى إنتاج الهجن التجارية إلاّ على نطاق ضيق جدًّا، حيث لم ينتشر استعمالها سوى فى ثلاث دول، هى: التشيك، ومولدوفا، وبلغاريا، وكان الاعتماد الوحيد فيها — فى إنتاج الهجن — على صفة العقم الموضعى (عن Atanassova ١٩٩٩).

أنواع العقم الذكرى الوراثى

تتعدد أنواع العقم الذكرى فى الطماطم، كما يلى:

عقم حبوب اللقاح

تُعرف جينات كثيرة متنحية، يؤدى وجود أى منها بحالة أصيلة إلى جعل المتوك ضامرة، أو خالية من حبوب اللقاح، أو جعل حبوب اللقاح ضامرة، وهى التى تعرف بجينات العقم الذكرى Male Sterility، ويرمز إلى كل منها بالرمز (ms) مع رقم خاص به ليميزه عن غيره.

ولقد تبين وجود تأثيرات لجين العقم الذكرى المستخدم فى إنتاج الهجن على صفات الهجن المنتجة، والتى درس منها المحصول المبكر الصالح للتسويق، والمحصول

الكلى الصالح للتسويق، ومتوسط وزن الثمرة، وذلك عندما قورن استخدام سبعة من جينات العقم الذكرى (ms). أُرجعت هذه التأثيرات إما إلى تأثيرات متعددة لتلك الجينات، وإما إلى ارتباطها بشدة بجينات أخرى. وقد تحكمت الخلفية الوراثة لسلالات الآباء وقدرتها الخاصة على التآلف فى اتجاه ومقدار التأثيرات المتعددة لجينات العقم الذكرى المستخدمة. كذلك بدا أن آليلات العقم الذكرى تؤثر على القدرة العامة على التآلف لسلالات الأمهات (Bar & Frankel ١٩٩٣).

وفى محاولة لإكثار النباتات التى تحمل صفة عقم حبوب اللقاح.. عُوملت البراعم الزهرية لثلاث طفرات عقيمة الذكر (يحدث فيها انهيار لعملية تكوين حبوب اللقاح فى مراحل تكوين الخلايا الأمية، وأثناء الانقسام الاختزالى، وعند تكوين الـ tetrad، على التوالى) بالجبريللين GA_7 بتركيز ١٠ أجزاء فى المليون قبل تفتح الأزهار بمدة ٦–١٢ يومًا. أدت تلك المعاملة إلى منع جزئى لانهيار عملية تكوين حبوب اللقاح وإلى تكوين أعداد كبيرة من حبوب اللقاح بها. وقد كان GA_7 أكثر فاعلية عن GA_3. وتبين انخفاض المحتوى الطبيعى لمتوك أزهار تلك الطفرات من الجبريللين عما فى النباتات العادية (Ma وآخرون ١٩٩٩).

تأثر طفرة لعقم حبوب اللقاح بالفترة الضوئية

وجدت طفرة عقيمة الذكر من الطماطم، حسّاسة للفترة الضوئية، يتحكم فيها جين واحد (7B-1)، وتكون عقيمة الذكر بنسبة ١٠٠٪ فى النهار الطويل (لا يقل طوله عن ١٢ ساعة) تحت ظروف الحقل، ولكنها تُنتج أزهارًا خصبة الذكر فى النهار القصير (٨ ساعات). وفى النهار الطويل تحتوى أزهار الطفرة على أسدية شاحبة اللون وقصيرة، وتتميز فى متوكها الخلايا الأمية الذكرية، لكن لا يحدث فيها الانقسام الميوزى؛ أى لا تتكون فيها الخلايا الجرثومية الصغيرة وحبوب اللقاح. وعلى خلاف الأزهار الطبيعية، فإن مياسم أزهار الطفرة مكشوفة جيدًا؛ مما يسمح بتلقيحها دونما حاجة إلى خصى. وفى النهار القصير تكون الأزهار طبيعية تمامًا، وتنتج محصولاً وافرًا من الثمار والبذور الحاملة للطفرة. هذا.. ولا تتأثر خصوبة أعضاء التأنيث فى الزهرة فى أى من النهار

الطويل أو القصير. ويتبين من تلك الصفات التى تتميز بها الطفرة إمكان استخدامها بيسر وسهولة فى إنتاج بذور الطماطم الهجين (Sawhney ٢٠٠٤).

وإلى جانب حساسيتها للفترة الضوئية، فإن هذه الطفرة (7B-1) تُكسب النباتات الحاملة لها صفة التحمل لعوامل شد بيئى متنوعة، خاصة عند تعرضها للضوء الأزرق. كذلك وجد أنها تجعل النباتات الحاملة لها أقل حساسية – فى الضوء الأزرق – للسُمِّ النباتى coranatine الذى تُنتجه البكتيريا *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (Bergougnoux وآخرون ٢٠٠٩).

انعدام الأسدية

يتحكم فى طفرة عديم الأسدية stamenless عامل وراثى واحد متنحٍ (sl)، ويكون النبات الحامل لها خاليًا من الأسدية. إلا أنه لم يمكن الاستفادة من هذه الطفرة فى إنتاج الهجن؛ لأن محصول البذور كان منخفضًا، ولأن ثمار الهجن كانت مفصصة (عن Sackett ١٩٧٥). وقد أمكن دفع نباتات هذه الطفرة إلى إنتاج متوك بها حبوب لقاح خصبة؛ بريها بمحلول جبريللين بتركيز ٢٥ جزءًا فى المليون، كما وجد أن المعاملة بالـ CCC منعت استجابة النباتات لمعاملة الجبريللين (عن Weaver ١٩٧٢).

وقد عُرفت طفرة أخرى عديمة الأسدية تحكم فيها جين آخر متنحٍ أُعطى الرمز sl-2، وتبين أن خصوبة ومورفولوجى الأسدية فى النباتات الأصيلة فى تلك الطفرة (sl-2 sl-2) يتأثر بدرجة الحرارة، كما يلى:

المدى الحرارى	الحالة
٢٣°م نهارًا / ١٨°م ليلاً	تكون الأسدية غير طبيعية وحبوب اللقاح غير خصبة
١٨°م نهارًا / ١٥°م ليلاً	تُنتج معظم الأزهار أسدية طبيعية وحبوب لقاح خصبة
٢٨°م نهارًا / ٢٣°م ليلاً	تُنتج معظم النباتات تراكيب تشبه المتاع مكان الأسدية، ولا تتكون أى حبوب لقاح

وفى المقابل.. فإن أزهار نباتات الطماطم غير الحاملة لتلك الطفرة تكون خصبة فى كل المدى الحرارى المبين أعلاه (Sawhney ١٩٨٣).

العقم الذكرى الوظيفى

إن النباتات العقيمة الذكر وظيفيًّا functional male sterile تُنتج حبوب لقاح خصبة، ولكنها تكون عقيمة لأسباب ميكانيكية.

ومن بين طفراتها المعروفة، ما يلى:

positional sterile (ps)

positional sterile (ps2)

cleistogamus2 (cl2)

dialytic (dl)

excerted stigma (ex)

وتتميز تلك الحالات بإمكان إكثارها بالتلقيح الذاتى مع إنتاج نسل عقيم الذكر بنسبة ١٠٠٪. وعلى الرغم من تلك الميزة، فإن تلك الحالات لم يُقبل مربى الطماطم على الاستفادة منها فى إنتاج الهجن، نظرًا لاحتمالات حدوث تلقيح ذاتى فيها، بالإضافة إلى ضرورة خصى أزهارها، وذلك باستثناء حالة بروز الميسم exerted stigma التى لا تكون فى حاجة للخصى. وتُعد حالة العقم الذكرى الوظيفى ps2 هى الوحيدة التى استخدمت بالفعل فى إنتاج الهجن التجارية.

ولقد قيمت كل تلك الطفرات بشأن استخدامها فى إنتاج الهجن، وذلك — ربما– باستثناء الطفرتين cl2، و dl. ولذا.. نركز مناقشتنا — فيما يلى– على الطفرات الأخرى: ex، و ps، وps2.

طفرة بروز الميسم (ex)

تتميز النباتات التى توجد بها ظاهرة بروز الميسم exerted stigma بإنتاجها لحبوب لقاح خصبة وأن متوكها تتفتح بصورة طبيعية، إلاّ أن قلم الزهرة فيها يستطيل بصورة كبيرة؛ مما يجعل الميسم يبرز من المخروط السدائى بعيدًا عن حبوب اللقاح التى يتركز

وجودها فى تجويف المخروط؛ ولذا.. فإن هذا العقم يُعد وظيفيًّا، كما لا تحتاج الأزهار إلى الخصى قبل إجراء التلقيح نظرًا لبروز مياسمها.

ولقد أُنتجت عدة تراكيب وراثية تبرز مياسمها، وذلك من تلقيحات بين أصناف من الطماطم والنوع *S. pimpinellifolium*، وبالمعاملة بالجبريللين، وبمعاملة البذور بالحرارة المنخفضة. تتباين تلك التراكيب الوراثية ليس فقط فى طول الجزء من قلم الزهرة الذى يبرز من المخروط السدائى، وإنما تعتمد الظاهرة — كذلك — على أطوال كل من قلم الزهرة ومتوكها، وهى صفات تورث كميًّا، وتتأثر بدرجة الحرارة.

هذا.. ويلزم أن تبرز المتوك بمسافة ٢ مم على الأقل لكى لا تحدث نسبة من التلقيح الذاتى عند إجراء التهجينات.

طفرة العقم الموضعى (ps)

تتميز حالة العقم الموضعى positional sterility بالنمو الجانبى للبتلات واندماجها والتفافها معًا؛ فتبدو شبه قُمعية ومقيِّدة للمتوك، التى تصبح شديدة التلامس مع المتاع، وخاصة عند القمة. ومن السهل خصى تلك الأزهار دون مشاكل ودونما حاجة لاستعمال الملقط.

تحدث نسبة من التلقيح الذاتى فى حالات العقم الموضعى؛ الأمر الذى حدَّ من استعمالها فى إنتاج الهجن، وتزداد تلك النسبة إلى ٥٪ بارتفاع درجة الحرارة، وتتأثر بالرطوبة النسبية.

طفرة العقم الموضعى ٢ (ps2)

ظهرت حالة العقم الموضعى ٢ positional sterility 2 كطفرة فى الصنف التشيكى Vrbicanske Nizke، وهى حالة تتميز بإنتاجها لحبوب لقاح خصبة، ولكن متوكها لا تتفتح، إلا أن خاصية عدم تفتح المتوك ليست ثابتة فى كل الظروف البيئية. كما لا توجد فى متوك أزهار تلك الطفرة فتحة فى قمتها يمكن لحبوب اللقاح أن تخرج من خلالها لتصل إلى الميسم.

تتميز هذه الحالة من العقم الذكرى بسهولة إكثارها، وبزيادة نسبة البذرة الهجين التى يُحصل عليها عند استخدام الظاهرة فى إنتاج الهجن.

هذا.. وقد استُخدمت ظاهرة العقم الموضعى ٢ – دون غيرها – فى إنتاج الهجن التجارية، وخاصة فى بلغاريا؛ حيث استُخدمت الظاهرة فى إنتاج أكثر من ٩٠٪ من الهجن التجارية فى هذا البلد، كما استُخدمت الظاهرة – كذلك – فى إنتاج هجن الطماطم فى جمهورية التشيك ومولدوفيا (Atanassova ٢٠٠٠). وكان قد ذكر أن هذه الطفرة لا تزيد فيها نسبة التلقيح الذاتى عن ٠,٠٢٪ (Gueorguiev & Atanassova ١٩٨١).

ولقد أطلق على ظاهرة عدم قدرة متوك الزهرة على التفتح على الرغم من احتوائها على حبوب لقاح خصبة اسم anther-indehiscent male sterility (Lu وآخرون ١٩٩٨).

تتباين نسبة التلقيح الذاتى فى السلالات الحاملة للجين ps2؛ مما يعطى الفرصة لانتخاب سلالات تكون أقل فى معدل حدوث التلقيح الذاتى فيها. كذلك تقل كثيرًا نسبة البذور الناتجة عن التلقيح الذاتى عند استخدام تلك الصفة فى إنتاج الهجن. ويجرى خصى الأزهار ذات العقم الموضعى ps2 – والمستعملة فى إنتاج الهجن – عند تفتح الزهرة؛ الأمر الذى يكون أسهل وأسرع كثيرًا عما يكون عليه خصى البراغم. هذا.. ويتم إكثار السلالات الحاملة لصفة العقم الموضعى بتلقيحها ذاتيًّا يدويًّا (Atanassova ١٩٩٩).

ولقد أوضحت دراسات وراثية وجود الجين ps2 على الكروموسوم ٤ (Atanassova ١٩٩١).

وأمكن عزل هذا الجين (ps2) ووجد أن حالة العقم الذكرى تلك تظهر بسبب حدوث طفرة فى نيكليوتيدة واحدة فى جين جديد للـ polygalacturonase. ومع عزل هذا الجين، فإنه يمكن نقله لأى نوع نباتى للتعبير فيه عن هذه الصفة (Gorguet وآخرون ٢٠٠٩).

وتبين أن الأجزاء الخضرية والزهرية – عدا متاع الزهرة – فى نباتات الطماطم عقيمة الذكر التى تحتوى على الطفرة stamenless-2 – التى يتحكم فيها الجين sl-2 تحتوى

على حامض الأبسيسك بقدر أكبر مما تحتويه النباتات العادية. وكان أكبر فرق لمحتوى حامض الأبسيسك بين النباتات عقيمة الذكر والنباتات العادية فى الأسدية، كما توافقت الزيادة فى حامض الأبسيسك فى أسدية الطفرة sl-2 مع أولى علامات الشذوذ فى المتوك. وقد أدت الحرارة المنخفضة إلى استعادة الخصوبة فى الطفرة sl-2، وصاحب ذلك انخفاض فى محتوى حامض الأبسيسك فى الأوراق والأسدية. ويستدل من ذلك على أن تلك الطفرة مردها إلى وجود عدم توازن هرمونى يتضمن زيادة فى محتوى حامض الأبسيسك، وأن الحرارة المنخفضة تنظم حالة العقم الذكرى بإحداثها لخفضٍ فى محتوى حامض الأبسيسك (Singh & Sawhney ١٩٩٨).

طفرة دايلتك (dl)

يتحكم فى طفرة دايلتك dialytic (بمعنى انفصال separation) عامل وراثى واحد متنحٍ، ويكون النبات الحامل لها — فى حالة أصيلة — غير مثمر تحت ظروف الحقل، برغم أنه ينتج حبوب لقاح وبويضات خصبة وطبيعية. ويرجع عدم قدرتها على الإثمار إلى أن أسديتها لا تكون مخروطًا يحيط بالقلم والميسم — مثلما تكون عليه الحال فى النباتات الطبيعية — وإنما تكون الأسدية منفرجة قليلاً عن بعضها البعض. وبدراسة هذه الطفرة.. وجد Rick أن الجين المسئول عنها يحدث تغيرات بالشعيرات فى جميع أجزاء النبات، بما فى ذلك الشعيرات التى توجد على المتوك، والتى تعمل — فى حال وجودها — على التحام المتوك ببعضها البعض، ولكن بغياب هذه الشعيرات.. تنفرج المتوك عن بعضها البعض، ويقلل ذلك من فرصة عقد الثمار بدرجة كبيرة، إلى حد أن محصول هذه الطفرة يقل عن محصول النباتات الطبيعية بنسبة ٩٠٪. ولا يبدو أن هذه الطفرة يمكن أن تفيد فى إنتاج الهجن؛ لأنها تسمح بحدوث نسبة من التلقيح الذاتى الطبيعى تصل إلى ١٠٪ (عن Mann ١٩٦٢).

استحداث طفرات العقم الذكرى بالتعريض لأشعة جاما

ظهرت ثلاثة طرز من طفرات العقم الذكرى فى الطماطم بعد تعريض البذور الجافة للصنف First لأشعة جاما، وشملت الطفرات: (١) تحلل واندثار حبوب اللقاح،

(٢) تغيرات مورفولوجية فى الأعضاء الزهرية، (٣) تغير فى لون المتوك (Masuda وآخرون ١٩٩٨).

وأمكن بتعريض بذور الطماطم لأشعة جاما استحداث طفرة للعقم الذكرى بسيطة ومتنحية كانت حبوب اللقاح فيها أقل قدرة على الإنبات، وكانت عقيمة فى التلقيحات الذاتية. وقد تحكم الجين الطفرى ذاته فى منع تحلل النشا فى حبوب اللقاح، حيث تراكم فيها؛ مما جعل حبوب اللقاح المكتملة التكوين تصبغ بالأسود لدى معاملتها بمحلول اليود عند تفتح الزهرة. وفى المقابل.. فإن أزهار النباتات المحتوية على الطفرة بدت طبيعية المظهر وُصبِغت فيها حبوب اللقاح المكتملة التكوين بالأسيتوكارمن؛ مما يدل على أنها مكتملة الحيوية (Masuda وآخرون ١٩٩٩).

العقم الذكرى السيتوبلازمى

أمكن الحصول على عقم ذكرى سيتوبلازمى فى سلالة استُمِدَّت من التهجين بين *S. peruvianum*، و *S. pennellii* (Petrova وآخرون ١٩٩٩).