الفصل التاسع

التربية الداخلية وقوة الهجين

ترتبط دراسة موضوع التربية الداخلية Inbreeding بقوة الهجين Hubrid Vigor ؛ لأن الأخيرة – أى قوة الهجين تظهر – خاصة – بعد تزاوج سلالات سبق تربيتها داخليا . وتعد دراسة هذين الموضوعين مقدمة ضرورية لدراسة الأصناف الهجين والأصناف التركيبية ، وهما موضوع الفصل التالى من هذا الكتاب .

التربية الداخلية

يقصد بالتربية الداخلية أى نظام للتزاوج ، يكون بين أفراد ، تربطها صلة قرابة . وبالمقارنة .. فإن التربية الخارجية Outbreeding يقصد بها التزاوج بين أفراد تقل درجة القرابة بينها – فى المتوسط –عن متوسط درجة القرابة للعشيرة التى تنتمى إليها هذه الأفراد .

ويعتبر التلقيح الذاتى أشد درجات التربية الداخلية فى النبات ، بينما يعتبر التزاوج بين الإخوة الأشقاء أقوى أنواع هذه التربية فى الحيوان . وتخف حدة التربية الداخلية – تدريجيًا – بإجراء التزاوج بين نبات وآخر من نفس النسل sib pollination، وبين نباتين من سلالتين تشتركان فى أحد الآباء ، أو فى أحد الأجداد ... إلخ ، ويقابل

ذلك فى الحيوان التزاوج بين الأخوة غير الأشقاء ، والتزاوج بين الأب وابنته ، وبين أبناء العمومة من الدرجة الأولى ، أو من الدرجة الثانية ... إلخ . وكلما زادت شدة التربية الداخلية ، ظهر أثرها بعد عدد أقل من أجيال التربية .

الهدف من التربية الداخلية

تجرى التربية الداخلية على النباتات الخلطية التلقيح ، لتحقيق الأغراض التالية :

١- الحصول على سلالات صادقة التربية True Breeding أصيلة وراثياً (كما سيأتى بيانه فيما بعد) لايتغير تركيبها الوراثى عند إكثارها ، وتعطى عند تلقيحها - معاً - هجناً ، لايتغير تركيبها الوراثى بتكرار إجراء نفس التهجين .

٢- يستفاد من السلالات الناتجة من التربية الداخلية فى خفض نسبة الأليلات الضارة غير المرغوب فيها عند استعمالها كآباء للأصناف التركيبية ، أو الأصناف الخضرية التكاثر.

٣- تزيد التربية الداخلية من الاختلافات الوراثية بين أفراد العشيرة (بين السلالات المتكونة) ، ويفيد ذلك فى زيادة كفاءة عملية الانتخاب ، والتحسين الوراثى المتوقع فى برامج التربية .

٤- يمكن الاستفادة من التربية الداخلية فى إنتاج أصناف جديدة من المحاصيل الخضرية التكاثر ، لاتتغير خصائصها عند إكثارها بالبذرة ؛ مثل صنف الخرشوف تالبايوت Talpiot الذى يكثر - تجارياً - بالبذرة ، والذى نشأ من أحد الأصناف الإيطالية ، الذى أخضع للتربية الداخلية لخمسة أجيال ، وعزلت منه سلالة قوية النمو ، كانت هى أساس الصنف الجديد (Basnitzki & Zohary ١٩٨٧) .

تأثير التربية الداخلية فى الشكل الظاهرى

تبين من نتائج عديد من الدراسات والملاحظات التى أجريت قبل بداية القرن الحالى أن التربية الداخلية فى النباتات الخلطية التلقيح -بطبيعتها- تؤدى غالباً إلى تدهور فى النمو، وأن التهجين بين الأفراد غير المتشابهة تصاحبه -غالباً- زيادة كبيرة فى قوة النمو . واستدل من ذلك على أن التربية الخارجية لابد أن يكون لها أهمية بيولوجية ، خاصة أن عديداً من الأنواع النباتية توجد بها ظواهر كثيرة تشجع على حدوث التلقيح الخلطى فيها .

وبالرغم من كل ذلك .. فقد ظل الأساس الوراثى لهذه الحقائق غير واضح إلى ، أن اكتشفت دراسات مندل فى عام ١٩٠٠ .

كانت أولى التجارب التى أجريت فى هذا المجال بعد عام ١٩٠٠ تلك التى قام بها East فى عام ١٩٠٥ ، و East & Jones فى عام ١٩١٩ على نبات الذرة ، وهو نبات خلطى التلقيح ؛ فقد تبين لهما أن الجيل الأول الناتج من التلقيح الذاتى لنبات الذرة يكون – دائماً – أقل من النبات الملقح ذاتيًا –فى الحجم والمحصول– واستمر هذا التدهور جيلاً بعد آخر ، إلى أن وصلت التربية الداخلية إلى الجيل السابع أو الثامن ؛ حيث لم تتأثر صفات السلالات المرباة داخليا ، والمتكونة باستمرار التلقيح الذاتى لأكثر من ذلك . كما أدت التربية الداخلية إلى انعزال سلالات من الذرة ، اختلفت عن بعضها فى عديد من صفاتها الظاهرية ؛ مثل : قوة التفرع ، وطول النبات ، وموضع الكوز على النبات ، وعدد الخلفات ، ولون الحبوب ، وحجمها .. إلخ . وأخيراً ... فإن كل سلالة احتفظت بصفاتها دون تغيير مع استمرار التربية الداخلية بعد الجيل الثامن .

وقد أطلق مصطلح Inbreeding Depression على التدهور الذى يصاحب عملية التربية الداخلية . وأهم مظاهر هذا التدهور ضعف النمو ، ونقص المحصول ، وظهور صفات غير مرغوبة . ويعتبر نقص الكلوروفيل أكثر هذه الصفات الضارة ظهوراً ، وهو يتراوح من نقص بسيط فى جزء من الورقة ، إلى نقص يشمل النبات كله . ويختلف مدى الضعف فى قوة النمو المصاحب للتربية الداخلية من محصول لآخر ؛ فنبات الذرة يتدهور كثيرا بالتربية الداخلية ، ولكنه يعتبر أكثر تحملاً من البرسيم الحجازى ، الذى تظهر به انعزالات كثيرة مميتة ، وأخرى منخفضة الحيوية ، لدرجة أن نسبة السلالات التى يمكن إكثارها بعد الجيل الثالث للتلقيح الذاتى تكون منخفضة ، ويكون محصولها شديد الانخفاض ، ويلزم – حينئذ – اتباع طرق تربية داخلية أقل حدة من التلقيح الذاتى . كذلك تتدهور الصليبيات والجزر – بشدة – مع التربية الداخلية ، ويصل النقص فى قوة النمو إلى ٣٥٪ بعد جيل واحد من التلقيح الذاتى فى الكرات أبو شوشة ، إلا أن البصل – وهو محصول خلطى التلقيح – يتحمل التربية الداخلية – بدرجة كبيرة – حيث لا تتأثر بعض أصنافه بالتربية الداخلية ، بينما يظهر ببعضها الآخر تدهور قليل إلى متوسط – مع التربية الداخلية ، ولاتوجد أية مشاكل فى إكثار سلالات البصل المرباة داخليًا .

ومن الأنواع النباتية الأخرى الخلطية التلقيح التى تتحمل التربية الداخلية بدرجة واضحة عباد الشمس ، والشيلم ، وعشب التيموثى timothy ؛ حيث لايظهر بها كثير من الانعزالات المنخفضة الحيوية مع التربية الداخلية . كما أمكن الحصول على سلالات أصيلة منها – بالتربية الداخلية – لم تختلف – فى قوة نموها – عن الأصناف الأصلية المفتوحة التلقيح التى جاءت منها . وأخيرا .. فإن هناك من المحاصيل الخلطية التلقيح ما لاتتأثر على الإطلاق بالتربية الداخلية ، وتعتبر القرعيات من أهم الأمثلة على ذلك . ومن الطبيعى أن تُلَقَّح النباتات الذاتية التلقيح – بطبيعتها – تلقحياً ذاتياً منذ نشأتها ، دون أن يبدو عليها أى أثر ضار من جراء ذلك، ويُحسب التدهور المصاحب للتربية الداخلية Inbreeding Depression بالمعادلة التالية :

$$\text{Inbreeding Depression} = \frac{\bar{F}_1 - \bar{F}_2}{\bar{F}_1} \times 100$$

حيث $\bar{F}_1$, $\bar{F}_2$ هما متوسطا الجيلين الأول والثانى على التوالى ، مع العلم بأن نباتات الجيل الأول تُلَقح ذاتيًا لإنتاج الجيل الثانى (عن Mather & Jinks-١٩٧٧) .

تأثير التربية الداخلية فى التركيب الوراثى

فسرت نتائج دراسات East & Jones على اعتبار أن التربية الداخلية تؤدى إلى انعزال سلالات أصيلة – وراثيًا – هى السلالات المرباة داخليًا Inbred Lines ، وهى التى تتكون بنفس الطريقة التى تنشأ بها السلالات النقية Pure Lines ، التى سبقت مناقشتها فى الفصل الثالث ، فكلاهما ينشأ بالتلقيح الذاتى المستمر ، والفرق الوحيد بينهما أن السلالات المرباة داخليًا تنشأ بالتلقيح الذاتى الصناعى فى النباتات الخلطية التلقيح بطبيعتها ، بينما تنشأ السلالات النقية بالتلقيح الذاتى الطبيعى فى النباتات الذاتية التلقيح ، وتكون نباتات أى من نوعى السلالات على درجة عالية جداً (تصل إلى ١٠٠٪ فى السلالات النقية) فى كل من الأصالة الوراثية homozygosity والتجانس الوراثى homogenity (تراجع تفاصيل هذا الموضوع فى الفصل الثالث) .

ولبيان كيفية تكوين سلالات أصيلة وراثياً بالتلقيح الذاتى المستمر .. نفترض وجود

فرد خليط فى زوج واحد من الجينات ، وليكن Aa . ويمثل هذا الفرد الجيل S_0 الذى لم تخضع آباؤه للتلقيح الذاتى selfing بعد . فإذا أجرى التلقيح الذاتى لهذا الفرد .. فإن نسله يمثل الجيل S_1 ، وهو أول جيل ينتج من التلقيح الذاتى ، الذى نجد فيه أن نصف الأفراد تكون خليطة Aa ، بينما تكون ربع الأفراد أصيلة سائدة AA ، وربعها الآخر أصيلة متنحية aa . وباستمرار التلقيح الذاتى لنباتات الجيل S_1 وأجيال التلقيح الذاتى التالية (S_2 ، و S_3 ، و S_4) ... إلخ .. نلاحظ استمرار نقص نسبة الخلط (عدم التماثل) الوراثى heterozygosity بمقدار النصف ، بعد كل جيل من أجيال التلقيح الذاتى ؛ ويصاحب ذلك زيادة مستمرة فى نسبة الأصالة (التماثل) الوراثى homozygosity جيلا بعد جيل (شكلا ٩ - ١ ، و ٩ - ٢) .

ويلاحظ أن نسبة التراكيب الوراثية AA : Aa : aa كانت ١ : ٢ : ١ ، و ٣ : ٢ : ٣ ، و ٧ : ٢ : ٧ ، و ١٥ : ٢ : ١٥ فى الأجيال الأول ، والثانى ، والثالث ، والرابع على التوالى ؛ وعليه .. فإنه يمكن الحصول على نسب التراكيب الوراثية الثلاثة المتحصل عليها لأى جيل من أجيال التلقيح الذاتى من المعادلة التالية :

$$AA : Aa : aa = (1 - \frac{1}{2^م}) : (\frac{1}{2}) : (1 - \frac{1}{2^م})$$

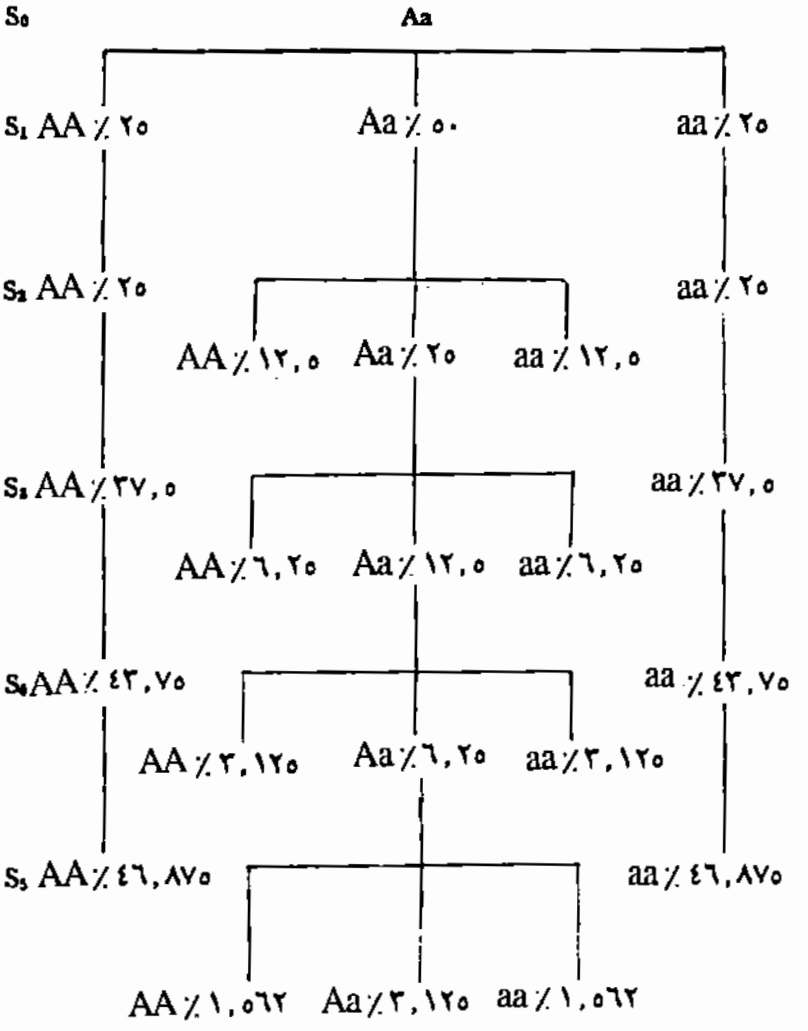
حيث تمثل م عدد أجيال التلقيح الذاتى .

كما يمكن - أيضاً التوصل إلى المعادلتين التاليتين :

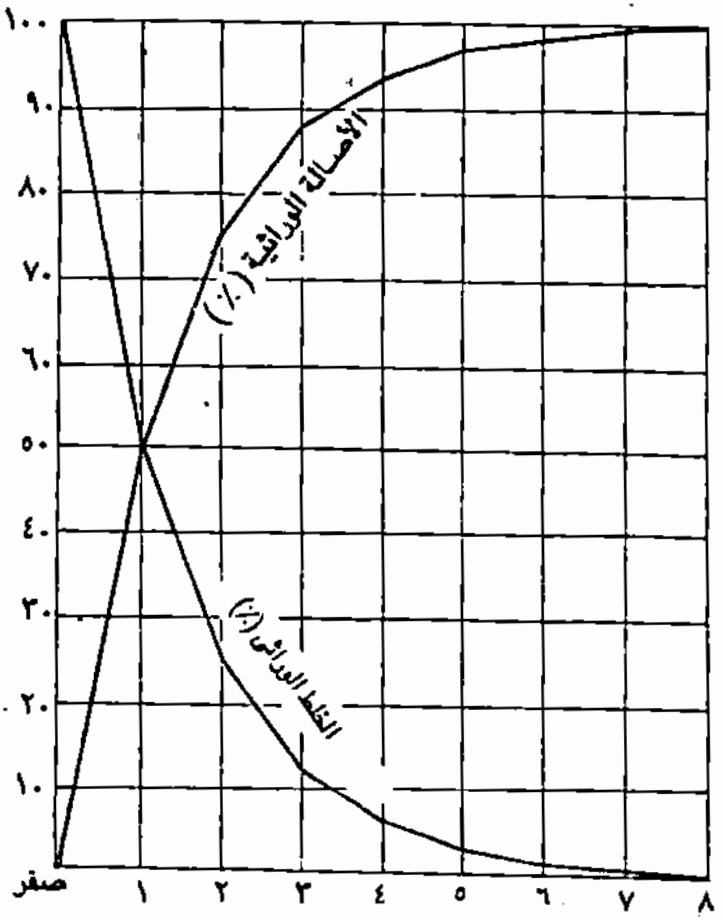
$$\text{نسبة الأفراد الأصيلة} = \frac{1 - \frac{1}{2^م}}{\frac{1}{2^م}}$$

$$\text{نسبة الأفراد الخليطة} = \frac{1}{\frac{1}{2^م}}$$

وتجدر ملاحظة أن المعادلات السابقة خاصة بالحالات التى يكون الانعزال فيها فى زوج واحد من الجينات . كما يلاحظ أيضاً أن التلقيح الذاتى المستمر لم يؤد إلى أى تغير فى نسب الأليلات ؛ حيث بقيت كما كانت عليه فى الجيل الأول ، برغم تغير نسب التراكيب الوراثية . وهذا - طبعاً - بافتراض تساوى التراكيب الوراثية المنعزلة فى درجة



شكل (٩ - ١) : تخطيط يبين كيف يؤدى التلقيح الذاتى المستمر إلى نقص نسبة النباتات الخليطة بمقدار النصف بعد كل جيل من أجيال التلقيح الذاتى .



شكل (٩ – ٢) : التغير فى نسبتى الأصالة (التماثل) الوراثية ، و الخلط (عدم التماثل) الوراثى مع التلقيح الذاتى (عن Chaudhari ١٩٧١) .

خصوبتها ، وعدم حدوث انتخاب لصالح تراكيب وراثية معينة على حساب غيرها ، وعدم حدوث طفرات فى صالح أحد الأليلين بنسبة عالية مؤثرة .

تأثير عدد أزواج العوامل الوراثية المنعزلة على سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية

لحساب نسبة الأفراد الأصيلة فى عواملها الوراثية بعد عدد معين من أجيال التلقيح الذاتى فى حالات الانعزال فى أكثر من زوج من الجينات .. فإنه يمكن التوصل إلى المعادلة الخاصة بذلك من جدول (٩ - ١) . يبين الجدول نسبة الأفراد الأصيلة - وراثيًا - بعد التلقيح الذاتى لعدد (م) من الأجيال ، وفى حالات الانعزال فى (ن) من أزواج العوامل الوراثية . والمعادلة المستنبطة من الجدول هى :

$$\text{نسبة الأفراد الأصيلة وراثياً} = \left(\frac{١-٢^{م}}{٢^{م}}\right)^{ن} \times ١٠٠$$

وتجدر ملاحظة أن (م) تمثل أيضا رقم الجيل الانعزالى ؛ حيث إن $F_1=S_0$ ، و$F_2 = S_1$ (الجيل الانعزالى الأول) ، و $F_3 = S_2$ (الجيل الانعزالى الثانى) ... وهكذا ؛ كما أن (ن) تمثل عدد أزواج العوامل الوراثية الخليطة فى الجيل S_0 ، أو هى عدد العوامل الوراثية التى يختلف فيها أبوا الجيل الأول F_1 .

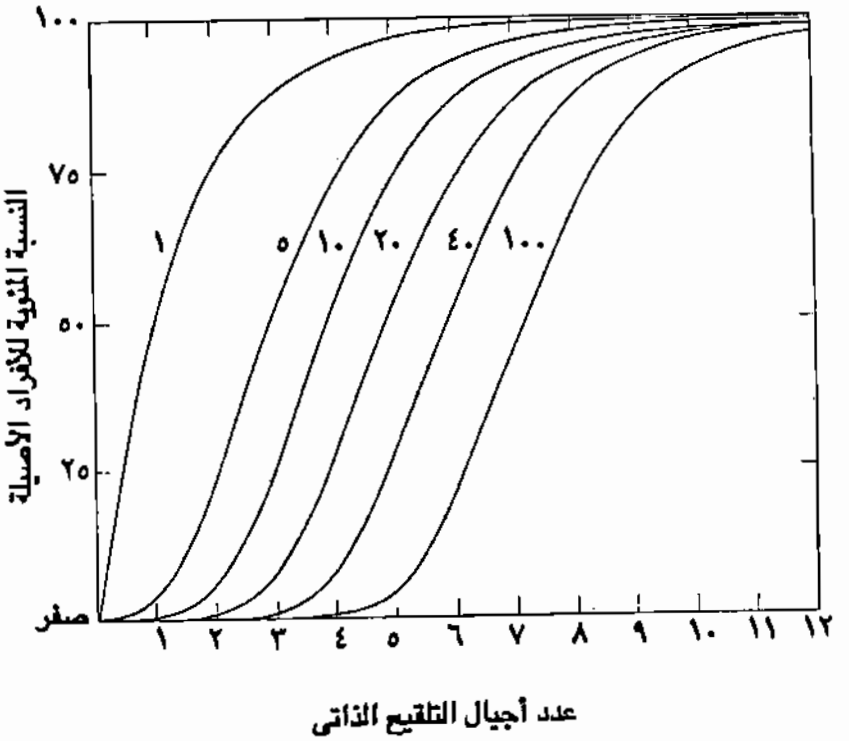
هذا .. ويعاب على هذه المعادلة أنها لاتصلح للتطبيق إلاّ على أزواج الجينات المستقلة فى توزيعها ؛ إذ إن نسبة الإفراد الأصيلة تتغير عند وجود ارتباط بين الجينات المنعزلة .

ويتضح من جدول (٩ - ١) -لدى تطبيق المعادلة المستنبطة منه- أنه كلما زاد عدد العوامل الوراثية المنعزلة (ن) تأخر الوصول إلى حالة الأصالة الوراثية . ويبين شكل (٩-٣) سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية عند وجود ١ ، و ٥ ، و ١٠ ، و ٢٠ ، و ٤٠ ، و١٠٠ زوج من العوامل الوراثية المنعزلة .

ويمكن الحصول على تفاصيل أكثر عن نسب التراكيب الوراثية المتوقعة ، التى تختلف فى عدد المواقع الجينية الأصيلة أو الخليطة بها ، بعد أى عدد من أجيال التلقيح الذاتى (م) ، وعند اختلاف عدد العوامل الوراثية المنعزلة (ن) من مفكوك المعادلة ذات الحدين :

جدول (٩-١) : تاثير التلقيح الذاتى لعدد (م) من الأجيال على النسبة المئوية للأفراد الأصيلة وراثيًا عند وجود عدد (ن) من العوامل الوراثية المنعزلة .

أجيال التلقيح الذاتى (s)	نسبة الأفراد الأصيلة عند انعزال (ن) من العوامل الوراثية				
	١	٢	٣	٤	(ن)
$F_2 = S_1$	٥٠	٢٥	١٢,٥	٦,٢٥	$١٠٠ \times (\frac{١}{٢})^{ن}$
$F_3 = S_2$	٧٥	٦,٢٥	٤٢,١٩	٣١,٦٤	$١٠٠ \times (\frac{٣}{٤})^{ن}$
$F_4 = S_3$	٨٧,٥	٧٦,٥٦	٦٦,٩٩	٥٨,٦٢	$١٠٠ \times (\frac{٧}{٨})^{ن}$
$F_5 = S_4$	٩٣,٧٥	٨٧,٨٩	٤٢,٤٠	٧٧,٢٥	$١٠٠ \times (\frac{١٥}{١٦})^{ن}$
(م)	$(\frac{٢م - ١}{٢م})^{١} \times ١٠٠$	$(\frac{٢م - ١}{٢م})^{٢} \times ١٠٠$	$(\frac{٢م - ١}{٢م})^{٣} \times ١٠٠$	$(\frac{٢م - ١}{٢م})^{٤} \times ١٠٠$	$(\frac{٢م - ١}{٢م})^{ن} \times ١٠٠$



شكل (٩ – ٣) سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية homozygosity عند وجود ١ ، و٥ ، و١٠ ، و ٢٠ ، و ٤٠ ، و ١٠٠ زوج من العوامل الوراثية المنعزلة (عن Allard ١٩٦٠) .

[١ + (٢^ن – ١)]^ن ؛ فإذا فُرِضَ وكان عدد أزواج العوامل الوراثية المنعزلة = ٣ ، واستمر التلقيح الذاتى لخمسة أجيال – أى حتى الجيل السادس ($F_6 = S_5$) فإن المعادلة تصبح كمايلى :

$$[١ + (٢^{٥} - ١)]^{٣}$$
$$= (٣١+١)^{٣}$$
$$= (١^{٣}) + ٣(١)^{٢}(٣١) + ٣(١)(٣١)^{٢} + (٣١^{٣}) .$$

ويعنى ذلك أن الجيل السادس يتكون مما يلى :

$(١^{٣})$ = فرد واحد خليط فى الأزواج الثلاثة من الجينات .

٣ (١)^{٢} (٣١) = ٩٣ فرداً خليطاً فى زوجين من الجينات ، وأصيل فى الثالث .
٣ (١) (٣١)^{٢} = ٢٨٨٣ فرداً خليطاً في زوج واحد من الجينات ، وأصيل فى الزوجين الآخرين
(٣١)^{٣} = ٢٩٦٩١ فردًا أصيلاً فى الأزواج الثلاثة من الجينات .

هذا .. ولاتتفق النسب المحسوبة بالمعادلة مع النسب المشاهدة ، إلا إذا تساوت التراكيب الوراثية فى القدرة على التكاثر ، وهو الأمر الذى لايحدث – عادة – نظراً لأن التراكيب الوراثية الخليطة تكون أقوى نمواً ؛ مما يؤدى إلى إبطاء الوصول إلى التجانس الوراثى .

يتبين مما سبق .. أن التدهور الملاحظ فى صفات النسل الناتج من التلقيح الذاتى لأفراد خليطة فى تركيبها الوراثى هو نتيجة لحدوث الانعزال الجينى ، وتكوين سلالات نقية ؛ ذلك لأن الأفراد الخليطة توجد بها جينات ضارة أو مميتة متنحية ، تكون مستترة ؛ لكونها متنحية ؛ وبذلك .. لايظهر أثرها المباشر في الفرد الخليط ، لوجود الأليل السائد . لكن هذه الجينات تنعزل بحالة أصيلة عند إجراء التلقيح الذاتى ؛ فيظهر – من ثمَّ – أثرها الضار . ومتى انعزلت هذه الجينات ، وثبتت بحالة أصيلة فى السلالات المتكونة .. فإن التدهور المصاحب للتربية الداخلية يتوقف ، كما تثبت صفات السلالات المتكونة وهو الأمر الذى يحدث بعد ٧ – ٨ أجيال من التلقيح الذاتى .

. تأثير الارتباط فى سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية

يؤثر الارتباط بين العوامل الوراثية المنعزلة على سرعة الوصول إلى حالة الأصالة الوراثية من وجهتين كما يلى :

١– يقلل الارتباط من عدد العوامل الوراثية المنعزلة (ن) فى المعادلتين السابقتين ؛ نظراً لأن الجينات المرتبطة بشدة تنعزل ، كما لو كانت جيناً واحدا ، وعليه .. فإن الارتباط يسرع من الوصول إلى حالة الأصالة الوراثية .

٢– يزيد الارتباط من نسب التراكيب الوراثية المحتوية على الجينات المرتبطة على حساب نسب التراكيب الأخرى ، وعموماً .. فإن الارتباط يحافظ على التراكيب الوراثية للأبوين ، ويقلل من فرصة تكوين انعزالات وراثية جديدة ، وهو بهذا الشكل يجعل مهمة المربى صعبة ، ولكنه يساعد المربى أيضاً من حيث كون الارتباط يحافظ على التراكيب

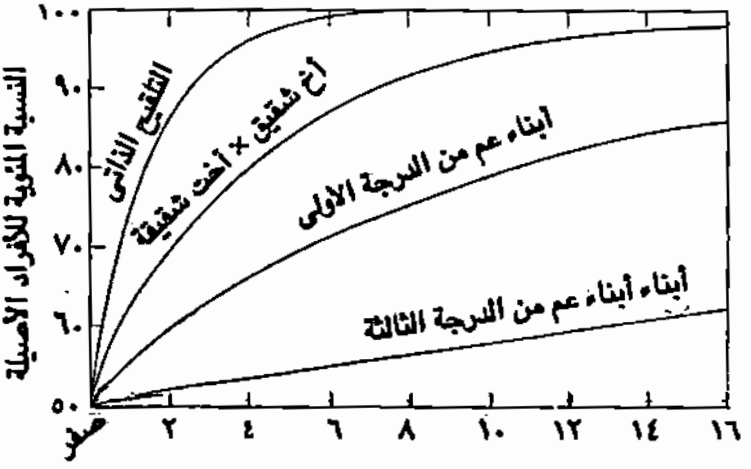
الوراثية المرغوب فيها فى السلالات التى ينتخبها المربى .

تأثير درجة التربية الداخلية على سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية

سبق أن أوضحنا أن التلقيح الذاتى هو أشد درجات التربية الداخلية ، وأنه توجد درجات أقل من ذلك ؛ مثل التزاوج بين نبات وآخر من نسل واحد ، أو بين نباتين من سلالتين تشتركان فى أحد الآباء ، أو فى أحد الأجداد ... إلخ . ويستعمل فى وصف هذه التزاوجات المسميات المستعملة فى تربية الحيوان ، مثل التزاوج بين الإخوة الاشقاء والإخوة غير الأشقاء ، وأبناء العم من الدرجة الأولى ، وأبناء أبناء العم من الدرجة الثالثة ... إلخ . ويبين شكل (٩ - ٤) تأثير الدرجات المختلفة من التربية الداخلية على سرعة الوصول إلى الاصالة الوراثية ؛ فنجد - مثلاً - أن كل ثلاثة أجيال من التلقيح الذاتى تعادل ١٠ أجيال من تلقيح الإخوة الأشقاء (التلقيح بين نبات وآخر من نسل واحد) ؛ ولكن جميع الطرق تؤدى - فى نهاية الأمر - إلى الأصالة الوراثية ؛ بنسبة ١٠٠٪ ، أما شكل (٩-٥) .. فإنه يبين كيفية إجراء بعض طرق التربية الداخلية فى النباتات ، مع استعمال الذرة (وهو نبات وحيد الجنس ، وحيد المسكن) كمثال . والطرق المبينة فى الشكل هى : التلقيح الذاتى ، وتلقيح متبادل بين نباتين من نسل واحد full-sib mating ، وتلقيح جميع النباتات بحبوب لقاح مخلوطة معاً ومجموعة من نفس النباتات half-sib mating ، وتلقيح جميع النباتات بحبوب لقاح من أب رجعى backcrossing .

قوة الهجين

تحدث قوة الهجين Hybrid Vigor (Heterosis) عند تلقيح نباتات من نوع واحد ، تختلف عن بعضها وراثيًا ، ويكون ارتباطها الوراثى (من حيث صلة النسب بينها) قليلاً أو معدوماً . وبرغم أن الزيادة فى قوة النمو تعد من أبرز مظاهر قوة الهجين .. إلا أن مصطلح قوة الهجين أوسع من هذا ؛ حيث يتضمن -أيضا- أية زيادة فى المحصول ، وفى صفات الجودة الاقتصادية ، ومقاومة الآفات ، والتأقلم على الظروف البيئية السائدة ... إلخ . ولايشترط لظهور قوة الهجين أن تكون آباء السلالات المستعملة فى إنتاج الهجن



شكل (٩ – ٤) : تأثير الدرجات المختلفة من التربية الداخلية فى سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية .

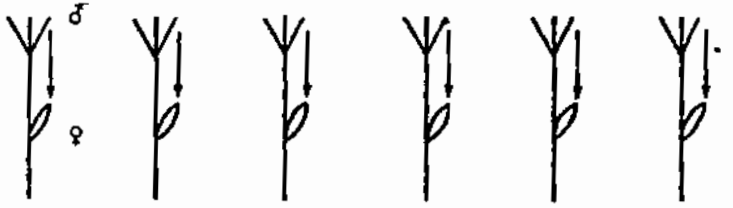
ضعيفة النمو ، أو تعانى التدهور المصاحب للتربية الداخلية ؛ فهى – أى قوة الهجين – تظهر فى معظم أنواع النباتات ، بما فى ذلك النباتات الذاتية التلقيح ، والنباتات الخلطية التلقيح التى لاتضار بالتربية الداخلية . وقد وجدت قوة الهجين فى جميع النباتات التى درست فيها هذه الظاهرة .

وقد قُدِّمَتْ نظريتان أساسيتان لتفسير قوة الهجين ، هما نظرية السيادة الفائقة ، ونظرية السيادة .

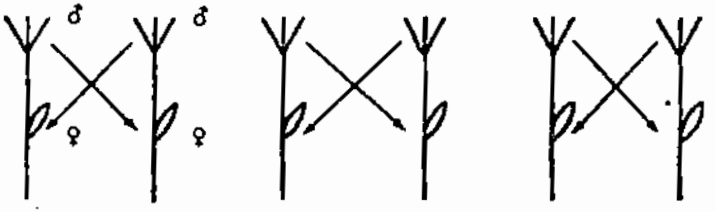
نظرية السيادة الفائقة

تقدم كل من Shull ، و East – على انفراد فى عام ١٩٠٨ – بنظرية السيادة الفائقة Over Dominance Hypothesis ؛ لتفسير ظاهرة قوة الهجين ، وهى تفترض أن الفرد الهجين يكون خليطاً ، وأن حالة الخلط (عدم التماثل) الوراثى تزيد من النشاط الفسيولوجى للنبات ؛ مما يؤدى إلى ظهور قوة الهجين . وتبعاً لهذه النظرية .. فإن الفرد الخليط يفوق كلاً من التركيبين الوراثيين الأصيلين . ويفترض East وجود سلسلة من الأليلات لكل جين مثل A_1 ، و A_2 ، و A_3 ... إلخ ، يزداد فيها الاختلاف بين كل أليلين ؛

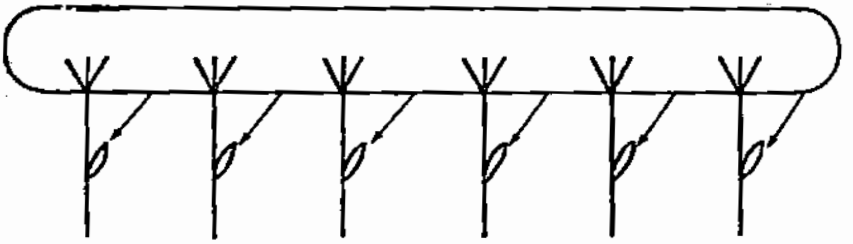
Self - pollination التلقـيح الذاتى



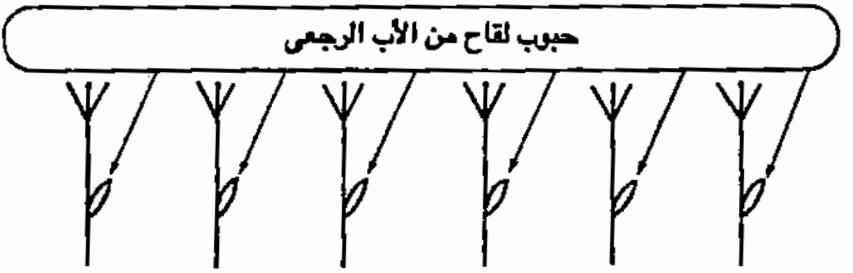
Full - Sib mating تلقيح متبادل بين نباتين من نسـل واحد



Half - Sib mating تلقيح جميع النباتات بحبـوب لقاح مخلوطة مـن نفـس النبـاتات



Backcrossing التلقيح الرجعى



شكل (٩ – ٥) : كيفية إجراء بعض طرق التربية الداخلية فى النباتات مع استعمال الذرة كمثال (عن Fehr ١٩٨٧) .

بزيادة المسافة بينهما فى السلسلة ، وأن قوة الهجين تزداد كلما زاد الاختلاف بين الأليلين المتجمعين فى التركيب الوراثى ؛ فمثلا .. تقل قوة الهجين فى الفرد A_1A_2 عما فى الفرد A_1A_3 ، وهو الذى تقل فيه قوة الهجين كذلك عما فى الفرد A_1A_4 . .. وهكذا ؛ وهو مايعنى وجود درجات مختلفة من السيادة الفائقة ، تبعاً للأليلات التى تدخل فى التركيب الوراثى .

وقد ذُكِرتْ أربعة أسس يمكن أن تُبْنَى عليها – وتفسر بها – نظرية السيادة الفائقة ، وهى كما يلى (عن Brewbaker ١٩٦٤) .

١– التفاعل الأليلى المكمل Supplementary Allelic Interaction :

تبعا لهذا التفسير .. فإن أحد التركيبين الوراثيين الأصيلين – وليكن A_1A_1 – يكون قادراً على إنتاج المادة X ، ويكون التركيب الوراثى الأصيل الآخر A_2A_2 قادراً على إنتاج المادة Y ، بينما يكون الهجين A_1A_2 قادراً على إنتاج كل من المادتين X ، و Y . ومن أمثلة ذلك .. حالات المقاومة لسلالات مختلفة من بعض مسببات الأمراض ؛ مثل المقاومة للفطر المسبب لمرض الصدأ فى الكتان ، حيث تتحكم الأليلات المختلفة لبعض الجينات المسئولة عن المقاومة فى المقاومة لسلالات مختلفة من الفطر ، وبذا .. يصبح التركيب الوراثى الخليط مقاوماً لسلالتين من الفطر ، بدلاً من سلالة واحدة ، كما فى أى من التركيبين الوراثيين الأصيلين .

٢– القدرة على تمثيل المركبات الضرورية فى ظروف بيئية متباينة Alternate Synthetic Pathways :

تبعا لهذا التفسير .. فإن أحد التركيبين الوراثيين الأصيلين – وليكن A_1A_1 – يكون قادراً على إنتاج المادة الضرورية للنمو الجيد × فى ظروف بيئية معينة ، ويكون التركيب الوراثى الأصيل الآخر A_2A_2 قادراً على إنتاج نفس المادة فى ظروف بيئية أخرى ، بينما يكون التركيب الوراثى الخليط A_1A_2 قادراً على إنتاج هذه المادة الضرورية للنمو فى كلتا البيئتين . ومما يدل على صحة هذا التفسير أن التباين البيئى V_E يكون أقل بكثير فى الهجن عما فى السلالات المرباة داخليًا المستعملة فى إنتاجها .

٣- القدرة على تمثيل التركيز المثالى من المركبات الضرورية Optimum Amount Concept

تبعاً لهذا التفسير .. فإن أحد التركيبين الوراثيين الأصيلين - وليكن A_1A_1 - يكون قادراً على إنتاج تركيز منخفض مما يلزم من مادة ضرورية × ويكون التركيب الوراثى الأصيل الآخر A_2A_2 قادراً على إنتاج تركيز أعلى مما يلزم من نفس المادة ، بينما يكون التركيب الوراثى الخليط A_1A_2 قادراً على إنتاج التركيز المثالى من هذه المادة .

٤- القدرة على تمثيل المواد الهجين Synthesis of Hybrid Substances :

تبعا لهذا التفسير .. فإن أحد التركيبين الوراثيين الأصيلين - وليكن A_1A_1 يكون قادراً على إنتاج مادة ضرورية × ، ويكون التركيب الوراثى الأصيل الآخر A_2A_2 قادراً على إنتاج مادة ضرورية أخرى y ، بينما يكون الهجين A_1A_2 قادراً على إنتاج مادة أكثر تحفيزاً للنمو هى z .

نظرية السيادة

تقدم بنظرية السيادة Dominance Hypothesis ؛ لتفسير قوة الهجين كل من Bruce ، و Keeble & Pellow فى عام ١٩١٠ كل على انفراد . تفترض هذه النظرية أن النقص فى قوة النمو المصاحب للتربية الداخلية يظهر بسبب انعزال جينات متنحية ضارة بحالة أصيلة ، يظهر تأثيرها فى الأفراد الأصيلة ، فتؤدى إلى ضعف نموها ، وقلة حيويتها ، وعندما تهجن السلالات الأصيلة معاً .. فإن تأثير الجينات المتنحية الضارة يختفى تحت تأثير جينات أخرى سائدة غير ضارة ، فتظهر بذلك قوة الهجين ، ويعنى ذلك وجود درجات مختلفة من التآلف Combining Ability بين السلالات المهجنة ؛ حيث تزداد قوة الهجين كلماً تجمع فى الجيل الأول الهجين أكبر عدد من الجينات السائدة . ولايتحقق ذلك إلا إذا كانت السلالات المهجنة مختلفة أصلاً فى أكبر عدد من الجينات السائدة التى توجد فى كل منها . وتزيد القدرة على التآلف بين السلالات كلما ازداد الاختلاف بينها فى هذه الجينات السائدة .

تأخذ نظرية السيادة - فى الحسبان - احتمال حدوث تفاعلات غير أليلية nonallelic

interactions يمكن أن تساعد على التغلب على مشاكل أيضية معينة ؛ فلو فرض أن كان الجينان A_1 ، و B_1 ضروريين لإتمام تفاعل حيوى معين ، فإن أياً من التركيبين الوراثيين $A_1A_1\ B_2B_2$ ، و $B_1B_1\ A_2A_2$ لايمكنه إكمال هذا التفاعل ، بينما يستطيع ذلك الهجين الناتج منهما ، الذى يكون تركيبه الوراثى $A_1A_2\ B_1B_2$. أى إن قوة الهجين تظهر – تلقائيًا – فى الهجين ؛ نتيجة للتغلب على مصادر الضعف الموجودة فى السلالات الداخلة فى إنتاج هذه الهجن . وكمثال على ذلك .. وجد أن معدل نمو جذور الطماطم (الجذور المفصولة عن النباتات exicsed roots) فى البيئات المغذية يتوقف على التركيب الوراثى للنبات ؛ فبينما نمت جذور الطماطم البرية *Lycopersicon pimpinellifolium* فى البيئات التى أضيف إليها الفيتامين بيروذوكس Pyrodoxin .. فإن جذور صنف الطماطم جوهانسفير Johannesfeuer نمت ببطء فى البيئة المغذية ، وازداد نموها عندما زودت البيئات بالفيتامين نيكوتيناميد Nicotinamide ، ولم تتأثر بإضافة البيروذوكسن . هذا .. بينما نمت جذور الهجين بينهما فى البيئة المغذية بصورة عادية ولم يتأثر نموها بإضافة أى من الفيتامينين ؛ ويعنى ذلك أن الهجين ظهرت فيه قوة الهجين ، التى تمثلت فى قدرة الجذور المفصولة على النمو الجيد فى البيئة الصناعية ؛ نتيجة لاحتوائه على عوامل وراثية غير آليلية ، حصل عليها من الأبوين ، وتفاعلت –معاً– لتعطى نمواً جذرياً أفضل .

وقد ظهر اعتراضان على نظرية السيادة ، أمكن الرد عليهما ، وهما كما يلى :

١– وجد أن توزيع قوة النمو –فى نباتات الجيل الثانى للجيل الأول الهجين – يكون منتظما وطبيعيًا symmetrical دائماً ، بينما المفروض –حسب نظرية السيادة– أن يميل التوزيع إلى جانب الصفة السائدة ؛ فلو فرض وجود سيادة فى خمسة مواقع جينية .. فإن التوزيع المتوقع للأشكال المظهرية فى الجيل الثانى يكون كمايلى : ١,٠٪ : ٥,١٪ : ٨,٨٪ : ٢٢٦,٤٪ : ٣٩,٥٪ : ٢٣,٧٪ ؛ أى يتوقع أن يكون التوزيع غير منتظم assymetrical ، وهو الأمر الذى لايمكن ملاحظته أبداً .

وقد أمكن الرد على هذا الاعتراض على أساس أن ميل التوزيع إلى جانب الصفة السائدة يقل كثيراً بفعل العوامل التالية :

أ– تأثير العوامل البيئية على الصفة .

ب- وجود حالات السيادة الجزئية .

جـ- زيادة عدد الجينات التى تؤثر فى صفة قوة الهجين ، خاصة .. صفة المحصول .

د- الارتباط بين الجينات ، خاصة .. أن كثرة عدد الجينات التى تتحكم فى قوة الهجين تعنى احتمال وجود أعداد من الجينات ترتبط - معاً - على كروموسومات مختلفة . ويمنع الارتباطُ الانعزالَ الحر للجينات ، ويؤدى ارتباط جينات ذات تأثير إيجابى على قوة النمو مع جينات أخرى ذات تأثير سلبى إلى تقليل فرصة انعزال كل الجينات السائدة معاً .

٢- تبعًا لنظرية السيادة .. فإن من المفروض أن تكون بعض السلالات المربأة - داخليًا - على نفس درجة قوة نمو نباتات الجيل الأول الهجين - أو أعلى منها - إلاّ أن ذلك الأمر لم يلاحظ أبداً . وقد كان الرد على هذا الاعتراض هو صعوبة - بل استحالة - العثور على النبات ، الذى تتجمع فيه العوامل الوراثية السائدة ؛نظرا لكثرة العوامل الوراثية التى تتحكم فى صفات قوة الهجين ، خاصة .. صفة المحصول ؛ فلو أن صفة المحصول فى الذرة - مثلاً - يتحكم فيها ٣٠ جيناً - وهو تقدير معقول - للزمتْ زراعة مساحة من الذرة تعادل مساحة الكرة الأرضية ٢٠٠٠ مرة ؛ لكى يمكن العثور على نبات واحد أصيل سائد فى الجيل الثانى يتساوى فى المحصول مع الجيل الأول الهجين . كما أوضح Jones أن الارتباط بين الجينات المفيدة والجينات الضارة - والتى يكون بعضها سائدا والبعض الآخر متنحياً - يجعل من الصعب العثور على السلالة الأصيلة فى جميع العوامل الوراثية السائدة ، لما يتطلبه ذلك من حدوث عبور فى مناطق كثيرة معينة من الكروموسومات .

الأساس الفسيولوجى لقوة الهجين

رَبَطَ بعضُ الباحثين بين نشاط الميتوكوندريا وقوة الهجين ؛ فوجد - مثلاً - أن خلط الميتوكوندريا الأبوية لتسعة هجن من القمح (أى خلط ميتوكوندريا أبوى كل هجين معًا) يجعل نشاط المخلوط متوافقاً مع قوة الهجين الناتجة من تهجين الأبوين ، ولايكون نشاط المخلوط وسطا بين نشاط ميتوكوندريا كل من الأبوين على حدة ، وعليه .. فقد اقترح استخدام هذا الاختبار - وهو الذى يعرف باختبار Mitochondria Camplementation - فى التنبؤ بالتهجينات التى يمكن أن تعطى قوة هجين عالية ، إلاّ أن هذا الاختبار لم يكن ذا فائدة فى حالات أخرى ؛ حيث لم يمكن استخدامه - مثلاً - فى التنبؤ بقوة الهجين

(متمثلة فى وزن الجذور) فى بنجر السكر (Doney وآخرون ١٩٧٥) . ولمزيد من التفاصيل عن الأساس الفسيولوجى ، والكيميائى الحيوى ، والوراثى لقوة الهجين .. يراجع Sinha & Khanna(١٩٧٥) ، و Sneep & Hendrkisen(١٩٧٩) .

حساب قوة الهجين

تقدر قوة الهجين بإحدى معادلتين كما يلى :

١- تقدر قوة الهجين كنسبة مئوية من الفرق بين الجيل الأول ومتوسط الصفة فى الأبوين كما يلى :

$$\text{Mid - parent Heterosis} = \frac{\bar{F}_1 - MP}{MP} \times 100$$

حيث MP هى المتوسط الحسابى للأبوين أى $= \frac{\bar{P}_2 + \bar{P}_1}{2}$

٢- تفضل - من الناحية الاقتصادية - تقدير قوة الهجين بالنسبة للأب الأعلى فى الصفة كما يلى .

$$\text{High-parent Heterosis} = \frac{\bar{F}_1 - \bar{HP}}{HP} \times 100$$

حيث HP هى متوسط الصفة فى الأب الأعلى أو الأفضل high parent فى هذه الصفة (Sinha & Khanna ١٩٧٥) .