الفصل الثامن

عدم التوافق

تنتشر ظاهرة عدم التوافق Incompatibility فى المملكة النباتية، حيث وجدت فى أكثر من ٣٠٠٠ نوع نباتى، تمثل عددًا كبيرًا من العائلات النباتية. وينتج النبات عديم التوافق حبوب لقاح خصبة وطبيعية إلا أنه لا يمكن تلقيحه ذاتيًا، كما لا يمكن تلقيحه مع أى نبات آخر يحمل نفس عوامل عدم التوافق ويطلق على الظاهرة – فى الحالة الأولى – اسم عدم التوافق الذاتى self incompatibility بينما تعرف فى الحالة الثانية باسم cross incompatibility.

يستفاد من ظاهرة عدم التوافق فى إنتاج الهجن التجارية، حيث تنقل للسلالات المستخدمة فى إنتاج الهجن آليلات مختلفة لعدم التوافق، وبذا تُصبح كل سلالة غير متوافقة ذاتيًا، ولكنها متوافقة – خلطيًا – مع السلالة الأخرى وتؤدى زراعتهما فى خطوط متبادلة إلى أن يُلقح كل منهما الآخر، لاستحالة حدوث التلقيح الذاتى فى أى منهما وتكون البذور التى تنتجها كلتا السلالتين – فى هذه الحالة – بذور هجين

وعلى خلاف ظاهرة العقم الذكرى فإن ظاهرة عدم التوافق يمكن الاستفادة منها فى إنتاج هجن النباتات الذاتية التلقيح، التى قد تزورها الحشرات لجمع حبوب اللقاح، ذلك لأن النباتات غير المتوافقة ذاتيًا تنتج حبوب اللقاح بصورة طبيعية. ويحدث ذلك فى الطماطم التى قد تزورها الحشرات – أحيانا – لجمع حبوب اللقاح - وليس الرحيق – لذا .. لا تفيد معها ظاهرة العقم الذكرى، بينما قد تفيد ظاهرة عدم التوافق (Sneep & Hendriksen ١٩٧٩).

تأثير حالة عدم التوافق على إنبات حبوب اللقاح

يختلف تأثير حالة عدم التوافق على إنبات حبوب اللقاح باختلاف الأنواع النباتية كما يلى:

١ – يقل إنبات حبوب اللقاح – كثيرًا – فى بعض الأنواع – كما فى البروكولى – حيث يحدث التفاعل بين حبوب اللقاح وأنسجة الميسم. وأحيانًا يؤدى قطع الميسم أو حرسه إلى التخلص من حالة عدم التوافق.

٢ – تنبت حبوب اللقاح بصورة طبيعية، ثم تتوقف نمو أنابيب اللقاح فى الميسم فى نباتات اخرى كما فى الجنس *Nicotiana* وتختلف المسافة التى تقطعها الأنبوبة اللقاحية فى الميسم باختلاف لأنواع النباتيه

٣ - قد تنبت حبوب اللقاح بشكل طبيعى، وتصل إلى البويضة وتخصبها، ولكن البذور لا تتكون لحدوث تدهور للبويضة المخصبة وتلك حالة نادرة، وتوجد فى الكاكاو، وجنس *Gasteria* (Elliott ١٩٥٨، و Briggs & Knowles ١٩٦٧)

أنواع عدم التوافق

جرى التعرف على تقسيم حالات عدم التوافق على النحو التالى

١ – حالات يختلف فيها الوضع النسبى لكل من ميسم الزهرة ومتوكها، بسبب اختلاف طول كل من القلم وخيوط الأسدية، وتعرف باسم heteromorphic incompatibility

٢ حالات يكون فيها ميسم الزهرة ومتوكها فى مستوى واحد تقريبا، وتعرف باسم homomorphic incompatibility، وهى تقسم بدورها إلى طرازين، هما

(أ) عدم التوافق الجاميطى gametophytic incompatibility

(ب) عدم التوافق الاسبوروفيتى sporophytic incompatibility

وجدير بالذكر أن جميع حالات عدم التوافق لا تعتمد على الوضع النسبى لكل من ميسم الزهره ومتوكها، بل ان عدم التوافق الـ heteromorphic (الذى يختلف فيه الوضع النسبى لكل من الميسم والمتوك) هو فى حد ذاته - نوع من عدم التوافق الاسبوروفيتى، كما سيأتى بيانه

حالات اختلاف الوضع النسبى لميسم الزهرة ومتوكها

كان دارون Darwin أول من اكتشف هذه الظاهرة، وذكر وجودها فى ٣٨ جنسا

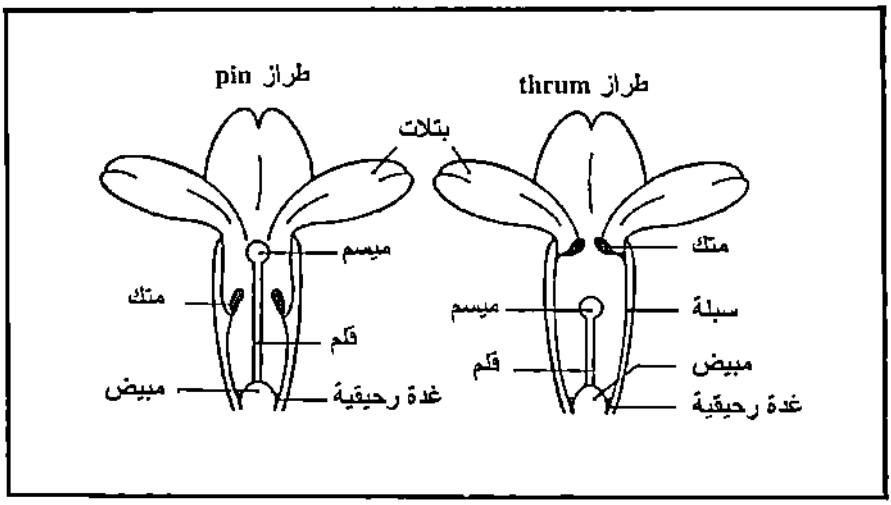
نباتيًا، وشرحها بالتفصيل فى نبات *Primula sinensis* ويوجد فى هذا النبات طرزان من الأزهار، هما

١ - طراز الدبوس Pin Type.

يتميز هذا الطراز، بطول قلم الزهرة، وقصر الأسدية؛ وبذا يكون الميسم فى مستوى أعلى من مستوى المتوك.

٢ – طراز "ثرم" Thrum Type

يتميز هذا الطراز بقصر قلم الزهرة وطول الأسدية، وبذا يكون الميسم فى مستوى أدنى من مستوى المتوك (شكل ٨–١)



شكل (٨–١): طرازا الأزهار pin، و thrum فى نبات *Primula sinensis* (عن Birkett ١٩٧٩).

يتحكم فى الشكل المظهرى لهذين الطرازين سلسلة من الجينات الشديدة الارتباط ونادرًا ما يحدث بينها عبور، وتعامل كجين واحد يطلق عليه اسم الجين الفائق super gene، ويرمز له بالرمز S. ويتحكم الآليل السائد S فى طراز الثرم thrum، بينما يتحكم الآليل المتنحى s فى طراز الدبوس pin ولا ترجع حالة عدم التوافق – فى هذه النباتات إلى اختلاف الوضع النسبى للميسم والمتوك، وإنما ترجع إلى حالة من عدم التوافق

الاسبوروفيتى؛ إذ أن النبات المنتج لحبوب اللقاح هو الذى يحدد إن كانت حبوب اللقاح قادرة على الإنبات على ميسم معين، أم غير قادرة

وفى الأنواع التى يوجد فيها الطرازان السابقان للأزهار (pin، و thrum) - التى تعرف باسم ذى القلمين distyly (نسبة إلى وجود طولين مختلفين لقلم المتاع) - يكون التلقيح pin × pin (ss × ss) غير متوافق، ولا يوجد تركيب وراثى أصيل سائد SS؛ لأن التلقيح thrum × thrum غير متوافق أيضا تكون جميع الأفراد الـ thrum ذات تركيب وراثى Ss؛ لأنها تنتج من التلقيح الوحيد المتوافق، وهو thrum (Ss)×pin (ss)، الذى يكون النسل فيه من طرازى pin (ss)، و thrum (Ss) بنسبة ١ : ١ سواء أكان التلقيح فى الاتجاه المبين، أم فى الاتجاه العكسى (أى سواء أكان طراز pin – مثلا – مستعملا كأم، أم كأب فى التلقيح)

وتتوفر أنواع يوجد بها ثلاثة أطوال لقلم الزهرة (tristyly)، هى: الطويل، والمتوسط، والقصير، وتكون التلقيحات غير المتوافقة فيها هى طويل × طويل، ومتوسط × متوسط، وقصير × قصير. ويتحكم فى هذا النوع من عدم التوافق عاملان وراثيان، هما S، و M، لكل منهما آليلان، أحدهما سائد، والآخر متنح. وتكون النباتات ذات الأقلام الطويلة متنحية أصيلة فى العاملين الوراثيين؛ أى ss mm. وتكون النباتات ذات الأقلام المتوسطة الطويل إما ss Mm وإما ss MM. ويؤدى وجود الآليل السائد S إلى جعل قلم الزهرة قصيرًا، أيًا كان التركيب الوراثى فى الموقع M؛ وعليه فإن النباتات ذات الأقلام القصيرة يكون تركيبها الوراثى إما S-M-ن وإما S-mm

ورغم أن حالة عدم التوافق وحالة الوضع النسبى لميسم الزهرة ومتوكها يتلازمان – بشدة - فى الطبيعة إلا أنه توجد أدلة على أن الصفتين محكومتان بجينات مختلفة وقد اقُتْرح أن حالة الـ tristyly الأخيرة يتحكم فيها جين مركب؛ يتكون من خمس وحدات شديدة الارتباط، تختص اثنتان منها بحالة عدم التوافق الاسبوروفيتى، والثالثة بطول القلم، والرابعة بارتفاع المتوك، والخامسة بحجم حبوب اللقاح.

ولمزيد من التفاصيل عن حالات عدم التوافق المختلفة مظهريًا فى مواضع كل من الميسم والمتوك heteromorphic self-incompatibility يراجع Liedl & Anderson (١٩٩٣)

عدم التوافق الجاميطى

اكتشف East & Mangelsdorf ظاهرة عدم التوافق الجاميطى Gametophytic Incompatibility فى نبات *Nicotiana sanderae* فى عام ١٩٢٥ تنتشر الظاهرة – خاصة – فى العائلات الباذنجانية، والوردية، والعليقية.

وراثة عدم التوافق الجاميطى

حالات عدم التوافق الجاميطى البسيطة

نجد فى معظم حالات عدم التوافق الجاميطى أن عاملاً وراثيًا واحدًا يرمز إليه بالرمز S (نسبة إلى حالة العقم sterility التى يحدثها) هو الذى يتحكم فى إنبات حبوب اللقاح على مياسم أزهار معينة دون غيرها وتوجد سلسلة طويلة من آليلات هذا الجين تأخذ الرموز S_1، و S_2، و S_3 ... إلخ، ولكن النبات الثنائى العادى لا يحتوى إلا على آليل واحد إن كان أصيلاً، أو على آليلين إن كان خليطًا. وبينما لا يمكن أن يحدث التلقيح الذاتى لهذه النباتات – سواء أكانت أصيلة، أم خليطة – فإن حبة اللقاح يمكنها النمو على أى ميسم لا يوجد به آليل عدم التوافق، الذى يوجد بحبة اللقاح؛ لذا . يعرف هذا النوع من عدم التوافق بعدم التوافق الجاميطى

ويعرف آليل آخر من هذه السلسلة لآليلات عدم التوافق – يرمز إليه بالرمز Sf – ويؤدى وجوده فى النبات بحالة أصيلة أو خليطة . إلى جعله متوافقا ذاتيًا، ومتوافقا مع أى تركيب وراثى آخر. فمثلاً يمكن تلقيح النبات الخليط S_fS_1 ذاتيًا لينتج التراكيب الوراثية S_fS_f، و S_fS_1.

وقد أمكن الحصول على الآليل S_f بسهولة – كطفرة – فى الجنس *Prunus* بمعاملة حبوب اللقاح بأشعة X، وأمكن التعرف على الطفرة – بسهولة – بنجاح التلقيح الذاتى.

هذا .. ويعرف آليل آخر S_F يؤدى وجوده فى الأم إلى منع إنبات حبوب اللقاح التى تحمل الآليل S_f؛ مما يحتم ظهور حالة عدم التوافق (عن Singh ١٩٩٣).

وفيما يلى .. أمثلة لبعض حالات التلقيحات المتوافقة، وغير المتوافقة فى النظام الجاميطى الذى يتحكم فيه جين واحد:

الأب		الأم	حبوب اللقاح القادرة على الإنبات	النسل
S_1S_1	×	S_1S_1	لا توجد	لا توجد
S_1S_2	×	S_1S_1	S_2	S_1S_2
S_1S_2	×	S_2S_3	S_1	S_1S_3 ، S_1S_2
S_1S_2	×	S_3S_4	S_2 ، S_1	S_2S_4 ، S_2S_3 ، S_1S_4 ، S_1S_3
$S\ S_f$	×	S_1S_3	S_f	S_3S_f ، $S\ S$
S_1S_2	×	S_1S_f	S_2 ، S_1	S_2S_1 ، $S\ S_2$ ، S_1S_f ، S_1S_1

يمكن أن يتواجد العديد من آليلات عدم التوافق فى الموقع الجينى الواحد فى العشيرة الواحدة، كما فى الأجناس *Nicotiana* (١٧ آليل)، و *Lycopersicon*، و *Trifolium* (٢١٢ آليل)، و *Oenothera* (٣٧ آليل)؛ بما يعنى أن نسبة أى من تلك الآليلات فى العشيرة تكون منخفضة للغاية ويفيد هذا التعدد الكبير لآليلات S فى المحافظة على النوع؛ حيث تزداد فرصة نجاح التلقيحات بين الأفراد لزيادة احتمالات اختلافها فيما تحمله من آليلات عدم التوافق.

هذا . وقد تعطى الـ S-locus رموزًا أخرى فى بعض الأجناس، فهى P-locus فى *Nicotiana*، و *F-locus* فى *Antirrhinum*، و R-locus فى *Solanum*، و T-locus فى *Oenothera* (عن Richards ١٩٨٦، و Agrawal ١٩٩٨)

حالات عدم التوافق الجاميطى التى يتحكم فيها زوجان من الجينات

اكتشفت حالات من عدم التوافق الجاميطى يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية فى النجيليات وبعض الباذنجانيات وعلى الرغم من أن كل الأعشاب النجيلية grasses يوجد بها هذا النظام لعدم التوافق، فإن كل أنواع نباتات الحبوب لا يوجد بها عدم توافق، وذلك باستثناء السوفان. كما أن نظام عدم التوافق فى الـ *Lolium* يتحكم فيه ثلاثة جينات

ومن بين الأجناس التى وجدت فيها حالة التوافق الجاميطى التى يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية، ما يلى:

Secale cereale *Festuca pratensis*
Phalaris coerulescens *Hordeum bulbosum*
Physalis roocarpa

ويرمز – عادة – للعاملين الوراثيين المتحكمين في تلك الصفة بالرمزين S، و Z، وهما غير مرتبطين، وكلاهما متعدد الآليلات، وبينما يتعاون آليلا الجينين في حبة اللقاح، فإن آليلات S، و Z يكون لهما تفاعلات مستقلة في القلم ويحدث عدم التوافق عندما تتقابل تلك الخاصية مع إحدى التوافيق الأربعة الممكنة في القلم الثنائي التضاعف. ويبين جدول (٨-١) أمثلة لبعض الحالات المتوافقة وغير المتوافقة في النظام الجاميطي الذي يتحكم في وراثته زوجان من العوامل الوراثية (عن Richards ١٩٨٦)

جدول (٨–١) أمثلة لبعض حالات التلقيحات المتوافقة، وغير المتوافقة في النظام الجاميطي الذي يتحكم فيه زوجان من العوامل الوراثية.

الأب	الأم	حبوب اللقاح القادرة على الإنبات	النسل
$S_1S_2Z_1Z_2$	$S_1S_2Z_1Z_2$	لا توجد	لا توجد
$S_1S_2Z_1Z_3$	$S_1S_2Z_1Z_2$	S_2Z_3 ، S_1Z_3	$S_1S_1Z_1Z_3$ ، $S_1S_2Z_2Z_3$
			$S_1S_1Z_2Z_3$ ، $S_2S_2Z_1Z_3$
			$S_1S_2Z_1Z_3$ ، $S_2S_2Z_2Z_3$
$S_1S_3Z_1Z_3$	$S_1S_2Z_1Z_3$	S_3Z_3 ، S_2Z_1 ، Z_1Z_3	$S_1S_1Z_1Z_3$ ، $S_1S_3Z_1Z_3$
			$S_1S_1Z_2Z_3$ ، $S_1S_2Z_2Z_3$
			$S_1S_2Z_1Z_3$ ، $S_2S_3Z_1Z_2$
			$S_1S_2Z_2Z_3$ ، $S_2S_3Z_1Z_2$
			$S_2S_3Z_1Z_3$ ، $S_2S_3Z_2Z_3$
$S_1S_4Z_1Z_3$	$S_1S_2Z_1Z_2$	S_4Z_4 ، S_4Z_3 ، S_3Z_4 ، S_3Z_3	$S_1S_3Z_1Z_3$ ، $S_1S_4Z_1Z_3$
			$S_1S_3Z_2Z_3$ ، $S_1S_4Z_2Z_3$
			$S_2S_3Z_1Z_3$ ، $S_2S_4Z_1Z_3$
			$S_2S_3Z_2Z_3$ ، $S_2S_4Z_2Z_3$
$S_1S_3Z_1Z_4$			$S_1S_3Z_1Z_4$ ، $S_1S_4Z_1Z_4$
$S_1S_3Z_2Z_4$			$S_1S_3Z_2Z_4$ ، $S_1S_4Z_2Z_4$
$S_2S_3Z_1Z_4$			$S_2S_3Z_1Z_4$ ، $S_2S_4Z_1Z_4$
$S_2S_3Z_2Z_4$			$S_2S_3Z_2Z_4$ ، $S_2S_4Z_2Z_4$

حالات عدم التوافق الجاميطى التى يتحكم فيها ثلاثة أزواج من الجينات

اكتشفت حالات عدم التوافق الجاميطى التى يتحكم فيها ثلاثة أزواج من العوامل الوراثية فى عدد قليل من الأنواع النباتية، منها *Ranunculus acris*، و *Beta vulgaris*، و *Lolium* spp، و *Briza spicata*. وكما فى حالة النظام الثنائى العوامل، فإن النظام الثلاثى العوامل ينتج عنه عددا أكبر من التراكيب الوراثية المتوافقة خلطيًا فى النسل، حيث يمكن أن ينتج $٤^{٣}$ = ٦٤ تركيبًا وراثيًا متوافقًا من تلقيح واحد، مقارنة بـ ١٦ تركيبا فى النظام الثنائى الجينات، و ٢٥٦ تركيبا فى النظام الرباعى الجينات (عن Richards ١٩٨٦)

عدم التوافق الاسبوروفيتى

اكتشفت ظاهرة عدم التوافق الاسبوروفيتى sporophytic incompatibility عام ١٩٥٠ بواسطة Hughes & Babcock فى نبات *Crepis foetida*، وبواسطة Gerstol فى نبات الجوايل guayule (*Parthenium argentatum*).

توجد هذه الظاهرة فى بعض العائلات، مثل الصليبية، والمركبة، ولكنها أقل انتشارًا من ظاهرة عدم التوافق الجاميطى ومن بين أهم الأنواع النباتية التى تعرف فيها الظاهرة، ما يلى

Cosmos bipinnatus	*Cardamine pratensis*
Iberia amara	*Brassica* spp.

وراثة عدم التوافق الاسبوروفيتى

الأليلات المتعددة لعامل عدم التوافق

يتحكم فى نظام عدم التوافق الاسبوروفيتى جينًا واحدا (S) متعدد الآليلات، حيث تأخذ آليلاته أرقاما متسلسلة، مثل S_1، و S_2، و S_3 إلخ وبصفة عامه فإن عدد آليلات S فى هذا النظام لعدم التوافق أقل مما فى النظام الجاميطى وقد أمكن – على سبيل المثال - تحديد ٥٠ آليلا مختلفا لعامل عدم التوافق S فى مختلف محاصيل النوع *Brassica oleracea*، وذلك بعد استبعاد جميع الآليلات المتكررة (Ockendon ٢٠٠٠)

التأثير الاسبوروفيتى

تبعًا لهذه الظاهرة . فإن التركيب الوراثى للنبات الذى ينتج حبة اللقاح هو الذى يحدد إن كانت حبة اللقاح يمكنها الإنبات على ميسم معين، أم لا يمكنها؛ ذلك لأن الجدار الخارجى لحبة اللقاح exine – وهو أمّى المنشأ – هو الذى يتفاعل مع مياسم الأزهار؛ أى إن التركيب الوراثى لحبة اللقاح ذاتها لا يحدد سلوكها على مياسم الأزهار المختلفة؛ لأن هذا السلوك قد تحدد -- سلفًا – بالنبات الذى أنتجها كما أن جميع حبوب اللقاح التى ينتجها النبات الواحد تسلك مسلكًا واحدًا، حتى لو كانت مختلفة وراثيًا عن بعضها البعض

يتبين مما تقدم أن الطور الاسبوروفيتى هو الذى يتحكم فى هذا النظام لعدم التوافق. ونظرًا لأن المواد المسئولة عن سلوك حبة اللقاح تنتج قبل الانقسام الاختزالى للخلايا الوالدة للجراثيم الصغيرة microspore mother cells فإن معاملة المتوك بالعوامل المطفرة لا يؤثر على سلوك حبوب اللقاح المنتجة، حتى لو حدثت بها طفرات. وكما فى عدم التوافق الجاميطى .. فإن سلسلة طويلة من آليلات العامل S تتحكم كذلك فى نظام عدم التوافق الاسبوروفيتى. وتأخذ الآليلات الرموز S_1، و S_2، و S_3 .. إلخ، ويصل العدد فى بعض الأنواع إلى أكثر من خمسين آليلاً

ويترتب على السلوك الاسبوروفيتى لآليلات عدم التوافق، ما يلى:

١ – تسلك جميع حبوب اللقاح التى ينتجها النبات الواحد مسلكًا واحدًا على جميع مياسم أزهار النبات الواحد.

٢ – نظرًا إلى أن التحكم فى سلوك حبوب اللقاح يأتى من المتك الثنائى التضاعف، فإن السيادة تظهر عادة، بمعنى أن الشكل المظهرى (سلوك حبوب اللقاح من حيث التوافق من عدمه على ميسم ما) يتحدد بواحد فقط من الآليلين اللذان يوجدان فى المتك، وهو الآليل السائد ويترتب على ذلك أن الشكل المظهرى لحبة اللقاح قد يختلف عن الشكل المظهرى الخاص بآليل عدم التوافق الذى تحمله فعلاً.

٣ – يترتب على ذلك السلوك الوراثى تكوّن التراكيب الوراثية الأصيلة إلى جانب الخليطة

٤ – كما يترتب على ذلك السلوك الوراثى – أيضا - أن عدد الطرز المتوافقة فى النسل يقل عن $٤^{ن}$. حيث إن (ن) هى عدد العوامل الوراثية

أنواع التفاعلات الأليلية

توجد – فى هذا النظام لعدم التوافق – ثلاثة أنواع من التفاعلات الأليلية. هى التى تتحكم فى سلوك حبوب اللقاح، وقدرتها على الإنبات على مياسم الأزهار (عن Wallace & Nasrallah ١٩٦٨، و Dickson & Wallace ١٩٨٦)، وهى كما يلى

١ تفاعل السيادة Dominance

يسود أحد الأليلين فى النبات الثنائى – على الآخر، وتسلك جميع اللقاح التى ينتجها النبات مسلك الأليل السائد، أيًا كان الأليل الذى يوجد بها كما يتحدد السكل الظاهرى للميسم بالأليل السائد أيضا ويرمز إلى حالة السيادة بين أليلين بالعلامة (>)، فلو كان التركيب الوراثى للنبات هو S_1S_2 وكان الأليل S_1 سائدا على S_2 يكتب التركيب الوراثى هكذا $S_1 > S_2$.

٢ – تفاعل السيادة المشتركة Co-dominance

يظهر تأثير الأليلين معا فى الفرد، فتسلك جميع حبوب اللقاح التى ينتجها النبات (الثنائى). كما لو كانت تحمل الأليلين الموجودين فى النبات (الطور الاسبوروفيتى)، برغم أنها - أى حبوب اللقاح – تكون أحادية، ولا تحمل سوى أليل واحد منهما كما يتحدد السكل الظهرى للميسم بالأليلين معا أيضا ويرمز لحالة السيادة المشتركة بين أليلين بالعلامة (=)، فلو كان التركيب الورثى للنبات هو S_1S_2، وكانت بينهما سيادة مشتركة فإن التركيب الوراثى يكتب هكذا $S_1 = S_2$

٣ – تفاعل الإضعاف المتبادل Mutual Weekening

يُضعف كل أليل تأثير الأليل الآخر فى النبات (الثنائى)، وتكون نتيجة ذلك أن يصبح النبات متوافقًا ذاتيًا، ومتوافقا - كذلك – مع أى نبات آخر، ذلك لأن جميع حبوب اللقاح التى ينتجها نبات كهذا تبدو فى سلوكها، كما لو كانت خالية من عوامل عدم التوافق، رغم أنها تحمل أحد الأليلين فى تركيبها الوراثى، كما يسمح ميسم النبات بإنبات حبوب اللقاح التى تصل إليه، أيًا كان تركيبها الوراثى ويرمز إلى حالة

الإضعاف المتبادل بالعلامة (×)؛ فلو كان التركيب الوراثى للنبات هو S_3S_4، وكان بين الآليلين إضعاف متبادل فإن التركيب الوراثى يكتب هكذا: $S_3 \times S_4$

٤ – قد يتفاعل آليلا عدم التوافق لينتجا شكلا مظهريًا لآليل ثالث؛ فمثلا قد يكون التركيب الوراثى S_1S_2، ولكن الشكل المظهرى قد يكون للآليل S_3 (عن Richards ١٩٨٦)

خصائص التفاعلات الآليلية

من خصائص التفاعلات الآليلية التى سبق بيانها .. ما يلى:

١ – قد يختلف نوع التفاعل فى متوك الزهرة عنه فى مياسم النبات نفسه؛ فمثلاً قد يكون النبات ذا تركيب وراثى S_4S_5، وفيه S_4 سائد على S_5 ($S_4 > S_5$) فى الميسم، بينما قد توجد بين الآليلين سيادة مشتركة ($S_4=S_5$)، أو إضعاف متبادل ($S_4 \times S_5$) فى حبوب اللقاح وعندما يكون أحد الآليلين سائدا على الآليل الآخر فى الميسم، بينما تكون السيادة عكسية فى حبوب اللقاح فإن النبات يصبح متوافقًا ذاتيًا، ويطلق على هذه الحالة اسم السيادة العكسية Reciprocal Dominace

٢ – لكل آليلين تفاعل خاص بهما؛ فبينما قد يكون الآليل S_1 سائدًا على S_2 ($S_1 > S_2$) فإنه قد يكون ذا سيادة مشتركة مع S_6 ($S_1=S_6$)، وقد يكون ذا إضعاف متبادل مع S_7 ($S_1 \times S_7$)؛ فمثلاً نجد فى الكيل أنه توجد سيادة مشتركة بين الآليلين S_1، و S_6 ($S_1 = S_6$) وبين الآليلين S_6، و S_{24} ($S_6 = S_{24}$)، بينما يسود الآليل S_{24} على الآليل S_1 ($S_1 < S_{24}$)

٣ – تختلف درجة السيادة بين الآليلات المختلفة؛ فلو كانت درجة السيادة تتناقص تدريجيًا - فى الآليلات الخمسة S_7، و S_{35}، و S_1، و S_{20}، و S_4 .. فإن علاقة السيادة بينها تكتب هكذا $S_7 > S_{35} > S_1 > S_{20} > S_4$ حيث يكون S_7 - فى هذه السلسلة أشدها سيادة، بينما يكون S_4 أضعفها

وفى محاولة لتعليل هذه التفاعلات الآليلية .. نفترض وجود ثلاثة آليلات هى S_1، و S_2، و S_3، وأن كلا منها يعد مسئولاً عن إنتاج أحد المركبات التى تحدث حالة عدم

التوافق بسرعة، وبكمية معينة ونفترض – كذلك – أن إنتاج S_1 للمادة المسئولة عن عدم التوافق يكون أسرع قليلاً من S_2، وأن إنتاج S_2 أسرع قليلا من S_3؛ وعليه تظهر سيادة متبادلة بين الآليلين S_1، و S_2، وبين S_2، و S_3، لأن كل آليل في الفرد الخليط قد ينتج كمية من المركب المسئول عن عدم التوافق، تكفي لإظهار تأثيره ولكن قد يظهر S سائدا على S في الفرد الخليط، لأن S_1 ربما يكون قادرًا على إنتاج المركب المسئول عن عدم التوافق بسرعة، تصل بتركيزه – إلى الحد الحرج، قبل أن ينتج الآليل المنحى S_1 المركب الخاص به (عن Ryder ١٩٧٩)

أمثلة لبعض حالات التلقيحات المتوافقة وغير المتوافقة

يبين جدول (٨ ٢) أمثلة لبعض حالات التلقيحات المتوافقة وغير المتوافقة في النظم الاسبوروفيتي، آخذين في الاعتبار كل ما أسلفنا بيانه بخصوص وراثة الصفه

جدول (٨–٢) أمثلة لبعض حالات التلقيحات المتوافقه وغير المتوافقة في النظام الإسبوروفيتي

الأب		الأم		
التركيب الوراثي	الشكل الظاهري	التركيب الوراثي	الشكل الظاهري	النسل
$S_1 > S_2$	S_1	$S_1 > S_2$	S_1	غير متوافق
$S_1 > S_2$	S_1	$S_1 = S_2$	S_2 ، S_1	غير متوافق
$S_1 > S_2$	S_1	$S_1 < S_2$	S_2	S_2S_2 ، S_1S_2 ، S_1S_1
$S_1 > S_2$	S_1	$S_2 > S_3$	S_2	S_2S_3 ، S_2S_2 ، S_1S_3 ، S_1S_2
$S_1 > S_2$	S_1	$S_1 \times S_4$	---	S_2S_4 ، S_1S_2 ، S_1S_4 ، S_1S_1
$S_1 = S_2$	S_2 ، S_1	$S_1 > S_2$	S_1	غير متوافق
$S_2 = S_3$	S_3 ، S_2	$S_3 < S_4$	S_3	S_3S_4 ، S_3S_3 ، S_2S_4 ، S_2S_3

ومما يزيد من تعقيد حالة عدم التوافق الاسبوروفيتي تأثرها بالجينات المحورة، التي يصعب فصل تأثيرها عن آليلات العامل S، والتي يعتقد أنها ذات تأثير كمي كما اكتشف عامل آخر غير العامل S، يؤثر على الأخير، ويوقف نشاط بعض آليلاته وربما يفسر ذلك التدرجات الملحوظة لتأثير آليلات عدم التوافق، التي تتراوح من صفر الى

١٠٠٪ (Dickson & Wallace ١٩٨٦) كما تختلف شدة حالة عدم التوافق من محصـول إلى آخر، فنجد فى الصليبيات – مثلا – أن عدم التوافق يكون ضعيفا فى القنبيط، وقويًا فى الكيل (عن Riggs ١٩٨٨).

مقارنة بين الأنواع المختلفة لعدم التوافق

إن من أهم خصائص نظام عدم التوافق الجاميطى الذى يتحكم فيه جين واحد عديـد الآليلات، ما يلى.

١ – يتحدد سلوك حبة اللقاح بتركيبها الوراثى

٢ – تشرب حبة اللقاح بالرطوبة عند ملامستها لإفرازات الميسم الذى تسقط عليه.

٣ - تنبت حبة اللقاح، وتنمو الأنبوبة اللقاحية مخترقـة الميسم سواء أكـان التلقيح متوافقًا أم غير متوافق.

٤ – تنمو حبوب اللقاح فى التلقيحات غير المتوافقة بين الخلايا فـى القلم، ولكنـها سريعًا ما تتوقف عن النمو

أما فى نظام عدم التوافق الاسبوروفيتى فإن توقف نمو حبوب اللقاح غير المتوافقة يحدث مبكرا جدًا عند سطح الميسم؛ مما يعنى أن العوامل المسئولة عـن تفاعل التوافـق تُحمل سطحيًا على الميسم ولقد أمكن التعـرف علـى جليكوبروتينـات glycoproteins – خاصة بعوامل S معينة – ولها خصائص الليكتـين lectin أمكـن التعـرف عليـها فـى مياسم الأزهار (عن Richards ١٩٨٦)

هذا ونقدم فى جدول (٨–٢) مقارنة بين النظم المختلفة لظـاهرة عـدم التوافـق فـى النباتـات الزهريـة، كمـا نقـدم فـى جـدول (٨–٣) بيانـا بالاختلافـات المورفولوجيـة والفيزيائية التى تميز بين نظامى عدم التوافق الجاميطى والاسبوروفيتى

طبيعة ظاهرة عدم التوافق

النظريات التى قدمت لتفسير الظاهرة

اقـترح Ferrari & Wallace عـام ١٩٧٧ نظريـة لتفسـير حـالات عـدم التوافـق فـى الصليبيات (عن Ryder ١٩٧٩)، وبيان هذه النظرية كما يلى

١ - يتحكم أحد آليلات الجين S فى إنتاج مادة فى الميسم، هى الجزئ المؤثر effector molecule

٢ - يتحكم نفس الآليل فى إنتاج مادة مقابلة فى حبوب اللقاح، هى الجزئ المستقبل receptor molecule

٣ توجد مجموعة متكاملة من الإنزيمات، يتوقف عليها إنبات حبوب اللقاح، خاصة فى المراحل الأولى من عملية الإنبات

٤ - توجد مادة تمنع إنبات حبوب اللقاح germination inhibitor

٥ توجد مادة أخرى تنشط إنبات حبوب اللقاح germination activator

جدول (٨-٢) مقارنة بين نظم عدم التوافق فى النباتات الزهرية (عن Agrawal ١٩٩٨)

مورفولوجى الزهرة	التحكم الوراثى			فسيولوجى التفاعل
	عدد الجينات	عدد الآليلات عند كل موقع	فعل آليل S	
			فى أنبوبة اللقاح / فى القلم	
Heteromorphic				
distyly	١	٢	سيادة / سيادة	منشط مكمل
tristyly	٢	٢	اسبوروفيتية	أو مثبط متضاد
Homomorphic	١	العديد	سيادة اسبوروفيتية أو فعل فردى / سيادة أو فعل فردى	مثبط متضاد
	١ أو ٢	الكثير	فعل جاميطى فردى / فعل فردى	مثبط متضاد

المصطلحات heteromorphic عدم تماثل مواقع المتوك مع الميسم؛ homomorphic تماثل مواقع المتوك مع الميسم؛ distyly موقعان للميسم بالنسبة للمتوك؛ tristyly ثلاثة مواقع للميسم بالنسبة للمتوك؛ سياده اسبوروفيتية sporophytic dominance، وفعل فردى individual action؛ فعل جاميطى فردى gametophytic individual action؛ منشط مكمل complementary stimulant؛ مثبط متضاد oppositional inhibitor

وتبعًا لهذه النظرية فإنه إذا لامست حبة لقاح ميسما، وكان آليل الجين S المؤثر فى كليهما (أى فى حبوب اللقاح والميسم) واحدًا . فإنه تحدث سلسلة من التفاعلات، تؤدى إلى وقف إنبات حبة اللقاح، فيتفاعل الجزئ المستقبل الموجود فى حبة اللقاح مع الجزئ المؤثر الموجود فى الميسم، ويؤدى ذلك إلى إنتاج المادة المانعة لإنبات حبوب اللقاح، ووقف إنتاج المادة المنشطة للإنبات، ثم تؤدى المادة المانعة للإنبات إلى وقف إنتاج الإنزيمات الضرورية لنمو الأنابيب اللقاحية واستطالتها.

جدول (٨-٣): الاختلافات المورفولوجية والفيزيائية التى تميز بين عدم التوافق الجاميطى وعدم التوافق الاسبوروفيتى (عن Richards ١٩٨٦)

الخاصية	عدم التوافق الجاميطى	عدم التوافق الاسبوروفيتى + العائلة النجيلية[أ]
حبوب اللقاح	ثنائية النواة	ثلاثية النواة
التنفس	منخفض	عال
مدة الحيوية	طويلة	قصيرة
النمو فى البيئات الصناعية	سهل	صعب
روائد الميسم	مبتلة وبها أجزاء غير مغطاة بالكيوتيكل	جافة ومغطاة تمامًا بالكيوتيكل
موقع تثبيط نمو الأنابيب اللقاحية	فى القلم	على سطح الميسم
موقع ترسيب الكالوز فى حبوب اللقاح غير المتوافقة	الجدار الداخلى intine	الجدار الخارجى exine

(أ) لا تنطبق بعض من تلك المواصفات على بعض حالات عدم التوافق الـ heteromorphic، علمًا بأن النجيليات تظهر بها كل خصائص النظام الاسبوروفيتى، إلا أن عدم التوافق فيها من النوع الجاميطى لدى يتحكم فيه زوجان من الجينات.

وفى المقابل . فإنه إذا لامست حبة لقاح ميسمًا، وكانا (أى حبة اللقاح والميسم) مختلفين فى آليل الجين المؤثر فى حالة عدم التوافق فيهما .. فإنه لا يحدث تفاعل بين الجزئ المستقبل الموجود فى حبة اللقاح. والجزئ المؤثر الموجود فى الميسم لعدم وجود علاقة بينهما، مما يسمح بتكوين المادة المنشطة لإنبات حبوب اللقاح، وهى التى تمنع بدورها تكوين المادة المثبطة للإنبات، ويسمح ذلك بتكوين الإنزيمات اللازمة لنمو

الأنابيب اللقاحية واستطالتها وتفترض هذه النظرية أن المادة المثبطة لإنبات حبوب اللقاح تتكون في البداية، إلا أن نمو الأنابيب اللقاحية يتوقف على تكون المادة المنشطة للإنبات من عدمه

ولقد أظهرت اختبارت الفصل الكهربائي للبروتينات اختلاف طرز البروتينات المعزولة من مياسم ولقاح السلالات المتوافقة ذاتيًا عن تلك التي عزلت من السلالات غير المتوافقة (Wang وآخرون ١٩٩١)

أنواع التفاعلات الفسيولوجية وطبيعتها

قد تحدث التفاعلات التي تؤدى إلى عدم التوافق بأى من الصور التالية:

التفاعل بين حبة اللقاح والميسم

يحدث التفاعل بين حبة اللقاح والميسم بعد وصول اللقاح إلى ميسم الزهرة مباشرة، مما يؤدى إلى منع إنبات حبوب اللقاح.

توجد في حالة عدم التوافق الجاميطي فروقا سيرولوجية واضحة بين حبوب اللقاح التي تختلف فيما تحمله من آليلات S، وهي فروق لم تشاهد في حالة نظام عدم التوافق الاسبوروفيتي وعمومًا فإن حبوب اللقاح في حالات عدم التوافق الجاميطي تنبت وتنمو أنبوبة اللقاح قليلاً، ثم يتوقف نموها إن لم تكن متوافقة مع التركيب الوراثي للميسم

أما في حالة عدم التوافق الاسبوروفيتي فقد لوحظ وجود فروقًا كبيرة وواضحة في أنتيجينات المياسم تعتمد على تركيبها الوراثي الخاص بعوامل S. وفي خلال دقائق قليلة من وصول حبة اللقاح إلى الميسم فإنها تفرز من جدارها الخارجي بروتينيًا أو جليكوبروتين glycoprotein يؤدى – في الحال – إلى تكوين كالوز Callose في زوائد الميسم papillae (التي تكون متصلة مباشرة مع حبة اللقاح) في المياسم غير المتوافقة معها وكثيرا ما يفرز الكالوز – كذلك – في الأنابيب اللقاحية الصغيرة المتكونة، مما يؤدى إلى توقف نموها وبذا فإن الميسم هو مكان تفاعل عدم التوافق الرئيسي في النظام الاسبوروفيتي، وما أن تعبر حبة اللقاح هذا الحاجز فإن نموها لا يتوقف بعد ذلك

وقد ثبت أن عدم التوافق الاسبوروفيتى يتحدد بنوع من التفاعل بين أنتيجينات antigens توجد فى مياسم الأزهار، وأجسام مضادة antibodies توجد فى حبوب اللقاح؛ فقد وجدت ثلاثة أنتيجينات مختلفة فى مياسم ثلاثة تراكيب وراثية من الكرنب، هى: S_1S_1، و S_2S_2، و S_3S_3، كما وجدت الأنتيجينات الأبوية فى الهجن. S_1S_2، و S_1S_3، و S_2S_3، وأمكن تقسيم نباتات الجيل الثانى إلى نباتات تحتوى على أنتيجين الأب فقط، وأخرى تحتوى على أنتيجين الأم فقط، وثالثة تحتوى على أنتيجينى الأب والأم معًا هذا . بينما لم يمكن تمييز هذه الأنتيجينات فى حبوب اللقاح، أو فى الأنسجة الأخرى للنبات (عن Wallace & Nasrallah ١٩٦٨)

ومن المعروف أن الجليكوبروتينات glycoproteins تؤدى دورا مهماً فى نظام عدم التوافق الاسبوروفيتى، وأن زيادة معدل تمثيل الجليكوبروتينات الخاصة بكل آليل S فى الميسم يتلازم مع حدوث تفاعل عدم التوافق (عن Riggs ١٩٨٨).

ولقد اختلفت زوائد الميسم – فى كل من البراعم الزهرية والأزهار فى *Brassica oleracea* – فى جليكوبروتين glycoprotein واحد (Roberts وآخرون ١٩٧٩). كذلك أمكن التعرف على جليكوبروتين يلعب دورًا فى تفاعل عدم التوافق الجاميطى فى النوع *Lycopersicon peruvianum* (Chung ١٩٩٧). كما عزلت بروتينات معينة ذات وزن جزيئى منخفضة من جدر حبوب اللقاح فى النوع *B. oleracea*، يفترض أنها تلعب دور فى التفاعل الذى يحدث بين حبوب اللقاح ومياسم الأزهار بعد التلقيح (Ruiter وآخرون ١٩٩٧، و Dickinson وآخرون ١٩٩٨).

التفاعل بين أنبوبة اللقاح وقلم الزهرة

يحدث التفاعل فى كثير من حالات عدم التوافق الاسبوروفيتى بين أنبوبة اللقاح وقلم الزهرة فى التلقيحات غير المتوافقة، ويشاهد ذلك فى كل من الأجناس *Petunia*، و *Lycopersicon*، و *Lilium*، وفى الأخير يتوقف تمثيل البروتينات وعديدات التسكر فى الأنبوبة اللقاحية، مما يؤدى إلى تدهور جدرها، ثم انفجارها قبل وصولها إلى المبيض.

التفاعل بين أنبوبة اللقاح والبويضة

يحدث التفاعل بين أنبوبة اللقاح والبويضة فى الأجناس ذات المياسم المجوفة،

مثل *Lilium*، و *Ribes*، *Narcissus* وفى النوع *Theobroma cacao* يحمل الأنبوبة اللقحية إلى البويضة ويحدث الإخصاب، ولكن الجنين يدهور ويضمحل فى المراحل الأولى من تكوينه عندما يكون التلقيح غير متوافق (عن Singh ١٩٩٣)

وللاطلاع على الطبيعة الخزينية لتفاعلات عدم التوافق بنوعيه الجاميطى والاسبوروفيتى يراجع Hiscock وآخرون (١٩٩٥)

طرق التعرف على عوامل عدم التوافق

توجد أربع طرق رئيسية للتعرف على عوامل عدم التوافق فى النباتات، هى

١ اجراء كل التلقيحات الممكنة بين مجموعة من السلالات التى يعرف التركيب الوراثى لبعضها، ثم تحسب عدد البذور التى تنتج من كل تلقيح، حيث تعطى التلقيحات المتوافقة عددا كبيرا، بينما تكون البذور قليلة جدًا أو معدومة – فى التلقيحات غير المتوافقة ويستدل من ذلك على درجة القرابة الوراثية (من حيث أليلات S) بين السلالات المختلفة كما يستدل من السلالات المعلومة التركيب الوراثى على التركيب الوراثى للسلالات المجهولة، ويعاب على هذه الطريقة أنها تتطلب فترة زمنية طويلة لإجرائها

٢ إجراء كل التلقيحات الممكنة كما فى الطريقة السابقة -، ثم عمل قطاعات فى أجزاء مختلفة من اقلام الأزهار الملقحة، بعد يوم أو يومين من إجراء التلقيحات، حيث تُرى أعداد كبيرة من الأنابيب اللقاحية فى اقلام أزهار التلقيحات المتوافقة، بينما تكون الأنابيب اللقاحية قليلة جدًا أو معدومة - فى التلقيحات غير المتوافقة، ويستدل من ذلك على التركيب الوراثى للسلالات المجهولة التركيب، كما فى الطريقة السابقة وبرغم أن هذه الطريقة سريعة إلا أنها تتطلب جهدا كبيرا فى عمل القطاعات وفحصها (Frey ١٩٧٢)

٣ الطريقة السيرولوجية Serological Method

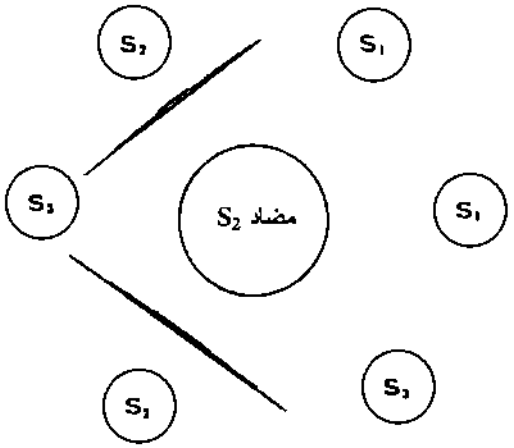
تجرى الطريقة السيرولوجية بجمع ١٠٠٠ ٢٠٠٠ بذرة من كل من السلالات التى يراد دراسة القرابة الوراثية بينها، ويفضل أن يكون بعضها معلوم التركيب الوراثى

تهرس مياسم كل سلالة فى محلول ملحى (٨ ٠٪ كلوريد صوديوم)، ثم تجرى عملية استخلاص للأنتيجينات الموجودة بها ويحقن مستخلص الأنتيجينات فى أرانب التجارب على مراحل، على أن يخصص أرنب لكل سلالة. ينزف جزء من دم الأرنب بعد أربعة أسابيع من بداية الحقن، ثم يحصل منه على مضاد السيرم antiserum، وهو الذى يحتوى على الأجسام المضادة antibodies التى أفرزها الأرنب كإجراء وقائى ضد الأجسم الغريبة (الأنتيجينات) التى أدخلت فى دمه

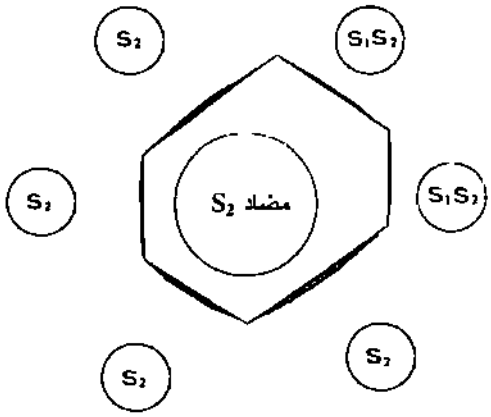
ولدراسة العلاقة بين أى تركيب وراثى معلوم وآخر مجهول .. يُجْرى اختبار سيرولوجى فى طبق بترى، توجد به طبقة رقيقة من آجار نقى nobel agar، بتركيز ١٪ وتُصنع فى الآجار حفرة وسطية كبيرة فى وسط الطبق، وست حفر جانبية صغيرة حولها، بواسطة ثاقبات فلين، أو بواسطة ثاقبات خاصة لهذا الغرض ويوضع ١٥ ٠ مل من مضاد السيرم المعلوم فى الحفرة الوسطية، ويوضع ٠٣ ٠ مل من كل من مستخلصات الأنتيجينات المجهولة فى الحفر الجانبية يكفى ١٠ مياسم – فقط – لتحضير كل من هذه المستخلصات المجهولة التركيب الوراثى

تحفظ الأطباق – بعد ذلك – فى حضان على درجة حرارة ثابتة (حوالى ٣٧°م)، حيث يلاحظ – بعد ساعات قليلة – ظهور خط ترسيب precipitation band بين بعض الحفر الجانبية والحفرة الوسطية. ويكون ذلك دليلا على اشتراكهما فى نفس آليلات عدم التوافق (شكل ٨–٢) ويكون عدم ظهور خط الترسيب بين إحدى الحفر الجانبية والحفر الوسطية دليلاً على عدم وجود أية قرابة وراثية بينهما فى آليلات عدم التوافق، وبذا يمكن الاستدلال على التركيب الوراثى المجهول من التركيب الوراثى المعلوم، ودراسة القرابة بينها

هذا وتختلف خطوط الترسيب فى موقعها بين الحفر الجانبية والحفر الوسطية باختلاف آليلات عدم التوافق، وباختلاف تركيز كل من مستخلص الأنتيجين، ومضاد السيرم (شكل ٨–٣). وعندما تلتحم نهايات خطوط الترسيب التى تتكون بين الحفرة الوسطية وحفر جانبية متجاورة . فإن ذلك يعد دليلاً على اشتراك الحفر الجانبية فى نفس آليل – أو آليلات – عدم التوافق (شكل ٨–٤).



شكل (٨-٢): اختبار سيرولوجى تظهر فيه خطوط ترسيب بين الحفرة الوسطية التى تحتوى على مضاد السيرم S_2 والحفر الجانبية التى تحتوى على مستخلص أنتيجينات نفس العامل S_2، أما الحفر الجانبية التى تحتوى على مستخلص الأنتيجينات S_1 أو S_3 فلا تظهر خطوط ترسيب بينها وبين الحفرة الوسطية (عن Wallace & Nasrallah ١٩٦٨).



شكل (٨-٣): اختبار سيرولوجى يختلف فيه موقع خطوط الترسيب بين الحفرة الوسطية والحفر الجانبية بسبب اختلاف تركيز الأنتيجين S_2 فى الحفر الجانبية، حيث يكون التركيز أعلى فى التركيب الوراثى الأصيل عما فى التركيب الخليط S_1S_2 ينتج التركيب الأخير كلا الأنتيجينين S_1، و S_2. ينتشر أنتيجين S_2 فى الآجار من الحفر الجانبية التى تحتوى على تركيز مرتفع بسرعة أكبر، فيتقابل مع مضاد S_2 فى موقع أقرب إلى الحفرة الوسطية، مما يحدث مقابل الحفر الجانبية التى تحتوى على تركيز منخفض من الأنتيجين S_2 (التى يوجد بها تركيب وراثى خليط).

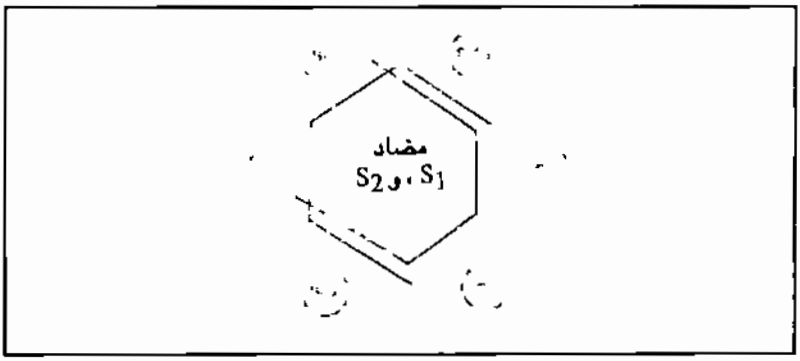
ويلاحظ أن جميع مياسم النوع النباتي الواحد تشترك فيما بينها في عدد من الأنتيجينات الأخرى، غير تلك التي تنتجها آليلات عدم التوافق؛ وعليه فإن مستخلص أنتيجينات أية سلالة، يعطي خط ترسيب سميكا مع مضاد سيرم أية سلالة أخرى، وإن لم يكونا مشتركين في آليلات عدم التوافق ويظهر خط الترسيب السميك هذا – الخاص بالأنتيجنات العامة المشتركة بين جميع مياسم النوع الواحد – كدائرة بين الحفرة الوسطية والحفر الجانبية (شكل ٨-٥) ويؤدي التخلص من الأجسام المضادة لهذه الأنتيجينات من مضاد السيرم، الذي توجد به إلى اختفاء هذه الحلقة السميكة، التي تظهر في الاختبار السيرولوجي. ولا تبقى – حينئذ – إلا خطوط الترسيب الخاصة بآليلات S المشتركة (شكل ٨-٢)، وهو ما يجعل الاختبار أكثر وضوحًا. ويتم التخلص من الأجسام المضادة للأنتيجينات العامة في جميع المياسم، وذلك بخلط مضاد سيرم سلالة ما مع ضعف حجمه من مستخلص أنتيجينات مياسم سلالة أخرى، لا تشترك معها في آليلات عدم التوافق في أنبوبة اختبار، لمدة ساعة على درجة ٣٧°م، ثم يخزن المخلوط لمدة يوم في الثلاجة، وبعدها يُرشَّح، ويستعمل الراشح كمضاد سيرم معامل (يسمى مضاد سيرم ممتصًّا absorbed antiserum) ولمزيد من التفاصيل عن الاختبارات السيرولوجية – للتعرف على عوامل عدم التوافق – يراجع Wallace & Nasrallah (١٩٦٨)

هذا ويمكن استعمال مياسم الأزهار مباشرة؛ كبديل لمستخلص الأنتيجينات ويجرى الاختبار بوضع ١–٣ مياسم في الحفر الجانبية وتكون خطوط الترسيب في هذه الحالة مقوسة كما في شكل (٨–٦).

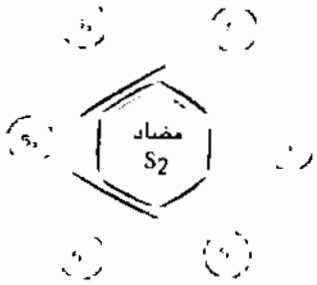
٤ - طريقة الصبغ اللاصف (الفلورى) Fluorescent Staining:

تعتمد طريقة الصبغ الفلورى على إجراء كل التلقيحات الممكنة بين مجموعة من السلالات التي يعرف التركيب الوراثي لبعضها، ثم تقطف الأزهار بعد يوم – أو يومين - من التلقيح، ويفصل القلم والميسم عن بقية الزهرة، ويصبغان بصبغة أزرق الأنيلين aniline blue ويهرس القلم والميسم – بعد ذلك – تحت غطاء شريحة الفحص الميكروسكوبي، ويفحصان مباشرة في ميكروسكوب، تعتمد الرؤية فيه على الأشعة فوق البنفسجية Ultraviolet Microscope؛ حيث يحدث استشعاع لصبغة أزرق الأنيلين، التي تتجمع في حبوب اللقاح والأنابيب اللقاحية؛ وعليه .. فإن حبوب اللقاح والأنابيب اللقاحية تبدو واضحة، بينما تكون بقية أنسجة الميسم والقلم معتمة وكما في

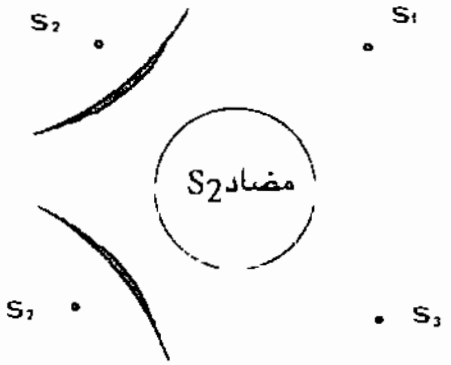
طريقة بسيطة فيها تُرى أعداد كبيرة من الأنابيب اللقاحية في أطلام أزهار سليمة لتوافقه، بينما تكون الأنابيب اللقاحية قليلة جدًا أو معدومة في سليمة غير متوافقة ويستدل من ذلك على التركيب الوراثي للسلالات المجهولة وعلاقة بين مختلف سلالات استعمل Crehu (١٩٦٨) هذه الطريقة في دراسة عوامل عدم توافق في كل من الكتان، والكرنب، والقنبيط وقد استعملها Hal & Verhoeven ١٩٦٨، كذلك في دراسة علاقة بين ٦٠ سلالة مربية تربية داخلية inbred lines من كرنب بروكسل، ويمكن خلال موسم واحد من دراسة العلاقة بين ١٥ أنيلا للعامل S، وتحديد علاقة السيادة بينها، وتُعرف على التركيب الوراثي لكل سلالة هذا وتعتبر هذه هي ابسط الطرق لدراسة عوامل عدم التوافق ومزيد من التفاصيل عنها تراجع Dickson & Wallace (١٩٨٦)



شكل (٨–٤) اختبار سيرولوجي تلتحم فيه قمم خطوط الترسيب التي تشترك في نفس عوامل عدم التوافق



شكل (٨–٥) اختبار سيرولوجي استعمل فيه مضاد سيرم غير ممتص، ترى فيه دائرة ترسيب حول الحفرة الوسطية، تمثل التفاعل بين الانتيجينات العامة المشتركة بين جميع البلاسم وأجسامها المضادة، اما خطا الترسيب الاخران الظاهران بالشكل فهما نتيجة للتفاعل بين الأنتيجين S_2 ومضاده



شكل (٨-٦): خطوط الترسيب المقوسة التى تظهر فى الاختبارات السيرولوجية التى يستعمل فيها مياسم الأزهار مباشرة بدلاً من مستخلص الأنثيجينات.

العوامل المؤثرة على شدة حالة عدم التوافق

تتأثر حاله عدم التوافق فى النباتات بعدة عوامل، بعضها وراثى، وبعضها بيئى. وأهمها ما يلى.

١ - التضاعف:

لا يؤثر التضاعف - كثيرًا - على حالة عدم التوافق الاسبوروفيتى؛ لأن هذا النظام لعدم التوافق لا يتوقف على التركيب الوراثى لحبة اللقاح، وإنما على التركيب الوراثى للنبات الذى أنتج حبة اللقاح (الطور الاسبوروفيتى). ولا تغير مضاعفة عدد الكروموسومات من طبيعة العلاقة بين آليلات عدم التوافق، فلو كان التركيب الوراثى للنبات الثنائى هو $S_1 > S_2$ فإن مضاعفة عدد الكروموسومات يغيره إلى $S_1S_1S_2S_2$، ويبقى الآليل S_1 سائدًا على S_2 سواء أكان ذلك فى حبوب اللقاح، أم فى الميسم ولكن تتعقد العلاقة - كثيرًا - بين آليلات عدم التوافق، إن كان النبات الرباعى خليطًا فى جميع آليلات S، كأن يكون تركيبه الوراثى $S_1S_2S_3S_4$

وفى المقابل . فإن التضاعف يضعف حالة عدم التوافق الجاميطى؛ لأن النبات المتضاعف من S_1S_1 إلى $S_1S_1S_2S_2$ ينتج ثلاثة أنواع من حبوب اللقاح الثنائية هى S_1S_1، و S_1S_2، و S_2S_2، وتكون حبوب اللقاح الخليطة (S_1S_2) قادرة على النمو على أى

ميسم؛ لأن كل آليل منهما يضعف تأثير الآليل الآخر أما حبوب اللقاح التنافية الأصيلة فإنها تبقى كما هى، غير قادرة على الإنبات على مياسم الأزهار، التى تحمل نفس آليلات عدم التوافق

٢ - الجينات المحورة

تؤثر الجينات المحورة على التفاعلات الآليلية، وعلى شدة حالة عدم التوافق

٣ عمر الزهرة

تضعف حالة عدم التوافق فى البراعم الصغيرة، كما سبق بيانه تحت موضوع التلقيح الدرعى وتزيد حدة حالة عدم التوافق – تدريجيًا – إلى أن تصل إلى أعلى مستوى فى الوقت المناسب للتلقيح

٤ مرحلة الإزهار

وجد Johnson (١٩٧١) أن حالة عدم التوافق الذاتى فى كرنب بروكسل، تكون فى أعلى مستوياتها خلال الفترة من وسط مرحلة الإزهار إلى نهايتها.

٥ – درجة الحرارة السائدة

سبق أن أوضحنا أن خفض درجة حرارة الأزهار عند التلقيح يساعد – أحيانا – على إجراء التلقيح الذاتى للنباتات غير المتوافقة كما وجد Johnson (١٩٧١) كذلك أن رفع درجه الحرارة فى مرحلة متأخرة من الإزهار يؤدى إلى زيادة معدل التوافق الذاتى فى كرنب بروكسل؛ حيث صاحب ذلك زيادة فى عدد الأنابيب اللقاحية النابتة فى القلم، بعد ٢٤ ساعة من التلقيح

طرق إكثار السلالات غير المتوافقة ذاتيًا

إن الفائدة الوحيدة للسلالات غير المتوافقة ذاتيًا – بالنسبة للمربى – هى استعمالها كآباء عند إنتاج الهجن التجارية، حيث تؤدى زراعة خطوط متجاورة من سلالتى الأبوين، إلى أن تلقح كل منهما الأخرى؛ لأن التلقيح الذاتى لأى منهما غير ممكن، وبذا فإن البذور التى تحصد من أية سلالة من سلالتى الآباء تكون بذورًا هجينًا

ونظرًا لأن محاولة تلقيح هذه السلالات – ذاتيًا – بصورة طبيعية لإكثارها لا يُجْدى (لأنها لا تتلقح ذاتيًا))، لذا . اتجه التفكير نحو طرق أخرى لتحقيق ذلك، حتى يمكن المحافظة عليها وتعتمد جميع هذه الطرق على محاولة إجراء التلقيح الذاتى بطريقة تسمح بتفادى المواد الموجودة فى الميسم، والتى تمنع إنبات حبوب اللقاح علما بأن ما يصلح منها لمحصول ما ربما لا يصلح لمحاصيل أخرى.

ومن بين أهم الطرق المستخدمة فى إكثار السلالات غير المتوافقة ذاتيًا، ما يلى:

١ – التلقيح البرعمى Bud Pollination.

يؤدى إجراء التلقيح فى الطور البرعمى إلى إفلات حبوب اللقاح من المواد المانعة (الجليكوبروتينات) التى تتكون فى الميسم، والتى يصل تركيزها إلى الذروة فى الوقت المناسب للتلقيح الطبيعى. كما يسمح التلقيح فى هذا الطور بنمو الأنابيب اللقاحية، ووصولها إلى البويضة فى الوقت المناسب.

ويجرى التلقيح البرعمى فى الكرنب للبراعم التى يبلغ طولها حوالى ٤ مم، ويتم بإزالة الجزء العلوى من السبلات والبتلات المحيطة بالقلم؛ حتى يظهر الميسم الذى يلقح بحبوب لقاح زهرة حديثة التفتح من النبات نفسه، والتى تكون قد سبقت حمايتها من التلوث بحبوب لقاح غريبة، بوضع كيس عليها قبل تفتحها. ويكرر ذلك على مجموعة من البراعم المتجاورة، ثم تُزال البراعم المجاورة، وتكيّس النورة لمدة أسبوع؛ لأن مياسم الأزهار تكون مستعدة لاستقبال حبوب اللقاح لمدة ٤–٥ أيام (عبدالعال ١٩٦٤)

كذلك أمكن التغلب على ظاهرة عدم التوافق الذاتى فى *Lycopersicon peruvianum* بإجراء التلقيح فى الطور البرعمى قبل يومين إلى ثلاثة أيام من بداية تفتح الزهرة، مع توفير بديل للإفرازات الطبيعية لميسم الزهرة – والتى لا تتوفر فى ذلك الطور البرعمى – بوضع طبقة رقيقة من بيئة صناعية لإنبات حبوب اللقاح بين سطح الميسم وطبقة من زيت معدنى تعتزج به حبوب اللقاح أدى ذلك إلى إنبات حبوب اللقاح ونمو بعضها خلال قلم الزهرة، وحدوث الإخصاب وتكوين البذور (Gradziel & Robinson ١٩٨٩).

٢ - تأخير التلقيح مع استعمال حبوب لقاح حديثة الإنتاج.

٣ – إجراء التلقيحات فى نهاية الموسم

٤ – الاستفادة من ظاهرة التوافق الكاذب pseudo incompatibility.

تحدث نسبة قليلة جدًا من الإخصاب الذاتى فى معظم حالات عدم التوافق – خاصة الجاميطى منها – ويعرف ذلك بالإخصاب الكاذب ويمكن الاستفادة من هذه الظاهرة بإجراء التلقيح الذاتى المطلوب – يدويًا – مع نقل كمية كبيرة من حبوب اللقاح ، ولا تحدث هذه الظاهرة فى الظروف الطبيعية ، لأن ميسم الزهرة الواحدة تصل إليه حبوب لقاح متوافقة ، وأخرى غير متوافقة ، فيحدث الإخصاب – سريعا – بالحبوب المتوافقة التى تنبت فى وقت قصير، بينما لا تستطيع حبوب اللقاح غير المتوافقة منافستها فى ذلك (Williams ١٩٦٤).

٥ – الاستفادة من ظاهرة تأثر بعض حالات عدم التوافق بدرجة الحرارة:

اكتشفت – على سبيل المثال – سلالات من *Lycopersicon peruvianum* كانت متوافقة ذاتيًا على حرارة ٤٠°م، بينما كانت عديمة التوافق فى درجات الحرارة الأقل من ذلك (Hogenboom ١٩٧٢).

٦ – الاستفادة مما يعرف بالـ mentor effects ، بخلط حبوب اللقاح غير المتوافقة بأخرى غريبة عن النوع، أو بحبوب لقاح متوافقة، ولكن تم إفقادها لحيويتها، كما فى التفاح يستفاد من ذلك فى التخلص من حالة عدم التوافق الذاتى فى النظام الجاميطى (عن Hanan وآخرين ١٩٧٨)

٧ – يفيد هرس المياسم أو إزالتها – أحيانًا – فى نجاح التلقيح الذاتى فى محاصيل قليلة، ويؤدى هذا الإجراء إلى التخلص من المواد المانعة لإنبات حبوب اللقاح التى توجد فى الميسم

٨ – تعريض قلم الزهرة لحرارة عالية بعد التلقيح الذاتى مباشرة.

يتعين عند إجراء هذه المعاملة رفع الحرارة إلى ما يزيد عن ٣٠°م، وقد تصل إلى ٦٠°م تفيد تلك المعاملة مع كل من نظامى عدم التوافق الجاميطى والاسبوروفيتى، ويبدو أن النظام الإنزيمى لخاصية عدم التوافق أشد تأثرًا بالحرارة العالية عن النظام

الإنزيمى الخاص بإنبات حبوب اللقاح ونمو أنابيبها اللقاحية (عن Richards ١٩٨٦).

٩ – خفض درجة الحرارة خلال فترة التلقيح والإخصاب:

ربما تؤدى هذه المعاملة إلى إبطاء تكوين المواد المانعة، بدرجة تسمح بنمو الأنبوبة اللقاحية، ووصولها إلى المبيض.

١٠ – تمكن Roggen & Van Dijk (١٩٧٢) من كسر حالة عدم التوافق فى كرنب بروكسل بتجريح الميسم خلال التلقيح بفرشاة، استبدل فيها الشعر بأسلاك من الصلب، يبلغ قطرها ٠,١ مم، وطولها ٤ مم. وقد أعطت هذه الطريقة نتائج قريبة من نتائج التلقيح البرعمى، فبينما أعطى كل تلقيح برعمى من ١–٣ بذور .. فإن هذه الطريقة أعطت ١ ١–٦ ٢ بذرة من كل تلقيح. وتتميز هذه الطريقة عن طريقة التلقيح البرعمى بإمكان تلقيح جميع الأزهار، وبذا .. يمكن الحصول على كمية أكبر من البذور من كل نبات.

١١ – تمكن Roggen وآخرون (١٩٧٢) من كسر حالة عدم التوافق فى كرنب بروكسل بتوليد جهد كهربائى قدره ١٠٠ فولت بين حبوب اللقاح والميسم فى أثناء عملية التلقيح. وقد اختلفت نتائج هذه الطريقة باختلاف شدة حالة عدم التوافق فى سلالات كرنب بروكسل، كما يلى:

أ – لم يكن للمعاملة أى تأثير فى متوسط عدد البذور من كل تلقيح فى سلالة متوافقة ذاتيًا.

ب – تضاعف عدد البذور من كل تلقيح فى سلالة ضعيفة فى حالة عدم التوافق.

جـ – تضاعف عدد البذور من كل تلقيح إلى ٣٠ مثلاً فى سلالة قوية فى حالة عدم التوافق.

د – تضاعف عدد البذور من كل تلقيح إلى ١٣١ مثلاً فى سلالة عديمة التوافق.

كما استعمل Roggen & Van Dijk (١٩٧٣) هذه الطريقة بنجاح فى إجراء التلقيح الذاتى لعدد من سلالات الكرنب، وأعطت نتائج قريبة لنتائج التلقيح البرعمى.

١٢ – معاملة الأزهار بغاز ثانى أكسيد الكربون:

درس تأثير المعاملة بغاز ثانى أكسيد الكربون، فى خمسة أصناف من الكرنب

الصينى فى معهد بحوث وتنمية الخضر الآسيوى (AVRDC ١٩٨٧). وكانت النتائج كما يلى

أ – أعْطتْ المعاملةُ بالغاز – بتركيز ٢٪ – عددًا من البذور من الأزهار المتفتحة، مماثلا للعدد الذى أمكن الحصول عليه من التلقيح البرعمى فى بعض السلالات، وكان تركيز ٣٪ لازمًا فى سلالات أخرى، ولم يكن الغاز مؤثرا فى مجموعة ثالثة من السلالات

ب – تراوحت الفترة المناسبة للمعاملة بالغاز لإحداث التأثير المطلوب بين ساعتين وثلاث ساعات فى السلالات الحساسة

جـ كان أقوى تأثير للمعاملة بالغاز عند إجرائها بعد التلقيح مباشرة، ثم قلت الحساسية للغاز تدريجيًا - بعد ذلك

د ازداد عدد الأنابيب اللقاحية التى أمكن عدّها بعد التلقيح الذاتى للأزهار المتفتحة. عند المعاملة بالغاز

وفى الكاكاو *Theobroma cacao* لا يظهر تفاعل عدم التوافق عادة إلا بعد بداية اندماج الجاميطات فى الكيس الجنينى، هذا إلاّ أنه تتوفر سلالات من الكاكاو يظهر فيها تفاعل عدم التوافق فى مرحلة إنبات حبوب اللقاح، وهذا النوع يمكن التغلب عليه بزيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون حول الأزهار الملقحة ذاتيًا، وذلك بإحاطتها بقنينة زجاجية لمدة ٦ ساعات قبل التلقيح، حيث يزداد تركيز الغاز إلى حوالى ٩ ٨٪ وقد حُصل بهذه الطريقة على عقد للثمار بنسبة ٤٥٪ (Aneja وآخرون ١٩٩٤)

١٣ – معاملة الأزهار بمحلول كلوريد الصوديوم

أمكن التخلص من حالة عدم التوافق فى الكرنب الصينى، برش الأزهار بمحلول كلوريد الصوديوم بتركيز ٣٪ بعد نصف ساعة إلى ساعة من التلقيح الذاتى وقد وجد Monteiro وآخرون (١٩٨٨) أن معاملة نباتات الكرنب الصينى غير المتوافقة ذاتيًا بمحلول كلوريد الصوديوم أدت إلى التخلص من حالة عدم التوافق، وكان أفضل تركيز هو ١٥ ٠٪ مع إجراء المعامله قبل التلقيح بنحو ١٠-١٥ دقيقة، إما باستعمال ماصة صغيرة (حيث أعطى التلقيح ٢ ٨ بذرة/ثمرة)، وإما بواسطة قطعة قطن مبللة بالمحلول (حيث أعطى التلقيح ٢ ٧ بذرة/ثمرة) وقد أدت المعاملة بكلوريد الصوديوم إلى زيادة

تثبيت حبوب اللقاح على الميسم، وزيادة إنباتها، وتقليل تكوين الكالوز callose على نتوءات الميسم.

كذلك أمكن التغلب على حالة عدم التوافق الذاتى بصورة تامة فى الكرنب الصينى برش الأزهار بكلوريد الصوديوم بتركيز ٣٪ فى التاسعة والنصف صباحا، ثم إجراء التلقيح فى أى وقت من اليوم بعد ذلك (Rui وآخرون ١٩٩٥) ويكفى وضع نقطة واحدة من المحلول الملحى على ميسم الزهرة للتغلب على حالة عدم التوافق فى *Brassica oleracea* (Carafa & Carratu ١٩٩٧)

وقد قارن Wilkins & Beyer (١٩٨٨) تأثير طريقتى المعاملة بغاز ثانى أكسيد الكربون، والمعاملة بكلوريد الصوديوم فى ظاهرة عدم التوافق الذاتى فى سلالة من البروكولى، وكانت النتائج كما يلى

طريقة التلقيح	عدد البذور/١٠ ثمار
المقارنة (التلقيح الذاتى)	صفر
إضافة NaCl للميسم بتركيز ٠,١٥٪ بحقنه صغيرة قبل التلقيح بـ ١٥ دقيقة	١,٤٠
إضافة NaCl للميسم بتركيز ٠,١٥٪ بقطعة قطن قبل التلقيح بـ ١٥ دقيقة	١,٠٧
المعاملة بثانى أكسيد الكربون بتركيز ٥٪ لمدة ٢٤ ساعة تبدأ بعد التلقيح	٢,٨٠
التلقيح البرعمى	٠,٤٠

١٤ – أمكن التغلب على خاصية عدم التوافق الذاتى فى الأزهار المفصولة للنبات *Lilium longiflorum* بالحقن بالكينتين بتركيز ١٠٠ أو ٢٠٠ جزء فى المليون.

١٥ – أفادت المعاملة بتركيزات منخفضة من الإنيفون فى تحفيز نمو الأنابيب اللقاحية فى الخوخ، الأمر الذى ساعد فى التغلب على حالة عدم التوافق الذاتى (عن Hanan وآخرين ١٩٧٨).

١٦ – أدت معاملة أمتعة أزهار *Brassica alboglabra* بحامض الأوكاديك okadaic acid – بتركيز ميكرومول واحد – إلى التغلب تمامًا على حالة عدم التوافق فى إحدى

السلالات، مما يدل على اشتراك إنزيم protein phosphatase فى تفاعل عدم التوافق (Scutt وآخرون ١٩٩٣)

١٧ معاملة أزهار الأمهات بمثبطات تمثيل الرنا RNA، مثل الأكينوميسين دى actinomycin D، و 6-methylpurine، وبمثبطات الإنزيمات، مثل puromycin (عن Richards ١٩٨٦)

١٨ – تعريض قلم الزهرة لأشعة إكس بعد إجراء التلقيح الذاتى مباشرة

طرق إجراء التلقيحات غير المتوافقة

يمكن فى واقع الأمر التغلب على ظاهرة عدم التوافق فى التلقيحات الخلطية باتباع بعض الطرق التى أسلفنا بيانها تحت موضوع طرق إكثار السلالات غير المتوافقة ذاتيًا، إلا أنه تتبع – عادة – بعض التدابير الأخرى لتسهيل إجراء التلقيحات الخلطية

ومن بين الوسائل التى تتبع لأجل تسهيل إجراء التلقيحات الخلطية، ما يلى:

١ التلقيح المزدوج بخليط من حبوب لقاح متوافقة مع الأخرى غير المتوافقة، أو بحبوب اللقاح غير المتوافقة، بعد فترة قصيرة من التلقيح بحبوب لقاح متوافقة

٢ رفع درجة حرارة متاع الزهرة حتى ٦٠°م كما فى الأجناس *Trifolium*، و *Lycopersicon*، و *Brassica*، و *Oenothera* وغيرهم

وسائل التخلص من حالات عدم التوافق الذاتى

يمكن – عند الضرورة – التخلص من حالة عدم التوافق بإحدى الوسائل التالية

١ مضاعفة عدد الكروموسومات فى حالات عدم التوافق الجاميطى، كما فى الجنس *Solanum*

٢ – إنتاج طفرات S_f بتعريض البراعم الزهرية للأشعة المطفرة، مع استعمال حبوب

اللقاح الناتجة منها فى تلقيح الأزهار التى تعرف بحملها لأحد آليلات S. وقد تظهر آليلات S_i كطفرات طبيعية

٣ – نقل الآليل S_i من أصناف أو أنواع أخرى إلى الصنف المعنى بطريقة التهجين الرجعى (عن Singh ١٩٩٣).

أهمية ظاهرة عدم التوافق

تكون لظاهرة عدم التوافق أهمية كبيرة فى الحالات التالية:

١ - إنتاج الهجن التجارية

يستفاد من ظاهرة عدم التوافق فى إنتاج الهجن بإحدى طريقتين، كما يلى

أ – استعمال سلالتان غير متوافقتين ذاتيًا، ولكنهما متوافقتان خلطيًا، حيث تكون البذور المنتجة على أى منهما بذور هجينة

ب – استعمال سلالتان تكون إحداهما خصبة ذاتيًا والأخرى غير متوافقة، مع حصاد البذرة الهجين من السلالة غير المتوافقة ذاتيًا

كذلك يستفاد من ظاهرة عدم التوافق فى إنتاج الهجن الثلاثية والمزدوجة، وخاصة فى الصليبيات.

وقد أمكن الاستفادة من ظاهرة عدم التوافق الجاميطى – إلى حد ما – فى إنتاج البذرة الهجن فى الجنس *Trifolium*. وفى العائلة الباذنجانية لا توجد ظاهرة عدم التوافق الجاميطى سوى فى الأنواع البرية. وقد أمكن الاستفادة من ظاهرة عدم التوافق الاسبوروفيتى فى إنتاج هجن الصليبيات، وخاصة فى اليابان وفى العائلة المركبة لا توجد ظاهرة عدم التوافق الاسبوروفيتى – بوجه عام – سوى فى الأنواع البرية.

وتواجه الاستفادة من ظاهرة عدم التوافق فى إنتاج بذور الهجن المشاكل التالية:

أ – يعد إنتاج السلالات المرباة داخليًا والمحافظة عليها بالتلقيح اليدوى أمرًا مكلفًا ومرهقا

ب – يؤدى ذلك إلى زيادة تكلفة إنتاج بذور الهجن.

جـ يؤدى استمرار التلقيح الذاتى إلى إضعاف حالة عدم التوافق الذاتى، إذ إنه يؤدى – تلقائيًا - إلى الانتخاب للخصوبة الذاتية

د تؤدى التربيه الداخلية فى النظام الجاميطى إلى ظهور تفاعلات غير متوافقة جديدة، الأمر الذى قد يحد من فائدة استعمال تلك السلالات المرباة داخليًا كآباء فى الهجن

هـ - قد يودى بعض العوامل البيئية (مثل الحرارة العالية والرطوبة العالية) إلى الغاء حالة عدم التوافق إلغاء تامًا، ما يسمح بإنتاج نسبة عالية من البذور الناتجة من التلقيح الذاتى قد تزيد عن ٣٠٪

و يميل النحل إلى البقاء على أحد سلالتى الآباء عندما يختلفان مورفولوجيًا، الأمر الذى تزداد معه نسبة البذور الذاتية التلقيح.

ز – يعتبر نقل أحد آليات عدم التوافق من أحد الأصناف أو الأنواع إلى صنف آخر أو نوع آخر أمرا مرهقا ومعقدا، وقد حدّ ذلك من الاستفادة من ظاهرة عدم التوافق فى إنتاج الهجن فى العائلتين الباذنجانية والمركبة (عن Singh ١٩٩٣)

٢ - المشاكل التى تسببها الظاهرة فى برامج التربية

تتطلب بعض طرق التربية إجراء التربية الداخلية لعدد من الأجيال، وهو امر لا يمكن تحقيقه بسهولة فى حالات التوافق الذاتى وعلى الرغم من أن إجراء التلقيحات بين الأشقاء هو نوع من التربية الداخلية، إلاّ أنه يتطلب ضعف الوقت الذى يتطلبه التلقيح الذاتى للوصول إلى نفس الدرجة من التربية الداخلية كذلك تتطلب المحافظة على السلالات المرباة داخليًا تلقيحها ذاتيًا

كذلك فإن وجود حالة عدم التوافق الخلطى يعد عائقا يحول دون إجراء التلقيحات المرغوب فيها بسهولة فى برامج التربيه.

٣ - المشاكل التى تسببها الظاهرة فى الإنتاج التجارى لبعض المحاصيل

يتعين فى حالة أصناف الفاكهة غير المتوافقة ذاتيًا توفير الملقحات المتوافقه معها

حتى يمكنها الإثمار. وفى بعض الظروف البيئية قد لا يحدث التلقيح الخلطى بصورة مرضية، مما يتطلب تربية طرز خصبة ذاتيًا من تلك الأنواع المحصولية.