الفصل العاشر

قـوة الهجيـن

تحدث قوة الهجين hybrid vigor (= heterosis) عند تلقيح نباتات من نوع واحـد، تختلف عن بعضها وراثيًا، ويكون ارتباطها الوراثى (من حيث صلة النسب بينها) قليـلاً أو معدومًا. وبرغم أن الزيادة فى قوة النمو تعـد مـن أبـرز مظـاهر قـوة الهجـين إلا أن مصطلح قوة الهجين أوسع من هذا، حيث يتضمن - أيضًا - أية زيادة فـى المحصـول، وفى صفات الجودة الاقتصادية، ومقاومة الآفات، والتأقلم على الظروف البيئيـة السـائدة إلخ

ولا يشترط لظهور قوة الهجين أن تكون آباء السـلالات المستعملة فـى إنتـاج الهجـن ضعيفة النمو، أو تعانى التدهور المصاحب للتربية الداخلية، فهى - أى قـوة الهجـين - تظهر فى معظـم أنـواع النباتـات، بمـا فـى ذلـك النباتـات الذاتيـة التلقيـح، والنباتـات الخلطية التلقيح التى لا تضار بالتربية الداخلية. وقد وجـدت قـوة الهجـين فـى جميـع النباتات التى درست فيها هذه الظاهرة

وبالمقارنة بقوة الهجين، أطُلق مصطلح وفرة النمـو luxuriance لوصـف الزيـادة التـى تحدث فى الحجم وقوة النمو فى الهجن النوعية. ويظهر الفرق الرئيسى بين قوة الهجين ووفرة النمو فـى القـدرة التكاثريـة للـهجين؛ فبينمـا تصـاحب قـوة الهجـين زيـاده فـى الخصوبة، فإن وفرة النمو التى تظهر فى الهجن النوعية تكون مصاحبة - عادة - بالعقم أو بتدن فى الخصوبة.

مظاهر قوة الهجين

تظهر قوة الهجين - عادة - على واحدة أو أكثر من الصور التالية:

١ - زيادة فى المحصول

٢ - زيادة فى القدرة التكاثرية، سواء أكان التكاثر جنسيًا أم خضريًا

٣ – زيادة فى الحجم وقوة النمو

٤ تحسن فى صفات الجودة

٥ - تبكير فى الإزهار والنضج

٦ – قدرة أكبر على مقاومة لأمراض والآفات

٧ – زيادة فى القدرة على التأقلم

٨ زيادة فى معدل النمو

٩ - زيادة فى عدد الأجزاء – أو الأعضاء – النباتية. مثل العقد والأوراق إلخ

هذا ويتعين التفريق بين قوة الهجين من جهة، وبين كل من غياب السيادة، والسيادة الجزئية، والسيادة التامة من جهة أخرى، الأمر الذى تتبين فحواه من المثال الافتراضى المقدم فى جدول (١٠–١).

جدول (١٠–١) قوة الهجين والسيادة وعلاقتهما بقيم الآباء (عن Singh ١٩٩٣)

وضع الآباء ومتوسط قيمهم	متوسط قيمة الجيل الأول الهجين	الظاهرة
	أكثر من ١٠	قوة هجين heterosis
الأب (أ) وقيمته ١٠	١٠	سيادة تامة complete dominance
	أقل من ١٠ ولكن أكبر من ٨	سياده جزئية partial dominance
متوسط قيمتا الأبوين ٨	٨	غياب السيادة no dominance
	أقل من ٨ ولكن أكثر من ٦	سيادة جزئية partial dominance
الأب (ب) وقيمته ٦	٦	سيادة تامة complete dominance
	أقل من ٦	قوه هجين heterosis

أنواع قوة الهجين وطرق تقديرها

أيًا كانت الصفة التى تظهر عليها قوة الهجين، فإنها يمكن أن تأخذ أحد ثلاث صور، تختلف فى طريقة تقديرها، كما يلى:

١ – قوة الهجين (h) النسبية relative heterosis:

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

$$\text{Mid-parent heterosis} \quad \frac{\bar{F}_1 - MP}{MP} \times 100$$

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

٢ – الـ Heterobeltiosis :

الـ heterobeltiosis هى قوة الهجين مقدرة نسبة إلى الأب الأعلى فى الصفة المعنيـة. وتلك هى قوة الهجين التى يكون لها جدوى اقتصادية، ويكون تقديرها كما يلى:

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

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

٣ – قوة الهجين القياسية standard heterosis

تقدر قـوة الهجين القياسـية بالنسـبه لهجـين أو صنـفى قيـاسى standard variety (SV)، كما يلى (عن Agrawal ١٩٩٨).

$$h = [(\bar{F}_1 - \overline{SV}) / \overline{SV}] \times 100$$

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

نظرية السيادة الفائقة لتفسير قوة الهجين

تقدم كل من Shull، و East على انفراد فى عام ١٩٠٨ – بنظرية السيادة الفائقـة Over Dominance Hypothesis لتفسير ظاهرة قوة الهجين، وهى تفترض أن الفرد الهجين يكون خليطا، وأن حالة الخلط (عدم التماثل) الوراثى تزيد من النشـاط الفسيولوجى للنبات، مما يؤدى إلى ظهور قوة الهجين وتبعًا لهذه النظرية فإن الفرد الخليط يفوق كلا من التركيبين الوراثيين الأصيلين. ويفترض East وجود سلسلة من الآليلات لكل جين مثل A_1، و A_2، و A_3 .. إلخ، يزداد فيها الاختلاف بين كل آليلين، بزيادة المسافة بينهما فى السلسلة، وأن قوة الهجين تزداد كلما زاد الاختلاف

بين الآليلين المتجمعين فى التركيب الوراثى؛ فمثلاً تقل قوة الهجين فى الفرد A_1A_2 عما فى الفرد A_1A_1، وهو الذى تقل فيه قوة الهجين كذلك عما فى الفرد A_2A_2 وهكذا، وهو ما يعنى وجود درجات مختلفة من السيادة الفائقة، تبعا للآليلات التى تدخل فى التركيب الوراثى

وقد ذُكِرت أربعة أسس يمكن أن تُبنى عليها - وتفسر بها - نظرية السيادة الفائقة، وهى كما يلى (عن Brewbaker ١٩٦٤)

١ - التفاعل الآليلى المكمل Supplementary Allelic Interaction

تبعًا لهذا التفسير فإن أحد التركيبين الوراثيين الأصيلين - وليكن A_1A_1 يكون قادرا على إنتاج المادة X، ويكون التركيب الوراثى الأصيل الآخر A_2A_2 قادرا على إنتاج المادة Y، بينما يكون الهجين A_1A_2 قادرا 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 الآليلات المختلفة لبعض جينات مسئولة عن المقاومة فى المقاومة لسلالات مختلفه من الفطر، وبذا يصبح التركيب الوراثى الحليط مقاوما لسلالتين من الفطر، بدلاً من سلالة واحدة، كما فى أى من التركيبين الوراثيين الأصليين

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

تبعا لهذا التفسير فإن أحد التركيبين الوراثيين الأصليين - وليكن A_1A_1 يكون قادرا على إنتاج المادة الضرورية للنمو الجيد X فى ظروف بيئية معينة، ويكون التركيب الوراثى الاصيل الآخر A_2A_2 قادرا على إنتاج نفس المادة فى ظروف بيئيه أخرى، بينما يكون التركيب الوراثى الخليط A_1A_2 قادرا على إنتاج هذه المادة الضروريه للنمو فى كلا البيئتين ومما يدل على صحه هذا التفسير أن التباين البيئى V_I يكون قليل بكثير فى الهجن عما فى السلالات المربى داخليًا المستعمله فى إنتاجها

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

تبعًا لهذا التفسير فإن أحد التركيبين الوراثيين الأصيلين – وليكن A_1A_1 – يكـون قادرًا على إنتاج تركيز منخفض مما يلزم من مادة ضروريـة X ويكـون التركيب الوراثـى الأصيل الآخر A_2A_2 قادرا على إنتاج تركيز أعلى مما يلزم من نفس المـادة، بينمـا يكـون التركيب الوراثى الخليط A_1A_2 قادرًا على إنتاج التركيز المثالى من هذه المادة

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

تبعًا لهذا التفسير . فإن أحد التركيبين الوراثيـين الأصيلين – وليكـن A_1A_1 يكـون قادرا على إنتاج مادة ضرورية X، ويكون التركيب الوراثـى الأصيـل الآخـر A_2A_2 قـادرا على إنتاج مادة ضرورية أخرى Y، بينما يكون الهجـين A_1A_2 قـادرًا علـى إنتـاج مـادة أكثر تحفيزًا للنمو هى Z.

نظرية السيادة لتفسير قوة الهجين

تقدم بنظرية السيادة Dominance Hypothesis لتفسير قوة الهجين كل مـن 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 متنحيـة ضـارة بحالـة أصيلة، يظهر تأثيرها فى الأفراد الأصيلة. فتـؤدى إلى ضعـف نموهـا، وقلـة حيويتـها، وعندما تهجن السلالات الأصيلة معـا فإن تأثير الجينـات المتنحيـة الضـارة يختفـى تحت تأثير جينات أخرى سائدة غير ضارة، فتظهر بذلـك قـوة الهجـين، ويعنـى ذلـك وجود درجات مختلفة من التآلف Combining Ability بين السلالات المهجنـة، حيـث تزداد قوة الهجين كلما تجمع فى الجيل الأول الهجين أكبر عدد من الجينات السـائدة ولا يتحقق ذلك إلا إذا كانت السلالات المهجنة مختلفة أصلا فى أكبر عدد من الجينات السائدة التى توجد فى كل منها وتزيد القدرة علـى التآلف بـين السـلالات كلمـا ازداد الاختلاف بينها فى هذه الجينات السائدة.

تـأخذ نظريـة السـيادة - فـى الحسـبان – احتمـال حـدوث تفـاعلات غـير آليليـة nonallelic ineractions يمكن أن تساعد على التغلب على مشـاكل أيضيـة معينـة؛ فلـو فرض أن كان الجينان A_1، و B_1 ضروريين لإتمـام تفـاعل حيـوى معـين، فـإن أيًّـا مـن التركيبين الوراثيين $A_1A_1\ B_2B_2$، و $B_1B_1\ A_2A_2$ لا يمكنـه إكمـال هـذا التفـاعل، بينمـا

تستطيع ذلك الهجين الناتج منهما، الذى يكون تركيبه الوراثى $A_1A_2B_1B_2$ أى إن قوة الهجين تظهر – تلقائيًا - فى الهجين، نتيجة للتغلب على مصادر الضعف الموجوده فى السلالات الداخلة فى إنتاج هذا الهجن

وكمثال على ذلك وجد أن معدل نمو جذور الطماطم (الجذور المفصولة عن النباتات excised root) فى البيئات المغذية يتوقف على التركيب الوراثى للنبات، فبينما نمت جذور طماطم البرية *Lycopersicon pumpinellifolium* فى البيئات التى أضيف إليها الفيتامين بيرودوكس Pyrodoxin فإن جذور صنف الطماطم جوهانسفير Johannesfeuer نمت ببطء فى البيئة المغذية، وازداد نموها عندما زودت البيئات بالفيتامين نيكوتيناميد Nicotinamide، ولم تتأثر بإضافة البيرودوكسين 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 – معا – لتعطى نموًا جذريًا 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 دائما، بينما المفروض -- حسب نظرية السيادة أن يميل التوزيع الى جانب الصفة السائدة، فلو فرض وجود سيادة فى خمسة مواقع جينية فإن التوزيع المتوقع للأشكال المظهرية فى الجيل الثانى يكون كما يلى ١ ٠٪ ١٥ ٨٨٪ ٢٢٦٤٪ ٣٩٥٪ ٢٣٧٪، أى يتوقع أن يكون التوزيع غير منتظم assymetrical، وهو الأمر الذى لم يمكن ملاحظته أبدا

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

أ – تأثير العوامل البيئية على الصفة.

ب – وجود حالات السيادة الجزئية

جـ – زيـادة عـدد الجينـات التـى تؤثـر فـى صفـة قـوة الهجـين، خاصـة .. صفـة المحصول.

د – الارتباط بين الجينات، خاصة أن كثرة عدد الجينات التى تتحكم فى قوة الهجين تعنى احتمال وجود أعـداد مـن الجينـات ترتبـط – معًـا – علـى كروموسـومات مختلفة. ويمنع الارتباطُ الانعـزالَ الحـر للجينـات، ويـؤدى ارتبـاط جينـات ذات تأثـير إيجابى على قوة النمو مع جينات أخرى ذات تأثير سلبىْ إلى تقليل فرصة انعـزال كـل الجينات السائدة معًا.

٢ – تبعًا لنظرية السيادة .. فإن مـن المفروض أن تكـون بعـض السـلالات المربـاة – داخليًا – على نفس درجة قوة نمو نباتات الجيل الأول الهجين – أو أعلـى منـها – إلاَ أن ذلك الأمر لم يلاحظ أبدًا.

وقد كان الرد على هذا الاعتراض هو صعوبة – بل اسـتحالة – العثـور علـى النبـات الذى تتجمع فيه العوامل الوراثية السائدة، نظرًا لكثرة العوامل الوراثية التى تتحكم فـى صفات قوة الهجين، خاصة صفة المحصول، فلو أن صفة المحصول فى الذرة – مثـلاً – يتحكم فيها ٣٠ جينًا – وهو تقدير معقول – للزمتْ زراعة مساحة من الذرة تعـادل مساحة الكرة الأرضية ٢٠٠٠ مرة، لكى يمكن العثور على نبات واحد أصيـل سـائد فـى الجيل الثانى يتساوى فى المحصـول مـع الجيـل الأول الهجـين. كمـا أوضـح Jones أن الارتباط بين الجينات المفيدة والجينات الضارة – والتـى يكـون بعضـها سـائدا والبعـض الآخر متنحيًا – يجعل من الصعـب العثـور علـى السـلالة الأصيلـة فـى جميـع العوامـل الوراثيـة السـائدة، لـما يتطلبـه ذلـك مـن حـدوث عبـور فـى منـاطق كثـيرة معينـة مـن الكروموسـومات.

هذا ويذكر Crow (٢٠٠٠) أن معظم التحسن فى محصول الهجـن يرجـع إلى كـل من التأثير الإضافى وتأثير السيادة، إلى جانب احتمال حصول أكـثر الهجـن تميـزًا علـى جانب صغير – فقط – من ذلك التميز بسبب ما تحتويـه مـن تأثـيرات السـيادة الفائقـة والتفوق. وقد حدا ذلك به إلى الاعتقاد بأن نظرية السيادة – كما وضعت فـى عشـرينيات القرن العشرين – هى النظرية المقبولة حاليًا لتفسير قوة الهجين.

ولمزيد من التفصيل عن التسلسل التاريخي للنظريات التي وصفت تفسير قوة الهجين يرجع Crow (٢٠٠٠)

الأساس الفسيولوجية لقوة الهجين

لقد تعرض في محاولة لتفسير قوة الهجين أن النمو والمحصول هما الصفة النهائية سلسلة من التفاعلات الكيميائية الحيوية التي يتحكم في كل منها إنزيم واحد أو أكثر من إنزيم. وان قوة الهجين ترتبط بمبدأ التوازن الأيضي metabolic balance concept ويتطلب هذا التوازن التنسيق بين كل التفاعلات والأنظمة لأجل زيادة كفاءة النمو في أي ظروف بيئية محددة وتبعا لهذا المبدأ فإن السلالات المرباة داخليًا لا تكون متوازنة أيضيًا، حيث تعمل بعض إنزيماتها عند مستوى عال أو متوسط، بينما تعمل بعضها الآخر عند مستوى منخفض وغير فعال، الأمر الذي يجعلها محدودة للأيض، بما ينعكس سلبا على النمو النباتي، وتختلف السلالات في إنزيمات (أو المواقع الجينية) التي تكون محددة للنمو وبالاختيار المناسب للسلالات المرباة داخليا التي تدخل في إنتاج الهجن فإن التراكيب الوراثية الخليطة الناتجة يمكن أن تكون أصيلة في المواقع الجينية (لإنزيمات) المحددة للنمو، ومن ثم فإنها تكون متوازنة أيضيًا وبعد ذلك الميدأ سمي بمبدأ العامل المحدد limiting factor concept في فسيولوجي

ومن أهم خصائص مبدأ التوازن الأيضي، ما يلي:

١ في أي لحظة من حياة أي كائن حيّ - حتى أقواف نموًا - فإن عملياته الفسيولوجية يتحدد معدلها بالعوامل المحددة لكل منها

٢ ينتج المحددات الفسيولوجية في أي لحظة من التفاعل بين الموقع الجيني المحدد مع باقي التركيب الوراثي للكائن، ومع العوامل البيئية المتوفرة في ذات اللحظة

٣ - يمكن تحجيم المحددات الفسيولوجية أو التخلص منها بتصحيح العامل البيئي المؤثر فيها

٤ كذلك يمكن تحجيم المحددات الفسيولوجية بإحلال اليل آخر أكثر كفاءة في الموقع الجيني المحدد، وذلك بافتراض توفره

٥ – يسمح تحجيم المحددات الفسيولوجية (بتصحيح العامل البيئى المؤثر فيها، أو بإحلال آليل آخر محل الآليل الموجود فى العامل الجينى المحدد) يسمح ذلك بحدوث زيادة فى معدل العمليات الفسيولوجية. وقد تكون هذه الزيادة صغيرة أو كبيرة، وهو أمر يتوقف على متى يصبح عامل آخر محددًا. وبينما قد يعطى إحلال آليل أكثر كفاءة محل الآليل المحدد فى نفس التركيب الوراثى – وزراعته نفس الظروف البيئية قد يعطى تأثيرًا كبيرًا، فإن إحلال ذات الآليل فى تركيب وراثى آخر وزراعته فى نفس الظروف البيئية أو فى ظروف مختلفة قد يعطى تأثيرًا بسيطًا، وقد لا يعطى أى تأثير.

٦ – إن الفرق بين أضعف السلالات وأقوى الهجن هو فى شدة أو درجة المحددات الفسيولوجية

٧ – يعتمد نجاح إنتاج التراكيب الوراثية المتفوقة على قدرة المربى على إحلال الآليلات الأكثر كفاءة فى المواقع الجينية المحددة، على ألاّ يؤدى ذلك إلى ظهور مواقع محددة جديدة، أو زيادة شدة التأثير المحدد للمواقع الأخرى (عن Rhodes وآخرين ١٩٩٢).

ولمزيد من التفاصيل عن الأساس الفسيولوجى، والكيميائى الحيوى، والوراثى لقوة الهجين . يراجع Sinha & Khanna (١٩٧٥)، و Sneep & Hendrkısen (١٩٧٩)، و Rhodes وآخرون (١٩٩٢)

اختبارات التنبؤ بقوة الهجين

نشاط الميتوكوندريا

ربط بعضُ الباحثين بين نشاط الميتوكوندريا وقوة الهجين، فوجد – مثلاً – أن خلط الميتوكوندريا الأبوية لتسعة هجن من القمح (أى خلط ميتوكوندريا أبوى كل هجين معا) يجعل نشاط المخلوط متوافقًا مع قوة الهجين الناتجة من تهجين الأبوين، ولا يكون نشاط المخلوط وسطًا 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 –

مثلا فى التنبؤ بقوة الهجين (متمثلة فى وزن الجذور) فى بنجر السكر (Doney وآخرون ١٩٧٥)

اختبار الـ RFLP

قد يكون لاختبار RFLP الذى يستخدم فى تقدير درجة التنوع أو "المسافة" بين سلالات الآباء المرباة داخليًا – قد يكون له أهمية كبيرة فى التنبؤ بأداء الهجين. فلقد وجد ارتباط عال (r^2 =٠ ٨٧) بين المسافات الوراثية genetic distances بالاعتماد على نتائج الـ RFLP – ومحصول الحبوب، وذلك من واقع دراسة أجريت على ٣٧ سلالة مرباة داخليًا من الذرة تمثل مدى واسعًا من السلالات المتميزة القريبة من بعضها البعض وغير القريبة، واستعمل فيها ٢٥٧ من الـ probe restriction enzyme combinations (عن Rhodes وآخرين ١٩٩٢)