الفصل الثالث عشر

التضاعف الهجينى وأهميته

تعريف التضاعف الهجينى وكيفية حدوثه

تنشأ الأفراد المتعددة المجموعة الكروموسومية الخليطة – أو الهجينة التضاعف – Alloploids حينما تجرى تلقيحات معينة بين أفراد من مجموعتين مختلفتين من الوجهة التقسيمية. وتكون أفراد الجيل الأول الناتجة من هذا التهجين عقيمة – غالبًا – لوجود الكروموسومات فى الفرد الهجين بحالة مفردة دون قرين، إلا أنها قد تتقارن – جزئيًا – إذا كانت الاختلافات بين الهيئات الكروموسومية للأبوين بسيطة. وتعرف الهجن فى هذه الحالة باسم المتعددة المجموعة الكروموسومية الخليطة جزئيًا Segmental Alloploids. وتعرف الكروموسومات المتماثلة جزئيًا فى هذه الهجن باسم Homoelogus Chromosomes.

وقد يحتوى الفرد الهجين على جميع الكروموسومات التى توجد فى أبويه، ويحدث ذلك فى إحدى الحالتين التاليتين:

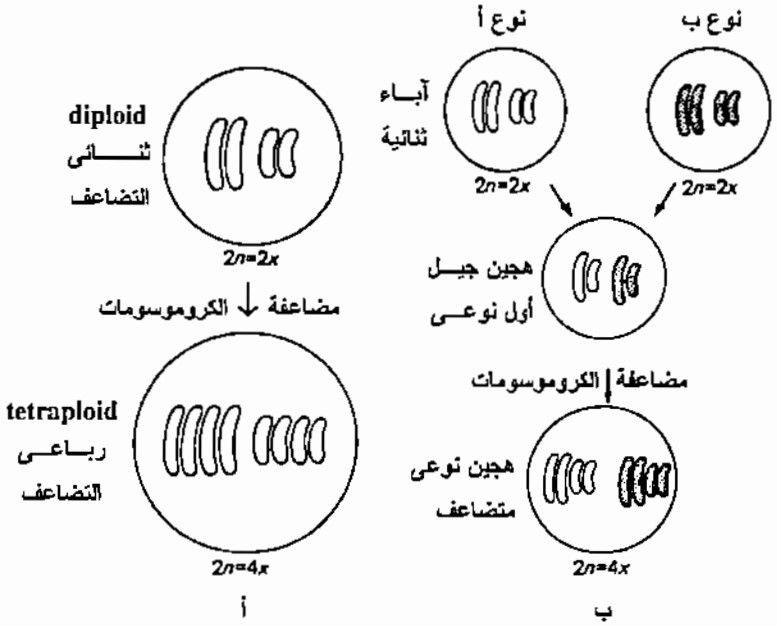
١ – حينما ينشأ الفرد المتعدد المجموعات الكروموسومية الخليطة من اتحاد جاميطات ثنائية (٢ن)، تكونت إما بمحض الصدفة، وإما نتيجة لمضاعفة كروموسومات الآباء صناعيًا قبل إجراء التهجين.

٢ – إذا حدث تضاعف لكروموسومات الفرد المتعدد المجموعات الكروموسومية الخليطة.

تعرف هذه الأفراد التى تحتوى خلاياها الجسمية على جميع الكروموسومات التى توجد فى كل من أبويها باسم المتعددة المجموعات الكروموسومية الشبيهة بالثنائية، أو الهجينية التضاعف Amphidiploids. ولا يختلف السلوك الكروموسومى لهذه الأفراد فى الانقسام الميوزى عن الأفراد الثنائية المجموعة الكروموسومية العادية. وتكون هذه النباتات صادقة التربية لنوعها true breeding، إلا إذا كانت نشأتها بالطريقة الأولى،

وكانت الآباء خليطة أصلاً. هذا .. إلا أنه ليس شرطًا أن تكون تلك الأفراد خصبة دائمًا.

ويعطى شكل (١٣-١) مقارنة بين كيفية نشأة كل من النباتات المتضاعفة ذاتيًا، والنباتات المتضاعفة هجينيًا.



شكل (١٣-١): نشأة كل من النباتات المتضاعفة ذاتيًا (أ)، والنباتات المتضاعفة هجينيًا (ب).

انتشار ظاهرة التضاعف الهجينى

لا ترتبط القيمة الزراعية للنباتات المتضاعفة هجينيًا بقيمة الأنواع النباتية الداخلة فى إنتاجها؛ فقد يؤدى تهجين أنواع عديمة القيمة معًا إلى الحصول على أنواع جديدة على درجة كبيرة من الأهمية. وقد حدث ذلك بالنسبة لكل من القمح والقطن، والتبغ، وغيرها من المحاصيل الهامة التى نشأت - فى الطبيعة - من تهجينات بين أنواع لا شأن لها

ينتشر التضاعف الهجينى فى الطبيعة بدرجة كبيرة، ويعتبر القمح المثال التقليدى على ذلك. كما يوجد أيضًا فى كل من القطن، والشوفان، وبنجر السكر، والقصب،

والتبغ، والفراولة، والبرقوق الأوروبى. كذلك نشأت عديد من أنواع الجنس *Brassica* بالتهجين الطبيعى بين أنواع مختلفة من نفس الجنس.

السلوك السيتولوجى للنباتات المتضاعفة هجينيًّا

سبق أن أوضحنا أن الهجن النوعية – التى تختلف آباؤها كثيرًا عن بعضها – تكون على درجة عالية من العقم؛ لفشل كروموسومات الأبوين فى الاقتران مع بعضها فى أثناء الانقسام الاختزالى؛ حيث تبقى على صورة وحدات أحادية الكروموسوم. أما إذا كانت كروموسومات الأبوين متماثلة جزئيًّا homeologus (كما فى حالات النباتات المتعددة المجموعة الكروموسومية الخليطة جزئيًّا (Segmental Allpoploids) .. فإنها تتقارن فى المناطق المتماثلة، وبذا .. تتكون وحدات ثنائية الكروموسوم فى أثناء الانقسام الاختزالى، وتكون النباتات خصبة نسبيًّا.

وعلى خلاف ما سبق بيانه .. فإن الوضع يصبح معكوسًا تمامًا بالنسبة للنباتات المتضاعفة هجينيًّا (المتعددة المجموعات الكروموسومية الشبيهة بالثنائية) Amphidiploids؛ ففى هذه الحالة .. يحتوى الهجين النوعى على جميع كروموسومات الأبوين؛ فإن لم يوجد أى تشابه بين كروموسومات الأبوين كان الهجين النوعى خصبًا؛ لأن أزواج الكروموسومات المتماثلة تتقارن مع بعضها فى أثناء الانقسام الاختزالى، وتتكون وحدات ثنائية الكروموسوم.

ويعرف التقارن الكروموسومى هذا بالتقارن التفاضلى الكامل Complete Preferential Pairing، ويترتب عليه انعدام العبور بين كروموسومات الأبوين واستمرار احتفاظ الهجين بصفاته المميزة. أما إذا كانت كروموسومات الأبوين متماثلة جزئيًّا .. فإنها تتقارن مع بعضها فى المناطق المتماثلة بطريقة غير منتظمة؛ فتتكون وحدات رباعية الكروموسوم، أو وحدات ثلاثية وأخرى أحادية الكروموسوم، كما قد تتكون وحدات ثنائية الكروموسوم، وهو ما يعرف بالتقارن الاختبارى Selective Pairing. ويترتب على ذلك عدم وصول أجزاء متساوية من الكروماتين إلى الجاميطات، وهو ما يجعل الهجين على درجة عالية من العقم.

وتجدر الإشارة إلى أن درجة التماثل homology بين الكروموسومات مسألة نسبية،

وتتوقف على درجة القرابة بين النوعين المهجنين معًا. وحينما تكون الآباء من نوع نباتي واحد .. فإن التماثل الكروموسومي يكون تامًّا، ويكون التقارن عشوائيًّا تمامًا في الوحدات الرباعية الكروموسوم؛ إلا أن مثل هذه الهجن (التي تحتوى على جميع كروموسومات الأبوين) لا تخرج عن كونها نباتات رباعية المجموعة الكروموسومية tetraploids، ولا تعد من النباتات المتعددة المجموعة الكروموسومية الشبيهة بالثنائية Amphidiploids.

السلوك الوراثي للنباتات المتضاعفة هجينيًّا

يكون جزء كبير من المادة الوراثية في النباتات المتضاعفة هجينيًّا المتعددة المجموعات الكروموسومية الشبيهة بالثنائية) مكررًا، سواء أكانت كروموسومات الآباء مختلفة تمامًا (حالات الـ Alloploidy)، أم مختلفة جزئيًّا (حالات الـ Segmental Alloploidy)، وتلك من الأمور التي يجب الانتباه إليها عند دراسة وراثة الصفات في النباتات الهجينية التضاعف. أما عن الشكل المظهرى لهذه النباتات .. فإنه غالبًا ما يكون وسطًا بين الآباء، وإن كان من غير الممكن التنبؤ بذلك مقدمًا.

التضاعف الهجينى كطريقة لنشأة الأنواع

التضاعف الهجينى الطبيعى

إن من أهم حالات التضاعف الهجينى التى حدثت طبيعيًّا دونما تدخل من الإنسان تلك التى أفرزت عددًا من أهم المحاصيل الزراعية، مثل القمح، والقطن، وقصب السكر، وأنواع الجنس *Brassica*.

نشأة أنواع القمح

يعد القمح مثالاً كلاسيكيًّا لنشأة الأنواع بطريقة تعدد المجموعات الكروموسومية الخلطى. وتقسم الأنواع التابعة لجنس القمح *Triticum* – عادة – إلى ثلاث مجاميع، تبعًا لعدد كروموسومات الهيئة الكروموسومية، الذى يكون دائمًا إما سبعة وإما مضاعفات لهذا العدد كما يلى:

١ – مجموعة إينكورن Einkorn:

تعد الأنواع التى تنتمى إلى هذه المجموعات ثنائية المجموعة الكروموسومية، وفيها ن=٧، ومن أمثلتها النوعان: *T. aegilapoides*، و *T. monococcum*.

٢ – مجموعة أيمر Emmer:

تعد الأنواع التى تنتمى إلى هذه المجموعة رباعية المجموعات الكروموسومية، وفيها ن=١٤، ومن أمثلتها الأنواع *T. dicoccoides*، و *T. dicoccum*، و *T. durum*.

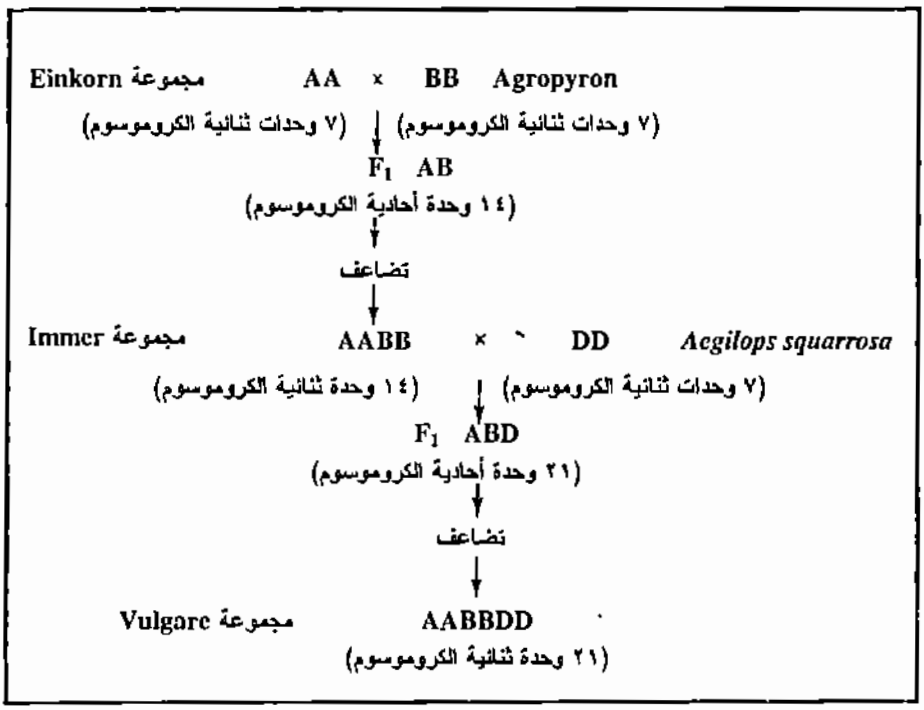
٣ – مجموعة فولجير Vulgare أو سبلتا Spelta:

تعد الأنواع التى تنتمى إلى هذه المجموعة سداسية المجموعات الكروموسومية، وفيها ن=٢١، ومن أمثلتها الأنواع *T. spelta*، و *T. vulgare*، و *T. compactum*.

وقد تبين من الدراسات السيتولوجية أن الانقسام الميوزى فى هذه المجموعات منتظم للغاية، وأن الكروموسومات تقترن دائمًا على شكل وحدات ثنائية الكروموسوم، وهو ما يدل على عدم وجود أى تشابه – ولو جزئى – بين الكروموسومات فى أى من هذه الأنواع، باستثناء ما يكون بين كروموسومى كل زوج منها. كما تبين أن الأقماح الرباعية تحتوى على هيئتين كروموسوميتين كاملتين متضاعفتين (أعطيتا الرمزين A، و B)، وأن كلاً من منهما تتكون من سبعة كروموسومات غير متماثلة؛ لذا .. فإن الأقماح الرباعية – وهى هجن متعددة المجموعات الكروموسومية شبيهة بالثنائية – تحتوى على ١٤ زوجًا من الكروموسومات، ويتكون بها فى أثناء الانقسام الاختزالى ١٤ وحدة ثنائية الكروموسوم. أما الأقماح السداسية .. فقد تبين أنها تحتوى على الهيئتين الكروموسوميتين السابقتين A، و B وهيئة كروموسومية ثالثة أعطيت الرمز D. وتتكون الهيئة D كذلك من سبعة كروموسومات. تختلف عن أى من كروموسومات الهيئتين A، و B. لذا .. فإن الأقماح السداسية – وهى هجن متعددة المجموعات الكروموسومية شبيهة بالثنائية – تحتوى على ٢١ زوجًا من الكروموسومات، ويتكون بها أثناء الانقسام الاختزالى ٢١ وحدة ثنائية الكروموسوم.

كذلك تبين من دراسات كل من Kihara، و Sears، و McFadden أنه توجد هيئة كروموسومية مشتركة بين جميع مجاميع القمح، وهى التى أخذت الرمز A. ويعنى ذلك

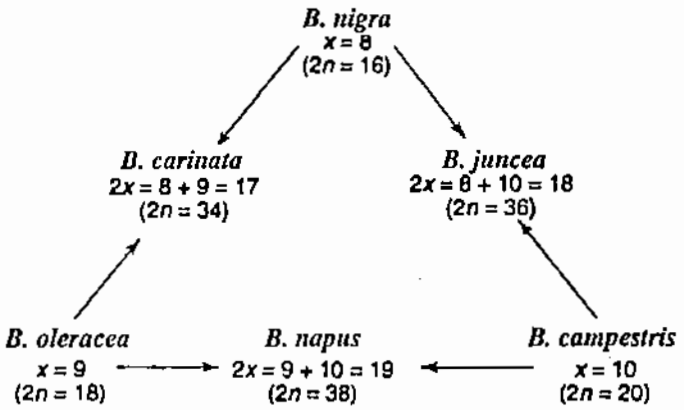
أن أنواع مجموعة الـ Einkorn تحتوى على الهيئة الكروموسومية A. أما الهيئة الكروموسومية الثانية التى أخذت الرمز B .. فيعتقد أنها أتت من حشيشة الأجروبيرون *Agropyron*، وإن لم يكن ذلك متفقًا عليه، بينما يوجد اتفاق بين العلماء على أن الأقماح السداسية قد حصلت على الهيئة الكروموسومية الثالثة (التى أخذت الرمز D) من النوع *Aegilops squarrosa* (ن=٧) كما هو مبين فى شكل (١٣-٢).



شكل (١٣-٢): تخطيط يبين نشأة الأنواع الرباعية (Immer) والسداسية (Vulgare) من القمح، وأوجه القرابة بينها وبين الأنواع الثنائية (Einkorn).

نشأة أنواع الجنس *Brassica*

ينتشر التضاعف الهجينى فى العائلة الصليبية، وقد اقترح U، (وهو عالم ياباني) الطريقة المبينة فى شكل (١٣-٣) للكيفية التى نشأت بها الأنواع المتعددة المجموعة الكروموسومية الشبيهة بالثنائية فى الجنس *Brassica* والتى تعرف بمثلث U.



شكل (١٣-٣): مثلث U لبيان الكيفية التى يحتمل أن تكون قد نشأت بها أنواع الجنس *Brassica* المتعددة المجموعة الكروموسومية الشبيهة بالثنائية **amphidiploids** (وهى التى بها ن=١٧، أو ١٨، أو ١٩) من الأنواع الثنائية **diploids** (وهى التى بها ن = ٨، أو ٩، أو ١٠). تشير الأسهم إلى الأنواع المتضاعفة هجينيًا التى نشأت من مختلف الأنواع الثنائية.

التضاعف الهجينى الصناعى

العائلة الكرنبية

كان الهجين *Raphanobrassica* من أوائل حالات التضاعف الهجينى الصناعى، وقد أنتجه Karpechenko بالتهجين بين الفجل (٢ن =١٨)، والكرنب (٢ن=١٨)، ثم مضاعفة كروموسومات الجيل الأول لتصبح بخلاياه الجسمية ٣٦ كروموسومًا، تشتمل على المجموعة الكروموسومية الكاملة لكل من الفجل والكرنب.

وقد أعقب ذلك إنتاج عديد من حالات التضاعف الهجينى الصناعى الأخرى فى العائلة الكرنبية.

النوع *Primula kewensis*

نشأ النوع *Primula kewensis* كطفرة متضاعفة للهجين النوعى: *P. floribunda* × *P. verticillata* ، الذى ظل عقيمًا لعدة سنوات، إلى أن ظهرت هذه الطفرة على صورة فرع يحمل أزهارًا كثيرة خصبة بأحد النباتات، ثم اتضح أن خلايا هذا الفرع

يوجد بها ٣٦ كروموسومًا، وهو العدد الكلى لكروموسومات الأبوين (عن Allard ١٩٦٤، و Briggs & Knowles ١٩٦٧).

الترتيكيل

إن من أهم حالات التضاعف الهجينى التى أجريت بواسطة الإنسان تلك التى أفرزت محصول الترتيكيل triticale بنوعية الثمانى والسادسى التضاعف، حيث:

● أنتج الترتيكيل الثمانى التضاعف بتلقيح القمح *Triticum aestivum* (وهو سداسى التضاعف ويحتوى على المجموعات الجينومية AABBDD) كأم مع الشوفان *Secale cereale* (وهو ثنائى التضاعف ويحتوى على المجموعة الجينومية RR) كأب؛ لينتج الجيل الأول الهجين الرباعى التضاعف (ABDR)، الذى ضوعفت كروموساماته باستعمال الكولشيسين؛ لينتج الترتيكيل الثمانى التضاعف (AABBDDRR).

● أنتج الترتيكيل السادسى التضاعف (AABBRR) بطريقة مماثلة لتلك التى أنتج بها الترتيكيل الثمانى التضاعف، ولكن مع استعمال القمح الرباعى التضاعف *Triticum durum* (AABB) كأم فى التلقيح (عن Chahal & Gosal ٢٠٠٢).

مجالات الاستفادة من التضاعف الهجينى فى تربية النبات

إن من أهم مجالات الاستفادة من التضاعف الهجينى فى تربية النبات، ما يلى:

١ – تحديد هوية أسلاف الأنواع النباتية المعروفة المضاعفة هجينيًا.

٢ – إنتاج تراكيب وراثية جديدة وأنواع نباتية جديدة.

لم يستطيع المربى محاكاة الطبيعة فى إنتاج أنواع جديدة هجينية التضاعف كتلك التى تتواجد طبيعيًا، وذلك باستثناء محصول الترتيكيل triticale الذى ينتج – كما أسلفنا – من التهجين بين القمح والشوفان؛ بهدف الجمع بين صفات حبوب القمح مع قدرة الشوفان على تحمل البرد الشديد. ويتوفر حاليًا ثلاثة طرز من الترتيكيل (جدول ١٣–١) رباعية وسداسية وثمانية التضاعف، وأفضلها السداسى، الذى يستخدم هو والطراز الثمانى كعلف للماشية.

أما الطرز الرباعى التضاعف فلم تكن له قيمة كمحصول زراعى.

جدول (١٣-١): طرز الترتيكيل المعروفة وكيفية تكوينها.

النوع	عدد الكروموسومات	الهيئات الكروموسومية	الاسم العادى
Secale cereale	١٤	RR	الشوفان rye
Triticum turgidum	٢٨	AABB	القمح الـ durum
Triticum aestivum	٤٢	AABBDD	القمح العادى common
Triticosecale (سداسى)	٤٢	AABBRR	ترتيكيل Triticale
Triticosecale (ثمانى)	٥٦	AABBDDRR	ترتيكيل Triticale

٣ – تسهيل إحلال كروموسوم من أحد الأنواع البرية محل كروموسوم آخر فى النوع المزروع (عن Poehlman & Sleper ١٩٩٥).

٤ – تسهيل نقل الجينات من الأنواع البرية إلى الأنواع المحصولية القريبة منها:

من الأمثلة على ذلك نقل خاصية متانة ألياف القطن من النوع البرى الثنائى التضاعف *Gossypium thurberi* (وهو يحتوى على الجينوم DD وفيه ٢ن = ٢٦) إلى النوع الرباعى التضاعف المزروع *G. hirsutum* من خلال تمثيل هجين نوعى متضاعف allotetraploid تكون من تهجين النوع المزروع الثنائى التضاعف *G. arboreum* (الذى يحتوى على الجينوم AA وفيه ٢ن = ٢٦) مع النوع البرى *G. thurberi* ليتكون الهجين AD (وفيه ٢ن = ٢٦)، الذى ضوعف عدد كروموسوماته باستعمال الكولشيسين ليتكون الهجين المتضاعف amphidiploid الرباعى التضاعف AADD (وفيه ٢ن = ٥٢). ولقد لقح هذا الهجين المتضاعف مع النوع الرباعى التضاعف المزروع *G. hirsutum* (وهو أيضًا AADD، وفيه ٢ن = ٥٢)، حيث أنتجت سلالات على درجة عالية من متانة الألياف لم تكن متوفرة فى النوع المزروع (عن Chahal & Gosal ٢٠٠٢).