الباب الرابع

التضاعف الكروموزومى

Polyploidy

١ ـ مقـــدمة :

جميع النباتات التى تحدثنا عنها للآن ثنائية الكروموزومات (diploid) أى ان خلاياها الخضرية تحتوى على عدد من الكروموزومات يساوى ضعف العدد الأساسى — وان هذه النباتات تنتج خلاياها التناسلية بطريقة الانقسام الاختزالى والتى يكون عدد الكروموزومات فيها تبعاً لذلك أحادياً (haploid)

وقد اصطلحنا على تسمية المجموعة الكروموزومية فى الخلايا الخضرية بالرمز (٢ ن) وتلك التى فى الخلايا التناسلية بالرمز (ن) أى النصف تماماً فى كل الخواص — ودورة حياة نبات مثل هذا يتم فيها التعاقب بين جيل ثنائى يمثل النبات بأكمله وجيل أحادى يمثل الخلايا التناسلية فقط وهذه باتحاد اثنتين منها احداهما ذكرية والأخرى أنثية تتكون البذرة التى ينشأ عنها نسل جديد ثنائى وهكذا .

وقد درسنا فى مثل هذه النباتات السلوك السيتولوجى فى انقسام الخلايا والسلوك الوراثى فى الانعزالات بمختلف أنواعها — إذ لا جدال فى أن كلا السلوكين متعلق بالآخر — فالتكوين الوراثى والنسب الوراثية تتمشى لدرجة كبيرة مع التركيب السيتولوجى بحيث أصبح من المستطاع التكهن بأحدهما من الإلمام بالآخر — والأســـاس فى جميع الأحوال مبنى على طريقة ســـلوك

الكروموزومات أثناء الانقسام الاختزالى حيث تجتمع الكروموزومات المتشابهة أزواجاً مكونة (bivalents) وهذه تنفصل مكوناتها عن بعضها البعض فى دور الانفصال فتتكون الجاميطات المختلفة وهكذا تدور الدائرة من جيل لآخر بانتظام تام ووفقاً لقواعد ثابتة .

٢ ـ النباتات الاحادية (Haploids) :

فى بعض الأحوال تنشط البويضات وتنمو مكونة بذرة من غير تلقيح وهذه أحوال نادرة معروفة فى بعض النباتات دون غيرها ـ ومثل هذه البذرة تكون بطبيعة الحال أحادية الكروموزومات بحيث انها عند إنباتها تعطينا نباتاً كاملا تكون خلاياه الخضرية نفسها أحادية الكروموزومات ـ والمشاهد أن مثل هذه النباتات تكون ضعيفة النمو صغيرة الحجم إلا أنها تكون صورة مصغرة طبق الأصل للأم التى نمت منه ـ والنباتات الأحادية تكون عقيمة عقماً تاماً وذلك لأن كروموزوماتها غير متشابهة (وهذه من خصائص المجموعة الأحادية) ولذلك فان الانقسام الاختزالى لا يكون منتظماً لعدم ازدواج الكروموزومات بحيث لا تتكون الأزواج الكروموزومية (bivalents) بأى حال من الأحوال ـ وحيث إن الأمر كذلك فان ترتيبها على المحيط الاستوائى لا يكون منتظماً ويتبع هذا بالتالى أن توزيعها على قطبى المغزل لا يكون متساوياً واعدادها تتراوح بين صفر والعدد الأحادى الكامل .

من ذلك نرى أن النباتات الأحادية عقيمة عقماً تاماً لعدم استطاعتها تكوين خلايا تناسلية ـ إلا فى حالة واحدة فقط وهى أن يصادف تكوين حبة لقاح بها المجموعة بأكملها وتكوين بويضة كذلك بها المجموعة بأكملها وزيادة على ذلك أن تلقح هذه الحبة اللقاحية هذه البويضة بالذات ـ فمن هذا ومن هذا فقط تتكون بذرة تكون ثنائية لأنها احتوت مجموعتين أحاديتين ـ وحصول مثل هذا فى حكم المستحيل فهو فرض فقط لا يحتمل حصوله إذ أنه يتنافى مع قوانين الفرص وسنن الطبيعة .

نستنتج من هذا أن النباتات الأحادية لا قيمة لها من الناحية الاقتصادية — وقد يكون بالاستطاعة تكاثرها خضرياً إذا كانت لها أية فائدة — اما تناسلياً فهى عقيمة عقماً تاماً — وقد أمكن بطرق صناعية مضاعفة عدد الكروموزومات فيها — وبهذه الطريقة وحدها ينتج عنها بذور ثنائية تكون من الناحية الوراثية نقية نقاوة تامة وينتج عنها ما يسمى بالسلالة النقية أى (Pure line) — وفيما عدا ذلك فهى لا تصلح اقتصادياً لأى غرض من الأغراض .

٣ ـ النباتات عديدة الكروموزومات (Polyploids) :

أثبت البحث وجود نباتات تحتوى خلاياها الخضرية على أعـــداد من الكروموزومات تزيد عن العدد الثنائى ويطلق عليها الاسم العلمى عديدة الكروموزومات (Polyploids) — وأهم هذه هى تلك التى تحتوى على مضاعفات كاملة للعدد الأساسى وهى على عدة أشكال كالآتى :—

١ — ثلاثية الكروموزومات — (triploids) وتحتوى خلاياها الخضرية على ثلاثة مجاميع أحادية .

٢ — رباعية الكروموزومات — (tetraploids) وتحتوى خلاياها الخضرية على أربع مجاميع أحادية .

٣ — خماسية الكروموزومات — (Pentaploids) وتحتوى خلاياها الخضرية على خمس مجاميع أحادية .

٤ — سداسية الكروموزومات — (Hexaploids) وتحتوى خلاياها الخضرية على ست مجاميع أحادية .

وهكذا — وهنا يلزم أن نستعمل الرموز العلمية الدالة على العدد الأساسى للجنس (genus) وعلاقة ذلك بعدد الكروموزومات فى الخلية الخضرية ثم الخلية التناسلية والرموز المستعملة الدالة على هذه المصطلحات الثلاثة هى :—

س (x) = العدد الأساسى للجنس .

ن (n) = العدد الذى تحتويه الخلايا التناسلية أياً كان

٢ ن (2n) = العدد الذى تحتويه الخلايا الخضرية أياً كان .

فاذا فرضنا مثلا أن العدد الأساسى فى جنس ماهو ٤ أى ان (س = ٤) ففيما يلى الرموز الدالة على التكوينات السيتولوجية المختلفة فى أنواع هذا الجنس مصورة فى (جدول ٧).

(جدول ٧)

جدول يبين أوجه استعمال الرموز السيتولوجية فى حالات التضاعف الكروموزومى على فرض أن العدد الأساسى للجنس هو س = ٤

النوع Species	رمزه بالنسبة للعدد الأساسى (س)	عدد الكروموزومات فى الخلايا الخضرية (٢ ن)	عدد الكروموزومات فى الخلايا التناسلية (ن)
ثنائى Diploid	٢ س	٨ أى ٢ ن = ٨	٤ أى ن = ٤
ثلاثى Triploid	٣ س	١٢ أى ٢ ن = ١٢	٦ أى ن = ٦ (؟) (١)
رباعى Tetraploid	٤ س	١٦ أى ٢ ن = ١٦	٨ أى ن = ٨
خماسى Pentaploid	٥ س	٢٠ أى ٢ ن = ٢٠	١٠ أى ن = ١٠ (؟) (١)
سداسى Hexaploid	٦ س	٢٤ أى ٢ ن = ٢٤	١٢ أى ن = ١٢

(١) علامات الاستفهام فى حالتى النباتات الثلاثية والخماسية الكروموزومات تدل على أن العدد المرقوم للخلايا التناسلية فيها هو عدد نظرى فقط إذ أن نسبة العقم بها كبيرة وتتكون خلايا تناسلية عديدة بأعداد تزيد أو تنقص عن العدد المرقوم.

ويلاحظ من الجدول السابق النقط الآتية :ـ

١ ـ الرمز السيتولوجى للنوع يدل على مضاعفات العدد الأساسى الموجودة فيه بمعنى أنه إذا كان رباعى الكروموزومات فان رمزه بالنسبة للعدد الأساسى هو ٤ س وإذا كان سداسياً فهو ٦ س وهكذا .

٢ ـ يطلق الرمز (٢ ن) على عدد الكروموزومات فى الخلايا الخضرية مهما كان مقدار التضاعف الكروموزومى ـ بمعنى أنه يطلق سواء بسواء على النباتات الثنائية أو الرباعية أو السداسية وهكذا على أنه يجب أن يقرن العدد بالرمز فيقال فى مثلنا هذا ان (٢ ن = ٨) فى النبات الثنائى ، ٢ ن = ١٢ فى الثلاثى ، ٢ ن = ١٦ فى الرباعى وهكذا ـ هذا فى الوقت الذى يكون النبات الثنائى بالنسبة للعدد الأساسى هو (٢ س) والثلاثى (٣ س) والرباعى (٤ س) وهكذا .

٣ ـ يطلق الرمز (ن) على عدد الكروموزومات فى الخلايا التناسلية أى تلك التى تنتج عن عملية الانقسام الاختزالى ـ وبديهى أن عدد الكروموزومات فيها يتزايد تبعاً لمدى التضاعف الكروموزومى فى النبات فبينما نجد أن (ن) فى النبات الثنائى = ٤ نجد أن عدد الكروموزومات فى الخلايا التناسلية للنبات الرباعى هو ٨ أى نصف الست عشرة الموجودة فى خلاياه الخضرية ـ وهنا أيضاً يقال ان (ن = ٨) وهكذا .

٣ ـ النبات الثنائى وحده هو الذى يتفق فيه رمزاً (٢ س ، ٢ ن) لدلالتهما على نفس العدد ـ وكذلك الرمزان (ن ، س) أما فى جميع النباتات ذات التضاعف الكروموزومى فهناك اختلاف بين الرموز وبعضها البعض كما سبق القول .

والنباتات ذات التضاعف الكروموزومى أحياناً توجد بحيث تزيد عن ضعف العدد الأساسى زيادة تقل عن إضافة تامة لمجموعة أحادية ـ فاذا فرضنا أن العدد الأساسى هو ٨ كروموزومات ـ فقد نجد نباتات بها مثلا ١٧ كروموزوماً أو ١٨ وهكذا أى زيادة عن العدد الثنائى وهو ١٦ ولكن الزيادة لا تصل إلى

٢٤ (وهى إضافة مجموعة أحادية كاملة تجعل النبات ثلاثى الكروموزومات) — ويرمز لهذه النباتات بالرموز (٢ س + ١) ا ، (٢ س + ٢) ا ، (٤ س + ١) وهكذا بشرط أن تكون الزيادة كما قلنا أقل من العدد الأساسى .

على أن أهمية هذه الأنواع من التضاعف الكروموزومى محدودة جداً فى التربية ولذلك لن نعطيها اهتمامنا — وسنركز ذلك على التضاعف المنتظم الناتج عن إضافات كاملة للمجموعة الأحادية مرة أو مرتان أو ثلاث وهكذا .

٤ ـ مسببات التضاعف الكروموزومى :

هناك سببان رئيسيان لتكوين النباتات عديدة الكروموزومات :

الأول ـ بطريقة التضاعف الخضرى (Somatic Doubling) **:**

معلوم أن النبات ينمو بواسطة انقسامات خضرية بحيث لا يتغير عدد الكروموزومات فى جميع الخلايا الناشئة — إلا أنه قد يحدث عند تكوين فرع جديد من نبات عادى ثنائى الكروموزومات أن الخلية الأصلية التى تبدأ فى الانقسام لتكوين هذا الفرع يحصل فيها خلل أثناء انقسامها بحيث لا تتم عملية انقسام الخلية بالطريقة المعروفة — والذى يحصل هو أن الكروموزومات عندما تنتظم على المحور الاستوائى ثم تنفصل كروماتيداتها إلى القطبين المتضادين (راجع أشكال ٧ ، ٨ ، ٩ ، ١٠) — لا يتكون الجدار الخلوى الذى يقسم الخلية إلى قسمين وبالتالى لا تتكون نواتان كالمعتاد بل تبقى الكروماتيدات المتباعدة جميعها فى خلية واحدة — والنتيجة إذن هى تكوين خلية خضرية تحتوى على ضعف عدد الكروموزومات الموجودة فى الخلايا الخضرية الأخرى — أى انها

تصبح خلية رباعية الكروموزومات – ومثل هذه الخلية تشرع فى الانقسام بعد ذلك فيتكون منها فرع تكون جميع خلاياه رباعية الكروموزومات – ومثل هذا الفرع يعطينا صنفاً جديداً رباعى الكروموزومات اما بالتكاثر الخضرى منه أو بأخذ بذور من الثمار التى تتكون عليه ويتم تلقيحها ذاتياً .

الثانى – بطريقة التضاعف الجاميطى (Doubling in gametogenesis):

السلوك العادى فى النبات الثنائى أثناء تكوين الخلايا التناسلية هو أن تتكون هذه الخلايا بحيث تحتوى كل منها على نصف عدد الكروموزومات الموجودة فى الخلية الخضرية – ويتم هذا كما سبق الشرح بطريقة الانقسام الاختزال وأطوارها المتتابعة .

ويحصل أحياناً شذوذ أو خلل فى عملية الانقسام الاختزالى بحيث أن الكروموزومين المتزاوجين (bivalent) عند انفصالهما لا يتكون الجدار الخلوى الذى يفصل الخلية إلى خليتين (راجع أشكال ١٨ ، ١٩ ، ٢٠) وبالتالى لا تتكون خليتان منفصلتان وتكون النتيجة أن تبقى الكروموزومات المنفصلة مع بعضها البعض فى خلية واحدة – ومثل هذه الخلية بطبيعة الحال ستعطى خلايا تناسلية غير مختزلة العدد (unreduced) أى تكون ثنائية مثل الخلايا الخضرية تماماً .

من ذلك نرى أن مثل هذه النباتات تتكون فيها بهذه الطريقة خلايا تناسلية غير مختزلة أى ثنائية الكروموزومات (وليست أحادية كما يجب) .

ولنتصور الآن ما يحدث إذا تمكنت إحدى هذه الخلايا التناسلية من إتمام عملية الاخصاب فانها :–

١ – اما أن تتحد مع خلية تناسلية عادية أى أحادية – وتكون النتيجة تكوين بذرة ينتج عنها نبات ثلاثى الكروموزومات .

٢ ــ وإما أن تتحد مع واحدة مشابهة لها أى ثنائية تكون قد تكونت بنفس الطريقة فى الجنس الآخر ــ وهنا تكون النتيجة تكوين بذرة ينتج عنها نبات رباعى الكروموزومات.

٥ ــ أصول النباتات المتضاعفة الكروموزومات :

تنقسم النباتات المتضاعفة الكروموزومات ــ من حيث منشئها أو أصلها إلى قسمين أساسيين : ــ

الأول ــ النباتات ذات التضاعف الذاتى (Autopolyploids)**:**

وهى النباتات المتضاعفة التى نشأت عن نباتات ثنائية خصبة تركيبها السيتولوجى عادى سليم (أى أن كل كروموزوم فيها ممثل مرتين وبذلك تكون خصوبتها تامة نتيجة لتزاوج تام بين الكروموزومات المتشابهة ذات الأصل الواحد) .

ومثل هذه النباتات المتضاعفة حينئذ ــ (وغالباً ما تكون رباعية) ــ تتميز بأن كل كروموزوم فيها يكون ممثلا أربعة مرات ــ فاذا فرضنا مثلا أن النبات الثنائى الأصلى السليم يحتوى على أربعة أزواج من الكروموزومات بالشكل الآتى : ــ

AB CD EF GH

AB CD EF GH

أى ان مجموعته الأحادية هى الأربعة كروموزومات

AB, CD, EF, GH

فان هذا النبات الثنائى عندما يتضاعف عدد الكروموزومات فيه يعطينا نباتاً رباعياً يكون تركيبه الكروموزومى كالآتى : —

AB CD EF GH

AB CD EF GH

AB CD EF GH

AB CD EF GH

وغنى عن القول أن ٢ ن فى النبات الثنائى = ٨ وهو ٢ س بالنسبة للعدد الأساسى .

اما ٢ ن فى النبات الرباعى = ١٦ وهو ٤ س بالنسبة للعدد الأساسى .

ان مثل هذا النبات الرباعى هو الذى يطلق عليه اسم نبات رباعى ذات تضاعف ذاتى أى (autotetraploid)

الثانى ــ النباتات ذات التضاعف الهجينى (Allopolyploids) :

وهى النباتات المتضاعفة التى نشأت عن نباتات ثنائية غالباً ما تكون عقيمة لأنها هجن بين نوعين مختلفين من جنس واحد أو حتى بين جنسين مختلفين — والتركيب السيتولوجى لهذه النباتات الثنائية فيه من التآلف ما يكفى لبقائها حية ولكن اختلاف الكروموزومات بين الأبوين المكونين لها لا يؤهلها لأن تنتج خلايا تناسلية وبذلك تصبح عقيمة — ولقد وجد أن تضاعف الكروموزومات فيها يعطى نباتاً رباعى التضاعف ويكون خصباً .

وزيادة فى الإيضاح عن منشأ هذا النوع من التضاعف نضرب المثل الآتى :—

نفرض أن نباتاً ثنائياً يتركب سيتولوجياً من أربعة أزواج من الكروموزومات بالشكل الآتى : —

$$\begin{matrix} AB & CD & EF & GH \\ AB & CD & EF & GH \end{matrix} \quad ٢ \text{ ن} = ٨$$

ونفرض أن هناك نباتاً ثنائياً آخر من نوع مختلف له نفس العدد من الكروموزومات أى أربعة أزواج وتركيبه السيتولوجى كالآتى :—

$$\begin{matrix} MN & OP & RS & YZ \\ MN & OP & RS & YZ \end{matrix} \quad ٢ \text{ ن} = ٨$$

وجدير بالذكر أن كلا منهما فى حد ذاته نبات ثنائى خصب سليم التكوين ولكن إذا فرضنا ونجحنا فى عمل تهجين بينهما فان النبات المتكون يجمع بين مجموعة أحادية من كل منهما وبذلك يكون تكوينه السيتولوجى كالآتى :—

$$\begin{matrix} AB & CD & EF & GH \\ MN & OP & RS & YZ \end{matrix} \quad ٢ \text{ ن} = ٨$$

ويكون مثل هذا الهجين الثنائى عقيما إذ أنه لا يتم التزاوج بين كروموزماته من الأبوين المختلفين وذلك لعدم وجود شبه بينها لأنها من أصول مختلفة .

فاذا تضاعف عدد الكروموزومات فيه ينتج نبات رباعى الكروموزومات يكون تكوينه السيتولوجى كالآتى :—

$$\begin{matrix} AB & CD & EF & GH & MN & OP & RS & YZ \\ AB & CD & EF & GH & MN & OP & RS & YZ \end{matrix} \quad ٢ \text{ ن} = ١٦ \text{ وهو } ٤ \text{ س}$$

obeikandl.com

ونتيجة التضاعف هو أن كل كروموزوم (ولم يكن له شبيه فى الهجين الثنائى) أصبح له شبيه من أصله فى الهجين الرباعى — أى ان كل كروموزوم فى هذا الهجين الرباعى أصبح ممثلا مرتين فالخلاف إذن بين هذا النوع من التضاعف الرباعى والنوع السابق أن كل كروموزوم هنا ممثل مرتين فقط مع أنه فى الرباعى الذاتى التضاعف يكون ممثلا أربعة مرات .

وإذا دققنا النظر فى التكوين السيتولوجى للنبات الرباعى ذات التضاعف الهجينى نجد أنه فى الحقيقة والأمر الواقع قد جمع بين المجموعتين السيتولوجيتين الثنائيتين لأبويه الأصليين — ويسمى مثل هذا النبات بالنبات الرباعى ذات التضاعف الهجينى (Allotetraploid)

ولهذا النوع الثانى من التضاعف الكروموزومى أهمية اقتصادية كبرى إذ أن كثيراً من أهم المحاصيل الزراعية الرئيسية تتبعه — ويكفى للتدليل على ذلك أن القطن والقمح هما محصولان من أنواع التضاعف الكروموزومى الهجينى — وسنذكر فيما بعد مغزى هذه الأهمية وأسبابها .

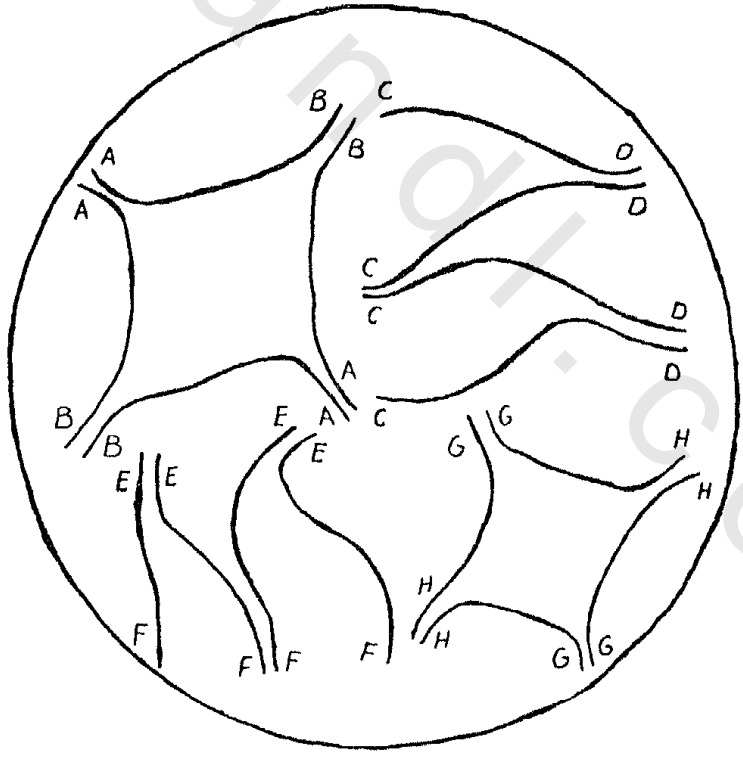
٦ ـ السلوك السيتولوجى للتضاعف الذاتى فى نبات رباعى الكروموزومات (Autotetraploid) :

السلوك السيتولوجى لأى نبات يتوقف على التكوين الكروموزومى ومدى التشابه بين الكروموزومات المختلفة — وحيثما وجد التشابه تم التزاوج بين الكروموزومات وهى الخطوة الأولى فى عمليات الانقسام الاختزالى — وبعد ذلك تتتابع الخطوات حيث تتكون الكيازمات إلى آخر ما سبق شرحه بالتفصيل فى حالات النباتات الثنائية .

أما الحال هنا حيث نجد أن كل كروموزوم ممثل أربعة مرات وليس مرتان فقط كما هو الحال فى النباتات الثنائية — فان هذه الأربعة كروموزومات المتشابهة تستطيع أن تتجاذب نحو بعضها البعض بنفس الدرجة لتتزاوج جميعها فى مجموعة واحدة — ويسمى هذا النوع من التزاوج بالتزاوج الذاتى (Autosyndesis)

أى انه تزاوج بين الكروموزومات ذات الأصل الواحد — وهذه الطريقة هى من خواص النباتات ذات التضاعف الذاتى أى (Autopolyploids) — وهذا طبيعى إذ أن كروموزوماتها المتضاعفة كلها من أصل واحد — ويتم التزاوج بين الكروموزومات المتشابهة وفق شرط أساسى وهو :—

ان الكروموزومات المتشابهة عندما تتجاذب لتتزاوج — فانه مهما كان عددها فانها لا يمكن أن يتحد منها أكثر من اثنين فقط فى أية نقطة من النقط ومع ذلك فانك تجد اثنين منها متحدان فى نقطة ما وفى نفس الوقت تجد أن أحدهما قد اتحد مع ثالث فى نقطة أخرى وهكذا كما هو مبين فى (شكل ٥٠) حيث تشاهد الأربعة مجاميع كل منها تتكون من الأربعة كروموزومات المتشابهة .



(شكل ٥٠)

دور الزيجوتين (Zygotene) فى نبات رباعى ذاتى التضاعف (Autotetraploid) وترى أربع مجاميع رباعية (4 quadrivalents) كل منها مكونة من الأربعة كروموزومات المتشابهة ويلاحظ أنه لايمكن أن يتحد فى نقطة واحدة أكثر من كروموزومين اثنين .

واتحاد أكثر من كروموزومين فى مجموعة واحدة خاصية من خواص النباتات المتضاعفة الكروموزومات — ويتوقف عدد الكروموزومات فى المجموعة الواحدة على مدى التضاعف أو بتعبير آخر على عدد الكروموزومات المتشابهة فى المجموعة الكروموزومية .

فبينما نجد أن النبات الثنائى العادى لا يمكن أن يوجد فيه أكثر من كروموزومين متشابهين ولذلك فان أقصى ما يمكن أن يتحد فى مجموعة واحدة هو كروموزومين لتكوين ما يسمى (bivalent)

أما النبات الثلاثى حيث توجد ثلاثة كروموزومات متشابهة فان هذه تستطيع أن تكون مجاميع من ثلاثة كروموزومات — والنبات الرباعى على هذا الأساس يكون مجاميع من أربعة كروموزومات وهكذا دواليك .

ولكل نوع من هذه المجموعات الكروموزومية اسم سيتولوجى خاص يتمشى مع عدد الكروموزومات المكونة لها وهذه الأسماء هى :—

المجموعة المكونة من كروموزومين تسمى bivalent

» » » ثلاثة كروموزومات تسمى trivalent

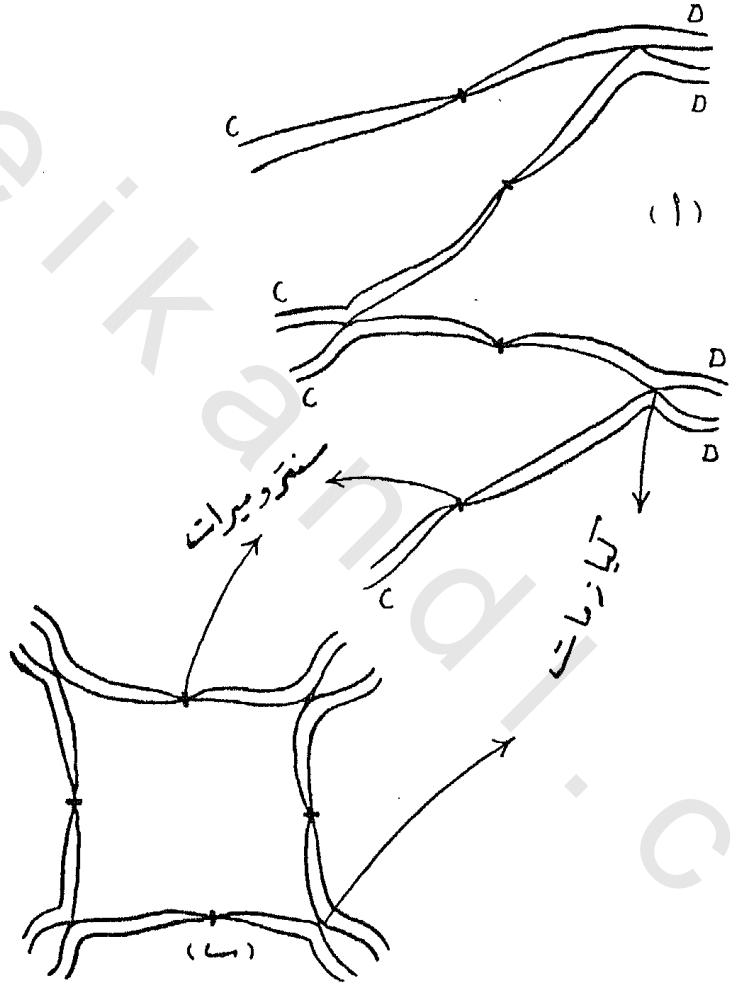
» » » أربعة » » quadrivalent

» » » خمسة » » pentavalent

» » » ستة » » hexavalent وهكذا .

فاذا رجعنا الآن إلى (شكل ٥٠) نجد أن الـ ١٦ كروموزوما فى الخلية قد اتحدت فى أربعة مجاميع كل منها مكونة من الأربعة كروموزومات المتشابهة ونجد أن اثنتين من هذه المجاميع مغلقة أى كونت ما يشبه المربع وهى (AB, AB, AB, AB) ، (GH, GH, GH, GH,) — والاثنتين الآخرين مفتوحتان أى كونتا مايشبه السلسلة وهى (CD, CD, CD, CD)، (EF, EF, EF, EF) — ثم بعد ذلك ينقسم كل كروموزوم طولياً إلى

كروماتيدية وتتكون الكيازمات بنفس الطريقة التى سبق وصفها فى مواقع التزاوج كما هو موضح فى (شكل ٥١) .



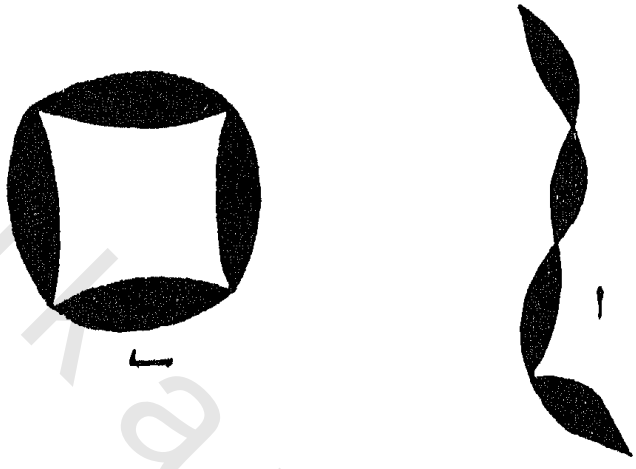
(شكل ٥١)

مجموعتان رباعيتان من الكروموزومات (quadrivalents) فى دور الدبلوتين (Diplotene) وقد تكونت الكيازمات وظهر الانقسام الطولى لكل كروموزوم إلى الكروماتيدين الخاصين به

ا – مجموعة رباعية مفتوحة – (chain quadrivalent)

ب – مجموعة رباعية مغلقة – (ring quadrivalent)

وتستمر نفس الخطوات إلى أن يتم تطرف الكيازمات وتتغير أشكال الكروموزومات إلى أن يحل دور (Metaphase) فيظهر بوضوح الفرق بين المجموعة الرباعية المغلقة (Ring quadrivalent) والمجموعة الرباعية المفتوحة (chain quadrivalent) – كما هو واضح فى (شكل ٥٢) .



(شكل ٥٢)

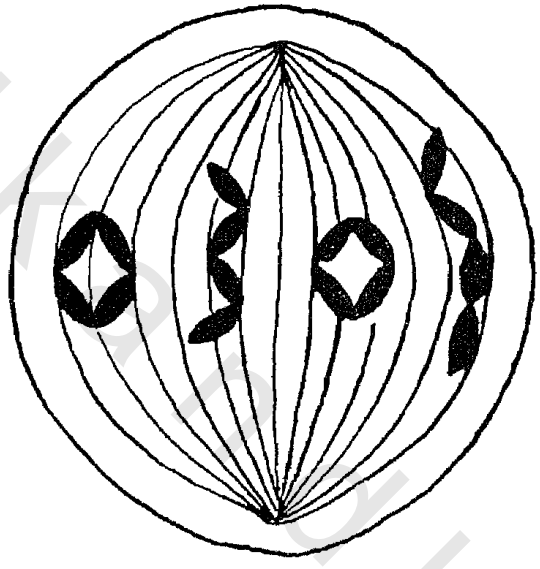
نفس المجموعتين الرباعيتين فى الدور المتوسط الأول (First Metaphase)

ا – المجموعة الرباعية المفتوحة و ب – المجموعة الرباعية المغلقة

ثم يتكون المغزل وتنتظم المجموعات الرباعية على محيطه بحيث أن كل كروموزوم يتصل باحدى خيوط المغزل عن طريق السنترومير الخاص به كما يظهر فى (شكل ٥٣) .

والانفصال الذى يتلو لا يكون منتظماً كما رأينا فى حالة النباتات الثنائية التى تتكون فيها مجاميع ثنائية فقط (bivalents) وذلك لأن المجموعة الرباعية لكى تنفصل انفصالا منتظماً يلزم أن يتوجه كروموزومان منها إلى أحد القطبين والكروموزومان الآخران إلى القطب المضاد – ولكن كثيراً ما يحصل أن يتجه ثلاثة إلى قطب وواحد إلى الآخر بل قد يحصل أحياناً أن تتجه المجموعة بأكملها إلى أحد الأقطاب تاركة القطب الآخر خالياً من أى كروموزوم يمثل أعضاء هذه المجموعة .

من ذلك نرى أن القطبين المتضادين لا يحتويان على عدد متماثل من الكروموزومات ولذلك تتكون الخلايا التناسلية محتوية على أعـــداد من الكروموزومات تزيد أو تقل عن العدد المنتظر وهو (٢ س) — وعلى هذا الأساس تقل نسبة الخصوبة بوجه عام فى هذه النباتات ذات التضاعف الكروموزومى الذاتى — ولنا عودة إلى هذا الموضوع بعد حين .



(شكل ٥٣)

خلية كاملة فى الدور المتوسط الأول — وقد انتظمت المجاميع الرباعية على المحيط الإستوائى للمغزل — وعددها أربعة مجاميع رباعية — اثنتان مفتوحتان واثنتان مغلقتان

أما الآن فسنذكر بعض الملابسات التى تلازم السلوك السيتولوجى لهذا النوع من النباتات الذاتية التضاعف ويمكننا أن نستخلص النقط الآتية :—

١ — ان تكوين مجموعة رباعية من الكروموزومات (quadrivalent) وبقاءها إلى دور (Metaphase) يستلزم تكوين ثلاث كيازمات على الأقل فى حالات المجاميع المفتوحة وأربع على الأقل فى المجاميع المغلقة .

٢ — قد لا تتكون إحدى الكيازمات فى موضع أو آخر من المجموعة فتكون النتيجة أن المجموعة الرباعية لا يكمل تكوينها ويحل محلها اما مجموعتان ثنائيتان أو مجموعة ثلاثية وكروموزوماً أحادياً « أى كروموزوم منفصل غير متحد بشىء ويسمى (univalent) » .

٣ — نتيجة كل هذا أن المجموعة الكروموزومية بأكملها تتواجد على المحيط الاستوائى للمغزل فى أشكال متباينة فبعضها يكون رباعياً والبعض الآخر ثلاثياً أو ثنائياً أو أحادياً — ومفهوم بطبيعة الحال أن مجموع الكروموزومات فيها جميعاً يجب أن يساوى أربعة أمثال العدد الأساسى .

فاذا فرضنا مثلا كالذى نتكلم عنه وفيه ٤ س =١٦ فان هذه الست عشرة كروموزومات تتشكل بأى شكل من الأشكال الآتية :—

(ا) أربع مجاميع رباعية (4 quadrivalents) = ١٦ كروموزوماً

(ب) مجموعتان رباعيتان + مجموعتان ثلاثيتان + كروموزومان منفردان ... ... = ١٦ كروموزوماً

2 univalents + 2 trivalents + 2 quadrivalents

(جـ) مجموعة رباعية واحدة + مجموعتان ثلاثيتان + مجموعتان ثنائيتان + كروموزومان منفردان = ١٦ كروموزوماً

1 quadrivalent + 2 trivalents + 2 bival--ents + 2 univalents

وهكذا يمكن أن تتكون تشكيلات مختلفة للمجموعة بأكملها وكل ذلك متوقف على عدد الكيازمات التى تتكون عند التزاوج فى بدء المرحلة — أو فشل أحد الكروموزومات فى اللحاق بصحابه المتشابهة .

٤ ــ حالة مثل هذه عند الانفصال ينتج عنها حتما عدم انتظام خصوصاً فى المجاميع التى تحوى أكثر من كروموزومين وعلى الأخص فى الكروموزومات المنفصلة .

٥ ــ على هذا الأساس تتكون الخلايا التناسلية بأعداد مختلفة من الكروموزومات وهذه عند التلقيح لا تكون مجدية لعدم احتوائها على المجموعة الكروموزومية اللازمة لحيويتها أو لاحتوائها على أزيد مما يؤهلها لتكوين بذرة خصبة صالحة .

٦ ــ لذلك نجد أن نسبة الخصوبة فى هذه النباتات ذات التضاعف الذاتى أقل بكثير عن النباتات الثنائية الكروموزومات وذلك ناشىء عن كثرة الكروموزومات المتشابهة فى الأولى مما يؤدى إلى عدم انتظام عملية الانقسام الاختزالى ــ بعكس الحال فى النباتات الثنائية العادية حيث ينتظم الانقسام الاختزالى وبالتالى ينتظم الانفصال وتتكون جاميطات سليمة عالية الحيوية .

٧ ــ من الواضح أن مثل هذا القول ينطبق على النباتات الثلاثية الكروموزومات (triploids) وكذلك الخماسية (pentaploids) إذ لا تنتظم عملية الانقسام الاختزالى فيها وبالتالى يكون الانفصال بحيث تتكون جاميطات متباينة الأعداد الكروموزومية مما يسبب وجود نسبة مرتفعة من العقم فيها .

٨ ــ هذه أمثلة واضحة لتأثير التركيب السيتولوجى على درجة الخصوبة ومنها يتضح وجود علاقة وثيقة بين الانتظام فى سلوك الكروموزومات ونسبة الخصوبة ــ أو بمعنى آخر القيمة الاقتصادية للنبات إذ غير خاف أن الخصوبة عامل أساسى فى نجاح الصنف من الناحية الاقتصادية ــ وعلى ذلك فان لم يكن الصنف ذى تركيب سيتولوجى سليم فان خصوبته تكون قليلة فلا يصلح كصنف اقتصادى ــ وهذه من الأسس الواجب على المربى مراعاتها فى برامج تربيته للمحاصيل ــ وسنرى فيما يلى ثبوت نفس العلاقة بين التركيب السيتولوجى والسلوك الوراثى .

٧ ـ السلوك الوراثى للتضاعف الذاتى فى نبات رباعى التضاعف :

رأينا أن كل كروموزوم هنا ممثل أربع مرات مع أنه فى النبات الثنائى ممثل مرتين فقط ـ وحيث أن العامل الوراثى فى النبات الثنائى ممثل مرتين (أى واحد لكل كروموزوم) وحيث أن النبات الرباعى ذات التضاعف الذاتى ما هو إلا ضعف النبات الثنائى من جميع الوجوه ـ نستنتج أن العامل الوراثى يكون فى النبات الرباعى ممثلا أربع مرات (أى واحد لكل كروموزوم أيضاً) ـ وهذا بديهى إذ أن كروموزوم المجموعة الأحادية الذى يحمل عاملا وراثياً ما يتواجد مرتان فقط فى النبات الثنائى وبذلك يتكرر العامل مرتان فيه ـ ويتواجد هذا الكروموزوم فى النبات الرباعى أربع مرات وبذلك يتكرر العامل الوراثى أربع مرات هو الآخر .

ووجود العامل أربع مرات يتبعه بطبيعة الحال عدد أكبر من التركيبات الوراثية عما إذا كان موجوداً مرتين فقط ـ فاذا أخذنا زوجاً من العوامل الوراثية المتضادة ولنفرض أنه (Aa) فقد وجدنا فى النبات الثنائى أن هناك ثلاثة احتمالات وراثية فقط هى :ـ

(١) (AA) نقى سائد . (٢) (Aa) خليط سائد . (٣) (aa) نقى متنحى .

أما فى النبات الرباعى حيث يوجد هذا العامل أربع مرات فلا بد أن تكون هناك احتمالات لتركيبات وراثية أكبر عدداً عن حالة النبات الثنائى ـ ولقد ثبت أن هناك خمسة تركيبات وراثية هى :ـ

١ ـ (AAAA) وهو نقى سائد ويسمى Quadruplex

٢ ـ (AAAa) » خليط سائد » Triplex

٣ ـ (AAaa) » » » » Duplex

٤ ـ (Aaaa) » » » » Simplex

٥ ـ (aaaa) » نقى متنحى » Nulliplex

فاذا عملنا مقارنة بين التركيبات الوراثية (genotypes) فى كلتا الحالتين وجدنا الفروقات الآتية :—

١ — عدد هذه التركيبات فى الثنائى ثلاثة أما فى الرباعى فهى خمسة .

٢ — عدد التركيبات السائدة فى الثنائى اثنان أما فى الرباعى فهو أربعة .

٣ — عدد التركيبات الخليطة (heterozygous) فى الثنائى واحد فقط أما فى الرباعى فهى ثلاثة .

٤ — يتساوى عدد التركيبات النقية (homozygous) فى الحالتين وهما اثنان أحدهما سائد والآخر متنحى .

٥ — التركيبات المتشابهة فى الحالتين (فيما عدا التضاعف) هى :—

(AA) فى الثنائى ويقابله (AAAA) فى الرباعى بالتضاعف

(Aa) » » (AAaa) » » »

(aa) » » (aaaa) » » »

ويتميز الرباعى بوجود تركيبين آخرين هما (AAAa) ، (Aaaa) ليس لهما مقابل فى الثنائى .

ولما كان الانعزال الوراثى ينشأ دائماً عن استعمال التركيبات الخليطة إذ أنها هى التى تعطى أنواعاً مختلفة من الجاميطات أثناء عملية الانقسام الاختزالى — ولما كان النبات الثنائى به تركيب خليط واحد فقط أما الرباعى فيه ثلاثة تركيبات خليطة — فاننا نستنتج أن نسب الانعزال التى يمكن أن تنتج عن التهجينات فى النباتات الرباعية تكون أكثر من مثيلاتها فى تهجينات النباتات الثنائية .

ولقد رأينا أن هناك نسبتان للانعزال فقط فى النباتات الثنائية لزوج واحد من الصفات المتضادة وهما :—

أولا : (Aa) بالتلقيح الذاتى أو بالتهجين مع شبيه له أى (Aa × Aa) يعطينا النسبة (٣ A : ١ a) (قانون مندل الأول) .

ثانياً : التهجين الرجعى بين الخليط والنقى المتنحى أى (Aa × aa) يعطينا النسبة (١A : ١a) (Backcross)

وسندرس الآن الانعزالات فى النبات الرباعى ذات التركيب الخليط (AAaa) إذا لقح ذاتياً أو عمل تهجين بينه وبين شبيه له — أى نتيجة التهجين (AAaa × AAaa)

وأول ما يجب معرفته فى أى تهجين هو أشكال الحاميطات الناتجة ومدى تكوينها بالنسبة لبعضها البعض — وللوصول إلى ذلك نذكر النقط الآتية :—

١ — عندنا أربعة كروموزومات متشابهة كل واحد منها يحمل عاملين من هذه العوامل الأربعة .

٢ — تتحد هذه الكروموزومات الأربعة عند بدء الانقسام الاختزالى بالشروط السابق شرحها .

٣ — بعد انتهاء تطورات الانقسام الاختزالى تتكون منها مجموعة رباعية (quadrivalent) وتنتظم على المحيط الاستوائى استعداداً للانفصال .

٤ — ينفصل اثنان إلى أحد القطبين والاثنان الآخران إلى القطب المضاد .

٥ — يتكون الـ (Tetrad) بحيث يحوى كل واحد من خلاياه الأربع اثنين من هذه العوامل (أى نصف العدد فى الخلية الأصلية) .

بهذه الأسس يمكننا تحديد أنواع الحاميطات التى تتكون ونسبتها لبعضها البعض — فبينما نجد أن النبات الثنائى الخليط (Aa) يعطينا نوعين من الحاميطات فقط هما (A) ، (a) بنسبة متساوية — نجد أن النبات الرباعى الخليط (AAaa) يعطينا ستة تشكيلات من الحاميطات بالنسبة الآتية : (١ AA : 4 Aa : ١ aa)

وعدد الجاميطات فى أى تركيب وراثى يستخرج من المعادلة الآتية :—

$$x = \frac{n\ !}{r\ !\ (n - r)\ !}$$

حيث x = عدد الجاميطات الناتجة .

n = عدد الكروموزومات فى الزيجوتة (وهو هنا ٤ لعامل واحد) .

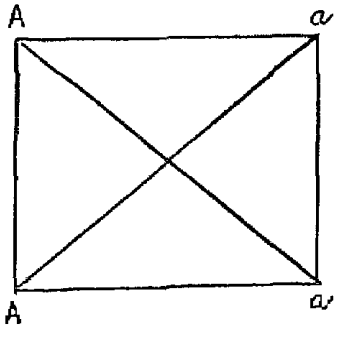
r = عدد الكروموزومات فى الجاميطة (وهو هنا ٢ لعامل واحد) .

! = رمز حسابى (factorial) واستعماله مع أى رقم يقصد به حاصل ضرب هذا الرقم فى جميع الأرقام ابتداء من الرقم الذى ينقصه بواحد ثم اثنين وهكذا إلى الرقم واحد نفسه .

فمثلا $(4\ !\ = 4 \times 3 \times 2 \times 1)$ وهكذا .

وفى حالتنا الراهنة حيث نتعامل مع أربعة كروموزومات متشابهة نجد أن ($x = 6$) ومعنى هذا أنه ينتج ستة أنواع من الجاميطات .

ويمكن بطريقة أخرى معرفة نسب الجاميطات من الشكل الهندسى فى (شكل ٥٤) حيث تتمثل الجاميطات فى أضلاع المربع وقطريه .



(شكل ٥٤)

شكل هندسى لمستطيل أو مربع وقطراه

تستنتج منه أشكال الجاميطات الناتجة من نبات رباعى

ذاتى التضاعف تركيبه الوراثى (Duplex) أى (AAaa)

وبما أن هذا السلوك متشابه فى تكوين الخلايا التناسلية الذكرية وكذلك الانثية فيمكننا من (الجدول رقم ٨) أن نحصل على التركيبات الزيجوتية الناشئة .

(جدول ٨)

جدول يبين التركيبات الوراثية الزيجوتية الناشئة عن التلقيح الذاتى لنبات رباعى الكروموزومات خليط تركيبه (AAaa)

البويضات	حبوب اللقاح		
	١ AA	4 Aa	١ aa
١ AA	١ AA AA	4 AA Aa	١ AA aa
4 Aa	4 Aa AA	16 Aa Aa	4 Aa aa
١ aa	١ aa AA	4 aa Aa	١ aa aa

وبفحص هذا الجدول تتضح النقط الآتية :—

١ — النسب التى تتواجد بها مختلف التركيبات الوراثية (Genotypic ratio) هى :— AAAA : AAAa : AAaa : Aaaa : aaaa

١ : ٨ : ١٨ : ٨ : ١

٢ — النسب المورفولوجية فيما يختص بالسيادة والتنحى (Phenotypic ratio) هى :— (٣٥ A : ١ a) أى نسبة (٣٥ : ١)

وهى النسبة المقابلة لنسبة (٣ : ١) فى حالة النبات الثنائى .

وبنفس الطريقة يمكننا معرفة النسبة الناتجة من التهجين الرجعي (backcross) بين هذا النبات (Duplex) والنبات التام التنحى (nulliplex) أى التهجين (AAaa × aaaa) فنجد أن النسبة المورفولوجية تكون (٥ : ١ وهى) التى تقابل النسبة (١ : ١) فى النبات الثنائى .

رأينا إذن أن النبات الرباعى (AAaa) وهو المقابل للثنائى (Aa) يعطينا نسبتين للانعزال هما (٣٥ : ١) بالتلقيح الذاتى ، (٥ : ١) بالتهجين الرجعى يقابلهما (٣ : ١) ؛ (١ : ١) فى النبات الثنائى .

وبما أن النباتات الرباعية تشمل تركيبات خليطة أخرى لا مقابل لها فى النباتات الثنائية وهذه هى (AAAa ، Aaaa) — فلا بد وأن ننتظر من هذه نسب وراثية خاصة عند استعمالها فى مختلف التهجينات — وقد وجد بالفعل أن استعمالها بالطرق الآتية يؤدى إلى النسب التى تنتج عنها وهى :—

١ — (AAaa × Aaaa) تعطى النسبة (١١ : ١) .

٢ — (Aaaa) بالتلقيح الذاتى « « (٣ : ١) .

٣ — (Aaaa × aaaa) « « (١ : ١) .

نرى من هذا أن النسب الوراثية للانعزال فى النباتات الرباعية ذات التضاعف الذاتى هى خمسة نسب كالآتى :—

(٣٥ : ١) ، (٥ : ١) ، (١١ : ١) ، (٣ : ١) ، (١ : ١) .

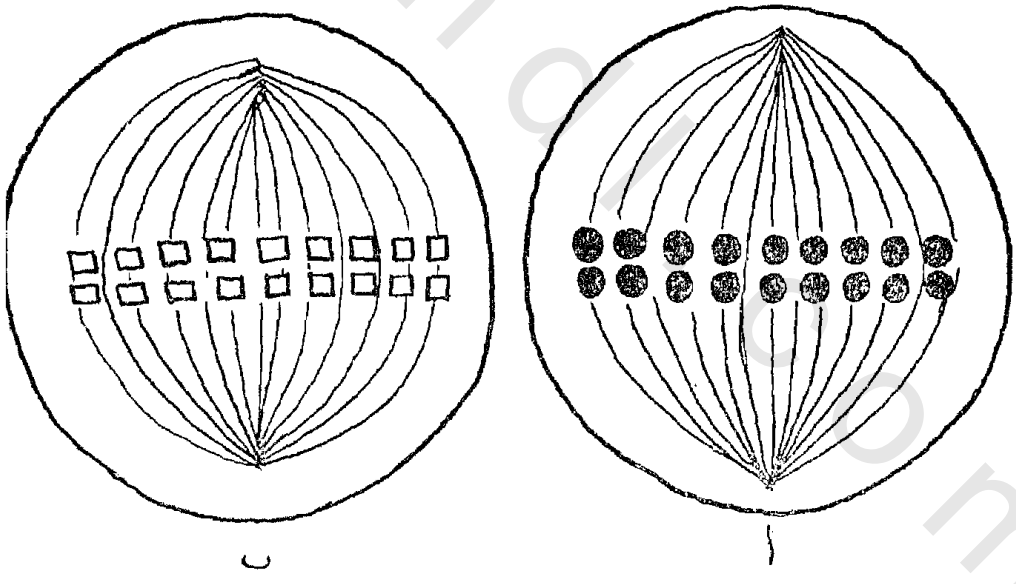
أما فى النباتات الثنائية العادية فهناك نسبتان اثنتان فقط هما — (٣ : ١) ، (١ : ١) .

وغنى عن الذكر أن هذا ينصب على زوج واحد من العوامل المتضادة يكون موجوداً مرتان فقط فى النبات الثنائى وأربع مرات فى الرباعى نتيجة للتضاعف الذاتى .

٨ ـ السلوك السيتولوجى للتضاعف الهجينى فى نبـــات رباعى التضاعف (Allotetraploid)

ينشأ النبات الرباعى ذات التضاعف الهجينى (Allotetraploid) من نبات ثنائى نشأ عن تهجين طبيعى أو صناعى بين صنفين أو نوعين من النباتات يختلفان عن بعضهما البعض من حيث التشابه الكروموزومى ـ ويكون هذا النبات الثنائى عادة عقيما لأسـباب سنذكرها بعد ـ فاذا حصل تضاعف كروموزومى فيه ينتج النبات الرباعى الذى يكون عادة خصباً خصوبة تامة ـ وسنشرح فيما يلى هذه الخطوات بالتتالى فى حالة واقعية :ـ

١ ـ الجنس (Primula) يشمل ضمن مايشمل النوعين (P. Verticillata — P. Floribunda) وكلا منهما ثنائى الكروموزومات فيه (٢ ن = ١٨) ويتمتعان بخصوبة تامة لسلامة المجموعة الكروموزومية فيهما مما يجعل عملية الانقسام الاختزالى منتظمة بتكوين مجاميع كروموزومية ثنائية (bivalent) بانتظام تام وعدد هذه الأزواج تسع فى كل منها (شكل ٥٥) .



(شكل ٥٥)

عمليـات الانقسام الاختزالى المنتظمـة فى كل من النوعين (أ) (Floribunda) و (ب) (Verticillata) وكل منهما يكون تسعة أزواج كروموزومية (bivalents) وترى هنا هذه الأزواج فى كل منهما وقد انتظمت فى المحيط الاستوائى للمغزل وقد رمز لكروموزومات (أ) بدائرة سوداء ولكروموزومات (ب) بمربع أبيض .

٢ ــ عند عمل تهجين بين هذين النوعين نشأ هجين ثنائى سمى (P. Kewensis) نسبة إلى حدائق (Kew) المشهورة فى انجلترا حيث ظهر هناك أول مرة بشكل طبيعى (وأمكن بعد ذلك عمله صناعياً كما نقول هنا) .

٣ ــ كان هذا الهجين الثنائى عقيما عقماً تاماً وعند دراسته سيتولوجياً اتضح الآتى :ــ

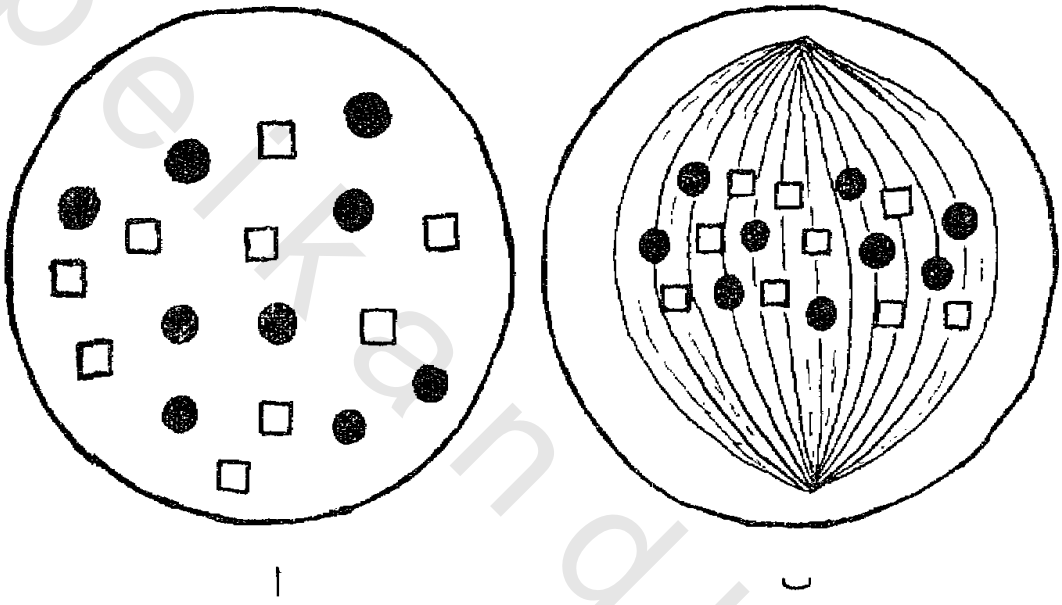
(ا) عدد الكروموزومات فى الخلايا الخضرية فيه ١٨ أى أن (٢ ن = ١٨) مثل أبويه ــ وبديهى أن هذه الـ ١٨ كروموزوما هى عبارة عن ٩ من الأب Floribunda + ٩ من الأب Verticillata حيث أن كلا منهما يساهم بخلية جاميطية أحادية بها ٩ كروموزومات .

(ب) عند دراسة عملية الانقسام الاختزالى وجد أن جميع كروموزوماته الـ ١٨ تبقى منفردة أى غير متحدة أى على شكل (univalents) لا تنتظم على المغزل (شكل ٥٦ ا ، ب) .

(حـ) معنى هذا أن التشابه منعدم تماماً بين كروموزومات الأبوين وبذلك لم يحصل تجاذب بينهما يؤدى إلى الاتحاد العادى بين كل كروموزومين متشابهين .

(د) هذا هو تفسير العقم التـــام فى هذا الهجين الثنـــائى ، إذ أن الكروموزومات المنفردة تسلك سلوكاً غير منتظم أثناء عمليـــة الانقسام الاختزالى بحيث لا تتكون خلايا تناسلية محتوية على المجموعة الكروموزومية اللازمة لجعلها حية مكتملة النشاط ــ والحال هنا مشابه تماماً لحالة العقم فى البغل الذى هو هجين بين الحصان والحمار حيث لا يوجد تجانس أو تشابه بين كروموزوماتهما .

٤ — لاحظ المشرفون على هذه النباتات الثنائية العقيمة فى حدائق (Kew) وجود فرع خصب واحد مثمر على إحدى النباتات — وقد وجد هذا الثمر كامل النمو محتوياً على بذور يدل مظهرها على حيوية تامة ونضج مكتمل .



(شكل ٥٦)

السلوك الكروموزومى فى الهجين الثنائى (Priomula Kewensis)

ا — المجموعة الكروموزومية وهى مكونة من ١٨ كروموزوما منها تسعة من كل أب .

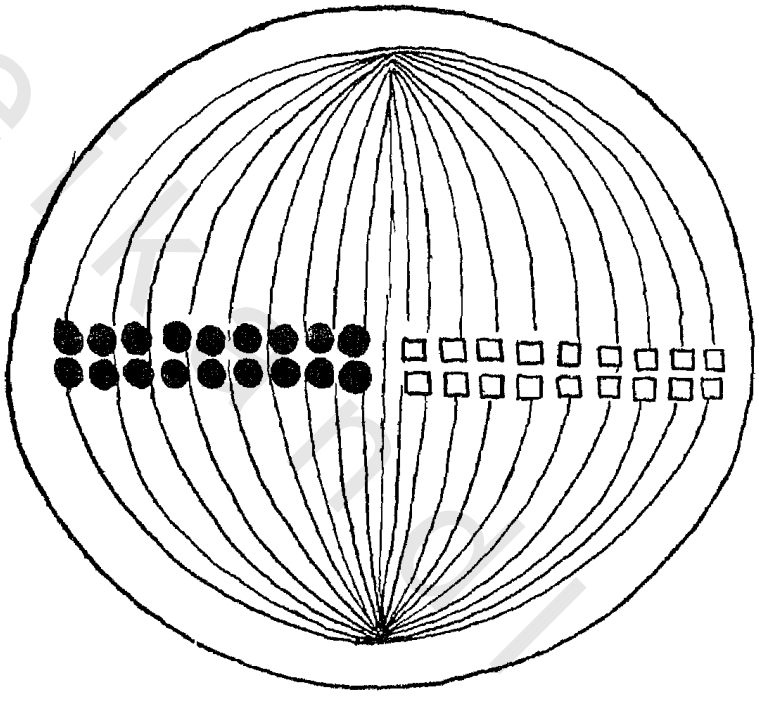
ب — عند الانقسام الاختزالى لا يكون هناك تزاوج بين الكروموزومات المتضادة وبذلك لا تنتظم الكروموزومات المفردة (Univalents) على المحيط الاستوائى .

ولقد أخذت هذه البذور وزرعت فنتج منها نباتات قوية خصبة مثمرة واستمرت على ذلك جيلا بعد آخر بثبات وانتظام تامين — وبعمل الدراسات السيتولوجية اللازمة عليها اتضح الآتى :—

١ — عدد الكروموزومات فى الخلايا الخضرية فيها ٣٦ أى ان (٢ ن

= ٣٦) — ومعنى هذا انها بالنسبة للعدد الأساسى للجنس وهو ٩ عبارة عن نباتات رباعية التضاعف أى (٤ س) أو (tetraploid)

٢ — عند دراسة عملية الانقسام الاختزالى وجد أن هذه الـ ٣٦ كروموزوما تكون ١٨ مجموعة ثنائية (bivalents) بانتظام تام (شكل ٥٧) .



(شكل ٥٧)

الانقسام الاختزالى

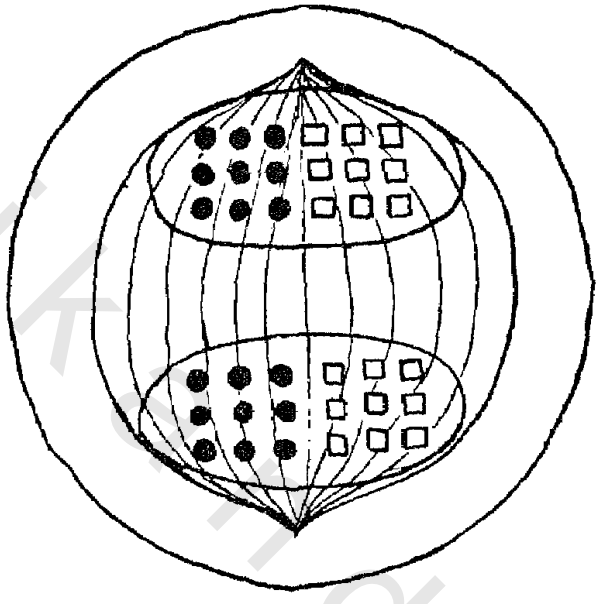
فى الهجين الرباعى (Primula Kewensis)

حيث تتكون ١٨ مجموعة كروموزومية ثنائية (bivalents)

منها ٩ من كروموزومات أحد الآباء و ٩ من كروموزومات الأب الآخر (١)

(١) ان انتظام المجاميع على المحيط الإستوائى لا يلزم أن يكون بهذا الترتيب الفرضى — إذ ليس هناك ما يمنع تبادل ترتيبها بأى شكل كان — انما المهم انها جميعاً تنتظم على المحور وزيادة على ذلك فان أى مجموعة منها هى بين كروموزومين من نفس الأب .

٣ – تنتظم هذه الـ ١٨ مجموعة على المحيط الاستوائى للمغزل انتظاماً تاماً بحيث يتم الانفصال بنفس الانتظام حيث يشاهد كل قطب من أقطاب المغزل وقد اتجه إليه ١٨ كروموزوماً (شكل ٥٨)



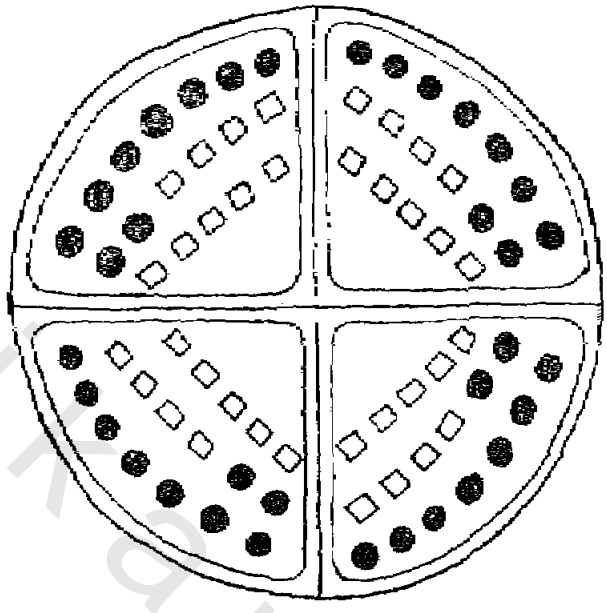
(شكل ٥٨)

انتهاء الانقسام الاختزالى الأول وتكوين دور الخليتين (Dyad)
وبكل منهما ١٨ كروموزوما منها ٩ من كل من الأبوين

وهذه تنقسم انقساماً خضرياً عادياً فتتكون الخلايا الرباعية (tetrads) محتوية كل منها على ١٨ كروموزوماً أى نصف العدد الموجود فى الخلايا الخضرية (شكل ٥٩) .

٤ – هذا السلوك المنتظم يفسر ظاهرة الخصوبة التامة المميزة لهـــذه النباتات الرباعية التضاعف إذ أن جاميطاتها تكون سليمة التكوين تحتوى على المجموعة الكروموزومية اللازمة لحيويتها واكتمال نشاطها فى عمليات الإخصاب وتكوين البذور .

ولقد عكف المختصون على إيجاد التفسيرات اللازمة لهذا التغيير الذى نشأت عنه خصوبة بعد عقم وأدى بحثهم إلى الاستنتاجات الآتية : —



(شكل ٥٩)

الدور النهائى فى الانقسام الاختزالى وتكوين الرباعيات (Tetrads)

وكل خلية من هذه الأربع خلايا عبارة عن حبة لقاح بها ١٨ كروموزوما ٩ من كل من الأبوين

١ — لا بد وأن يكون قد حصل تضاعف كروموزومى خضرى فى الخلية التى نشأ عنها الفرع الأصلى الخصب المثمر — ويستدل على ذلك من أن البذور التى تكونت على هذا الفرع أعطت نباتات وجد عدد الكروموزومات فيها متضاعفاً أى انها كانت نباتات رباعية التضاعف (٤ س) بها ٣٦ كروموزوماً.

٢ — هذه الخلية التى تضاعفت كانت تحتوى قبل التضاعف على ١٨ كروموزوماً منها ٩ من الأب Floribunda ، ٩ من الأب Verticillata كما سبق القول — وحيث أن التضاعف الذى حصل فى تكوين الفرع يشمل جميع الكروموزومات بحيث أن كل كروموزوم منها يتواجد مرتين — فالنتيجة الحتمية لذلك هى أن الـ ٣٦ كروموزوماً الموجودة فى النباتات الرباعية تكون عبارة عن ١٨ كروموزوما Floribunda + ١٨ كروموزوماً Verticillata

٣ — فى النباتات الثنائية التى تحتوى خلاياها على تسعة كروموزومات فقط من كل أب لم يحصل تزاوج بينها لعدم وجود تجانس أو تشابه بين كروموزومات الأبوين — أما هنا فى النباتات الرباعية فنجد أن كل كروموزوم له شبيه من أصله ومن صلبه — ولذلك فانه يتجاذب معه ويتحد معه فى مبدأ نشاط الخلايا للانقسام الاختزالى .

٤ — نتيجة هذا أن الـ ١٨ مجموعة كروموزومية ثنائية (bivalents) التى تتكون هى فى الحقيقة ٩ مجاميع ثنائية تمثل الـ ١٨ كروموزوم من الأب (Florib-unda) + ٩ مجاميع ثنائية تمثل الـ ١٨ كروموزوم من الأب (Verticillata) — أو بمعنى آخر أن الـ ١٨ كروموزوماً من الأب (Floribunda) قد عملت فيما بينها ٩ مجاميع ثنائية وكذلك يكون قد تكونت ٩ مجاميع ثنائية من الـ ١٨ كروموزوماً من الأب الآخر (Verticillata)

فاذا رمزنا للكروموزوم من الأب Floribunda بدائرة سوداء ● — وللكروموزوم من الأب (Verticillata) بمربع أبيض ☐ فان تطورات الأدوار المتتابعة أولا فى كلا النباتين الأصليين ثم الهجين الثنائى ثم الهجين الرباعى مبينة فى (أشكال ٥٥) للأولى (النباتات الأصلية)، (٥٦) للثانية (الهجين الثنائى) ، (٥٧) للثالثة (الهجين الرباعى) — بما فى ذلك الأدوار التى ذكرت فعلا والتى ستتلوها فيما يلى من نقط .

٥ — نرى من هذا أن كلا من المجموعتين من الكروموزومات اللتين تتجهان إلى القطبين المتضادين تتكون من ١٨ كروموزوماً منها ٩ من كل من الأبوين كما هو موضح فى (شكل ٥٨) .

٦ — ثم تنقسم كل من الخليتين الناتجتين انقساماً عادياً كالمتبع لتكون المجاميع الرباعية اللقاحية (Pollen tetrads) وكل حبة لقاح منها تجمع ١٨ كروموزوماً — أى العدد المختزل — وبطبيعة الحال يتم نفس الشىء فى تكوين الخلايا التناسلية الأنثية أى البويضات .

٧ — وبذلك تكون الخلايا التناسلية بنوعيها محتوية على مجموعة كروموزومية كاملة وبذلك يتم التلقيح فالإخصاب وتتكون بذور رباعية الكروموزومات تحتوى على ١٨ + ١٨ = ٣٦ كروموزوماً كالأصل الرباعى تماماً — وبذلك يحافظ هذا النوع الرباعى على تكوينه من جيل لآخر بهذه الطريقة المنتظمة .

٨ — هذا الانتظام فى السلوك السيتولوجى هو النتيجة الحتمية للتزاوج الذاتى (autosyndesis) فى نبات هجينى التضاعف (allopolyploid) وهو الذى يؤدى دائماً إلى تزاوج الكروموزومات ذات الأصل الواحد فقط وبذلك تتكون مجموعات ثنائية فقط أى (bivalents)

وهناك نوع آخر من التزاوج يسمى بالتزاوج الهجينى (allosyndesis) وهو الذى يحصل إذا كان هناك شيئاً من التشابه بين الكروموزومات التى ليست من أصل واحد كأن نتصور تزاوجاً بين كروموزوم من الأب (Floribunda) مع آخر من الأب (Verticillata) — وفى النباتات التى يحصل فيها هذا النوع من التزاوج جنباً إلى جنب مع التزاوج الذاتى فان عملية الانقسام الاختزالى لاتكون كاملة الانتظام مما يؤدى إلى بعض العقم .

٩ — نرى من هذا أن الطريقة المثاليـة لخصوبة التامة هى تلك التى تنشأ عن تزاوج ذاتى فى نبات هجينى التضاعف أى (autosyndesis in an allopolyploid) والسلوك فى هذه الحالة يكون مشابهاً تماماً لسلوك النباتات الثنائية الكروموزومات (Diploids) من حيث تكوين مجاميع ثنائية فقط بانتظام تام أى تكوين (bivalents)

١٠ — ولكى تكون القصة كاملة — يجب أن نشير إلى أنه فى بعض الحالات يحصل التزاوج الهجينى (allosyndesis) فى النبات الثنائى العقيم (P. Kewensis) بين بعض الكروموزومات من كلا الأبوين — وبذلك تتكون نسبة ضئيلة جداً من المجاميع الثنائية فيه bivalents

ويتمثل هذا فى النبات الرباعى الهجينى حيث يشاهد فيه تكوين نسبة ضئيلة جداً من المجاميع الرباعية (quadrivalents) – إلا أن ذلك يحصل بندرة لاتؤثر إطلاقاً على انتظام عملية الانقسام الاختزالى – إذ أن نسبة حصوله صغيرة جداً وفى عدد قليل جداً من الخلايا الأمية – وهذا ما يجعل أثره فى خصوبة النبات يكاد يكون معدوماً – فالنبات الهجينى الرباعى (P. Kewensis (4 x)) نبات خصب مائة فى المائة أو يقرب من ذلك جداً جداً .

٩ – السلوك الوراثى للتضاعف الهجينى :

لا شك فى أن نسب الانعزالات الوراثية تتوقف لدرجة كبيرة على طريقة السلوك السيتولوجى للكروموزومات أثناء عملية الانقسام الاختزالى – وحيث أن النباتات الرباعية ذات التضاعف الهجينى تشابه النباتات الثنائية فى سلوكها السيتولوجى – حتى انها تسمى فعلا بالشبه ثنائية (amphidiploids) – من حيث كونها تكون مجاميع ثنائية فقط أى (bivalents) – فاننا نستنتج أن سلوكها الوراثى هو الآخر يجب أن يشابه سلوك النباتات الثنائية من حيث النسب الوراثية للانعزالات .

وهذا هو الواقع إذ أن كثيراً من الصفات الوراثية تورث بنسب تتمشى تماماً مع قانون مندل الأول فتعطى (٣ : ١) عند التلقيح الذاتى إذا كان النبات خليطاً لزوج واحد من الصفات المتضادة ونسبة (١ : ١) عند تهجينه رجعياً مع النبات المتنحى النقى .

على أن هناك ميزة وراثية كبرى تمتاز بها النباتات الرباعية ذات التضاعف الهجينى عن قريناتها الثنائية – وهذه الميزة نصل إلى كنهها من الإلمام بالنقط الآتية :–

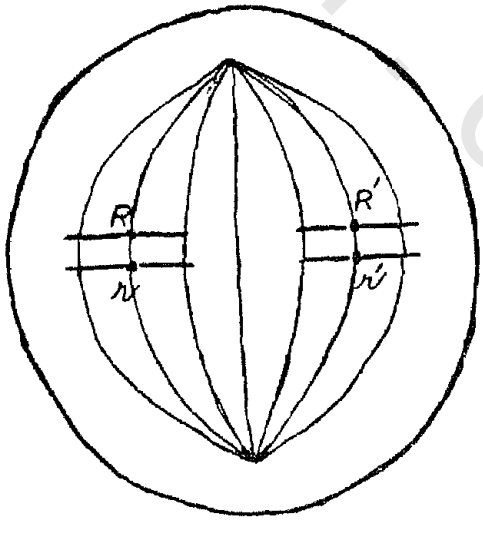
١ – معلوم لنا أن النبات الرباعى الذى نحن بصدده تتكون مجموعته الكروموزومية من مجموعتين من أبوين ثنائيين مختلفين .

٢ – ومعلوم أيضاً أن كلا من هاتين المجموعتين الثنائيتين تكون فيما بينها مجاميع ثنائية (bivalents) أثناء الانقسام الاختزالى .

٣ – فلو فرضنا أن صفة من الصفات الوراثية – ولنفرض انها (R) كانت خليطة فى كل من الأبوين الأصليين – ولنفرض انها (Rr) فى أحدهما ، (R'r') فى الآخر – فتكون النتيجة أن هذه الصفة نفسها تتكرر أربع مرات فى النبات الرباعى الذى يكون تركيبه الوراثى حينئذ (Rr R'r')

٤ – هذا التركيب الوراثى مشابه لحد كبير مع مثيله المسمى (Duplex) فى النباتات الرباعية الذاتية التضاعف – مع فارق كبير هو طبيعة سلوكها أثناء عملية الانقسام الاختزالى .

٥ – فبينما نجد أن الأربعة كروموزومات فى حالة التضاعف الذاتى تتحد جميعها فى مجموعة رباعية واحدة (quadrivalent) ويكون نتيجة ذلك أن نسبة الانعزال تصير (٣٥ R : ١ r) كما ذكرنا – فانها فى حالتنا الراهنة فى التضاعف الهجينى تكون مجموعتين ثنائيتين (2 bivalents) بحيث أن الكروموزوم الذى يحمل (R) يتحد مع زميله الذى يحمل (r) لأنهما من نفس الأب أوالأصل – وفى نفس الوقت يتحد الكروموزوم الذى يحمل (R') مع زميله وشبيهه الذى يحمل (r') لأنهما من الأب الآخر كما هو مبين فى (شكل ٦٠)



(شكل ٦٠)

الدور المتوسط الأول فى الانقسام الاختزالى لنبات رباعى
هجين التضاعف (Allotetraploid) خليط لزوجين من الصفات (Rr R'r')

٦ — وعند الانفصال حينئذ تتكون الجاميطات الآتية بالنسب المبينة أمام كل منها :—

(١ RR : ٢ Rr : ١ rr) — ويحصل هذا فى تكوين الخلايا التناسلية فى كلا الجنسين ومن (جدول ٩) نرى أن نسبة الانعزال تكون (١٥ R : ١ r).

(جدول ٩)

الزيجوتات المتكونة ونسبها فى النبات الرباعى

ذات التضاعف الهجينى (Rr R'r') عند تلقيحه ذاتياً

البويضات	حبوب اللقاح		
	١ RR	٢ Rr	١ rr
١ RR	١ RR RR	٢ RR Rr	١ RR rr
٢ Rr	٢ Rr RR	٤ Rr Rr	٢ Rr rr
١ rr	١ rr RR	٢ rr Rr	١ rr rr

٧ — ان هذه النسبة هى نسبة مشابهة للنسبة التى تنتج عن وجود عوامل مزدوجة (Duplicate) فى النباتات الثنائية الكروموزومات — أى انها نسبة ثنائية (diploid ratio) — وذلك لأن العامل (R) ومضاده (r) مكرران مرتان أى مزدوجان .

٨ — كثيراً ما تكون نسب الانعزال فى هذه النباتات الرباعية ذات التضاعف الهجينى (٣ : ١) لعدد كبير من الصفات الوراثية — ويكون هذا بطبيعة الحال ناشئاً عن أن أباً واحداً فقط من آبائه كان خليطاً لهذه الصفة .

٩ — هناك نباتات سداسية التضاعف الهجينى (Allohexaploids) مثل القمح الهندى وهـذه تجمع المجموعات الكروموزومية لثـلاثة آباء ثنائية الكروموزومات — فلو فرضنا انها جميعاً كانت خليطة لنفس الصفة بأن كان الأول (Rr) والثانى (R'r') والثالث (R"r") — فان التركيب الوراثى للهجين السداسى يكون (Rr R'r' R"r") — وهذا بالتلقيح الذاتى يعطينا نفس النسبة لثلاث أزواج من العوامل المتضادة — أى (R ٦٣ : r ١) وذلك لأن هذه الستة كروموزومات تتشكل فى ثلاثة مجاميع ثنائية (3 bivalents) فى الانقسام الاختزالى .

١٠ — من ذلك نرى الميزة الكبرى التى سبق الإشارة إليها للنباتات ذات التضاعف الهجينى بمقارنتها بمثيلاتها ثنائية الكروموزومات .

فانه مما يميز الصنف أن تكون النسب التى تظهر فيها الصفات الوراثية المتنحية المميتة (lethals) — أو الصفات الغير مرغوبة عموماً — أن تكون نسب ظهورها بسيطة جداً بالنسبة للمجموعة كلها — فمثل هذه الصفات تظهر فى النبات الثنائى بنسبة (١ : ٣) أى $\frac{1}{4}$ المجموع — أما فى الرباعى ذات التضاعف الهجينى فانها تتضاءل إلى (١ : ١٥) أى $\frac{1}{16}$ من المجموع — ثم انها فى النبات السداسى ذات التضاعف الهجينى تتضاءل أكثر وأكثر لتصل إلى (١ : ٦٣) أى $\frac{1}{64}$ من المجموع وهكذا .

١١ — من كل ذلك نستخلص الأهمية الاقتصادية للمحاصيل الزراعية الهامة مثل القطن والقمح وغيرهما — التى تتبع أنواع النباتات ذات التضاعف الهجينى من حيث سلوكها السيتولوجى الذى يكون منتظماً انتظاماً تاماً لتشابهها مع النباتات الثنائية — بالإضافة إلى الميزة الكبرى السابق الإشارة إليها — وعلاوة على ذلك فانها تكون أقوى فى النمو وأوفر فى المحصول وبطرق خاصة من طرق التربية تكون أقدر على مقاومة الأمراض والتقلبات البيئية عن النباتات الثنائية .