

الفصل التاسع

التربية الداخلية وقوة الهجين

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

التربية الداخلية

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

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

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

الهدف من التربية الداخلية

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

- ١- الحصول على سلالات صادقة التربية True Breeding أصيلة وراثياً (كما سيأتى بيانه فيما بعد) لايتغير تركيبها الوراثى عند إكثارها ، وتعطى عند تلقيحها - معاً - هجناً ، لايتغير تركيبها الوراثى بتكرار إجراء نفس التهجين .
- ٢- يستفاد من السلالات الناتجة من التربية الداخلية فى خفض نسبة الايليلات الضارة غير المرغوب فيها عند استعمالها كآباء للأصناف التركيبية ، أو الأصناف الخضرية التكاثر .
- ٣- تزيد التربية الداخلية من الاختلافات الوراثية بين أفراد العشيرة (بين السلالات المتكونة) ، ويفيد ذلك فى زيادة كفاءة عملية الانتخاب ، والتحسين الوراثى المتوقع فى برامج التربية .
- ٤- يمكن الاستفادة من التربية الداخلية فى إنتاج أصناف جديدة من المحاصيل الخضرية التكاثر ، لايتغير خصائصها عند إكثارها بالبذرة ؛ مثل صنف الخرشوف Talpiot الذى يكثر - تجارياً - بالبذرة ، والذى نشأ من أحد الأصناف الإيطالية ، الذى أخضع للتربية الداخلية لخمسة أجيال ، وعزلت منه سلالة قوية النمو ، كانت هى أساس الصنف الجديد (Basnitzki & Zohary ١٩٨٧) .

تأثير التربية الداخلية فى الشكل الظاهري

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

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

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

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

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

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

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

تأثير التربية الداخلية فى التركيب الوراثى

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

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

فرد خليط في زوج واحد من الجينات ، وليكن Aa . ويمثل هذا الفرد الجيل S₀ الذي لم تخضع أبائوه للتلقيح الذاتي selfing بعد . فإذا أجرى التلقيح الذاتي لهذا الفرد .. فإن نسله يمثل الجيل S₁ ، وهو أول جيل ينتج من التلقيح الذاتي ، الذي نجد فيه أن نصف الأفراد تكون خليطة Aa ، بينما تكون ربع الأفراد أصيلة سائدة AA ، وربعها الآخر أصيلة متنحية aa . وباستمرار التلقيح الذاتي لنباتات الجيل S₁ وأجيال التلقيح الذاتي التالية (S₂ ، و S₃ ، و S₄) ... إلخ .. نلاحظ استمرار نقص نسبة الخلط (عدم التماثل) الوراثي heterozygosity بمقدار النصف ، بعد كل جيل من أجيال التلقيح الذاتي ؛ ويصاحب ذلك زيادة مستمرة في نسبة الأصالة (التماثل) الوراثي homozygosity جيلا بعد جيل (شكلا ٩ - ١ ، و ٩ - ٢) .

ونلاحظ أن نسبة التراكيب الوراثية aa : Aa : AA كانت ١ : ٢ : ١ ، و ٢ : ٣ : ٢ ، و ٣ : ٤ : ٣ ، و ٤ : ٦ : ٤ ، و ٦ : ١٠ : ٦ في الأجيال الأولى ، والثاني ، والثالث ، والرابع على التوالي ؛ وعليه .. فإنه يمكن الحصول على نسب التراكيب الوراثية الثلاثة المتحصل عليها لأي جيل من أجيال التلقيح الذاتي من المعادلة التالية :

$$aa : Aa : AA = (1 - f_2) : (f_2) : (1 - f_2)$$

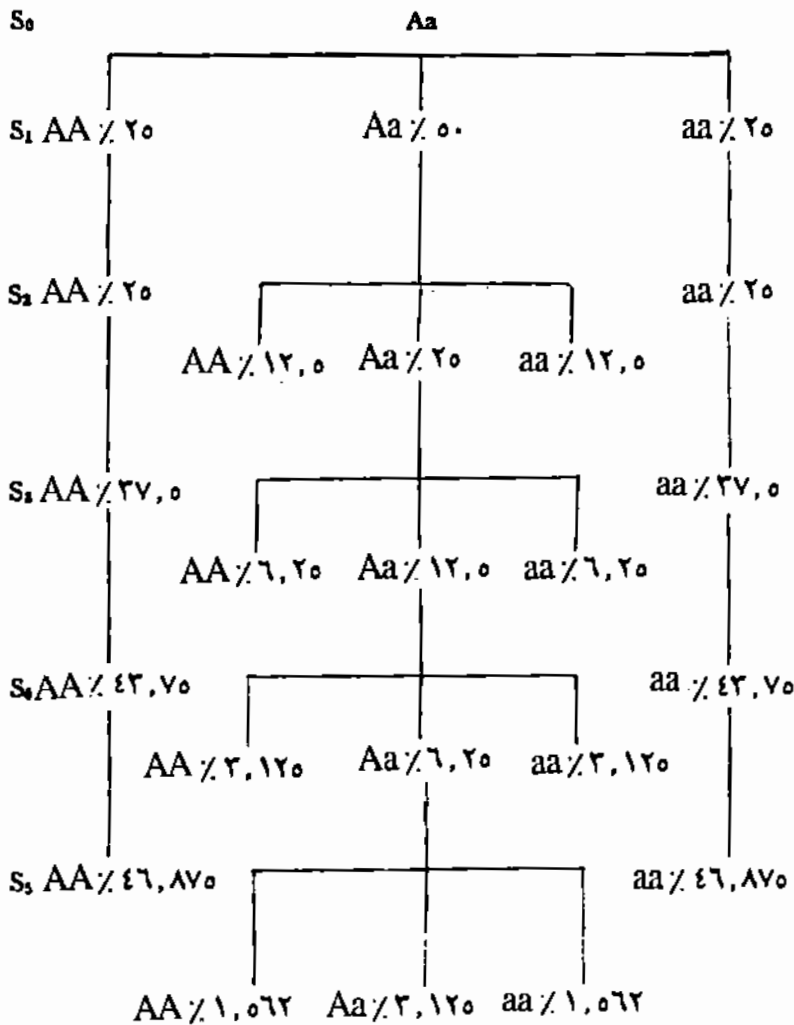
حيث تمثل م عدد أجيال التلقيح الذاتي .

كما يمكن - أيضاً - التوصل إلى المعادلتين التاليتين :

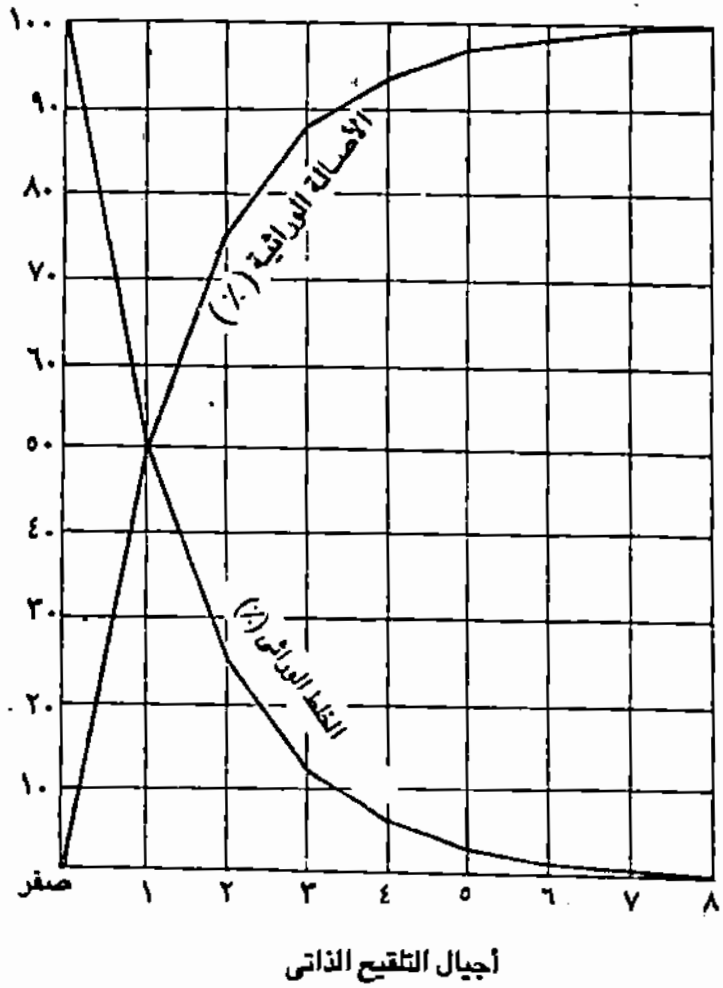
$$\text{نسبة الأفراد الأصيلة} = \frac{1 - f_2}{f_2}$$

$$\text{نسبة الأفراد الخليطة} = \frac{1}{f_2}$$

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



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



شكل (٩ - ٢) : التغير في نسبتي الاصلية (التماثل) الوراثية ، و الخلط (عدم التماثل) الوراثي مع التلقيح الذاتي (عن Chaudhari ١٩٧١) .

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

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

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

$$\text{نسبة الأفراد الأصلية وراثياً} = 100 \times \left(\frac{1-2^{-n}}{2^n} \right)$$

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

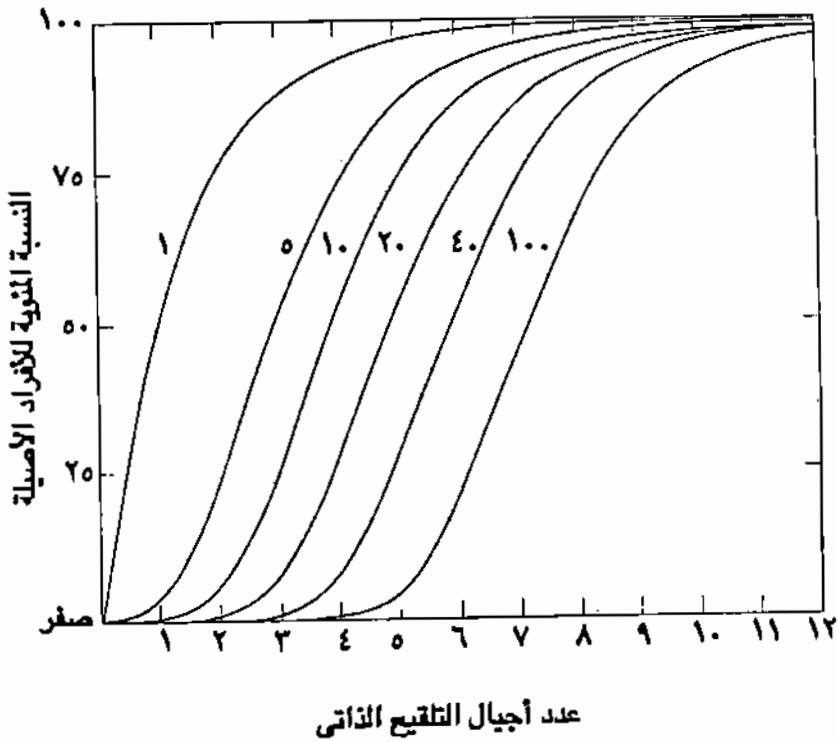
هذا .. ويعاب على هذه المعادلة أنها لاتصلح للتطبيق إلا على أزواج الجينات المستقلة فى توزيعها ؛ إذ إن نسبة الأفراد الأصلية تتغير عند وجود ارتباط بين الجينات المنعزلة .

ويتضح من جدول (٩ - ١) -لدى تطبيق المعادلة المستنبطة منه- أنه كلما زاد عدد العوامل الوراثية المنعزلة (ن) تأخر الوصول إلى حالة الأصالة الوراثية . ويبين شكل (٩-٢) سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية عند وجود ١ ، ٥ ، ١٠ ، ٢٠ ، و ٤٠ ، و ١٠٠ زوج من العوامل الوراثية المنعزلة .

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

جدول (١-٩) : تأثير التلقيح الذاتي لعدد (م) من الأجيال على النسبة المئوية للأفراد الأصلية عند انزوال (ن) من العوامل الوراثية المتنوعة .

نسبة الأفراد الأصلية عند انزوال (ن) من العوامل الوراثية				
(ن)	٤	٣	٢	١
أجيال التلقيح الذاتي (س)				
$100 \times \left(\frac{1}{2}\right)^2$	٦٢,٥٠	١٢,٥٠	٢٥	٥٠
$F_2 = S_1$				
$100 \times \left(\frac{1}{4}\right)^2$	٣١,٦٤	٤٢,١٩	٦٢,٥٠	٧٥
$F_3 = S_2$				
$100 \times \left(\frac{1}{8}\right)^2$	٥٨,٦٢	٦٦,٩٩	٧٦,٥٦	٨٧,٥
$F_4 = S_3$				
$100 \times \left(\frac{1}{16}\right)^2$	٧٧,٢٥	٤٢,٤٠	٨٧,٨٩	٩٣,٧٥
$F_5 = S_4$				
$100 \times \left(\frac{1-f_y^2}{f_y^2}\right) 100 \times \left(\frac{1-f_y^2}{f_y^2}\right) 100 \times \left(\frac{1-f_y^2}{f_y^2}\right) 100 \times \left(\frac{1-f_y^2}{f_y^2}\right)$				(م)



شكل (٩ - ٢) سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية homozygosity عند وجود ١، ٥، ١٠، ٢٠، ٤٠، و ١٠٠ زوج من العوامل الوراثية المنعزلة (عن Allard ١٩٦٠).

$[1 + (1 - 1/2)^n]$ ؛ فإذا فُرضَ وكان عدد أزواج العوامل الوراثية المنعزلة = ٣، واستمر التلقيح الذاتي لخمسة أجيال - أى حتى الجيل السادس ($F_6 = S_5$) فإن المعادلة تصبح كما يلي:

$$= \frac{1}{3} [(1 - \frac{1}{2})^2 + 1] \\ = \frac{1}{3} (3 + 1) = \\ = \frac{1}{3} (3 + 1) + \frac{1}{3} (3 + 1) + \frac{1}{3} (3 + 1) + \frac{1}{3} (3 + 1) + \frac{1}{3} (3 + 1) =$$

ويعنى ذلك أن الجيل السادس يتكون مما يلي:

$$(\frac{1}{3}) = \text{فرد واحد خليط فى الأزواج الثلاثة من الجينات.}$$

٣ (١) $^2(٣١) = ٩٣$ فرداً خليطاً في زوجين من الجينات ، وأصيل في الثالث .
 ٣ (١) $^2(٣١) = ٢٨٨٣$ فرداً خليطاً في زوج واحد من الجينات ، وأصيل في الزوجين الآخرين
 ٣ (٣١) $= ٢٩٦٩١$ فرداً أصيلاً في الأزواج الثلاثة من الجينات .

هذا .. ولاتتفق النسب المحسوبة بالمعادلة مع النسب المشاهدة ، إلا إذا تساوت التراكيب الوراثية في القدرة على التكاثر ، وهو الأمر الذي لا يحدث - عادة - نظراً لأن التراكيب الوراثية الخليطة تكون أقوى نمواً ؛ مما يؤدي إلى إبطاء الوصول إلى التجانس الوراثي .

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

١٠ . تأثير الارتباط في سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية .

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

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

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

الوراثية المرغوب فيها فى السلالات التى ينتخبها المربي .

تأثير درجة التربية الداخلية على سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية

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

قوة الهجين

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