

تضاعف الجينوم وعلاقته بتربية النبات والتكيف

أيوب عبيد الفلاحي
قسم المحاصيل الحقلية
كلية الزراعة/جامعة الانبار

مدحت مجيد الساهوكي
قسم المحاصيل الحقلية
كلية الزراعة/جامعة بغداد

المستخلص

يعد تضاعف احد أهم مصادر التغيرات الوراثي التي يمكن أن تؤدي إلى تكيف الأنواع النباتية للبيئات الجديدة. كانت ولا زالت مضاعفة الجينوم قوة فاعلة في تطور الأنواع النباتية، وقد أسهمت الدراسات التي أجريت مؤخراً في توسيع مداركنا لعدد وتوقيت أحداث التضاعف وتأثير هذه الأحداث على تركيب الجينوم، وثبت أن العديد من المتضاعفات قد خضعت لتبدلات جينومية سريعة وشاملة لمرّة واحدة أو أكثر. عادة ما يرافق تشكل التضاعف إعادة تنظيم للجينوم وزيادة في تباعد الأليلات وفقدان عدد من الجينات المتضاعفة وسكون عدد آخر، أو يقع بعضها تحت الأداء الثانوي للجينات. فضلاً عن عدد من الظواهر الجزيئية الموروثة غير تلك المتعلقة بتغير التتابع في تسلسل قواعد DNA والتي بمقدورها تغيير نمط التعبير الجيني. تساهم جميع هذه الظواهر من خلال تقديمها للطرز المظهرية الجديدة في زيادة فرص الانتخاب للأنواع النباتية التي بمقدورها تحمل ظروف الشد البيئي، كذلك فإن تعدد المظاهر الجينية في المتضاعفات يعطيها أهمية أكبر في التكيف بالمقارنة مع مثيلاتها الثنائية. إن لتضاعف نيفاً وأساساً من تشبيكات منها تباين سائق التهجيس بين الأنواع المختلفة واستنباط الأصول العقيمة وربما يكون أهم هذه التطبيقات هو إنتاج DH ذات الاستخدامات الواسعة في تربية وتحسين النبات.

The Iraqi Journal of Agricultural Sciences 39 (6) : 49-71 (2008)

EISahookei & Al Falahi

POLYPLOIDY AND ITS RELATIONSHIP WITH PLANT BREEDING AND ADAPTATION

M. M. ElSahookei
Dept. of Field Crop Science
College of Agr. /Univ. of Baghdad

A. O. Al Falahi
Dept. of Field Crop Science
College of Agr. /Univ. of Alanbar

ABSTRACT

Polyploidy is one of the major sources of genetic variability that can lead to adaptation in new habitats. Genome doubling (polyploidy) has been and continues to be a pervasive force in plant evolution. Recent studies have refined our inferences of the number and timing of polyploidy events and the impact of these events on genome structure. It has been proved that many polyploids experience extensive and rapid genomic alterations for one time or more. Polyploid formation is often accompanied with genome buffering, increased allelic diversity and heterozygosity, losing and silencing of duplicated genes also some genes will undergo subfunctionalization. In addition to number of epigenetic molecular phenomena that do not involve change in DNA sequence which is capable of altering gene expression. All these aspects by providing novel phenotypic variation participate in increasing selection chances of plant species that can tolerate environmental stresses. However, polymorphism is so important too, along with ploidy. Polymorphism has probably higher probability to occur in ploidy species rather than in diploids, and that gives wider adaptation to the polyploids. Polyploidy has a wide spectrum of applications, such as; overcoming barriers to hybridization, production of sterile varieties and DH production, which considered the most important one and has been widely used in plant breeding and improvement.

المقدمة

نتيجة لتزايد السكان. لذا فقد هدفت الدراسة إلى تسليط الضوء على جانب مهم في تأريخ تطور الأنواع النباتية ألا وهو التضاعف، ولكونه قد ساهم بشكل كبير في إيصال الأنواع النباتية إلى ما هي عليه في عصرنا الحالي فقد حاولنا التعرف على إمكانية الاستفادة من الزيادة في حجم المجموعة الكروموسومية الناجمة عن التضاعف وانعكاساتها في زيادة التغيرات الوراثية وأهمية ذلك في إنتاج أنواع نباتية قادرة على التكيف مع مختلف الظروف البيئية كالتحمل للأرتفاع في درجات الحرارة والجفاف والتلح، وهي طبقاً إلى المعطيات الحالية تمثل أهم سمات العقود القادمة.

ماهية التضاعف وكيفية حدوثه:

التضاعف: هو الكائن الذي يحتوي على غير العادة أكثر من مجموعتين كروموسوميتين، وهذا الأمر نادر الحدوث في الحيوانات [بالرغم من أنه قد اكتشف مؤخراً في الأرجنتين جردان ذات مادة وراثية متضاعفة]. أما في النباتات فإن حدوث التضاعف يعد أمراً اعتيادياً بل ويلعب دوراً مهماً في تطور وتكيف النبات، كما يمكن أن يكون له دور قيم في برامج تربية وتحسين النبات. يشير مصطلح "التضاعف" إلى عدد مجاميع الكروموسومات والتي يرمز لها بالحرف "x" إذ يشار إلى الفرد الذي يمتلك مجموعتين كروموسوميتين بأنه ثنائي المجموعة الكروموسومية "2x" والذي يمتلك ثلاث مجاميع كروموسومية بأنه ثلاثي المجموعة الكروموسومية "3x" وهكذا، رباعي المجموعة الكروموسومية "4x" وخماسي المجموعة الكروموسومية "5x".... الخ. أما المجموعة الكروموسومية للمشيح الذكري أو الأنثوي فيشار لها "n" بعد مرورها بمرحلة الانقسام الاختزالي، في حين يشار إلى الأنسجة أو الخلايا الجذعية التي لم يحصل فيها اختزال للمجموعة الكروموسومية "2n".

يحدث التضاعف بطرائق مختلفة، فقد يحدث نتيجة طفرة في الخلايا الجسمية الناتجة عن إعاقة حدوث الانقسام الاعتيادي مما سيؤدي إلى مضاعفة عدد الكروموسومات في الخلايا وبالتالي إنتاج أفرع ذات مجموعة كروموسومية متضاعفة. كما يمكن أن يحدث التضاعف نتيجة لاتحاد الأمشاج التي لم يسبق لها أن مرت بانقسام اختزالي لذلك فإنها لازالت تحتفظ

تعد المقدرة على إدامة النوع إحدى أهم سمات الكائنات الحية، ولكي تحافظ النباتات على أنواعها فأنها تسلك طرائق تطورية وانتخابية مختلفة استجابة للضغوط البيئية. شخص التضاعف على أنه قوة فاعلة في عملية التطور في النباتات الزهرية وقد تم في العقود الأخيرة إجراء مسح شامل لتبعات التضاعف على تطور ألجين والجينوم والتعبير الجيني في النباتات. زاد الاهتمام في النظام الحيوي لتعديدات التضاعف إلى إجراء العديد من البحوث لوصف المدييات الجغرافية للأنواع المتعددة التضاعف وأسلافها ثنائية المجموعة الكروموسومية [23,84]. ركز هذا العمل الاهتمام على أنواع التضاعف الموجودة "Autopolyploidy" و "Allopolyploidy" والارتباطات البيئية والوظيفية والمورفولوجية لمثل هذا التضاعف، ومنذ بداية الثمانينات انتقل الاهتمام إلى دراسة حيائية المتضاعفات وعلى مسالك التشكل فيها [64, 80, 81, 91] ونتائج تأسيس وانفصال التكاثر [34, 35, 51, 61]

اهتم عدد من الباحثين باكتشاف هذه القضايا باستخدام أنواع نباتية في مستوى التضاعف. حيث إن المتضاعفات قد نشأت من مجاميع ثنائية المجموعة الكروموسومية (Autopolyploidy) [11,32,34,37]، وللغرابية فلم يتم معرفة إلا القليل عن المدى الذي يمكن للمتضاعفات أن تساهم فيه في التكيف على امتداد التدرج البيئي وتطور المجتمعات التي تحدث فيها. إن السؤال الابتدائي الذي يطرح نفسه هو: ما هو دور البحوث المطبقة في مجال التضاعف في توضيح رؤية الباحثين لعملية التكيف على طول التدرج البيئي؟ وما هو دور الوراثة الجزيئية في فهم هذا الدور؟.

استناداً إلى الحقيقة التي مفادها أن العالم مقبل على تغيرات مناخية كبيرة، وإن أغلب هذه التغيرات تشكل تهديداً جدياً لبقاء الإنسان سواء بتأثيرها المباشر عليه أو بتأثيرها على الكائنات الحية الأخرى والتي من ضمنها النباتات التي هي الدعامة الأساسية في نظامه الغذائي. لقد أصبح لزاماً علينا البحث عن آليات جديدة لإنتاج أنواع نباتية قادرة على مجازاة التغيرات البيئية والحفاظ على مستوى عال من الإنتاجية في مثل تلك البيئات لسد الطلب المتزايد على الغذاء

تظهر الأنواع النباتية الجديدة نتيجة الانعزالات وهذا الظهور قد يحدث بشكل فجائي، وهذا على النقيض تماماً من عملية التطور التدريجي. إن الآلية المعتادة لظهور النوع الجديد هي من خلال حدوث التضاعف الطبيعي، إذ حالما يظهر فرد رباعي المجموعة الكروموسومية في مجتمع ما يمكن تزاوجه مع فرد آخر رباعي المجموعة الكروموسومية، وبشكل عام تنعزل الأفراد الرباعية تكاثرياً عن أنواع آبائها "الثانوية" أما إذا حدث تزاوج بين فرد من الأنواع الرباعية المجموعة الكروموسومية مع فرد من نوع أبائه "الثانوية" فإن الناتج سيكون فرداً ثلاثي المجموعة الكروموسومية وهو عقيم عادة، وهذه الظاهرة تضع حدوداً فاصلة في عملية التكاثر بين نوع الأفراد الجديدة "التضاعفة" وبين نوع آبائها. تشير تقديرات متباينة أن ما نسبته 30% إلى 70% من النباتات الزهرية هي من أصل متضاعف [28، 29، 63]، فعلى سبيل المثال يعتقد أن بعض أجناس ثنائية التوريث مثل (*Malus* و *Py* و *Photinia* و *Chaenomeles*)... وغيره قد انحدرت من أصل متضاعف (*Allopolyploidy*) إذ إن نصوص مجموعة منها الكروموسومية الكاملة هي ($n=17$) في حين أن هناك نباتات من نفس المجموعة لها $n=8$ أو $n=9$ [70]. وجد بشكل عام أن هناك أنواعاً مختلفة لها مستويات مختلفة من التضاعف وتمثل سلسلة من المتضاعفات، ففي الجنس (*Chrysanthemum*) هناك أنواع مختلفة لها أعداد كروموسومات تبلغ $2n=18$ و 36 و 54 و 72 و 90 و 198 وجميعها تمثل مضاعفات العدد الكروموسومي 9 [42]. هناك العديد من العوامل التي يمكن أن تمنح المتضاعفات فوائد تكيفية وتطورية ولعل أهم هذه الفوائد هي كون المتضاعف متباين التركيب الوراثي مقارنة بالتركيب الثنائي الذي انحدر منه، إذ يمكن أن يمتلك المتضاعف أربعة جينات مختلفة لموقع واحد على الكروموسوم وهذا التباين الوراثي يشكل مفتاحاً للنمو والأداء والمقدرة على التكيف. كما إن امتلاك أفراد (*Allopolyploids*) لدرجة أكبر من التغاير الوراثي "عدم التماثل الوراثي" يمكن أن يساهم بشكل كبير في التهجن وقوة الهجين. فضلاً عن إن هذا التغاير يفترض أن يكون ثابتاً على أساس إن الأزواج سيحدث بين فردي

بالمجموعة الكروموسومية كاملة $2n$ واندماجها ينتج فرد متضاعف المجموعة الكروموسومية. إذا تم الحصول على أنواع رباعية المجموعة الكروموسومية $4x$ من التضاعف الذاتي في الجسم الخضري أو من اتحاد أمشاج ثنائية المجموعة الكروموسومية ولم تختزل مجاميعها الكروموسومية لنفس النوع فإن الفرد الناتج سيحتوي على أربع نسخ ($4x$) متشابهة للكروموسوم الواحد، كما هو الحال في حنطة (*T.durum*)، في حين تكون ($6x$) في حنطة الخبز (*T.aestivum*) وكلاهما ($x=7$)، وبالرغم من اختلاف أصل التضاعف في كلتا الحالتين إلا إن الأفراد المتضاعفة سوف تسلك سلوكاً متماثلاً في التكاثر وعادة تدعى (*Autotetraploids*). إن الفرد الناتج من التضاعف الذاتي (*Autopolyploidy*) إما يكون خصباً أو يكون عقيماً. إن من المعروف أن الانقسام الاختزالي في الأنواع الثنائية المجموعة الكروموسومية يتضمن ازدواج الكروموسومات المتماثلة التي تنعزل في النهاية لتكون مشيجين يحتوي كل منهما على مجموعة كروموسومية واحدة. أما في حالات تضاعف الذاتي فقد تبرز ظاهرة عدم الخصب نتيجة لوجود أكثر من كروموسومين متماثلين، إذ إن وجود عدة كروموسومات متماثلة يتسبب في حدوث إما ازدواج غير صحيح أو كروموسومات غير مزدوجة أو أمشاج ذات أعداد كروموسومات غير متوازنة تضاعف غير حقيقي. أما الفرد الناتج من اتحاد الأمشاج ذات المجموعة الكروموسومية غير المختزلة في التكاثر الجنسي بين الأنواع المختلفة فيسمى (*Allopolyploidy*). تمتلك هذه الأفراد أربع نسخ أيضاً من كل كروموسوم، ولكن اثنين منها التي تعود لأحد الأبوين تختزل عن الزوج الآخر الذي مصدره الأب الآخر غير متماثلة. لذلك فإن الأزواج في الانقسام الاختزالي لا يحدث بين كروموسومات النوعين وإنما يحدث بين كروموسومات النوع نفسه إذ يزدوج كل كروموسوم مع شريكه تماثل له وبهذا يستمر الانقسام الاختزالي وينتج عنه خلية تكاثرية خصبية ولذلك تكون أفراد (*Allopolyploidy*) خصبة عموماً.

دور التضاعف في تطور نباتات

ينتجها كلا الأبوين فضلاً عن الإنزيمات الهجينية (Hybrid Enzymes). إن هذا التعدد الإنزيمي يمكن أن يزود المتضاعفات بمرونة كيميائية أكبر وهذا يزيد من مدى البيئي الذي يمكن للمتضاعفات أن تنمو فيه [69].

التضاعف وتحسين النبات

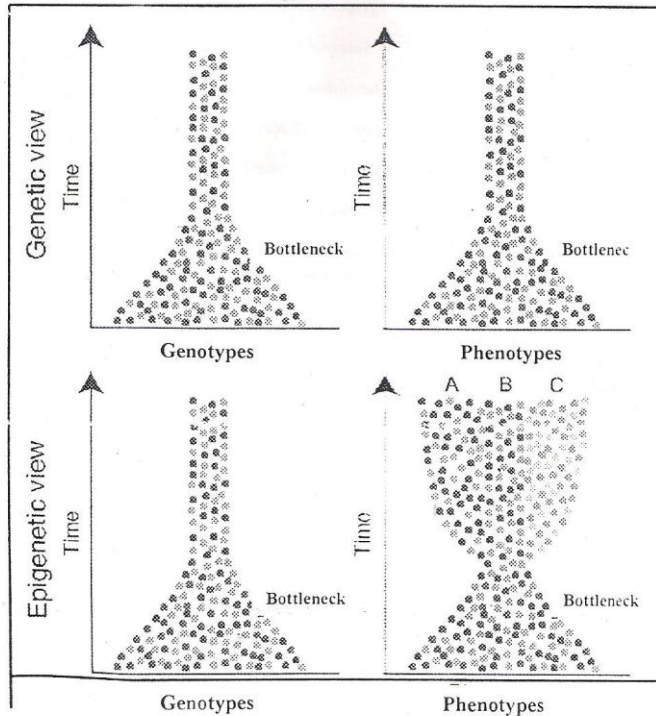
نظراً لأهمية التضاعف الأساسية في تطور النبات، فقد بدأ التفكير بتحفيز التضاعف عندما اكتشفت مثبطات الانقسام لاخترالي لأول مرة خلال الثلاثينات من القرن المنصرم. بالرغم من حقيقة كون المتضاعفات قد ساهمت في تطور العديد من المحاصيل الرئيسية، إلا أن هذه النباتات غالباً ما تكون أدنى في مستواها من أسلافها الثنائية. إن التضاعف في الخلايا الجسمية لا يساهم في إنتاج أي مادة وراثية جديدة ولكنه ينتج نسخاً إضافية من الكروموسومات الموجودة أصلاً، كما يجب أن يستمر تكرار هذا التضاعف عند كل نسام للخلية. تعد الزيادة في حجم الخلية من أهم المظاهر المصاحبة لحدوث التضاعف وهذا قد يؤدي إلى حدوث عدم توازن تشريحي، فضلاً عن أضرار أخرى منها هشاشة خشب والثمار ذات المحتوى المائي العالي [72]. يمكن أن تسبب المستويات العالية من التضاعف (الثمانية. مثلاً) حالات إعاقة وتشوه ناجمة عن شدة الفصل الوراثي وعدم الاستقرار في الأنسجة، وبالرغم من كل ما ذكر عن معوقات تضاعف في الخلايا الجسمية إلا أنه يصبح ذا قيمة كبيرة إن ما وجه بالشكل الصحيح ضمن برامج تدريبية لحرص تحسين درجة التغيرات الوراثي والانتخاب للصفات المرغوبة. استناداً إلى المعرفة المستقاة من النظام الطبيعي والتطور الذي طرأ على النباتات، يبدو أنه بالإمكان إحراز تقدم كبير من خلال العمل باتجاه تحسين التغيرات الوراثي ومن ضمنها تطوير (Allopolyploids). إن للتضاعف مدى واسعاً من التأثيرات على النباتات ولكن التأثيرات الخاصة ستتغير بشكل جذري تبعاً لأنواع نفسها ولدرجة التغيرات الوراثي فيها ومستوى التضاعف والآلية المتعلقة بالسكون الجيني وتداخل الجيني وتأثير الجرعة الجينية وتنظيم التعبير عن الصفات.

الزيادة في حجم المجموعة الكروموسومية ونتائجها

كل زوج كروموسومي والذي يكون مصدره أحد الأبناء وبهذا سنضمن إن المجاميع الكروموسومية لكلا الأبوين سوف تستمر في الأجيال اللاحقة. أما بخصوص إضافة نسخ متعددة من الجينات المتماثلة وهذا ما يحصل في حالة التضاعف الذاتي (Autopolyploidy) فإنه لا يضيف الكثير إلى عملية تحسين التغيرات الوراثي، بل إنه في الحقيقة سيزيد من الفجوة على حساب تقليل القوة والخصوبة. فظالما إن جميع المتضاعفات لها كمية معينة من الفصل الوراثي، فإن النسخ الإضافية من الجينات يمكن أن يحصل لها تغيير قد يؤدي إلى ظهور صفات جديدة بدون التأثير في الوظائف الأساسية. تميل المجتمعات المتضاعفة عادة إلى إعادة ترتيب شاملة لمجاميعها الكروموسومية ومن ضمنها المناطق المستحدثة من DNA [83,4]. يمكن أن تمر المتضاعفات القديمة في نهاية المطاف بنفس التغيرات إلى المدى الذي تصبح فيه ثنائية التضاعف من جديد، حيث تستعيد نسب الجين الفردية. تميل المتضاعفات لأن تكون خصبة ذاتياً بدرجة أكبر أو عذرية التكاثر" أي تنتج أجنة من نسيج الأم مباشرة دون المرور بالتجهين الجنسي" وظالما إن التضاعف يحدث بتكرار واطى عموماً، فإن مستويات أعلى من الخصوبة الذاتية والتكاثر العذري ستعمل على تعويض الأضرار القليلة للتضاعف [9]. كما إنها ستوفر فوائد إضافية في المناطق التي تعطي فيها برامج التربية تنازلات لحساب الشد البيئي، وسنكون التربيبة انداخنية أقل ضرراً بالنسبة لأفراد (Allopolyploids) بسبب شدة التغيرات الوراثي فيها. إن السؤال الذي يبرز بشكل متكرر هو: هل إن المتضاعف له القابلية الوراثية لتحمل الشد البيئي؟ ومثال ذلك وجود عدد غير متكافئ من المتضاعفات في المناطق الجافة والباردة، في حين يرى البعض إن هذا الارتباط مزيغ [72]، أو أنه يكون ناتج عن الخلط بين الأنواع وتكون (Allopolyploids) خلال العصر الجليدي [85]. على أية حال فإن المتضاعفات يمكن أن تمتلك بعض الصفات التي تؤهلها للتكيف في بيئات لا تستطيع إسلافها التكيف فيها [80]، وما دامت (Allopolyploids) تمثل الاندماج بين مجموعتين كروموسوميتين مختلفتين فإن هذه المتضاعفات لها المقدرة على إنتاج جميع الإنزيمات التي

و RNA واليات التنظيم، ولا تنجم عن تغيير في تسابع قواعد DNA [66] وبالتالي ستظهر تغيرات في التعبير الجيني غير تلك نتجة عن تغيير في تسابع قواعد DNA. لقد أصبح التحفيز الذي تمارسه التغيرات غير الوراثة محط اهتمام العديد من الباحثين ليس فقط في عالم النبات، بل ومن قبل جميع المهتمين حتى بأمراض الإنسان التي ثبت أن عدداً منها ناجم عن تأثيرات متوترة غير تلك المتعلقة بمادة DNA. كما إن هذه التحورات المتواترة الناجمة عن تعرض المجموعة الكروموسومية لاجهادات مختلفة منها على سبيل المثال تلك الناجمة عن التهجين أو التضاعف أو الانتخاب البيئي الشديد أو التغيير البيئي، مما قد يتسبب بظهور طرز مظهرية جديدة ترتبط بشكل أو بآخر بما يسمى نظرية عنق الزجاجة (Bottleneck genetic theory). شكل 1

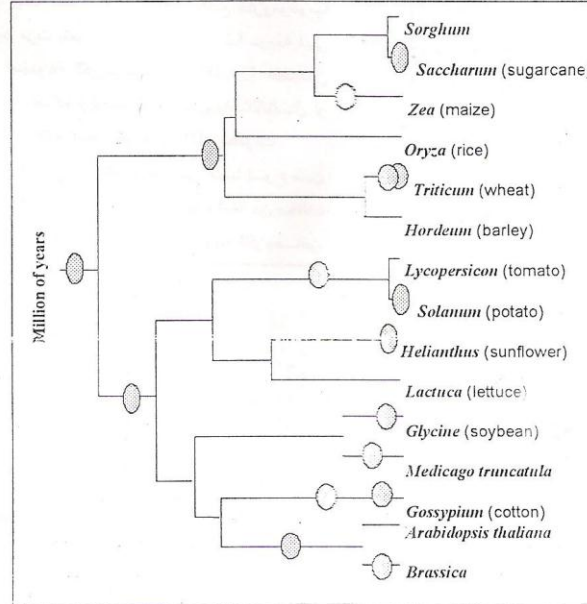
بعد التضاعف سمة تطورية رئيسية للعديد من نباتات والحيوانات [60,29]. إن ما يعرف (Allopolyploids) هو تضاعف المجموعة الكروموسومية الناتج عن اندماج مجموعتين كروموسوميتين مختلفتين، كما في الحنطة والقطن والسلجم، في حين نتج (Autopolyploids) من تضاعف المجموعة الكروموسومية المفردة نفسها، وإن كلا نوعي التضاعف منتشر في الطبيعة [87]. بينت البحوث الأخيرة أن تجميع الكروموسومية المتضاعفة ربما مرت بتغيرات وراثية وغير وراثية سريعة في تركيب وأداء المجموعة الكروموسومية [59,48,15]. تتضمن التغيرات الوراثة إعادة ترتيب الكروموسومات الانتقال أو الحذف... وإنهاء التسابع المحدد لقواعد DNA والطفرات. أما النوع الثاني من التغيرات فقد عرفت على أنها نوع من الأحداث الجزيئية المتواترة التي تتضمن عدداً واسعاً من مختلف المعقدات البروتينية التغيرات في المسالك البيئية للكروماتين



شكل 1. طبيعة الفرق بين التأثيرات الوراثية وغير الوراثة في تفسير كيفية ظهور الأنواع الجديدة من خلال عوامل الشد البيئي المعبر عنها بفكرة (عنق زجاجة).

كروموسومية إن معظم الأنواع النباتية ومن ضمنها الذرة صفراء والرز وأذن الفأر (*Arabidopsis*) قد مرت بمرحلة ما من تاريخها قديماً أو حديثاً بحالة تضاعف [39]. شكل 2

قد تصبح بمرور الوقت الأنواع المتعددة التضاعف ثنائية التضاعف من جديد لذلك فإنها تنك سلوكاً وراثياً مماثلاً لسلوك الأنواع الثنائية التي لم تمر بعد بمرحلة تضاعف. أثبتت تجارب المقارنة وتحديد تتابع المجموعة



شكل 2. أهم أحداث التطور المعروفة في تأريخ النباتات

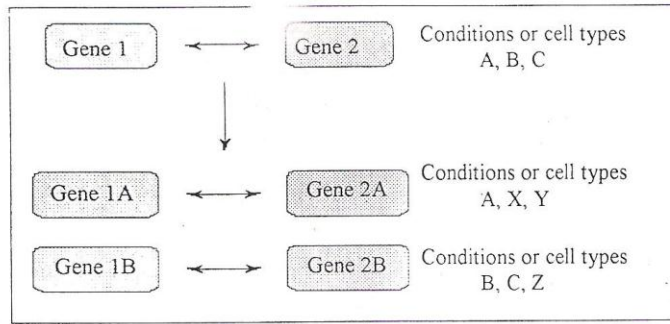
4. المقارنة بين التغيرات في التعبير السوراثي الجيني بين أنواع المتعددة التضاعف المنتجة صناعياً وبين المتعددة تضاعف طبيعي [15, 19, 59, 82, 97, 99].
تغير التعبير في الجينات المتضاعفة
يتم فهم المصير التطوري للجينات المتضاعفة بشكل جيد حتى اليوم. تتنبأ بعض النظريات بأن الجينات المتضاعفة سوف تفقد في نهاية المطاف أو تتغير، إلا إن العديد من جينات سوف تبقى ضمن المجموعة الكروموسومية [50]، ونعرض اختبار هذه النظريات قام Misook [7] بتحليل نتائج في تعيين ألفي زوج من الجينات المتضاعفة الناتجة عن التضاعف المفرد. استخدمت تقنية الصفوف الدقيقة في

ركز العديد من الدراسات في مجال التضاعف على جوانب معينة منها:

1. الإنتاج التطورية لمصاعف جينين أو المجموعة الكروموسومية كاملة في الأحياء المتعددة التضاعف.
2. التغير في تعبير الجينين أو المجموعة الكروموسومية في الأنواع الرباعية التضاعف الناتجة عن اندماج مجموعتين كروموسوميتين مختلفتين.
3. التغيرات في التعبير السوراثي الجيني في المجتمعات الطبيعية للأنواع المتعددة التضاعف.

تنظيم التطور والأداء الثانوي للجينات المتضاعفة إن التباعد الوظيفي للجينات المتماثلة قد تم إظهاره عن طريق نمط تعبير الجينات المتضاعفة الخاص بالنسيج أو العضو المعين والذي وصف لأول مرة في النباتات متعددة التضاعف لمحصولي السلجم (*Brassica*) والقطن (*Gossypium*). عُزِي السكون الجيني rRNA في أوراق النباتات الرباعية التضاعف في محصول السلجم إلى السيادة في جينات النواة، مع استعادة هذه الجينات لنشاطها في الأعضاء الزهرية. إن هذا يبين إن هناك تنظيمًا تطوريًا للتعبير الجيني [16]. وجد Adams وآخرون [2] إن التنظيم التطوري للتعبير الجيني يحدث في 10 جينات من مجموع 40 جينًا تم فحصها في نباتات القطن المتعددة التضاعف، واستنتج إن هذا التنظيم للجينات المتماثلة الناتجة عن التضاعف يحدث في نسيج معين دون غيره. شكل 3

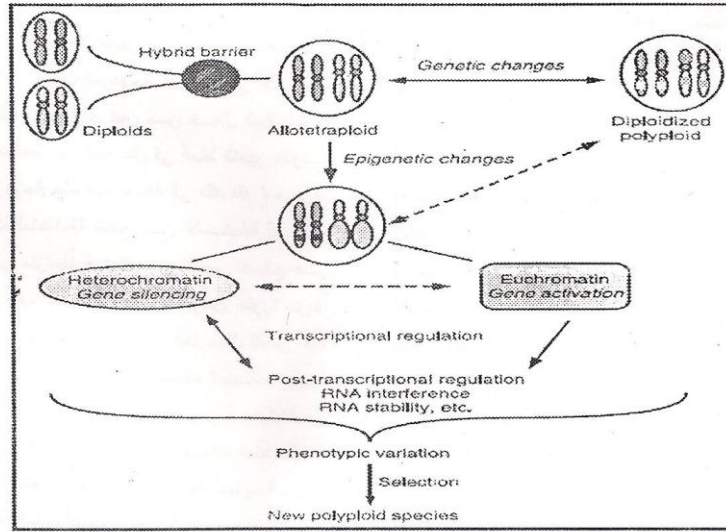
التعبير الجيني التي تم قياسها في ظروف مختلفة وذلك لمعرفة فيما إذا كان نمط التعبير في الجين المتضاعف يتباين بسرعة مقارنة بالجينات المزدوجة عشوائياً في الاستجابة للتغيرات البيئية والتطورية. تبين من خلال البيانات إن الجينات المتضاعفة لها تشابه عالٍ في أنماط التعبير مقارنة بالجينات المزدوجة عشوائياً، إضافة إلى ذلك فقد وجد إن تعبير الجينات المتضاعفة الناتج عن الاستجابة للبرامج التطورية يكون مترابطاً بقوة أكبر من التعبير الناتج عن الاستجابة لظروف الشد البيئية، وهذا يفترض تطوراً سريعاً للجينات المتضاعفة استجابة للعوامل الخارجية. لتفسير هذه الأنماط من التباعد في التعبير بين الجينات المتضاعفة عند حصول تضاعف كامل للمجموعة الكروموسومية، قدم الباحث نموذجاً اقترح فيه أن تعبير الجينات المتضاعفة يتباعد بسرعة استجابة لظروف الشد البيئية الحيوية منها وغير الحيوية، بينما يتباعد تعبيرها بشكل بطيء استجابة للتغيرات التطورية.



شكل 3. تحوّر التعبير في الجينات المتضاعفة بتغير العضو أو النسيج.

ولكن أيضاً تحت الاجهادات المختلفة [52]. كما أظهرت اختبارات التي أجريت على (*Arabidopsis*) والقطن (*Gossypium*) إن الجينات المتماثلة وغير المتماثلة قد تلاقي نفس المصير في الاستجابة للتغيرات في البيئة. لا يحصل التهجين بين الأنواع المعزولة عن بعضها البعض لملايين السنين بسبب المعوقات المتمثلة باختلاف المحتوى السايكولوجي والنووي وبسبب عد الموجود بين المجاميع الكروموسومية بين تلك الأنواع [15, 19]. شكل 4

أما الأداء الثانوي للجين المتضاعف فهو المشاركة في أداء وظيفة معينة من قبل النسخ المتماثلة للجينات بحيث إن كلتا النسختين ضروريتان لأداء تلك الوظيفة [1]. اتبعت في مختبرات Adams عدة طرائق للتمييز بين الاختلافات في التعبير بين المواقع المتشابهة لمختلف الأنسجة والأعضاء منها استخدام اجهادات معينة كالماء البارد أو التغطيس بالماء، واستنتج إن نسب التعبير للجينات المتشابهة تتغير ليس فقط في الأنسجة المختلفة



شكل 4. عواقب التهجين بين الأنواع والتغيرات التطورية نتيجة التضاعف.

الجيني في المتضاعفات وان هذه الأسباب تتغير بتغير الجين وربما بتغير الكائن نفسه.

تغيير مستوى التضاعف

يمكن تمييز النباتات التي تزداد مستويات التضاعف فيها بسهولة من خلال شكلها الخارجي، إذ إن زيادة التضاعف يرافقها عادة زيادة في حجم الخلية وهذا بدوره يتسبب بأوراق أسمك واعرض وأزهار وثمار أكبر كما تتميز الأفرع بأنها أكثر سمكاً وذات سلاميات اقصر وزوايا تفرع أكبر غير أن المستويات العالية من التضاعف "ثمانية مثلاً" تكون ذات نمو مشوه وينخفض معدل النمو فيها، وهناك تأثيرات أخرى للتضاعف يمكن تمييزها إلا إن ذلك يتطلب وقتاً أطول، مثل زيادة حجم حبوب اللقاح وزيادة عدد البلاستيدات في الخلية الحارسة وزيادة حجم الخلية الحارسة والثغور أيضاً [78]. يجب أن يتم في النهاية حساب عدد الكروموسومات لتوثيق مستوى التضاعف بشكل قطعي، وتطبيق التقنيات المستخدمة في القياس على أجزاء مختلفة من النبات فقد تكون في الأوراق الفتية أو في القمم النامية للجذور أو المتوك [71].

فرص الاستفادة من التضاعف:

إن هذه المعوقات يمكن أن تتعكس جزئياً نتيجة التغيرات في الجرعة الجينية الأمية والأبوية وأنماط إظهار التعبير الجيني [14]. بين Comai وآخرون أن تعبير نوعين من الجينات قد تبدل لدى إعادة إنتاج نباتات *Arabidopsis* رباعية التضاعف [41]، وبالرغم من عدم إمكانية إجراء التضريب العكسي في نباتات *(Arabidopsis)* الرباعية التضاعف إلا أن النتائج نفسها أشارت إلى وجود تأثير أمي وأبوي للتعبير الجيني في خصوبة البذور.

أسباب وآليات السكون الجيني

اقترح العديد من الفرضيات لتفسير سكون الجينات فمنها ما يتعلق بالجرعة الجينية ومنها ما يتعلق بتعديل شبكة التنظيم أو تداخل نسخ الأبوية مع بعضها البعض أو كأثار جانبية للفعاليات الجزيئية الأخرى، وتمت مناقشة جميع هذه الفرضيات من قبل العديد من الباحثين [19, 59, 68, 95, 3, 6]. تتضمن عوامل الجرعة الجينية الحفاظ على مستوى ملائم من تعبير الجيني بالرغم من الزيادة في الجرعة الناجمة عن تضاعف الكروموسومات، فضلاً عن زيادة التغيرات في جرعة المنظمة للتعبير الجيني [68]. من الواضح أن هناك عوامل متعددة تسبب التغير في التعبير

* التغلب على معوقات التهجين

يكون من الصعب أحياناً الحصول على التهجين المطلوب نتيجة لاختلاف في مستوى التضاعف بين الآباء. إن مثل هذه المعوقات الخاصة بالتضاعف تبرز عادة بسبب عدم التوازن في السويداء، ففي الأنواع التي يوجد فيها عائق التضاعف لا تتكون البذور بشكل اعتيادي إلا إذا كانت النسبة في المجموعة الكروموسومية هي 2 أمية إلى 1 أبوية وهي حالة الاعتيادية للأبوين الثنائيي المجموعة الكروموسومية ولذلك فإن البذور التي لا تتضمن هذا الشرط فإنها لن تتشكل أو إنها تجهض، وفي الحقيقة فإن هذه النسبة ليست قسرية ولكن يمكن القول دائماً أنه كلما زاد الفرق في مستوى تضاعف كلما قلت حيوية البذور [72].

* استنباط أصناف عقيمة

إن إنتاج وانتقال الأنواع المنتشرة من النباتات يمكن أن يشكل تهديداً لبعض الأنظمة البيئية، إذ إن إنتاج أشكال عقيمة من المحاصيل المهمة يعد ملائماً للتعامل مع هذه المشكلة، فإذا ما استخدمت هذه الطريقة فإن النباتات سوف تنمو كمراعي مع الحد من أي احتمال لتكاثر هذه النباتات جنسياً أو إنتاجياً للبذور أو أن تصبح سائدة. هناك العديد من الطرق المستخدمة في إنتاج النباتات العقيمة ومن بين أسرعها وأقلها كلفة هي مضاعفة المجموعة الكروموسومية للنباتات. في أغلب الحالات فإن هذه النباتات المتضاعفة تؤدي وظائفها بصورة اعتيادية باستثناء عملية التكاثر وخاصة الانقسام الاختزالي. إذا ما تمت مضاعفة المجموعة الكروموسومية لنبات (Autotetraploid) فمن المحتمل أن يكون الفرد الناتج عقيماً بسبب تعدد الكروموسومات المتماثلة والتعقيد لحاصل أثناء الانقسام الاختزالي، وبالرغم من هذه التعقيدات يمكن أحياناً من هذه النباتات أن تنتج بذوراً، يمكن حينها تهجين الأنواع الرباعية الناتجة مع أبائها الثنائية لإنتاج أنواع عقيمة ثلاثية المجموعة الكروموسومية، وهي تمتلك عتقاً تكاثرياً آخر وهو أن المجاميع الكروموسومية الثلاث قبيلا لا يمكن أن تنقسم بشكل متساو أثناء الانقسام الاختزالي مما ينتج عنه انعزال غير متزن للكروموسومات، وحتى في الحالات النادرة جداً التي تنتج فيها النباتات الثلاثية المجموعة الكروموسومية بذوراً "التفاح مثلاً" فإن تكرار

حدوثها واطى جداً ونادراً ما تستطيع البادرات البازغة البقاء حية.

* استعادة الخصوبة في الهجن التريية

ليس من المعتاد أن تكون الهجن ناتجة من التضريب بين الأنواع خصبة، وهذا يعود غالباً إلى فشل الأزواج الصحيح بين الكروموسومات أثناء الانقسام الاختزالي، ويمكن حينها اللجوء إلى مضاعفة المجموعة الكروموسومية للهجين البري لإنتاج (Allopolyploids) واستعادة الخصوبة.

* تحسين المقاومة للآفات وتحمل ظروف الشد البيئي

هناك العديد من الطرائق المتبعة لتحفيز التضاعف بقصد تحسين المقاومة للآفات. يمكن زيادة عدد الكروموسومات وزيادة الجرعة الجينية تبعاً لذلك أن تحسن من التعبير الجيني وتركيز بعض المسالك الأيضية الثانوية والكميويات الدفاعية... الخ. فمثلاً تمتلك نباتات حشيش الشليم (Ryegrass) الرباعية المجموعة الكروموسومية مقاومة أفضل للأمراض وكربوهيدرات تركيبية أكثر من قريناتها الثنائية [93]. إنه لم تتم معرفة إلا القليل عن العلاقة بين الجرعة الجينية والسكون الجيني والمسالك الأيضية الثانوية. تعد طريقة إنتاج (Allopolyploids) بين النباتات التي تمتلك مواد كيميائية دفاعية مختلفة من الطرائق الواعدة في إنتاج المتضاعفات. كما إن هناك صفة فريدة وذات قيمة كبيرة وهي أن المسالك الأيضية الثانوية التي مصدرها الأنواع الأبوية هي تحت تأثير جيني المضيف، أي يمكن القول أن (Allopolyploids) عادة تنتج جميع الإنزيمات والمسالك الأيضية ومن ضمنها كيميويات الدفاعية لكلا الأبوين وتجمع خصائص المقاومة لكل منهما وتساهم في توسيع المقاومة الأفقية لأفاق الشد البيئي.

* زيادة الحجم والقوة

بالرغم من أن التوسع وزيادة حجم الخلية في بعض المتضاعفات يمكن أن يكون له تأثيرات غير مرغوب فيها، إلا أنه يمكن أن تكون ذات فائدة في بعض الحالات، إذ يمكن أن يصل حجم ثمار التفاح الرباعي المجموعة الكروموسومية إلى ضعف حجم ثمار التفاح ثنائي كما أنه يكون ذا محتوى مائي عال وطعم ممسوخ، أما التفاح الثلاثي المجموعة الكروموسومية فهو يجمع بين الحجم الكبير والطعم الجيد

AA و $1/2$ aa، بينما في الأنواع الثنائية المجموعة الكروموسومية (Diploids) فإن هناك ثلاثة تراكيب وراثية نسب تكرارها $1/4$ AA و $1/2$ Aa و $1/4$ aa، فإذا كان التركيب الوراثي AA هو المرغوب فإن احتمال الحصول عليه بطريقة إنتاج الأحادية المجموعة الكروموسومية يكون أكبر مما هو عليه بالطريقة التقليدية، فإذا انعزل الموقع "n" فإن احتمال حصول على التركيب الوراثي المرغوب هي $(n/2)$ بطريقة إنتاج الأحادية (Haploids) و $(n/4)$ بالطريقة التقليدية (Diploids)، لذا فمن المتوقع أن تكون كفاءة الأحادية عالية خصوصاً إذا كان عدد الجينات كبيراً [102].

تطبيقات استخدام DHs في تربية النبات

* خارطة مواقع الصفات الكمية QTL

تقع معظم الصفات الاقتصادية تحت سيطرة الفعّل الصغير للجينات ولكنه فعل تراكمي يشترك فيه عدد كبير من الجينات، وبالرغم من إزاحة الإمكانات التي تتمتع بها مجتمعات DH في مجال الوراثة الكمية في بعض الحالات، إلا أن التوصل إلى المعلومات الجزيئية قد شكل حافزاً لاستخدامها في تحديد المواقع التي تسيطر على الصفات الكمية، فعندما يكون تأثير موقع الصفة الكمية واضحاً وتأثير عوامل البيئة فيه كبيراً عندها يكون من الضروري إجراء تجربة بعدة تكرارات يرافقها تشخيص دقيق للشكل الظاهري، وهذا من الممكن إجراؤه من خلال DH بسبب طبيعة التربية الحقيقية فيها وإمكانية إنتاجها بأعداد كبيرة. تم رسم الخارطة الوراثية لأكثر من 130 صفة كمية في تسعة أنواع من المحاصيل [88].

* التضرير الرجعي

يتم في التضرير الرجعي نقل الجينات من الصنف أو النوع القريب الواهب إلى الصنف أو النوع المستلم من خلال التضرير الرجعي المتكرر. إن المشكلة في مثل هذا النوع من التضرير هو تحديد السلالات التي تحمل الصفات المرغوبة في كل جيل. ستصبح هذه المشكلة معقدة أكثر فيما لو كانت الصفة المرغوبة متنحية وهكذا سيتم تمثيلها بشكل متباين الزيجة عدم التماثل بعد كل دورة تضرير رجعي. قدم التطور في مجال المعلومات الجزيئية طرائق أسهل لانتخاب اعتماداً على التركيب الوراثي بالإضافة إلى التركيب الظاهري وأصبحت هذه التطورات أكثر فعالية أدى دمجها مع استخدام DH. لدى استخدام المعلومات للتضرير

ولذا فإنه يستخدم في الإنتاج التجاري. إن هذا النوع من التوسع مرغوب أيضاً في أزهار الزينة إذ إن زيادة حجم الأوراق التوجيهية وزيادة سمكها يجعلها أكثر مقدره على البقاء نضرة ولمدة أطول [43].

التضاعف وإنتاج DH

يمكن إنتاج النباتات الثنائية المجموعة الكروموسومية المضاعفة Double Haploids (DHs) من مضاعفة المجموعة الكروموسومية في النباتات الأحادية بطريقتين، الأولى داخل الجسم الحي والثانية خارج الجسم الحي. تنتج الأجنة الأحادية المجموعة الكروموسومية داخل الجسم الحي أما من تحفيز الخلايا الجنسية دون المرور بمرحلة الإخصاب أو التزاوج الكاذب أو بأسنيمات الكروموسومات بعد التضرير المتباعد، يتم انشغال الجنين الأحادي وزراعته في أوساط زرعيه ثم مضاعفة مجموعته الكروموسومية لإنتاج نباتات ثنائية المجموعة الكروموسومية. أما في الطريقة المتبعة خارج الجسم الحي فتتضمن زراعة أما خلية البيضة أو المبيض أو الزهرة أو زراعة المتك أو حبوب اللقاح... [5]. إن طريقة زراعة الأعضاء التكاثرية الذكرية هي المفضلة. يمكن من خلال التضرير المتباعد إنتاج نباتات أحادية لعدد كبير من الأنواع النباتية ومنها الشعير الذي يضرب مع الأنواع القريبة (*Hordeum bulbosum*) وليس هناك ما يعيق عملية التلقيح، ولكن خلال المراحل المبكرة من تشكل البذرة يتم استبعاد كروموسومات (*Hordeum bulbosum*) تاركة وراثتها جينياً أحادي المجموعة الكروموسومية. يستخدم التضرير المتباعد بين أنواع التبغ. فعندما يستخدم (*N. africana*) لتلقيح النوع (*N. tabacum*) فإن ما نسبته 0.25% إلى 1.42% من النسل الناتج سوف تنمو وتبقى حية، ويمكن أن تشخص بسهولة إما عن طريق هجين الجيل الأول أو عن طريق النباتات الأمية الأحادية. بالرغم من أن هذه النسبة تبدو ضئيلة إلا أن حاصل البذور الكبير وموت عدد قليل من البادرات في المراحل المبكرة يعطي عدداً جيداً من الهجن الأحادية ذات الحيوية العالية. تعد طريقة التضرير بين الأنواع طريقة عملية لإنتاج البذور من نباتات أحادية المجموعة الكروموسومية سواء كطريقة بديلة أو مكملة لطريقة زراعة المتوك.

وراثة مجتمعات ثنائية المجموعة الكروموسومية المضاعفة DHs

يوجد في طريقة إنتاج DH نوعان فقط من التراكيب الوراثية لكل زوج من الأليلات هما A و a وبنسبة تكرار

***التضريب المتفوق وتطوير الأصناف**

إن طرائق التربية التقليدية بطيئة إذ تستغرق 5 - 10 سنوات لتطوير صنف ما، فضلاً عن مشكلة عدم التنوّع الوراثي التي تقلل من كفاءة الانتخاب في الأجيال المبكرة. أصبح بالإمكان تجاوز هاتين المشكلتين باستخدام DH التي يمكن من خلالها تقييم عدد أكبر من التضريبات المتفوقة وإجراء الانتخاب عليها في وقت أقل، كما إنها توفر فرصة لتجاوز العائق المتمثل بالتدهور الوراثي الناتج عن التربية الداخلية بالطرائق التقليدية. إن تماثل الشكل المظهري هو أحد المتطلبات المهمة في سلالات المزرعة في أغلب الأنواع، والتي يمكن الحصول عليها بسهولة من خلال إنتاج DH [38]. يمكن استخدام DH بعدة طرائق لإنتاج الأصناف كما يمكن أن تطلق DH نفسها كأصناف أو أن تستخدم كأباء لإنتاج الأصناف الهجينة أو أن تستخدم بشكل غير مباشر في إنتاج السلالات المستخدمة في استنباط هجن محاصلياً بالطريقة التقليدية، إذ يوجد في الشعير لوحده أكثر من مئة صنف DH، كما يمكن إنتاج DH في النباتات التي فيها ظاهرة عدم التوافق الذاتي [89].

معوقات إنتاج

إن من بين أهم معوقات إنتاج DH هو عدم إمكانية إجراء الانتخاب على مجتمعاتها، إذ أن الاستخدام المتكرر لها سيؤدي إلى تقليل التباين الوراثي في برامج التربية التي يعد ضرورياً لتحسين الصفات المرغوبة، وهذا على العكس تماماً مما هو موجود في الطرائق التقليدية التي يمكن إجراء الانتخاب فيها لعدة أجيال، ولذلك يمكن تحسين الصفة المرغوبة في المجتمع. يلاحظ كذلك في بعض النباتات التي تنتج بطريقة زرع المتوك أنها ذات تضاعف غير متبقي وأخرى خالصة من أوراخ تقليدية وأحادية المجموعة الكروموسومية، كما تشكل التكلفة العالية لإرساء نظام الزراعة النسيجية والمؤسسات المرتبطة بذلك عائقاً إضافياً أمام استخدام DH.

التضاعف وتكيف النبات

يعد التضاعف أهم مصادر التباين الوراثي التي يمكن أن تقود إلى تكيف النباتات للبيئات الجديدة، وفي ذات الوقت قدم التضاعف أهم مسالك التطور والتنوع [99,100]، والتضاعف من الظواهر المهمة في النبات والتي لازال الغموض يلف الكثير من جوانبها. إذ يستلزم من أول تضاعف قد اكتشف قبل قرن من الزمن إلا أن النتائج الوراثية والتطورية لازالت بحاجة إلى تضاعف [82]. إن

الرجعي MAB (Marker assisted backcrossing) فإن الألب المستلم سوف يضرب مع السلالة الواجبة وكذلك يضرب الجيل الأول BC1 رجعيًا مع الأب المستلم وتعاد هذه العملية حتى يتم الحصول على التركيب الوراثي المرغوب. إن الدمج بين استخدام DH مع المعلمات الجزيئية يوفر الكثير من المال والوقت والجهد في برامج التربية. يتم في أجيال التضريب الرجعي انتخاب التركيب الوراثي ذي الصفات المرغوبة ثم تحويله إلى DH ذي تركيب وراثي متمثل [89]، أو استخدام DH سلالات في خلطية التلقيح لسهولة وسرعة استنباطها.

***الخرائط الوراثية**

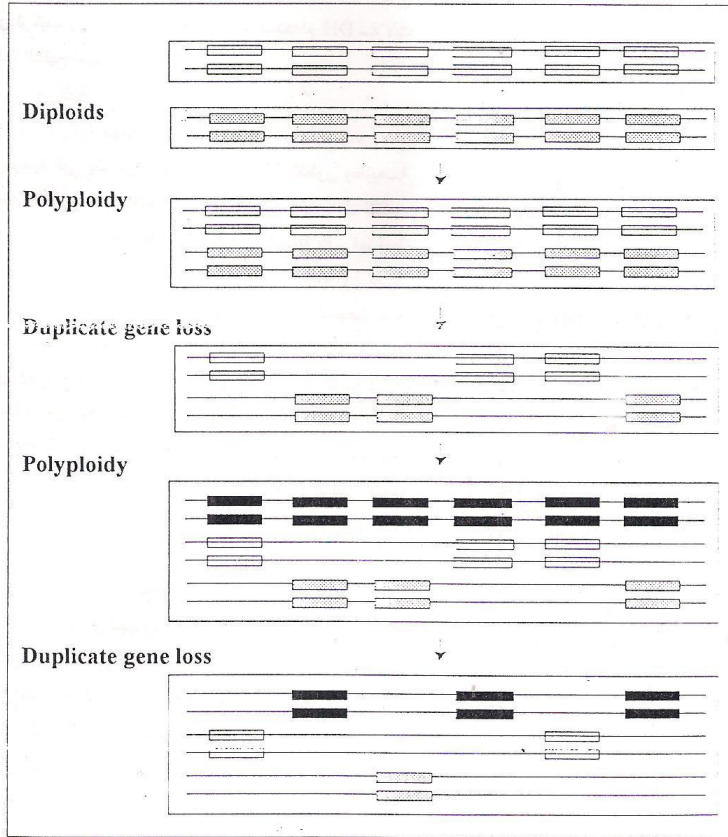
تعد الخرائط الوراثية مهمة جداً لفهم تركيب وتنظيم الجينومات الكروموسومية التي يتم من خلالها تحديد أنماط التطور وطبيعة العلاقة بين الأنواع، كما تقدم الخرائط الوراثية أطر عمل لتحديد الخرائط الجينومات المرغوبة وتقدير تأثيراتها لمساعدتها على فهم نمط العلاقة التي تربط بين تركيب الوراثي والشكل المظهري. تعد مجتمعات DH مثالية في رسم الخرائط الوراثية، إذ أصبحت هذه المجتمعات تستخدم كمصادر قياسية في الخرائط الوراثية للأنواع التي يمكن إنتاج DH قياسي. يمكن رسم الخارطة الوراثية في غضون سنتين من التضريب الابتدائي بغض النظر عن الأنواع. إن إنشاء الخارطة الوراثية يعد أمراً سهلاً نسبياً لدى استخدام مجتمعات DH المشتقة من الهجن الناتجة من التزاوج بين الآباء المتماثلة، إذ إن نسبة انعزال ستكون بسيطة 1:1. لقد استخدمت مجتمعات DH بنجاح في رسم الخارطة الوراثية في كل من الشعير والسلمج والرز والحنطة والفلل [53].

***الدراسات الوراثية والتجينوم**

يمكن أن تقرأ النمط الوراثي ومعادلات الطفرات مباشرة من المجتمعات الأحادية المجموعة الكروموسومية. استخدم مجتمع DH صغير لإثبات أن جين التفرغ في الشعير يقع على الكروموسوم H5 [90] في دراسة أخرى تحليل انعزال عدد من المعلمات في الشعير [7]. إنه وبالرغم من أن تحليل QTL قد قدم معلومات هائلة عن مواقع الجينات ومقدار تأثيراتها في عدد من الصفات، إلا أن تحديد الجينات ذات العلاقة يبقى أمراً لا يمكن التحقق منه بسهولة، ومن الممكن تجاوز هذه المشكلة عن طريق إنتاج سلالات بعد إعادة ترتيب كروموسوماتها [96]، حيث يتم اعتماد التضريب الرجعي لحسين الحصول على الكروموسومات المرغوبة في المنطقة المستهدفة، ثم تعالج هذه الحالة أما باستخدام طريقة تضاعف أو إنتاج DH [101].

حتى النباتات التي تمتلك مجموعة كروموسومية صغيرة نسبياً مثل (*Arabidopsis thaliana*) [99,75]. إن إعادة الترتيب الشاملة للمجموعة الكروموسومية ومن ضمنها التبادل بين المجاميع الكروموسومية وفقدان الجينات عادة ما تحدث في بداية عملية التضاعف [49]. شكل 5*

من بين أهم الحقائق التي برزت في عصر علم الوراثة هو الدور الذي لعبه التضاعف كقوة أسهمت بشكل كبير في تطور النباتات. إن التحليل الكامل للمجموعة الكروموسومية ومناطق التضاعف فيها وعدد من الاختبارات الأخرى قد أثبتت إن تضاعف المجموعة كروموسومية قد حدث بشكل متكرر خلال مراحل تطور نباتات ولم تتجو من التضاعف



شكل 5 . عملية تبادل و فقدان وإعادة ترتيب الجينات بعد عملية التضاعف

منها حجم الأعضاء النباتية وموعد التزهير، لذلك اعتبر التضاعف عاملاً أساسياً ومؤثراً في تطور وتكيف النبات. يمكن القول إن البحوث في مجال تضاعف المجموعة الكروموسومية يمكن أن تعطي إجابات لثلاثة أسئلة مهمة في ما يتعلق بتكيف النبات .

كما يؤثر تضاعف المجموعة كروموسومية في التعبير الجيني إذ ينتج عنه ما يسمى بـ"تعدد الجيني" [50, 59]. لذلك مستظهر أنواع وطرز مظهرية جديدة نتيجة لذلك الخلط الوراثي الجديد وهذا سيعمل على إيجاد تباين و فرص أكبر للانتخاب الطبيعي، يشمل هذا تباين العديد من الصفات

فعلًا أن الأنواع الرباعية أكثر تغيراً من الناحية الوراثية مقارنة بأسلافها الثنائية [47]. استناداً إلى خليط من 5 أنواع متضاعفة [79]، وجد أن الأنواع الرباعية المجموعة الكروموسومية تمتلك تكراراً أعلى وتغاييراً وراثياً أكبر وعددًا أكبر من الأليلات في المواقع الجينية المختلفة من قريناتها الثنائية. كما وجد أن ما معدله 46% من جميع المواقع كانت متعددة الأليلات في الأنواع الرباعية مقارنة مع 34% فقط في الأنواع الثنائية المجموعة الكروموسومية، ووجد أيضًا أن في النوع الرباعي (*Tolmiea memziesii*) ما نسبته 39% من جميع النباتات التي تم فحصها تمتلك ثلاثة إلى أربعة أليلات في موقع واحد على الأقل من المواقع الثنائية المدروسة [79]. إن هذه الأنماط الوراثية تؤكد أن المتضاعفات يجب أن تكون أكثر مقدرة على الاستجابة للانتخاب عندما يكون التغير الوراثي محدوداً، إلا أنه من المستغرب أن هذا الاختلاف في التغير الوراثي لم يتم ترجمته إلى مدى أوسع للمتضاعفات، وفي آخر الاستكشافات قام بها Petit و Thompson [62] وجد أن من بين 30 نوعاً من النباتات كانت الأنواع الثنائية المتضاعفة منتشرة في مدى أكبر من البيئة مقارنة بالمتضاعفات الأخرى، بينما لم يجد Stebbins و Dawe [86] فروقاً في حجم المدى البيئي بين الأنواع الثنائية والمتعددة المتضاعف في مجموعة النباتات الأوربية. من المهم ذكره هنا أن Warwick و Gottlieb [98] وجد أن الأنواع المتقاربة جداً تمتلك عادة تغيراً متشابهاً في النمط الوراثي. يتضح أن هناك حاجة ملحّة للمزيد من الدراسات كمية عن حجم المديات البيئية للأنواع الثنائية وقريناتها المتضاعفة.

عند هذه النقطة تحديداً، لا يوجد دليل يثبت أن متضاعفة المجموعة الكروموسومية يمكن أن تؤدي إلى زيادة عامة في الاستجابة للانتخاب، بالرغم من أن حجم المدى البيئي الذي يتواجد فيه كل من الثنائية المجموعة الكروموسومية والمتضاعفة الأخرى قد لا يكون مختلفاً، إلا إن المديات الجغرافية للمتضاعفات قد تم تعديلها من مديات أسلافها الثنائية. مثال ذلك يلاحظ في نبات (*Chamerion angustifolium*) هناك فقط القليل من

1. ما هي المحددات الوراثية والبيئية للتباين التكيفي؟
2. هل يمكن تنغيرات الكبيرة في الشكل المظهري الناتجة عن تغير الكروموسومات أن تساهم في تكيف النبات، ولأبعد من حدود الاستجابة الوراثية للانتخاب؟
3. متى يكون تقوى العشوائية دور في عملية التطور وتكيف؟

محددات التكيف

اهتم علماء تطور الأحياء منذ زمن بعيد بالذي يحدد معدل ومدى التطور على امتداد التدرج البيئي، وبشكل خاص كان النقاش يتركز على دور قوتين رئيسيتين هما:

1. الضغط الانتخابي المسلط نتيجة لطروف الشد الحيوي وغير الحيوي للبيئة والذي يوجه التباين في أفراد الكائنات الحية.
2. العوائق التي يضعها محتوى المجموعة الكروموسومية أمام الاستجابة للتطور (التغير الوراثي ونسبة التوريث)، وهذا يعتمد على وقت ومكان تنظيم استجابة المجتمعات للانتخاب.

اقترح Otto و Whitton [60] لدى مراجعتهم لدور التضاعف في عملية التطور، أن مضاعفة عدد الكروموسومات يمكن أن توضح المدى الذي يحدد فيه التغير الوراثي مقدار التباين في التكيف، خاصة أن التضاعف ومن خلال زيادة عدد نسخ الجين في المجموعة الكروموسومية سيعمل على زيادة سعة التباين الوراثي ضمن الفرد والمجتمع. فإذا كان التغير الوراثي هو المتعبئة الأولى بوجه التكيف، فإنها أن تعمل الزيادة في عدد نسخ الجين على زيادة سعة الاستفادة من الطفرات التي تظهر، وهذا يمكن متضاعفات من توسيع مدياتها البيئية إلى أبعد مما هي عليه في أسلافها الثنائية المجموعة الكروموسومية وسيكون التضاعف الذاتي خاصة (Autopolyploid) ذا قيمة كبيرة في اختبار هذه الفكرة مادام تضاعف المجموعة الكروموسومية يسبب فقط زيادة عدد النسخ من دون تنفيذ لتأثيرات التهجين. إن النقص الوراثي لمجتمع يضم أنواعاً ثنائية وأخرى رباعية المتضاعف يثبت

إلا أننا لا زلنا غير قادرين على أن نتنبأ بأي اتجاه سيكون تأثير زيادة حجم المجموعة الكروموسومية على الشكل المظهري. فمثلاً قاد تفحص النباتات في المراحل المبكرة من قبل علماء الأحياء إلى الاستنتاج بان حدوث التضاعف يكون بنسبة أكبر في خطوط العرض وال طول المرتفعة. أما Gustafsson [30] و Clausen وآخرون [18] فقد بينوا أنه إذا ما تمت مقارنة مديات المتضاعفات مع أسلافها الثنائية على هيئة أزواج فإن الاتجاه لن يكون ثابتاً، وبشكل ممتد وجدوا أن هناك تغيرواً كبيراً في موعد التزهير، إذ أن هناك عدداً من المتضاعفات تزهر مبكراً أو متأخراً بالنسبة لأسلافها الثنائية [34]، وهناك مثال آخر هو التضاعف في نبات Mosses الذي عادة ما يرافقه زيادة في حجم الخلية [84]. على أية حال فإن حجم الخلية لأي ثنائي معين لا يمكن التنبؤ به من خلال حجم الخلية في أسلافها.

إن أبحاث المطبقة حول الأسس الوراثية للصفات المهمة بيئياً وتأثير الجرعة الجينية على التعبير الجيني، يمكن أن تساهم بشكل كبير في توسيع مداركنا لأثار مضاعفة المجموعة الكروموسومية على الشكل المظهري وحتى يتم تطوير هذا المجال بشكل كامل ستزداد الحاجة إلى تصميم تجارب وتحليل إحصائي لغرض فصل تأثيرات زيادة تغيروا المجموعة الكروموسومية عن التأثيرات الناجمة عن زيادة حجم المجموعة الكروموسومية نفسها، وستكون المتضاعفات المصنعة أو ما يسمى بالمتضاعفات المحفزة (Neopolyploid) ذات أهمية خاصة في هذا المجال، حيث أن هذه المتضاعفات المصنعة ستحتفظ بالتأثيرات الناجمة عن تغيير حجم المجموعة الكروموسومية ولكنها لم تحصل بعد على الزيادة في التغيروا الوراثي الموجود لدى المتضاعفات التي تستطيع تجميعه من الطفرة والأصول المتعددة والتبادل الجيني [8,65].

الاستجابة العشوائية للانتخاب

من المعروف أنه بمضاعفة المجموعة الكروموسومية يمكن أن تسهل عملية التكيف والتغيرات الكبيرة في المدى البيئي لأنواع على طول التدرج البيئي، ولكن ما هي العملية التي يحدث فيها ذلك؟ بشكل عام، سيكون من السهل الإجابة عن هذا السؤال فيما لو تم فهم الظروف التي تحيط بالتغيروا

التداخل الجغرافي بين الأنواع الثنائية المجموعة الكروموسومية والرابعة الذاتية التضاعف (Autotetraploids) في أميركا الشمالية، إذ تتواجد الثنائية عند خطوط العرض المرتفعة في حين تحل محلها الرباعية نزولاً باتجاه الجنوب [57]. أما في منطقة التداخل عند جبال روكي، فإن هناك قدراً أكبر من الاختلاف في تكرار وجود الأنواع ذاتها وتفسح الأنواع الثنائية المجال للرباعية بعد تناقص أعدادها وهكذا فإن المديات الجغرافية لكل من الرباعية والثنائية هي متشعبة في العرض وهناك تداخل جزئي فقط، وكما هو الحال مع العديد من الأنواع فإن الرباعية تنتشر في اتجاه واحد فقط بعيداً عن حدود الأنواع الثنائية. إن الشيء المهم والواجب معرفته أننا لا نستطيع تجاهل احتمال أن تكون الأنواع الثنائية قد استوطنت المديات الجغرافية الحالية للأنواع الرباعية، أو أنها استتبتت من حدوث عملية التضاعف فيها، وفي كندا الحالين فإن الأنواع الرباعية المجموعة الكروموسومية لها القدرة على التنافس في مدى بيئي معين لا تستطيع فيه الثنائية ذلك. إن التغير في المدى الجغرافي والبيئي ذي الاتجاه الواحد في نبات (*C. angustifolium*) يعزز الرأي القائل إن محددات التكيف هي أكثر تعقيداً بكثير من تلك العلاقة البسيطة بين البيئة والوراثة. إن هذا النمط، يقترح إن المحددات الجغرافية لمديات انتشار الأنواع الثنائية سوف يعاق وراثياً ولو جزئياً لأن توسع المدى يحدث باتجاه واحد فقط. يبدو أن الإعاقة الوراثية للأنواع الثنائية تعتمد أكثر على أنواع الأشكال المظهرية المتوفرة للتكيف من اعتمادها على مجموع مقدار التغيروا الوراثي نفسه. إن مدى نظروا المظهرية التي نشأت من مضاعفة المجموعة الكروموسومية ربما ستعكس التأثيرات الناتجة عن زيادة حجم المجموعة الكروموسومية وهي تأثيرات غير مباشرة على حجم الخلية وعلى التطور..... وغير ذلك" أكثر من تأثيرها على عدد نسخ الجين وإمكانية التطور. لقد لخص العديد من الدراسات النتائج التي تنعكس على الشكل المظهري نتيجة لمضاعفة المجموعة الكروموسومية [46,47,60] والمتضاعفات المستحثة صناعياً [65]، وبالرغم من أن هناك بعض الميول الواضحة لرأي معين،

أشار عدد من الأدلة إلى أن التغيرات في التضاعف قد ساهم بشكل معنوي في تغير موعدهم التزهير في *(C. angustifolium)* إذ أن الأنواع الرباعية المجموعة الكروموسومية والذاتية التضاعف (Autotetraploids) بدأت التزهير بمعدل 10 أيام بعد الأنواع الثنائية وان هذا التأخير كان ثابتاً في كل من التجارب الحقلية [34] وتجارب الحديقة الاعتيادية [33] وتجارب البيت الزجاجي [31]. كما لوحظ التأخير في التزهير في عدد محدود من الأنواع المضاعفة صناعياً ($n=4$) (Neopolyploids). تم تقدير المساهمة البيئية للتضاعف في تغير موعدهم التزهير من خلال تحليل تغير الشكل المظهري ضمن وبين تسعة مجاميع من *(C. angustifolium)* ثلاث ثنائية المجموعة الكروموسومية وثلاث رباعية المجموعة الكروموسومية وثلاث تضم رباعية وثنائية. إن التأثير المعنوي العام للتضاعف في تطور موعدهم التزهير يعتمد في جزء منه على توفر مثل هذا التأثير الكروموسومي في هذه المجتمعات. عرف مختص أحياء التضاعف على أنه نادر نسبياً وأنه حدث قديم جداً في تاريخ أي نوع متضاعف [81]. أشار العديد من الاختبارات الجزيئية مؤخراً إلى أن مبررات حدوث التضاعف ضمن الأنواع عديدة ولذلك فإن ظهوره يمكن أن يتكرر، مثال ذلك واستناداً إلى البحوث المورفولوجية وبحوث cpDNA و rDNA و RAPD فقد استنتج أن التضاعف يمكن أن يظهر بمقدار عدة مرات في منطقة دون أخرى [20].

استنتج Husband و Burton [13] من خلال تصميم التضريب التبادلي بين النباتات الثنائية التضاعف والثلاثية والرباعية ومن خلال توزيع التضاعف في النسل إن ما نسبته 3% من المجموع الكلي للأشجار الناتجة من الثنائية كانت غير مختزلة العدد الكروموسومي أي ($n=2x$). كما وجد أن النباتات الثلاثية لها المقدرة على إنتاج أشجار بمجموعة كروموسومية واحدة ومجموعتين وثلاث مجاميع، لذا فإنها يمكن أن تساهم بشكل كبير في إنتاج نباتات رباعية وبعد أخذ هذه المعلومات بنظر الاعتبار، قدر Husband إن ما نسبته 2.3% من كل ألف زيجة تنتج في الجيل الواحد ستكون رباعية المجموعة الكروموسومية [36]. أصبح

الكروموسومي والتي ينجم عنها التسلسل الكبير للشكل المظهري في تسهيل الاستجابة للانتخاب والافاق أعلى وابعد مما هو متاح من خلال التغيرات الوراثية.

ناقش الباحثون ومنذ عهد Darwin أهمية الطفرات في الطرز المظهرية مقابل تقدم بسيط في عملية التكيف [55]. [26]. فقد أُثير تساؤل مبدئياً من خلال إصرار Darwin على إن التغيرات تستمر هو بمثابة الوقود للانتخاب الطبيعي، بينما كان لعدد قليل من باحثي الأحياء رأي معكس في حصول تغيرات كروموسومية مع إمكانية بروز تأثيرات مظهرية كبيرة وهناك دور مهم لمثل هذه التبدلات عشوائية في تطور الأشكال المظهرية، وبشكل عام فقد تم عكسه استناداً إلى أمرين:

(1) إن الأشكال الوراثية ذات التأثيرات المظهرية الكبيرة نادرة نسبياً.

(2) إن تكرار مثل هذه الطفرات الكبيرة لها تأثيرات متعددة وتأثيرات سلبية قوية على الملائمة.

بالنسبة للأنواع التي تنمو في مدى واسع من خطوط عرض والطول وبالتالي على فترات في فصل النمو، فإن التغيرات في موعد التزهير ستكون له نتائج كبيرة على الملائمة نتيجة. تمت ملاحظة ذلك بشكل تدريجي عبر مدى خطوط عرض للنوع الرباعي المجموعة الكروموسومية لأحد الأنواع النباتية وقد لوحظ في الارتفاعات المنخفضة من خطوط الطول أن الرباعيات يكتمل تطور الثمار فيها بشكل جيد في موسم النمو وتنتج عدداً كبيراً من البذور مقارنةً بالثنائيات النامية في مناطق خطوط الطول المرتفعة حيث تتضاءل فرص الأخيرة في التزهير. أما في الحالات النادرة التي تتطور فيها النباتات إلى مرحلة تكون تيراعم الزهرية عندها تصل درجة الحرارة إلى حد الانجماد في الخريف، ونتيجة ذلك فإن عدد البذور المتكونة سيكون قليلاً لأن هذا الوقت من السنة يعد متأخراً جداً للزيارة المنتظمة للحشرات وتشكل البذور [34]. لذلك يبدو أن موعد تزهير سيكون تحت انتخاب قوي وسيكون للتغيرات الكبير في هذه الصفة دور مهم ومساهمة أصيلة في توسيع المدى الجغرافي والتساعد التدريجي في الارتفاع الموجود حالياً.

بينت النماذج النظرية المستخدمة مؤخراً في دراسة التطور والأنواع، أن انسياب تدفق الجينات يحدث من مناطق الكثافة العالية في المجتمعات المركزية إلى مناطق الكثافة الواطئة في المجتمعات الهامشية، وهذا ربما يعمل على استمرار إنتاج أنماط وراثية 'ضعيفة' 'تكيف' في المجتمعات الهامشية وبهذا فإنه يمنع أي توسع إضافي في المدى البيئي أو الجغرافي [44,27]، وأسباب ذلك غير معلومة .

قد يعمل التضاعف على تمييز توسع المدى البيئي من خلال تحجيم آثار تبادل الجينات في النباتات الثنائية التضاعف وتحديدًا في الجزء المركزي من المدى، وفعلاً اظهر التضريب بين الأنواع الثنائية الموجودة وبين الأنواع المتضاعفة الأخرى أن انسياب الجينات بين المتضاعفات معدوم من خلال تقليل حيوية وخصوصية "الهجن" الثلاثية التضاعف [64,12]. على أية حال وجد أن هناك تقديرات قليلة لانسياب الجينات بين الثنائية التضاعف والمتعددة التضاعف [51, 37, 34, 10].

إن معرفتنا لحد الآن عن معوقات التكاثري بين النباتات لازالت غير شاملة وخاصة فيما يتعلق بعوائق ما قبل التزاوج [74,61,34]. كما إن فهمنا وإدراكنا لمقدار الفاصل التكاثري بين الثنائية والمتعددة التضاعف المكونة حديثاً هو بالاعتماد على المجتمعات الطبيعية وربما اقل من ذلك [65]. بينت الأدلة التي جمعت من دراسة احد الأنواع أن تبادل الجينات بين الأنواع الثنائية التضاعف والرباعية الموجودة قد انخفضت بشدة [37]. وجد Burton و Husband [12] أن الثلاثية التضاعف المصنعة كان لها فقط 9% من الملائمة التي تمتلكها الثنائية، وكان انخفاض الملائمة في عدة مراحل من حياة النبات منها: نضج البذور وحيوية وإنبات حبوب اللقاح. كما إن الثنائية كانت منعزلة جزئياً عن الرباعية نتيجة لمعوقات ما قبل التزاوج مثل زيارة الملقح [34] والأسبقية في إنتاج حبوب اللقاح [35] والتلقيح الذاتي [31]. بشكل عام فإن تبادل الجينات يتم تقييده بنسبة اقل من واحد بالمائة في جميع التزاوجات، والجانب الأكثر أهمية هو عائق ما قبل التزاوج الذي تميز بكونه فعالاً جداً في منع تلقيح الرباعيات من قبل الثنائية التضاعف [34,37]. أثبتت هذه النتائج أن تكيف النوع قيد البحث من

بالإمكان مؤخراً استخدام فحص DNA مباشرة لحية لتفاح، فقد وجد باستخدام هذه الطريقة أن ما نسبته 2.6 % من الأمشاج كانت 2n لدى فحص نباتات من المجاميع الثنائية إنقية [76].

تشير جميع هذه النتائج إلى إمكانية إنتاج نسل رباعي وبمعدل كبير في كل جيل، والذي في الحقيقة هو أكبر بعشر مرات من التقديرات المستندة إلى نباتات المحصول، وكبير بمائة مرة من معدل الطفرة الوراثية [64]، وتعد التقديرات الإضافية للأمشاج غير المختزلة وتشكل التضاعف ضرورية لفهم العوامل البيئية والوراثية التي تنظم هذه العملية. تؤكد هذه الدراسات على أن طفرات التضاعف يمكن أن تكون عالية بشكل كافٍ وربما تكون مصدراً مهماً للتغيرات في الصفات المظهرية والتي منها موعد التزهير. هناك جنال كبير حول أهمية التغيرات المتقطع في التكيف وهو أن تكرار الطفرات الكبيرة له ارتباطات وثيقة بالشكل المظهري التي يمكن أن تعدل، أياً من فوائده الملائمة، وربما تكون متضاعفات ليست استثناء، بالرغم من أن القليل من الأبحاث قد درس تأثيرات الملائمة الناجمة عن مضاعفة المجموعة الكروموسومية في المجتمعات الطبيعية ووجدت علاقة بين الملائمة وبين صفات محددة باستخدام نماذج متعددة ومختلفة. إن نتائج العديد من الدراسات كانت واضحة وهي أن التغيرات في التضاعف يرافقه عادة حدوث تغيرات جذرية في موعد التزهير، ولكن التغيرات الأتية في الصفات المظهرية والوظيفية الأخرى ربما تفرض تكاليف إضافية. قد وجد أن التأثيرات السلبية المرافقة لعملية التضاعف في احد الأنواع تتضمن انخفاض عدد البذور المتكوّنة [12] و عدداً اقل من الأزهار [33] وبطء تشكل النبات [31]. بصورة عامة فإن هذه التأثيرات المرتبطة قد تفسر الانخفاض في الملائمة بنسبة 40% في الرباعيات مقارنة بقربياتها الثنائية المجموعة الكروموسومية في تجارب انبيوت الزجاجية. إن من بين تكاليف الملائمة هذه ربما تتضمن منع التغيرات الكروموسومية من المساهمة في استجابة المجتمع للضغط الانتخابي. أما في بعض الحالات فإن بعضاً من التأثيرات المتعددة المرافقة لحدوث تضاعف ربما تحسن الاستجابة للانتخاب.

[25]. ليس هناك اختبارات مباشرة لمعرفة دور العملية العشوائية في مجتمعات التضاعف الطبيعي، وعلى أية حال فأن هناك العديد من الظروف الضرورية لاشتغال قوى العشوائية في بعض الأنواع النباتية الأول: دراسة مجتمعات (*C. angustifolium*) [33] والتي عولجت تكررات أنواعها تجريبياً (0 و 33 و 50 و 66 و 100% ثنائية تضاعف) والتي أثبتت أن الملائمة تعتمد على التكرار وليست مستقلة عنه، وكما تنبأ بها Levin [45]. كما وجد أن تكون البذور في الثنائية ينخفض بشكل خاص مع زيادة تكرار الرباعية بينما الملائمة في الرباعية كانت مستقلة التكرار [33]، ولو وضعنا في مقياس الملائمة النسبي يلاحظ أن نمط زيادة الملائمة في الرباعية يكون خطياً مع التكرار في المجتمع. إن حد عتبة التكرار الذي يكون عنده ثنائية الرباعية التضاعف قدر متساو من الملائمة، ربما يكون الانجراف أكثر فعالية هو بمقدار 42% من الرباعية. إن هذه الأنواع المختلفة من الأدلة تقترح أن العينات العشوائية لمجتمعات الصغيرة وبالاشتراك مع 'الاستيطان' ربما متلعب نوراً مهماً في انتقال السمات من ثنائية التضاعف إلى متعددة. هذه العملية تشرح في جزء منها انتشار الثنائية وسيادة مجتمعات الرباعية ونسرة المجتمعات الخليطة في العديد من الأنواع [94, 11]. وربما تساهم أيضاً في سيادة الأنواع الرباعية في مناطق التماس مع الأنواع الثنائية.

دور التضاعف في النماذج البيئية والوراثية

مما لا شك فيه أن "التضاعف" أو مضاعفة المجموعة الكروموسومية، يمكن أن يوفر فرصاً لتوسيع مداركنا حول معدلات وأنماط ومعوقات عملية التكيف في النباتات. إن كل ما تقدم يمثل في مجمله أفكاراً وفرضيات إلا أنه أصبح جلياً أن هناك ضرورة لإجراء المزيد من البحوث النظرية والتطبيقية وخاصة في مجال التداخل الوراثي البيئي (GxE Interaction). إن التقدم في مجال دور التفاضل الكروموسومي في التطور يمكن أن يكون ذا فائدة من خلال التقدم في أربعة مجالات:

أولاً: هناك حاجة لإجراء بحوث بيئية لفهم نمط اشتغال الانتخاب في متعددة التضاعف على امتداد التدرج البيئي،

خلال تضاعف المجموعة الكروموسومية ربما يكون مرتبطاً بتقليل التبادل الجيني مع الثنائية التضاعف، والتي قد تسهل التوسع البيئي إلى بعد من المدى الذي تتواجد فيه الأنواع الثنائية التضاعف.

القوى العشوائية وحد العتبة Threshold في المجتمع قيد التكيف:

دار نقاش طويل مختصم الأحياء حول الأهمية التطورية للقوى العشوائية، فقد أثبتت نظرية وراثية المجتمع أن الانجراف يحتمل حدوثه عندما يكون الانتخاب ضعيفاً والحجم الفعال للمجتمعات صغيراً. يبقى التساؤل قائماً: هل يمكن لهذه الظروف أن تلقى؟ وهل مستوذي إلى نقلات تطويرية لا يمكن أن تحدث من خلال طرائق أخرى؟. يثبت من خلال هذا نظرياً، أن الانجراف وبالارتباط مع الانتخاب يمكن أن يسبب تبادلات كبيرة وبالغة الذروة في التكيف [21]. عموماً يمكن القول أن تطور التضاعف يمكن منطقياً أن يمثل مكاناً ملائماً للبحث عن التأثيرات العشوائية لمبنيين الأول: ما نوقش سابقاً من أن المتضاعفات ربما تكون منفصلة تكاثرياً ولو بشتى جزئي عن الثنائية ولأنك فهي سحررة من قيود الانتساب الجيني الذي يشكل عائقاً أمام الانجراف الوراثي [21] تنبئ: أن الآلية التطورية المتعددة التضاعف تكون معرضة للانجراف الوراثي (Genetic vulnerability) خصوصاً للأحداث والتأثيرات العشوائية في المجتمعات. بين Levin [45] أن التداخلات بين الأنواع الثنائية والمتعددة تضاعف قد شخصت بواسطة انتخاب التكرار الإيجابي غير المستقل، وأن النسبة الأقل هي التي ستواجه أضراراً تراوح التي تعود إلى الاحتمال المواظي للتراوح مع نوع آخر، وعند الحسب القوي جداً في نسل الأنواع الثلاثية تضاعف من التزاوجات ما بين الأنواع المختلفة. نتيجة لذلك فإن تطور التضاعف يحدد من خلال اثنين من محاورات الثابتة: وهي ما قبل سيادة الأنواع الثنائية وما قبل سيادة الأنواع الرباعية. لفرض زيادة التكرار فإن أنواعاً نادرة تتطلب آلية معينة لتجاوز حد عتبة التكرار (Threshold) 50% عندما يكون لكلا النوعين قدر متساو من الملائمة [24]، وإحدى هذه الآليات هي تأثيرات القوى العشوائية الناتجة عن الحجم الصغير للمجتمع [9].

وبشكل خاص هناك حاجة للمزيد من الاستطلاعات الشاملة لوصف نمط التغيرات في الصفات المهمة بينياً كموعدهم التزهير مثلاً في الأنواع التي يتباين مستوى التضاعف فيها، كما يجب إجراء المزيد من تجارب البيوت الزجاجية لتحديد التغيرات الوراثية في تلك الصفات، وذلك لإيجاد علاقة بين انشكك المظهري وبين البيئة المحلية على امتداد التدرج البيئي ولتقييم الاستجابة للشكل المظهري المرتبطة بمضاعفة المجموعة الكروموسومية التي ربما تؤثر في الاستجابة للانتخاب، إضافة إلى ذلك فإن الدراسات الحقلية ضرورية لتقييم تكرار الأنواع الثنائية والمتعددة التضاعف المتوفرة ضمن مجتمع ما لتقدير مقدار واتجاه الفصل الانتخابي في الصفات البيئية للمجتمع الخليط الأنواع، وكذلك لتقييم التأثيرات المباشرة وغير المباشرة للتضاعف على الملائمة.

ثانياً: ستلعب الطرائق الجزيئية دوراً خاصاً ومهماً في بحوث التضاعف المستقبلية وهذا استناداً إلى:

1- إن هناك حاجة للمزيد من المعلومات الوراثية لتفحص العلاقات والروابط التطورية بين متعددة التضاعف وأسلافها الثنائية، وهذا سيكون تحدياً خاصاً للأنواع التي هي polymorphic phylogenes لعدد الكروموسومات طالما: آ- يجب أن تكون المعلومات الوراثية متباينة كفاية Soltis و Soltis للمجموعات التي تضم خليطاً من أنواع متعددة التضاعف [81].

ب- يمكن أن تبرز تعقيدات لدى ترجمة تلك البيانات الوراثية وذلك لان الانفصال التكاثري عادة لا يكون كاملاً بين ثنائية والمتعددة التضاعف [61]. قام Soltis و Soltis [81] بإجراء مراجعة للبحوث السابقة حول العلاقة بين الأنواع الثنائية والمتعددة التضاعف في حين استخدمت مؤخراً الطرائق الجزيئية لحل هذه المشكلة.

ثانياً: لدى إجراء أي بحث حول تطور الصفات في أفراد الأنواع النباتية، فإن الدراسات حول التكيف من خلال مضاعفة المجموعة الكروموسومية ستكون مفيدة من تحاليل المقارنة للتضاعف والصفات المهمة بينياً على مقياس تصنيفي واسع [77]. يتطلب هذا النموذج معلومات أفضل لتصنيف المجتمعات التي يمكن أن تختلف أو تتباين في مستوى تضاعفها وليتم جمعها مع معلومات كاملة عن المديات البيئية

وخصائص التكيف. يمكن أن تستخدم هذه البيانات سوية لاختبار النظريات بخصوص التطور المرتبط بكل من مديات البيئية والصفات المظهرية و التضاعف ولم يتم إجراء مثل هذه الاختبارات لحد الآن.

ثالثاً: إن الفهم الأفضل للأساس الوراثي للصفات المهمة بينياً يمكن أن يساهم في فهم أفضل لعملية التكيف، وبشكل خاص فن فهم تأثير تضاعف المجموعة الكروموسومية على الشكل المظهري يعد أساساً في بناء علم التنبؤ الفعّال. إن طريقة تحديد موقع الصفة الكمية QTL والطرائق الأخرى المماثلة يمكن أن تزودنا بلمحة أولية عن عدد المواقع التي تسيطر على الصفات البيئية المهمة مثل موعد التزهير، كما يمكن أن تزودنا بطريقة توزيع تلك المواقع في المجموعة الكروموسومية [92]. إضافة إلى ذلك فإن الطرائق الجزيئية وجينومية تعد أساسية لتحديد أنواع معينة من الجينات التي تسيطر على تلك الصفات وتداخل تأثيراتها مع بعضها بعض ومع بيئتها [17, 22, 40, 67, 99]. ربما سيكون تحدي الأكبر هو زيادة المقدرة على التنبؤ بحجم التأثيرات التي تنتج عن مضاعفة المجموعة الكروموسومية على تلك صفات المهمة بينياً، وهذا يتضمن فهم أفضل لأداء تلك جينات السيطرة على تلك الصفات وتأثير الجرعة الجينية على تنظيمها وتعبيرها [59]. ربما تمثل كل هذه التساؤلات مساهمة الأكبر لبحوث المجموعة الكروموسومية التي يمكن تحزها لدراسة التكيف والتضاعف في نفس الوقت.

رابعاً: فإن إحدى أهم العقبات التي تعترض بحوث التضاعف هي صعوبة فصل التأثيرات الفاجمة عن زيادة عدد النسخ الإضافية للجين عن تلك الناجمة عن زيادة حجم المجموعة الكروموسومية نفسها، وكما ذكر آنفاً فإن العديد من الأنواع متعددة التضاعف الموجودة هي متباعدة وراثياً عن قريباتها ثنائية وهذه الحقيقة تجعل من الصعوبة تقييم أي من سمات تضاعف لدى حدوث تبدل في المدى الجغرافي. من الممكن استخدام المتضاعفات المصنعة حديثاً لتسهيل حل هذه المسكلات، وبالإمكان إنتاج المتضاعفات بعدة وسائل منها باستخدام الكولشيسين (Colchicine) أو إنتاج أفراد من تحد أشجار غير مختزلة [8]. تعد الأخيرة الأكثر رواجاً في المجتمعات الطبيعية وقلة الآثار الجانبية الوراثية المرافقة

genome-doubling agent for maize (*Zea mays* L.) microspores culture. *Plant Cell Reports*. 18(10): 858-862

6. Birchler J.A., D.L. Auger and N.C. Riddle. 2005. In search of the molecular basis of heterosis. *Plant Cell*. 15:2236-2239.

7. Blanc, G., K. Hokamp, and K. Wolfe. 2003. A recent polyploidy superimposed on older large-scale duplications in the *Arabidopsis* genome. *Genome Research*; 13:137-144.

8. Bretugnonne, F. and J.D. Thompson. 1995. Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the evolution of polyploid plants. *New Phytol*. 129: 1-22.

9. Briggs, D. and S.M. Walters. 1997. *Plant Variation and Evolution*, 3rd edn. Cambridge Univ. Press, Cambridge.UK.p.224-264.

10. Brochmann, C., B. Stodje and L. Borgen. 1992. Gene flow across ploidal levels in *Draba* (Brassicaceae). *Evol. Trends Plants*. 6:125-134.

11. Burton, T.L. and B.C. Husband. 1999. Population cytotype structure in the polyploid *Galax urceolata* (Diapensiaceae). *Heredity*, 82:381-390.

12. Burton, T.L. and B.C. Husband. 2000. Fitness differences among diploids, tetraploids and their triploid hybrids in *Chamerion angustifolium* (Onagraceae): mechanisms of inviability and implications for polyploid evolution. *Evolution*. 54: 1182-1191.

13. Burton, T.L. and B.C. Husband. 2001. Fecundity and offspring ploidy in matings among diploid, triploid and tetraploid *Chamerion angustifolium* (Onagraceae): consequences for tetraploid establishment. *Heredity*. 87: 573-582.

14. Bushell, C., M. Spielman, and R. Scott. 2003. The basis of natural and artificial post zygotic hybridization barriers in *Arabidopsis* species. *Plant Cell*. 15:1430 - 1442.

15. Chen, Z.J. 2007. Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids. *Annual Rev. of Plant Bio.* 58:377-406.

16. Chen, Z.J. and C.S. Pikaard. 1997.

لها [65]، وستظهر على الأفراد المعاملة في الأجيال القريبة اللاحقة التأثيرات المباشرة لتناقص حجم المجموعة الكروموسومية وأية تغيرات أخرى في التعبير الجيني [59]، إلا إنها لن يكون لديها الوقت الكافي لبناء تباعد وراثي من خلال الطفرة والانسحاب الجيني. يمكن تقييم أداء هذه النباتات بنقلها إلى المديات البيئية للأنواع الثنائية وابعاد منها، وعندها يمكن أن نفهم ليس فقط السبب من وراء تبدل المدى بين الأنواع الثنائية والمتعددة التضاعف بل ونفهم العقبان التي تعترض "التكيف" في الأنواع ثنائية بشكل عام. لذا فإن المزيد من الدراسات ستعمل على تنقية منظورنا الوراثي لعدد وتوزيع وتوقيت أحداث التضاعف خلال مراحل تطور مغطاة البذور وستقودنا المعنومات المترابطة من دراسة مختلف الأنظمة النباتية والتضاعف المستحث المتعدد إلى فهم أفضل لنوع التأثير الجيني والجينومي للتضاعف، وللوصول على رؤية أوضح تبدل التعبير الجيني على مستوى المجموعة الكروموسومية في النباتات البرية. إن من المؤمل أن تساهم مثل هذه الدراسات في رسم تصور كافي عن الآلية التي تتم بها السيطرة على مصير الجينات المتضاعفة وبالتالي توجيه تأثيرات التضاعف على كل من التطور المظهري والتكاثري والمسالك الأيضية وغيرها من السمات ذات التأثير البالغ على التنوع والتكيف.

المصادر

1. Adams, K.L. 2007. Evolution of duplicate gene expression in polyploid and hybrid plants. *Journal of Heredity*. 98(2):136-141
2. Adams K.L., R.Cronn, R.Percifield and J.F.Wendel. 2003. Genes duplicated by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and cis-specific reciprocal silencing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 100: 4649-4654
3. Adams K.L. and J.F. Wendel. 2005. Polyploidy and genome evolution in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8:135-141
4. Arnold, M.L. 1997. Natural Hybridization and Evolution. *Oxford Univ. Press*. New York. USA.p.342-351
5. Barnabás, B., B. Obert and G. Kovács. 1999. "Colchicine" an efficient

- populations. *Evolution*. 51:1-23.
28. Goldblatt, P. 1980. Polyploidy in Angiosperms: Monocotyledons. *Plenum Press*, New York, USA. P.219-239.
29. Grant, V. 1981. Plant Speciation. *Columbia University Press*. N.Y., USA. p.281-298.
30. Gustafsson, A. 1948. Polyploidy, life-form, and vegetative reproduction. *Hereditas*. 34: 1-22.
31. Husband, B.C. and D.W. Schemske. 1997. The effect of inbreeding in diploid and tetraploid populations of *Epilobium angustifolium* (Onagraceae): implications for the genetic basis of inbreeding depression. *Evolution*. 51: 737-746.
32. Husband, B.C. and D.W. Schemske. 1998. Cytotype distribution at a diploid-tetraploid contact zone in *Chamerion (Epilobium) angustifolium* (Onagraceae). *Am. J. Bot.* 85: 1688-1694.
33. Husband, B.C. 2000. Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 267: 217-223.
34. Husband, B.C. and D.W. Schemske. 2000. Ecological mechanisms of reproductive isolation and coexistence of diploid and tetraploid *Chamerion angustifolium*. *J. Ecol.* 88: 1-14.
35. Husband, B.C., D.W. Schemske, C. Goodwillie and T.I. Burton. 2002. Pollen competition as a unilateral mechanism of reproductive isolation between diploid and tetraploid *Chamerion angustifolium*. *Proc. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 269: 2565-2571.
36. Husband, B.C. 2004. The role of triploids in the evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations. *Biol. J. Linn. Soc.* 82: 537-546.
37. Husband, B.C. and H.A. Sabara. 2004. Reproductive isolation between autotetraploids and their diploid progenitors in fireweed, *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *New Phytol.* 161: 703-713.
38. Immonen, S. and H. Anttila. 1996. Success in rye anther culture. *Vortr. Pflanzenzuchtung*. 35:237-244.
39. Jeffrey, C.Z., H. Misook and D.C. Soltis. 2007. Polyploidy: genome obesity and Transcriptional analysis of nucleolar dominance in polyploid plants: biased expression/silencing of progenitor rRNA genes are developmentally regulated in Brassica. *Proceedings of the National Academy of Sci.* 94:3442-3447.
17. Chou, M.L. and C-H. Yang. 1999. Late-flowering genes interact with early-flowering genes to regulate flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 40:702-708.
18. Clausen, J., D.D. Keck and W.M. Hiesey. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. The effect of varied environments on western North American plants. *Carnegie Inst., Washington, Publ.* No.520, pp.452.
19. Comai, L. 2005. The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews Genetics*. 6:836-846.
20. Cook, L.M., P.S. Soltis, S.J. Brunfeld, and D.E. Soltis. 1998. Multiple independent formations of Tagapogon tetraploids (Asteraceae): evidence from RAPD markers. *Mol. Ecol.* 7:1293-3102.
21. Coyne, J.A., N.H. Barton and M. Turelli. 1997. A critique of Sewall Wright's shifting balance theory of evolution. *Evolution*. 51:643-671
22. Cronk, Q.C. 2001. Plant evolution and development in post-genomic context. *Nat. Rev. Genet.* 2:607-619
23. Ehrendorfer, F. 1980. Polyploidy and Distribution. In *Polyploidy Biological Relevance.*, *Plenum press*, New York, USA. p.45-60.
24. Felber, F. 1991. Establishment of a tetraploid cytotype in a diploid population: effect of the relative fitness of cytotypes. *J. Evol. Biol.* 4:195-207.
25. Fowler, N.L. and D.A. Levin. 1984. Ecological constraints on the establishment of a novel polyploidy in competition with its diploid progenitor. *Am. Nat.* H-4: 703-711.
26. Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary Biology* (3rd edn). Sinauer Associates Inc. Sunderland, M.A. p.335-357.
27. Garcia-Ramos, G. and M. Kirkpatrick. 1997. Genetic models of rapid evolutionary divergence in peripheral

- subfunctionalization. *Genetics*. 154:459-473.
53. Maluszynski, M., K. J. Kasha, B.P. Forster and I. Szarejko. 2003. Doubled haploid production in crop plants: A manual. *Kluwer Academic Publ.*, Dordrecht, Boston, London.UK. p.197-214.
54. Masterson, J. 1994. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of flowering plants. *Science*. 264: 421-424.
55. Mayr, E. 1982. The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance. *Belknap Press of Harvard University Press*, Cambridge. U.K.
56. Mosquin, T. 1967. Evidence for autopolyploidy in *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *Evolution*.21: 713-719.
57. Mosquin, T. and E. Small. 1971. An example of parallel evolution in *Epilobium* (Onagraceae). *Evolution*. 25: 678-682.
58. Olmstead, R.G. 1990. Biological and historical factors influencing genetic diversity in the *Scutellaria angustifolium* complex (Labiatae). *Evolution*. 44:54-70
59. Osborn, T.C., J.C. Osborn, J.A. Birchler, D.L. Auger, Z.J. Chen, H.S. Lee, L. Comai, A. Madlung, R.W. Doerge and V. Colot. 2003. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids. *Trends Genet*. 19:141-147.
60. Otto S.P. and J. Whitton. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual Rev. of Genet*. 34:401- 437.
61. Petit, C., F. Bretagnolle and F. Felber. 1999. Evolutionary consequences of diploid-polyploid hybrid zones in wild species. *Trends Ecol. Evol*. 14: 306-311.
62. Petit, C. and J.D. Thompson. 1999. Species diversity and ecological range in relation to ploidy level in the flora of the Pyrenees. *Evol. Ecol*. 13: 45-66.
63. Provine, W.B. 1986. Sewall Wright and Evolutionary Biology. Chicago University Press, Chicago, IL,USA. p.318-330
64. Ramsey, J. and D.W. Schemske. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst*. 29: 467-501.
65. Ramsey, J. and D.W. Schemske. 2002. Neopolyploidy in flowering plants: its consequences. Polyploidy workshop: Plant and Animal Genome XV Conference, San Diego, CA, USA pp.486.
40. Johanson, U., J. West, C. Lister, S. Michaels, R. Amasoni and C. Dean. 2000. Molecular analysis of FRIGIDA, a major determinant of natural variation in Arabidopsis flowering time. *Science* (Washington, D.C.) 290: 344-347.
41. Josefsson C., B. Dilkes and L. Comai. 2006. Parent-dependent loss of gene silencing during interspecies hybridization. *Current Biology*.16:1322-1328.
42. Joshua, A.U. and J.F. Wendel. 2006. Polyploidy and Crop Improvement. *Crop Sci*. 46: S-3-S-14.
43. Kehr, A.E. 1996. Woody plant polyploidy. *Am. Nurseryman* 183(3):38-47.
44. Kirkpatrick, M. and N.H. Barton. 1997. Evolution of a species range. *Am. Nat*. 150: 1-23.
45. Levin, D.A. 1975. Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon*. 24: 35-43.
46. Levin, D.A. 1983. Polyploidy and novelty in flowering plants. *Am. Nat*. 135: 563-572.
47. Levin, D.A. 2002. The role of chromosomal change in plant evolution. Oxford Series in Ecology and Evolution. *Oxford University Press*, Oxford, U.K. p.411-429
48. Levy, A.A. and M. Feldman. 2002. The impact of polyploidy on grass genome evolution. *Plant Physiology*. 130:1587-1593.
49. Levy, A.A. and M. Feldman. 2004. Genetic and epigenetic reprogramming of the wheat genome upon allopolyploidization. *Biol. J. Linn. Soc*. 82:607-617.
50. Liu, B. and J.F. Wendel. 2003. Epigenetic phenomena and the evolution of plant allopolyploids. *Mol. Phylogenet. Evol*. 29: 365-379.
51. Lumaret, R. and E. Barrientos. 1990. Phylogenetic relationships and gene flow between sympatric diploid and tetraploid plants of *Dactylis glomerata* (Gramineae). *Plant. Syst. Evol*. 169: 81-96.
52. Lynch M. and A. Force. 2000. The probability of duplicate gene preservation by

79. Soltis, D.E. and P.S. Soltis. 1989. Genetic consequences of autopolyploidy in *Tolmeia* (Saxifragaceae). *Evolution*. 43: 586-594.
80. Soltis, D.B. and P.S. Soltis. 1993. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. *Crit. Rev. Plant Sci.* 12: 243-273.
81. Soltis, D.I. and P.S. Soltis. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends Ecol. Evol.* 14:348-352.
82. Soltis, D.E., P.S. Soltis and J.A. Tate. 2003. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytologist*. 161: 173-91.
83. Song, K., P. Lu, K. Tank, and T.C. Osborn. 1995. Rapid genome change in synthetic polyploids of Brassica and its implications for polyploid evolution. *Proceedings of the National Acad. of Sci.* 92: 7719-7723.
84. Stebbins, G.L. 1950. Variation and Evolution in Plants. *Columbia University Press*, N.Y., USA. p.244-252
85. Stebbins, G.L. 1984. Polyploidy and the distribution of the arctic-alpine flora: new evidence and a new approach. *Botanica Helvetica*. 94:1-13.
86. Stebbins, G.L. and J.C. Dawe. 1987. Polyploidy and distribution in European flora: a reappraisal. *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 343-354.
87. Tate, J.A., P.S. Soltis and D.E. Soltis. 2004. The Evolution of the Genome. *Academic Press*. New York, USA. p.306-319.
88. Thomas, W. T., B. B. Gertson and B.P. Forster. 2003. Doubled haploids in breeding: A Manual. *Kluwer Academic Publ.*, Dordrecht, Boston, London, U.K. p.173-182.
89. Thomas, W.T., A.C. Newton, A. Wilson, A. Booth, M. Macaulay and R. Keith. 2000. Development of recombinant chromosome substitution lines: A barley resource. *SCRI Annual Report 1999/2000*, p. 99-100.
90. Thomas, W.T., W. Powell and W. Wood. 1984. The chromosomal location of the dwarfing gene present in the spring barley variety (Golden Promise). *Heredity*. 53:177-183.
91. Thompson, J.D. and R. Lumaret. 1992. The evolutionary dynamics of polyploid plants: origins, establishment and persistence. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 589-639.
66. Rapp, R.A. and J.F. Wendel. 2005. Epigenetics and plant evolution. *New Phytologist*. 168: 81-91
67. Ratcliffe, O.J. and J.L. Ricchmann. 2002. Arabidopsis transcription factors and the regulation of flowering time: a genomic perspective. *Curr. Iss. Mol. Biol.* 4: 77-91.
68. Riddle, N.C. and J.A. Birchler. 2003. Effects of reunited diverged regulatory hierarchies in allopolyploids and species hybrids. *Trends Genet.* 19: 597-600.
69. Roese, M.L. and L.D. Gottlieb. 1976. Genetic and biochemical consequences of polyploidy in *Tragopogon*. *Evolution*. 30:818-830.
70. Rowley, G.D. 1993. Rosaceae: The rose family. In: V.H. Heywood (edn). *Flowering Plants of the World*. *Batsford Pub.*, London, U.K. p. 141-144
71. Ruzin, S.E. 1999. Plant Microtechnique and Microscopy. *Oxford University Press*, London, U.K. p.245-258
72. Sanford, J.C. 1983. Ploidy manipulations. *Purdue Univ. Press*, West Lafayette, Inc., USA. p.100-123.
73. Schen, C., M. Sanchez, T. Blake, and P.M. Hayes. 1990. Segregation of Mendelian markers in doubled haploid and F2 progeny of barley cross. *Hereditas*. 113: 69-72.
74. Segraves, K.A. and J.N. Thompson. 1999. Plant polyploidy and pollination: floral traits and insect visits to diploid and tetraploid *Heuchera grossularifolia*. *Evolution*. 53: 1114-1127.
75. Seoighe, C. 2003. Turning the clock back on ancient genome duplication. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 13:636-643.
76. Sharma, A.K. and A. Sharma. 1999. *Plant Chromosomes: Analysis, Manipulation and engineering*. Harwood Academic Pub., Amsterdam.
77. Silvertown, J., M. Franco and J.L. Harper. 1997. *Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny and Evolution*. *Cambridge University Press*, Cambridge, U.K. p.154-164
78. Solovieva, L.V. 1990. Number of chloroplasts in guard cells of stomata as an indicator of the ploidy level of apple seedlings. *Cytol. Genet.* 24:1-4.

- R.W. Doerge, L. Comai and Z.J. Chen. 2006. Genome wide non additive gene regulation in (*Arabidopsis*) allotetraploids. *Genetics*. 172:507-17.
98. Warwick, S.I. and L.D. Gottlieb. 1985. Genetic divergence and geographic speciation in *Layia* (Compositae). *Evolution*. 39: 1236-1241.
99. Wendel, J.F. 2000. Genome evolution in polyploids. *Plant Mol. Biol.* 42:225-249.
100. Wendel, J.F. and J. Doyle. 2005. Polyploidy and evolution in plants. In R.J. Henry, (edn). *Plant diversity and evolution: genotypic and pheontypic variation in higher plants*. CABI.Oxford shire. UK. p.97-117
101. William, K.J., S.P. Taylor, P. Bogacki, M. Pallotta, H.S. Bariana and H. Wallwork. 2002. Mapping of the root lesion nematode (*Pratylenchus neglectus*) resistance gene Rlnn1 in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 104:874-879.
102. Winzeler, H., J. Schmid, and P.M. Fried. 1987. Field performance of androgenetic doubled haploid spring wheat line in comparison with line selected by the pedigree system. *Plant Breeding* 99: 41-48.
- Trends Ecol. Evol.* 7: 302-307.
92. Ungerer, M.C., S.S. Halldorsdottir, J.L. Modliszewski, T.F. Mackay and M.D. Purugganan. 2002. Quantitative trait loci for inflorescence development in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*. 160: 1133-1151.
93. Van Bogaert, G. 1975. A comparison between colchicine induced tetraploid and diploid cultivars of *Lolium* species. *Eucarpia Report*, Zurich.p.133-146
94. Van Dijk, P., M. Hartog and V.W. Delden. 1992. Single cytotype areas in autotetraploid *Plantago media* L. *Biol. J. Linn. Soc.* 46: 315-331.
95. Vietnam, R.A., 2005. Paralogs in polyploids: one for all and all for one? *Plant Cell*. 17: 4-11.
96. Wang, Z., G. Taramino, D. Yang, G. Liu, S.V. Tingey, G.H. Miao and G.L. Wang. 2001. Rice ESTs with disease-resistance gene or defense-response gene-like sequences mapped to regions containing major resistance genes or QTLs. *Molecular Genetics and Genomics*. 265:303-310.
97. Wang J., L. Tian, H.S. Lee, N.E. Wei, H. Jiang, B. Watson, A. Madlung, T.C Osborn,

