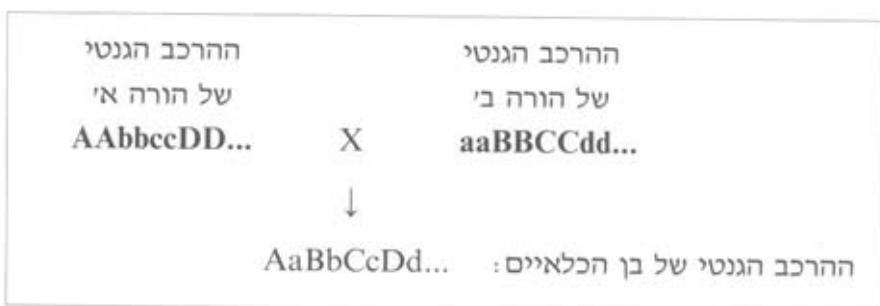


פרק 2: און מכלוא – הטרוזיס, זני מכלוא ועקרות זכרית

בתאור הכלאות בין הורים שונים נהוג לציין את הצמח המשמש כנקבה (צמח האם) בצד שמאל, ואת צמח האב או ההורה הזכרי בצד ימין, כדלקמן:
זכר – $B \times A$ – נקבה.

שנים רבות מעידים משיביחי הצמחים כי בעקבות הכלאה בין זנים הרחוקים האחד מהשני מבחינה גנטית, תתכן קבלת מכלוא השונה מאוד משני הוריו. לעיתים מזומנות לבן הכלאיים בדור ההכלאה הראשון F_1 יתרון בתכונות חקלאיות חשובות כגון יבול, איכות, בכירות מול אפילות, עמידות למחלות ועוד. תופעה זו מכונה און כלאיים (הטרוזיס, heterosis), מושג המבטא יתרון לצאצאים הטרוזיגוטים, "מעורבים", שנוצרים ממפגש ייחודי בין שני הורים הומוזיגוטים, טהורים, הרחוקים גנטית, כמו בדוגמת ההכלאה בין שני ההורים:



בנוסף, כאשר העמידויות למחלות שונות מבוקרות ע"י גנים דומיננטיים, ולדוגמה להורה א' גנים A ו-B האחראים לשתי עמידויות, ולהורה ב' גנים C ו-D האחראים לעמידות נגד שתי מחלות אחרות, או אז בצעד אחד ניתן לקבל מיכלוא ביניהם ($AaBbCcDd$), העמיד כנגד כל ארבע המחלות.
צמחי מינים המתרבים ע"י הפריה עצמית כדוגמת עגבניה, אפונה, אגוזי

אדמה וחיטה, מאופיינים בהומוזיגוטיות גבוהה של האללים בגנים השונים. לעומת קבוצת מינים זו, קיימים צמחים המאופיינים בהטרוזיגוטיות גבוהה כתוצאה מהפריה חופשית. במשפחת הדלועיים, למשל, קיימים מינים שבהם הפרחים הנקביים והזכריים מתפתחים באופן נפרד על אותו הצמח, ובמינים אלו מתקיימת הפריה הן בין פרחי אותו הצמח, והן ביניהם לבין פרחי צמחים אחרים. כתוצאה מהפריה חופשית שכזו, קיימת במינים אלו הטרוזיגוטיות ניכרת. לכן, כאשר מעוניינים לקבל בקבוצה זו זנים אחידים, הומוזיגוטים, יש לבצע הפריות עצמיות מבוקרות במשך מספר דורות.

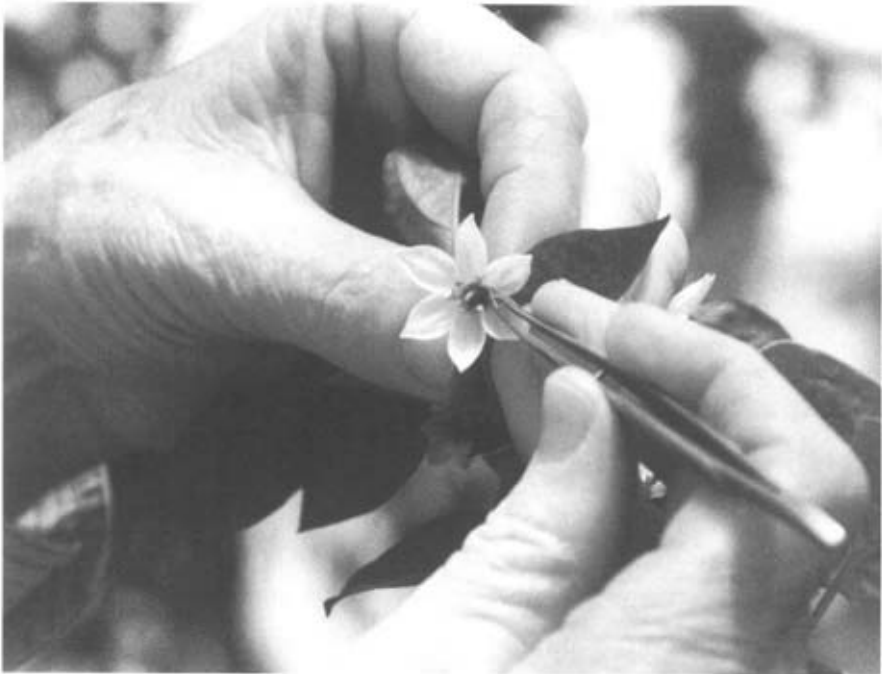
מאז חשיפת תופעת ההטרוזיס קיים מאמץ השבחתי רב לאמץ יתרון זה במגוון רחב של גידולים. בימינו ברוב מיני הירקות החשובים הנימנים על משפחת הסולניים (עגבנייה, פלפל וחציל) ומשפחת הדלועיים (קישוא, דלעת, מלון ואבטיח), וכן במגוון מינים ממשפחת המצליבים (כרוב, כרובית, ברקולי, כרוב ניצנים ועוד), מייצרות חברות הזרעים הגדולות זני מכלוא, אשר לרובם יתרונות על הזנים הרגילים, זני ההפריה החופשית. בהקשר זה יוזכר צמח התירס, שדרכו נילמדה ונוצלה כבר מראשית המאה ה-20, ובעיקר בארה"ב, תופעת ההטרוזיס להעלאת היבול, דרך יצירתם של זני מכלוא.

הטכניקה של ייצור זרעי מכלוא

צמח התירס לדוגמה הינו חד-ביתי, דהיינו בכל צמח מצויים הן האברים הזכריים והן הנקביים. הקלח, המכיל את פרחי הנקבה, מצוי בחלקו המרכזי של הצמח, בעוד שפרחי הזכר ממוקמים בצמרתו. ע"י קיצוץ מכני של הפריחה הזכרית שבצמרת ניתן לקבל צמחים נקביים. צמחים אלו ניתן להפרות באבקה של צמחי תירס הגדלים בסמוך, ושהם התפרחות הזכריות לא קוצצו. ההפריה בתירס נעשית בעזרת הרוח, כפי שמקובל ביצירה מסחרית של זרעי מכלוא, או ע"י האבקה ידנית מבוקרת.

בצמחים חד-ביתיים ממשפחת הדלועיים נהוג לסגור או לכסות את הפרחים הזכריים והנקביים הנפרדים יום לפני ההכלאה, בכדי למנוע התערבות לא רצויה של חרקים מפריים. ביום ההכלאה אוספים אבקה מהפרחים הזכריים הסגורים, כדי לבצע הכלאות מבוקרות.

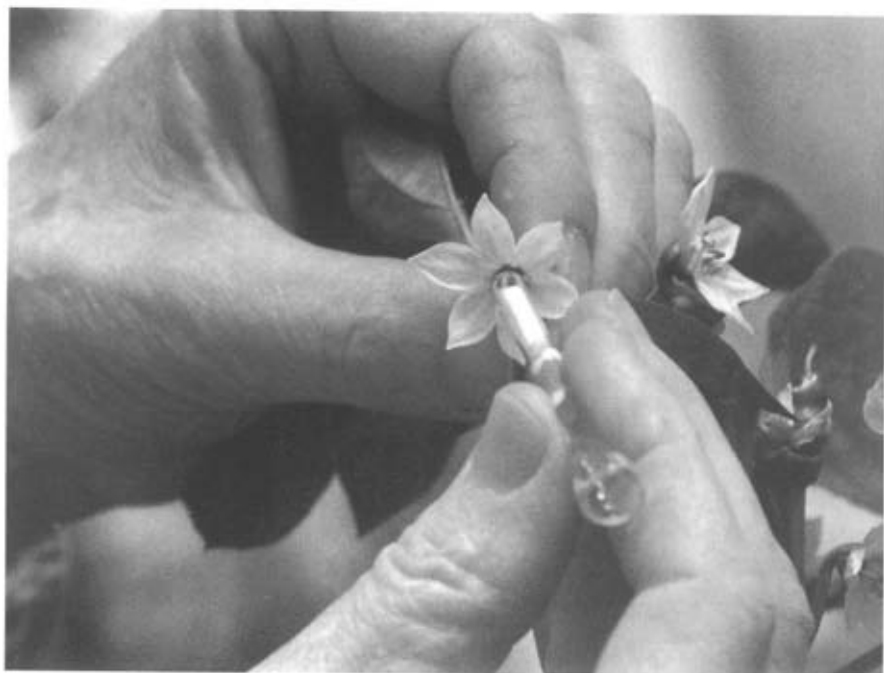
צמחים בעלי פרחים זרמיניים, המכונים גם הרמפרודיטיים (הרמס ואפרודיטה) או אנדרוגיניים (אברי זכר ונקבה), כוללים אברים זכריים



תמונה 2. סרוס פרח הפלפל

ונקביים באותו הפרח. כאשר צמחים אלו מתוכננים לשמש כצמחי אם לצורך הכלאות, נהוג לסרס את הפרחים בעזרת מלקחיים (פינצטה), המנתקים את האבקנים מבסיסם, בשלב מוקדם לפני פתיחת המאבקים ופיזור האבקה (תמונה 2). בתנאי שדה, כדי למנוע התערבות של חרקים בביצוע הכלאות, מקובל לכסות את הפרחים בשקיות מתאימות לאחר סרוסם, ולהסירן בעת ביצוע הכלאה המבוקרת.

קיימות שתי דרכים עיקריות לביצוע הכלאות, האחת – איסוף אבקה בבוקר בו מתבצעות הכלאות, ושימוש מידי בה, והשניה – איסוף אבקה בכמות גדולה ושימורה בתנאי קירור ויובש מתאימים, עד למועד שהצלקת בשלה ומוכנה לקליטת האבקה. הזמן המועדף לביצוע הכלאות הינן שעות הבוקר, שבהן מתקיים שלב פתיחת הפרח (anthesis). טכניקת הכלאה ליצירת זרעי מכלוא הינה יקרה בהשוואה להאבקה פתוחה, בשל הצורך בעבודה ידנית לסרוס פרחים, לאיסוף אבקה ולהפריה (תמונות 2, 3). בכדי לחסוך בהוצאות ולהפחית את הצורך בפעולות אלה נעזרים במספר מנגנונים גנטיים, בהם עקרות – זכרית,



תמונה 3. האבקת פרח הפלפל בעזרת צינורית שבתוכה אבקה

המצויה ברוב המינים, וכן ב"אי התאם עצמי"⁴, המצוי, לדוגמה, במשפחת המצליבים. בנוסף נעשה שימוש בכימיקלים המתערבים במנגנון המיני באופן סלקטיבי, והופכים, ע"י מניעת היווצרותם של פרחי זכר, הן את הצמח החד-ביתי והן את הצמחים בעלי הפרחים הדרמיניים לצמחי אם. שימוש בחרקים כמאביקים חוסך עבודה ידנית. חרקים מסויימים פועלים כנשאי אבקה בתנאי השדה הפתוח, וכן קיימים מיני חרקים שניתן לגייסם לאותה פעילות גם במבנים סגורים, כדוגמת בתי צמיחה.

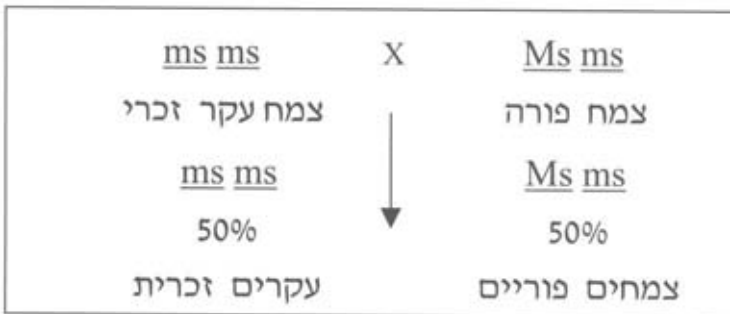
עקרות זכרית גנית

לעתים קרובות מופיעים בשדה הפלפל צמחים חריגים בגובהם, הנושאים מספר קטן של פירות מעוותים ומעוטי זרעים. התברר כי ברוב הצמחים הללו

⁴ אי התאם עצמי (self-incompatibility) – מנגנון המפוקח ע"י אללים מקבוצת S. הצמח S1/S2, לדוגמה, אינו מסוגל להפרות עצמו שכן גרגרי אבקה הנושאים את האללים S1 או S2 לא נובטים על הצלקת שנושאת את אותם אללים.

האבקנים מנווונים ונעדרי אבקה. הזרעים המעטים שהתפתחו בפירותיהם נתקבלו ע"י הפרייה הדדית באמצעות חרקים. עיוות הפירות נבע מהעדר כמות זרעים אופטימלית בתוכם, כמות הנדרשת להתפתחות נורמלית של הפרי, וכמות זו מתקבלת בד"כ ע"י הפריה עצמית תקינה. הכלאות שנעשו בין הצמחים העקרים לבין צמחים נורמלים הראו כי ברוב המקרים הדור הראשון (F_1) היה פורה בעוד שהדור השני (F_2), התאפיין בהתפצלות מנדלית ביחס של 3 פוריים ל-1 עקר זכרית (male sterile). תופעה זו מעידה על נוכחות אלל רצסיבי (ms), שבמצב הומוזיגוטי גורם לעקרות זכרית. הצמחים העקרים זכרית נתקבלו כתוצאה מהתרחשות של מוטציה ספונטנית מהאלל הדומיננטי Ms ל- ms הרצסיבי. מוטציה זו ארעה במועד בלתי ידוע בעבר, ונחשפה פנוטיפית רק ע"י יצירת הומוזיגוט $ms\ ms$ באחד מדורות הצאצאים. גנים אלו מכונים אללים מוטנטים מקבוצת ms .

חוקרי פלפל מצאו גנים שונים לעקרות זכרית (ms). לשם אפיונם זה מזה נתנו להם מספרים, ולכן הספרות המקצועית מתארת גנים אלו כ- $ms-1$, $ms-2$, ... $ms-10$. ראוי לציין כי ברוב המקרים לא נעשה נסיון לברר האם גנים אלו מצויים באתרים שונים על הכרומוזומים (גנום הצמח), או שמא חלקם הינם אללים באותו אתר בכרומוזום. גן מטיפוס ms יכול לשמש ליצירת זרעי מכלוא בגידולים שונים בכלל ובפלפל בפרט, על פי ההכלאה הבאה:

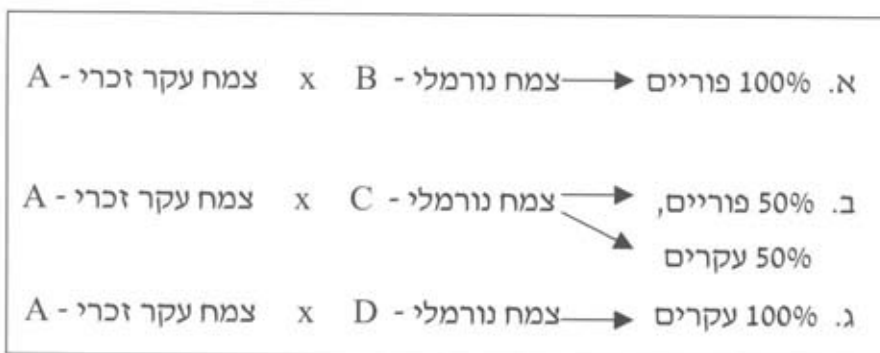


בצמחים העקרים זכרית ($ms\ ms$) משתמשים כצמחי אם ליצירת זרעי המכלוא, מאחר והאבקנים שלהם חסרי אבקה ולכן גם אין צורך בסרוסם. לעומת זאת, את הצמחים הפוריים ($Ms\ ms$) מסלקים, ואולם, אם מעוניינים להשתמש אף בהם כצמחי אם, יש לסרס את פרחיהם. ראוי לציין כי קיים קושי בזיהוי הצמחים העקרים בשלב מוקדם, ולכן נאלצים בד"כ להמתין עד לשלב הפריחה.

עקרות זכרית ציטופלסמתית – גנית

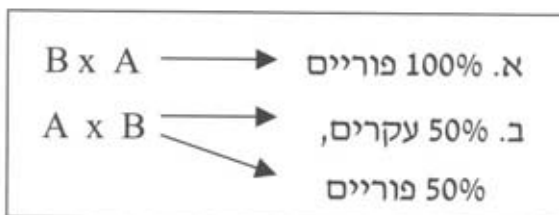
התורשה המנדלית התייחסה להעברה של גנים שמקורם בגרעין התא, ולפיכך לא היתה משמעות גנטית להחלטה מי ישמש לצורך הכלאות כצמח אם ומי ישמש כצמח אב. לימים נתגלו תופעות חדשות שלא תאמו את הציפיה מהתורשה המנדלית, ונדרש ידע נוסף אודות תרומתם של גורמים חוץ גרעיניים, בעיקר ציטופלסמתיים, בכדי להסביר תופעות חריגות אלה.

בתהליך חלוקת ההפחתה, המיוזיס, מתפתחים בשחלות הפרח אברי מין נקביים, הביציות, ובמאבקים מתפתחים תאי מין זכריים – גרגרי האבקה. מספר הביציות קטן מאוד יחסית לכמות גרגרי האבקה, אולם הן גדולות בהרבה מגודל הגרגרים. בעוד שגרגר האבקה הינו רובו ככולו גרעין, ולכן תרומתו להפריה הינה בעיקר גרעינית, הרי שהביצית מכילה בנוסף לגרעין גם מסה ציטופלסמתית בעלת גופיפים שונים, שהמוכרים ביותר מביניהם הינם הפלסטידות והמיטוכונדריות. מכאן, שלהבדיל מגרגרי האבקה, מעבירות הביציות לדור הבא, בנוסף לגרעין, גם את שאר הגופיפים הציטופלסמתיים, ולכן, בנוסף לתורשה גרעינית, קיימת גם תורשה ציטופלסמתית או אימהית. התוצאות החריגות מתקבלות מסדרת הכלאות הבאות:



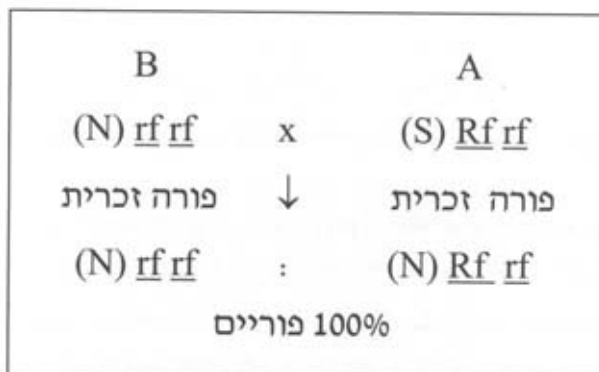
את התוצאות א' ו-ב' ניתן להסביר ע"י הכלאות בקבוצת הגנים המצויים בכרומוזומים, כמו $Ms Ms \times ms ms$ ו- $ms ms \times Ms Ms$, כאשר ההורה הזכרי הינו הומוזיגוט או הטרוזיגוט בהתאמה. אולם, כיצד נסביר את תוצאה ג', כאשר צמח מפרה ונורמלי D מביא צאצאים שכולם עקרים זכרית? ומכאן להפתעה נוספת, כאשר משתי הכלאות הפוכות (reciprocal) בין שני צמחים פוריים כמו $A \times B$ (באחת A משמש כהורה נקבי ובשניה כהורה זכרי, וכך לגבי

ההורה B) מקבלים תוצאות שונות, שאינן צפויות בתורשה מנדלית (גרעינית). לדוגמא:



את תוצאה א' דלעיל ניתן להסביר על בסיס תורשת הגן ms , הנזכר לעיל בעקבות הכלאות כמו: $Ms Ms \times Ms ms$ או $Ms Ms \times Ms Ms$, אולם כיצד התקבלה תוצאה ב'? קודם לכן נזכיר שכל תא בנוי ממערכת ביולוגית, הציטופלסמה, אשר בתוכה יושב גרעין התא, וכי רבים מהתהליכים הביוסיתטיים שמתרחשים בציטופלסמה תלויים בזרימת "מידע" מהגרעין אליה. ובהקשר לענייננו בנושא העקרות הזכרית:

- א. קיימים שני סוגי ציטופלסמה, האחת נורמלית (N), והשניה "בלתי נורמלית" מטיפוס (S) (sterile), הגורמת לעקרות זכרית.
- ב. קיימים אללים גרעיניים Rf ו- rf , הפועלים ביחסי גומלין עם שני סוגי הציטופלסמות (N) ו-(S), כאשר האלל הרצסיבי rf מאפשר התבטאות עקרות זכרית בנוכחות הציטופלסמה (S), ואילו האלל הדומיננטי Rf אחראי להחזרת פוריות (fertility restoration) כאשר קיימת ציטופלסמה זו. מכאן ניתן לפרש את שתי ההכלאות האחרונות בדרך הבאה:
- הכלאה א' :



הכלאה ב' :

A		B
(S) <u>Rf rf</u>	x	(N) <u>rf rf</u>
פורה זכרית	↓	פורה זכרית
(S) <u>Rf rf</u>	:	(S) <u>rf rf</u>
50%		50%
פוריים		עקרים זכרית

המשיבחים משתמשים באמהות מטיפוס (S) rf rf, ומרבים אותן ע"י הכלאה:

(S) <u>rf rf</u>	x	(N) <u>rf rf</u>
עקר זכרי		פורה

הכלאה זו נותנת 100% צמחי אם. ההורים הזכריים עשויים להיות מטיפוס (S) Rf Rf, אך במציאות הינם בעיקר מטיפוס (N) Rf Rf, ונקראים גם מחזירי פוריות (restorer lines), שכן המכלוא המתקבל הינו פורה מטיפוס (S) Rf rf. ומדוע חשובה החזרת הפוריות לצאצאי צמח הפלפל? נחזור ונזכיר כי בפלפל קיים קשר הדוק בין כמות הזרעים בפרי להתפתחותו התקינה, כיוון שלזרעים המתפתחים בפרי יש השפעה הורמונלית על גדילתו. מכאן שפרחי הפלפל חייבים להכיל במאבקים אבקה נורמלית שתאפשר הפריה תקינה ויצירת זרעים, בעוד שבהעדר זרעים או בהיותם מעטים, מתפתחים פירות קטנים ומעוותים.

מקורות של הציטופלסמה (S) והאללים מטיפוס Rf, rf

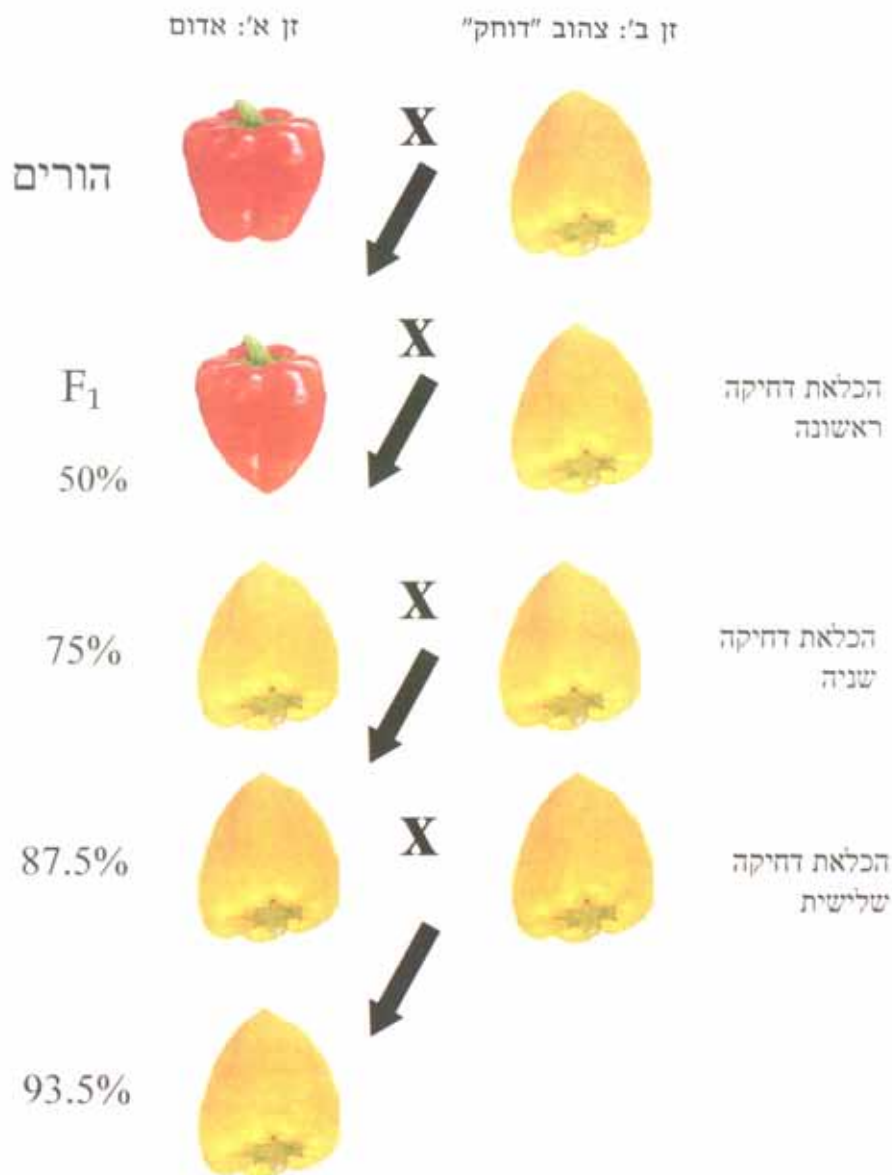
למדנו אפוא שזקוקים אנו להורים נקביים מטיפוס (S) rf rf, ולהורים זכריים מטיפוס מחזיר פוריות (N) Rf Rf, בכדי לקבל מכלואים מניבי פירות נורמלים. בזן מסוים שחקר מדען אמריקאי נמצאה ציטופלסמה מטיפוס (S).

שנים לאחר מכן נמצאה ציטופלסמה דומה גם במחקריו של המחבר, ובעקבות הכלאות מבחן התברר כי שתי הציטופלסמות שהתקבלו ממקורות אלו הינן זהות. ציטופלסמה זו משמשת כמקור ליצירת צמחי אם. בכדי לקבל מכלואים מוצלחים נדרש כי, בנוסף לקיום מנגנון העקרות הזכרית, ההורים עצמם יצטיינו במכלול תכונות נוספות רצויות. לשם כך נתייחס לשיטה חשובה ומקובלת בהשבחת צמחים, הכלאת הדחיקה, הנקראת גם הכלאה מחזירה (backcross). בשיטה זו חוזרים בכל אחד מהדורות ומכליאים את המכלוא הנוצר עם אחד מההורים המקוריים של ההכלאה (הורה ב' באיור 4). כתוצאה מכך "נדחק" גנום של זן א' מפני הגנום של זן ב', המפרה ו"הדוחק", ע"י הכלאות חוזרות ונשנות במשך כמה דורות.

במהלך מספר דורות של הכלאות דחיקה: $\frac{Rf}{rf} \times (N) \frac{rf}{rf}$ (S) התקבלו מספר הורים נקביים $\frac{rf}{rf}$ (S) בעלי ערך מבחינה חקלאית, המשמשים להכלאות עם מגוון רחב של הורים מטיפוס $\frac{Rf}{Rf}$ (N). במקביל להכנת זני אם $\frac{rf}{rf}$ (S), בדקנו מגוון רחב של זני פלפל קטני פרי לנוכחות הגן Rf , ואכן איתרנו זנים רבים שעשויים לשמש כמקור להורים זכריים מצטיינים. במהלך ההשבחה נתקבלו מכלואי נוי יחודיים מהטיפוס $\frac{Rf}{rf}$ (S), אשר הצטיינו ועלו על זני הפריה חופשית בתכונות נוי שונות (תמונות 27-39).

ראוי לציין כאן כי החוקר הקוריאני איל יו סקר בעבודת הדוקטורט שלו מספר רב של זני פלפל, כשהוא מתאר את תדירות האללים $\frac{Rf}{rf}$ באוכלוסיות הזנים השונים, את דרך ההורשה של האללים ואת מידת יציבותה של תכונת העקרות. רוב החוקרים שעסקו בחקר תכונה זו מצאו כי ביטויה מושפע מתנאי סביבה, וכי הזנים העקרים זכרית עשויים ליהפך לפוריים חלקית וליצור זרעים ע"י הפריה עצמית. הדבר מתרחש בעיקר עקב ירידת הטמפרטורה. למרות האמור, צפוי כי ע"י ברירה קפדנית במספר גנוטיפים, ניתן יהיה לקבל צמחי אם יציבים שאינם מושפעים משינויים אקלימיים. לסיכום, ראוי לציין כי תכונת העקרות הזכרית, מסוג ציטופלסמתי - גנני, בכלל, ובצמח הפלפל בפרט, מאפשרת יצירת זרעי מכלוא ללא סרוס ידני של פרחים, וע"י כך מוזילה את תהליך ההשבחה.

תכנית הכלאות דחיקה וסלקציה



איור 4. הדגמת שיטת הכלאות הדחיקה, כאשר כבר בצאצאי הכלאת דחיקה ראשונה נעשתה ברירה לפרי צהוב וזקוף. צאצאי הכלאה שלישית מכילים בממוצע 93.5% גנים שנתרמו מההורה הצהוב. בכל דור בוררים את האמהות כהורים להכלאה.