רבייה מינית, המאזן האופטימלי בין רביה עצמית לרביה זרה והקשר לעושר מיני צמחים חד-שנתיים

אבי שמידע, חוג כלנית, המחלקה לאבולוציה ואקולוגיה והמרכז לרציונליות, האוניברסיטה העברית בירושלים avi.shmida@gmail.com
דני כהן, המחלקה לאבולוציה ואקולוגיה והמרכז לרציונליות, האוניברסיטה העברית בירושלים dancohen@mail.huji.ac.il

תקציר: המאמר עוסק בשאלה – מדוע נפוצה בטבע רביה מינית? זאת כאשר התיאוריה הניאו-דרוויניסטית טוענת כי לרביה מינית יש מחיר שלילי של 50%, כלומר כל פרט מפסיד בזמן הרביה המינית מחצית מכשרותו שכן מחצית הגנום של הצאצא מגיע מההורה השני. בספרות מוצעים הסברים שונים ליתרונות האבולוציוניים האפשריים שיש לרביה מינית במיוחד בהקשר לתנאי סביבה הטרוגניים ואי-ודאיים. מודלים אלה מצליחים במידה רבה לאזן בין הנזקים והתועלות של הצורות השונות של רבייה מינית בטבע אך אינם מסבירים את שכיחותה הרבה של רביה עצמית בצמחים.
נתמקד במאמר בשני טיפוסים של רביה מינית הנפוצים בצמחים: **הפריה עצמית** לעומת **הפריה זרה.** נעמוד על היתרונות והחסרונות של שתי שיטות הפריה אלה ונבחן אותן לגבי הצמחים החד-שנתיים במדבר ובחורש הים-תיכוני.

———————

מדוע קיימת רביה מינית בטבע ?

המיניות והרביה המינית של אורגניזמים בטבע משכו את מוח האדם מזה אלפי שנים והביאו לכתיבת אלפי ספרים ומאמרים בתחום זה. לרביה המינית בצמחים, בעלי-חיים והאדם אספקטים רבים, כגון, מתי עדיף לפרט לעבור מצמיחה לרביה מינית, כיצד מוצאים בני זוג, מה היחס המיטבי בין השקעה זכרית ונקבית, דו-פרצופיות מינית ועוד. במאמר זה נתמקד בשאלות המרכזיות הבאות:

1. מדוע קיימת רביה מינית בטבע ?
2. מהם היתרונות והחסרונות של הפריה זרה לעומת הפריה עצמית בצמחים.
3. מהו המאזן המייטבי בין רבייה מינית ורבייה אל-מינית בצמחים.



דוגמאות למצבים בפרחים בהם נמנעת האבקה עצמית לעומת מצבים בהם המבנה המורפולוגי מקל על האבקה עצמית, צילם עוז גולן ©. מימין: פרח מגלית מצרית. משמאל פרח מקור-חסידה בו האבקנים מרוחקים או קרובים לצלקות

רביה מינית הינה התהליך בו תאי מין של שני פרטים באוכלוסייה, לרוב בין-זוויג זכרי לזוויג נקבי, המתאחדים ומחליפים ביניהם חומר גנטי מהם נוצר פרט חדש. באורגניסמים אאוקריוטים (בעלי גרעין תא) שחלוף החומר הגנטי כולל: חלוקת הפחתה (מיוזה) של הכרומוזומים מ 2n ל n, שחלוף קטעים בין זוגות הכרומוסומים ההומולוגיים, הכפלת החומר הגנטי בזמן התלכדות תאי המין המחזירה את מספר הכרומוזומים ל 2n, שהוא מטען הגנטי הרגיל של כל תא או כל יצור, התפתחות העובר והפרט הצעיר.

ברביה אל-מינית המכונה בצמחים **רביה וגטטיבית**, משכפל כל תא את החומר הגנטי שלו ומתחלק לשני תאים המתפתחים לשני פרטים, זאת מבלי לשנות או לערבב את החומר הגנטי שלו עם זה של פרט אחר. בצמחים שמרביתם דו-מיניים (Hermaphrodite) המתפקדים כזכרים המייצרים תאי זרע וגם כנקבות המייצרות תאי ביצה, קיימת צורה נוספת של רביה הנקראת **הפריה עצמית**, או **רביה עצמית**. תהליך רבייה זה מתקיים בין הזוויג הזכרי והזוויג הנקבי של אותו פרט. בתהליך זה ישנם מאפיינים הדומים לאלה של רביה אל-מינית, אך ישנם מאפיינים הזהים לאלה המתרחשים **ברביה מינית זרה**, בה מקורם של תאי הזרע ותאי הביצה משני פרטים שונים.

ההסבר הרווח ליתרונה של רבייה מינית זרה בין פרטים במערכות האורגניזמים הגדולות בטבע הוא שבתהליך זה נוצרים צאצאים בעלי שונות גנטית רחבה היכולים להתמודד עם תנאים משתנים בבתי-גידול מגוונים. החל משנות השלושים של המאה הקודמת, יצא הגרעין המרכזי של הביולוגים האבולוציוניים הידוע בשם "הניאו-דרווינסטים" (Fisher 1930, Haldane 1958, Hamilton 1967, Williams 1964) כנגד הסבר זה. הטיעון העיקרי שלהם היה ונשאר: "כאשר פרט מבצע רביה מינית הוא מפסיד מחצית מהכשירות הדרוויניסטית שלו כיוון שבמקום 100 צאצאים הנושאים רק מטען גנטי שלו, הוא מייצר 100 צאצאים שכל אחד מהם נושא מחצית מטען גנטי שלו ומחצית של בן הזוג. כלומר במונחי תועלת, הפרט מייצר רק 50 צאצאים לעומת 100 ברביה אל-מינית. גם כיום

מסכימים רוב האקולוגיים האבולוציוניים כי יש להימנע מהסברים של **"טובת המין Species good"** ויש לנסות להסביר את עובדת השכיחות המועדפת של רביה מינית בטבע בשיקולים של טובת הפרט, טובת הגן או טובת המין (Trivers 1985, Dawkins 1978, Charnov 1982, Barrett 2012, Willson 1983, Ridley 1993,Micho 1982, Maynard-Smith and 1995). על יסוד זה סיכם אריק צ'רנוב בספרו משנת 1982 את "התיאוריה של ההקצאה הזוויגית" אשר בה הסביר במונחים אדפטיביים דגמים חשובים במיניות בטבע, אך לא נכנס לשאלת היסוד: מדוע נפוצה רביה מינית בטבע ומדוע יש לה יתרון בתנאים רבים על פני רביה א-מינית ?

כדי להסביר את יתרונה של הרבייה המינית בטבע, אין אפשרות להסתמך על הטענה שהמינים הביולוגיים שאצלם קיימת רבייה מינית, הצליחו להתאים עצמם להשתנות התנאים במשך האבולוציה יותר טוב ממינים ביולוגיים בהם אין רבייה מינית. ע"כ חייבים להסביר מדוע באותו המין הביולוגי יש יתרון לפרט או להורה המתרבה באופן מיני לעומת פרט המתרבה באופן אל-מיני. בדרך כלל עוצמת הברירה הטבעית הפועלת על תכונות הרבייה המינית במין ביולוגי, חזקה ומהירה הרבה יותר מקצב ההחלפה של המינים הביולוגיים במהלך האבולוציה. כלומר עלי-ידי מוטציות והורשתן בתהליך של רבייה אל-מינית. מבחינה תיאורטית, אפשר להראות בנקל, שיתרון סלקטיבי של אחוזים בודדים של תכונה כל שהיא המופיעה למשל בעקבות מוטציה, תביא להשתלטותה בפרטים השונים בתוך המין הביולוגי תוך עשרות דורות מועטים. לעומת זאת, קצב ההחלפה של מינים בטבע, היא לאורך עשרות אלפי דורות. אם כן, אנחנו מניחים שיש יתרון סלקטיבי להורים המתרבים באופן מיני על פני הורים המתרבים באופן אל-מיני. יתרון הגדול יותר מההפסד של 50% מהגנים ההולכים לאיבוד בצאצאים שנוצרו ברביה מינית (Maynard-Smith 1978, Williams 1975). כמו כן, ברביה מינית הפרט מערבב את הגנים שלו בגנים של בת-זוגו השונה ממנו. על כן צאצאיו יהיו שונים ממנו וגם ממנה. בדוגמא אנושית, אם אחד ההורים מתמחה בחישובי ריבית ובת-זוגו בשירה, יתכן שלצאצאים אשר ייוולדו תהיה נחיתות בשני המקצועות. מאידך יתכן שהשונות בין הצאצאים תכלול צרופים חדשים אשר יהיו ביניהם מוצלחים במיוחד.

אין הסכמה מלאה בין החוקרים על כל ההסבר המלא לתופעת המיניות בטבע. ההסברים המוצעים להל"ן, מסתמכים על ההנחה שיש יתרון להורה המתרבה באופן מיני על פני הורה המתרבה באופן אל-מיני, זאת בגלל הבדלים בהטרוגניות של מרחב וזמן בין תנאי

ההורה לתנאי הצאצאים. כלומר, היתרון של הרבייה המינית מותנה בזאת שיש הבדלים בין תנאי הסביבה שבה גדל ההורה לתנאי הסביבה שבה יגדלו הצאצאים.

להלן נדון בכמה מצבים טיפוסיים שיכולים לגרום ליתרון סלקטיבי לרבייה מינית לעומת רבייה אל-מינית. סעיפים 1-4 קשורים למצב בה הסביבה של הצאצאים שונים מתנאי הסביבה של הוריהם. סעיפים 5-8 הם מנגנונים נוספים המסבירים את יתרונה של רביה מינית על רביה וגטטיבית בצמחים, בבעלי חיים, וגם ביצורים פרוקריוטים (כולל חיידקים) ווירוסים. מנגנונים שאינם תלויים בהבדל בתנאי הסביבה בין ההורה לצאצאים, אלא במנגנונים גנטיים וגנומיים בסיסיים. עם זאת, נדגיש כי המאפיינים המאחדים את כל סוגי הרבייה המינית במערכות השונות של האורגניזמים הוא השילוב של חילוף מקטעים גנטיים בין פרטים שונים באוכלוסייה וסילוק פגמים וצירופים פחות מותאמים לסביבה הנתונה, על ידי הברירה הטבעית.

גורמים סביבתיים

1. **סביבה הטרוגנית במרחב**. בסביבה הטרוגנית בעלת שונות גבוהה במרחב, הצאצאים של כל הורה נפוצים ומגיעים לאתרים בעלי תנאי סביבה שונים ומגוונים. סך כל ההצלחה של ההורה גדולה יותר אם הוא מייצר מגוון רחב מאד של צאצאים. כך יש סיכוי שצאצאיו יצליחו להתקיים במגוון הרחב של הסביבות הקיימות. להורה המתרבה באופן אל-מיני קיים סיכון שהסביבה המסוימת אליה הוא מותאם שונה מזו הקיימת באתרים אליהם הופצו של הצאצאים שלו, לכן צאצאים רבים לא יצליחו להתבסס (Levin S A Cohen D and Hastings A 1984). מנגנון זה חזק ביותר בצמחים אשר זרעיהם נפוצים באופן אקראי במרחב מסביב לצמח האם ואין הם יכולים לנוע ולבחור את בית הגידול בו יש להם יתרון. לדוגמא, אם צמח האם גדל במרחב בו רק 20% מכלל האתרים מאפשרים את הצלחתו. אם הוא יופרה על-ידי צמח עם גנוטיפ המותאם ל80% האתרים האחרים, יהיו רבים מצאצאיו בעלי התאמה אפשרית לאחוז גבוה של אתרים במרחב. יש בוטנאים החושבים שזוהי הסיבה העיקרית מדוע צמחים הם בעלי שונות מורפולוגית ואחרות כה גבוה. כלומר, יש להם יתרון ברביה מינית הגורמת לשונות גדולה בין הצאצאים שלהם, כי ללא יכולת תנועה על זרעיהם לנחות בנישות מאוד הטרוגניות (Van-Valen 1973).
2. **סביבה הטרוגנית לאורך זמן.** גם אם אין הצאצאים נפוצים למרחק, תנאים הסביבה במקום שגדלו בו ההורים יכולים לעתים קרובות להשתנות באופן קיצוני מדור לדור. במקרה כזה יהיה יתרון גדול להורה המייצר צאצאים ברביה מינית, שלהם מגוון גדול של התאמות לתנאי סביבה ולבתי גידול שונים, לעומת הורה המייצר צאצאים ברבייה אל-מינית, שהם זהים לו (Levin S A Cohen D and Hastings A 1984). את ההשתנות בזמן ניתן לחלק לשני מרכיבים: האחד, כאשר אין קורלציה חיובית בשינוי של המקרו-אתרים סביב צמח האם, וכל טיפוס מיקרו משתנה באופן אקראי. מרכיב שני חל כאשר הסביבה כולה משתנה מדור לדור. במקרה זה יש יתרון גדול להורים המייצרים צאצאים בעלי מגוון גדול של התאמות סביבתיות. הצאצאים של הורים המתרבים באופן אל-מיני, לא יצליחו כלל להתבסס ולהתרבות במקרים בהם תנאי הסביבה משתנים. שינויים בתנאי הסביבה יכולים להיגרם על-ידי שינויים אקלימיים, הופעת משאבי מזון חדשים, הופעת מינים חדשים של טורפים, טפילים, מתחרים, או על ידי שינוי גנטי מהיר באחד ממיני הדגל (keestone species) המרכיבים את חברת הצמחים או האקוסיסטמה.

בשני המקרים של שונות מרחבית ושונות בזמן, היתרון של הורים המתרבים ברביה מיניים גדל, ככל שהסיכויים לשינויים בסביבה גדולים יותר בין הדורות. מכאן נובע שבאותו קצב שנתי של השתנות סביבתית במרחב ובזמן, היתרון של הורים המתרבים ברבייה מינית יהיה

גדול יותר במינים שמשך חיי הדור שלהם ארוך יותר. לכן נצפה כי שרבייה מינית תהייה נפוצה ושלטת בצמחים רב-שנתיים מאריכי חיים הרבה יותר מאשר בצמחים חד-שנתיים או צמחים קצרי-חיים. פרדיקציה תיאורטית זו מתאימה יפה לדגמים הקיימים בצמחים. בצמחים חד-שנתיים אחוז המינים בעלי האבקה עצמית גבוה ביותר מכלל צורות החיים (Weins 1982, 1986). מאידך בשיחים ובעצים קיים אחוז גבוה יחסית מאוד של צמחים דו-ביתיים בהם קיימת רק הפרייה זרה (שמידע Weins XXXX, Freeman et al ,1995 1993, deJond and Shmida 2008). יתכן שהסבר זה הוא ה"מסובב" ולא הוא הגורם לקורלציה הנצפית. יתכן שהמנגנון האדפטיבי היסודי קשור ל"הסתברות למציאת בן-זוג". יתכן שצמחים חד-שנתיים שהם אכן הרמפרודיטים, מכוון שכל פרט שלא ימצא בן-זוג בעונה הנוכחית פשוט יכחד. זה כנראה גם הגורם לכך שרבים מהם חסרי מנגנונים למניעת הפרייה עצמית הנפוצים בצמחים רב-שנתיים, והם ניחנים ביכולת האבקה עצמית, המתרחשת לעיתים קרובות בסיום עונת הפריחה, אם לא הייתה הפרייה זרה. מאידך בעצים שהם מאריכי ימים, לעיתים כמה מאות שנים, התפתחו מנגנונים למניעת הפרייה עצמית ובמיוחד הפרדה בין הזוויגים המונעת הפרייה עצמית אך בו זמנית מקטינה את הסיכויים למציאת בן-זוג.

לעניות דעתנו ההטרוגניות בסביבה אינה הגורם העיקרי לשכיחות גבוהה יותר של רביה מינית בעצים מאשר במינים עשבוניים. שיטת הזיווג, רביה עצמית או זרה וטיפוסי המיניות בצורות חיים שונות של צמחים, מוכתבים בעיקר על ידי משך הדור, שיטת האבקה וגודל הפרסומת סביב אברי המין (de Jong and Shmida 2008). העובדה היא שבבתי-גידול בעלי הטרוגניות במרחב ובזמן שולטים צמחים חד-שנתיים ועשבוניים קצרי-חיים ולא צמחים מאריכי חיים (Grime 1979 Baker and Stebbins 1964, Stebbins 1970).

3. **הפחתת תחרות בין-מינית**. כאשר הצאצאים אינם נפוצים למרחק, הם מתחרים ביניהם על מרחב המחייה שבקרבת ההורה. כאשר הצאצאים נוצרים באופן אל-מיני הם זהים בתכונותיהם האקולוגיות ולכן התחרות ביניהם ובינם לבין ההורה היא גבוהה ביותר. לעומת זאת לצאצאים הנוצרים באופן מיני יש דרישות אקולוגיות שונות משל הצאצאים האל-מיניים. הם סובלים מתחרות פחות אינטנסיבית וסיכוייהם להצליח גדולים יותר. כתוצאה מכך יש יתרון ליצור צאצאים פולימורפיים השונים מההורים (Motro 1981, Levin 1976).
פולימורפיזם (רב צורתיות) והטרוקרפיה (צורות שונות של פירות וזרעים על אותו פרט) שכיחה יחסית בצמחים חד-שנתיים באזור הים-תיכוני והמדברי (Ellner and Shmida 1981). ניתן לפרש את השונות של הזרעים בכל צמח כאמצעי להפחתת תחרות בין הצאצאים של אותו פרט. אך ההסבר של "תיאורית צמח האם" וההתאמה להפצה במרחק לעומת אנטיטלוכוריה (אי-הפצה למרחק) נראית לנו כמסבירה טוב יותר את השונות המורפולוגית של הזרעים בצמחים חד-שנתיים (Motro 1981, Ellner and Shmida 1981, Levin 1976). אמנם רביה מינית גורמת ליצירה ושימור של שונות באוכלוסייה אך אנו חושבים כי לא זה היתרון העיקרי אשר בגללו היא הפכה להיות כה נפוצה בחיות ובצמחים.
4. **הגנה בפני מזיקים ומחלות.** מזיקים ומחלות אשר הצליחו לפגוע קשות בגנוטיפ מסוים של הצמח הפונדקאי מתקשים לעיתים להתקיף בהצלחה את צאצאיהם כאשר הם תולדה של הפריה זרה. זאת כיון שרק חלק קטן

מהצאצאים זהים בתכונותיהם להוריהם.

גורמים גנטיים

5. **תיקון ה DNA באמצעות הרקומבינציה**. בעשרות השנים האחרונות חלה מהפכה של ממש בהבנת התהליכים הגנומיים של שכפול החומר הגנטי והרכבו. מתברר כי ישנן סיבות אחדות להיווצרות מוטציות בחומר הגנטי. מוטציות נגרמות כתוצאה מקרינה אולטרא-סגולה וכן מחומרי רעל שונים. אך מרבית המוטציות מתרחשות דווקא בשלב הכפלת ה-DNA (Berenstein 1992). לכן, מספר החלוקות בתאי המין ביצורים רבים נשאר מוגבל ביותר והם נשמרים באברים מיוחדים אשר בהם נמנעת כמה שיותר פגיעה מולקולרית הגורמת למוטציות, כמו למשל אשכי היונקים או הניצנים בצמחים.

פגמים ושגיאות אקראיות הקורות בזמן הכפלת ה-DNA מספקים בכל דור שטף גדול של שונות גנטית אקראית בכל האוכלוסיות הטבעיות. מכיוון שהשינויים אקראיים, חלקם בעלי השפעה חיובית על כשירות הצמח, אך מאידך הם עלולים לפגוע ולהקטין את הכשירות הגנטית של האוכלוסייה. כדי לתקן שגיאות ומוטציות שליליות אלה, נוצרו במשך האבולוציה מנגנוני תיקון מתוחכמים של החומר הגנטי הארוז בשרשראות ה DNA. אחד ממנגנוני התיקון החשובים מתרחש בעת חלוקת ההפחתה המיוזה, בה מתרחשת הרקומבינציה הגנטית, כלומר שחלוף של קטעים הומולוגיים בין גדילי ה DNA של שני ההורים. מחקרים מולקולריים אשר בראשם עומד החוקר ברנשטיין מאריזונה (Berenstein 1982, 2001) הראו כי בעת הרקומבנציה של הכרומוסומים ההומולוגיים מתרחש מכניזם של תיקון גדילי ה- DNA על-ידי כך שגדיל אחד משחזר את קטעי הנוקליאוטידים הפגומים על-ידי הטמפלט של הגדיל ההומולוגי. תיאורית תיקון ה- DNA באמצעות רקומבינציה מקובלת היום במדע בעיקר בקרב האבולוציוניסטים המולקולריים. היא מתכתבת היטב עם מכניזם חשוב אחר המסביר את "היתרון של רביה מינית ביצורים דיפלואידיים" ועל כך בסעיף הבא.

6. **חיפוי על מוטציות פגומות**. למרבית האורגניזמים האאוקריוטים בטבע קיימים שני כרומוזומים "זהים" הנקראים **כרומוזומים הומולוגיים**. כלומר בכל המינים הביולוגיים בעלי גרעין תא, מאורגן החומר הגנטי בשרשראות לינאריות של DNA המאורגנות לגופים מאורכים הקרויים **כרומוזום**. בתהליך הרבייה המינית כל תא ביצית מופרה, ובהתאם כל עובר או צאצא, מקבל כרומוזום אחד מהאב וכרומוזום אחד מהם. על כן רוב בעלי-החיים והצמחים הם דיפלואידיים, משמע נושאים מטען גנטי כפול של כל גן וכרומוזום. לדוגמא: לאדם יש 23 זוגות של כרומוזומים. **לשיבולת-שועל ערבתית** יש רק 14 זוגות. אולם מתברר כי גם רוב האורגניזמים בעלי רביה א-מינית הם דיפלואידיים. אז מדוע נחוצה בכלל רביה מינית? מתברר גם כי לרוב מספיק לנו מטען גנטי "יחיד" כלומר סט אחד של כרומוסומים כדי לגדל עובר וליצור יצור חי, אז מדוע בכל זאת רוב האורגניזמים הם דיפלואידים?

שאלה זו העסיקה גנטיקאים ואבולוציוניסטים רבים ויש לה אספקטים והסברים לא מעטים. נקצר ונאמר כי הסטטיסטיקאי-גנטיקאי-וביולוג דגול **רונלד פישר** Ronald Fisher, הציע את הסיבה האבולוציונית, כלומר את היתרון ברביה מינית ביצורים דיפלואידיים (וכן פוליפלואידיים). הוא הסביר שכיוון שבכל יצור חלות כל הזמן מוטציות שהשפעתן שלילית, ב-

DNA והן קורות במיוחד בזמן השכפול שלו. לכן תכונות אלה תבואנה לידי ביטוי באורגניזם רק אם יש לו סט אחד של כרומוזומים. לעומת זאת כאשר יש מטען גנטי כפול ורק גן אחד מתקלקל והופך למוטציה שלילית, הגן ההומולוגי שלא נפגע ממשיך לתפקד באופן תקין ויביא לתפקוד תקין של האורגניזם. מחקרים רבים הראו שרוב המוטציות הקורות ב-DNA הן שליליות. מרבית היצורים בטבע נושאים גנים מקולקלים רבים. המצב הדיפלואידי בטבע מאפשר לאורגניזמים לתפקד באופן נורמלי בכך שאלל בכרומוזום התקין ממסך את האלל בכרומוזום הפגוע.

בזמן רבייה עצמית בצמחים, או נשואי קרובים בבעלי חיים ובני-אדם (כמו שהיה נהוג באירופה בימי הביניים במשפחות מלוכה) מתרחש תהליך הומוזיגוטיזציה, היינו שני הכרומוזומים ההומולוגיים נושאים את אותו אלל. לכן אם בגן מסוים ישנו אלל פגום הרי כתוצאה מנישואי קרובים ורביה עצמית, גדול הסיכון שיתקבלו צאצאים הפגומים בשני הכרומוזומים ההומולוגיים. לכן פגם זה לא יהיה ממוסך ויבוא לידי ביטוי בצאצא. צאצאים אלה לא יצליחו להתפתח מעובר לצאצא, או יתפקדו גרוע ויהיו נכים ונחותים מבחינת תפקודם לעומת בעלי-חיים וצמחים דיפלואידיים המתרבים בהפריה הדדית.

7. **סילוק מוטציות נחותות**. באוכלוסייה דיפלואידית המתרבה באופן מיני, מצטברות מוטציות נחותות רבות, אך הנחיתות שלהן מתבטאת אך ורק במצב ההומוזיגוטי. קונדרצ'וב (Kondrashov 1988) הציע מודל של סילוק מוטציות שליליות באמצעות מכניזם הרקומבינציה אשר הוא חלק בלתי נפרד מרביה מינית. מאידך, בכל מקרה של האבקה עצמית, יש הסתברות גבוהה למדי להיווצרות צאצאים הומוזיגוטים לגבי תכונות נחותות כאלה. נחיתות זאת של חלק מהצאצאים מורידה באופן ניכר את ההצלחה ברביה של הורה יחיד המתרבה על-ידי האבקה עצמית, באוכלוסייה של פרטים שמרביתם מתרבים באופן מיני. נחיתות זאת מהווה גורם חזק נגד התפשטות תכונות של האבקה עצמית בצמחים או של זיווגי קרובים בבעלי חיים. הצטברות המוטציות הנחותות באוכלוסייה פוחתת מאד בכל מצב בו גדלה הסתברות האבקה עצמית או זיווגי קרובים על-ידי מבנה אוכלוסייה המחולקת לתת אוכלוסיות קטנות ומבודדות. לכן, במצבים כאלה, פוחתת הנחיתות הנוספת הנגרמת על-ידי התכונה הגנטית להאבקה עצמית, ועולה ההסתברות להתפשטות התכונה באוכלוסייה כולה.

יש מינים ביולוגיים אשר פרטים באוכלוסיות שלהם מתרבים בהפריה עצמית וגם בפריה זרה. במקרים אלה יש אפשרויות שונות של סלקציה ומצבי שווי-משקל. כל זמן שהפרטים מתרבים רק ברביה מינית קיים מיסוך של המוטציות השליליות בעזרת אללים טובים מאחד ההורים, אולם תוך כדי כך נצברות מוטציות שליליות. אבל אם מסיבה כלשהיא, לדוגמא, אוכלוסייה קטנה או חוסר מציאת בן-זוג, פרטים עוברים להפריה עצמית, יכול להתרחש תהליך מואץ של הומוזיגוטיזציה, הגורם לכך שצאצאים רבים יהיו "נכים או מופלים" וגדל הסיכון שהוא יכחד מהעלום. ניתן לדוגמא את ה**שקד המצוי** הגדל בר בישראל. ב**שקד** קיים מנגנון גנטי המונע האבקה עצמית (Kodad, O. and Socias i Companya, R. 2007, September. Review and update of self-incompatibility alleles in almond. In

XII EUCARPIA Symposium on Fruit Breeding and Genetics 814 (pp. 421-424).) ולכן כמעט כל הזרעים הם תוצאה של הפריה זרה. אם במקרה ישבר המנגנון הגנטי המונע האבקה עצמית, נקבל בבת אחת שקדים רבים מעוותים ופגומים. מחקרים הראו כי צאצאים רבים מופלים על-ידי "אמא שקדיה" עוד בהיותם עוברים. לכן מיני **שקד** שעברו מבחינה אבולוציונית מהאבקה זרה להאבקה עצמית, כמו מין שקד בדרום איטליה, סובלים מאחוז חנטת פירות נמוך ביותר והם צפויים להפסיד בתחרות האבולוציונית כנגד מיני **שקד** בעלי האבקה והפרייה זרים. האם מין כזה צפוי להיכחד? התשובה היא, כן ולא ותהייה תלויה בגורמי הסביבה והתחרות בקרבתו. אם הוא גדל באוכלוסייה גדולה ובתחרות חזקה עם הגנוטיפ הנורמלי, יש סיכוי רב שיכחד. אך אם זן ה**שקד** בעל הפריה עצמית הגדל באוכלוסייה קטנה ומבודדת ובתנאים אקולוגיים טובים, האוכלוסייה שלו תקטן מאוד והוא ייצר מעט פירות ונבטיו יהיו פגומים. במשך מספר דורות "יכה בו תהליך ההומוזיגוטיזציה". אך לאחר שהאוכלוסייה תעבור צוואר בקבוק אבולוציוני זה, היא תהיה נקייה מהמוטציות השליליות. חוקרים משערים שמינים רבים נכחדו בתהליך זה, אך גם יש מינים רבים שהצליחו. הוכחה להצלחה כזו הם מאות הצמחים החד-שנתיים המקיימים האבקה עצמית כמעט אובליגטורית, וכאלה נפוצים במיוחד בישראל. בישראל ובירדן יש 1281 מינים חד-שנתיים המהווים 42.4% מהפלורה. יותר מ-70% מהמינים החד-שנתיים שנבדקו נמצאו כבעלי יכולת האבקה והפרייה עצמית ולפחות במחציתם מתקיימת האבקה עצמית כמעט אובליגטורית. כלומר מרבית צאצאיהם. לכן רוב הפרטים באוכלוסיות שלהם הם תוצאה של הפרייה עצמית.

תיאורית "שתי הקצוות וצוואר הבקבוק ביניהן" מקובלת באקולוגיה ובאבולוציה מאז שנות השמונים של המאה הקודמת (Lande and Scemske 1965), אולם לצערנו התאוריה אינה עומדת במבחן המציאות בטבע. מתברר כי מיני צמחים רבים מקיימים האבקה עצמית והאבקה זרה בעת ובעונה אחת ואחוז האבקה העצמית אינו מבוטל כמו שנראה בפרק הבא (כסלו 1970, דפני זוטא לבנה 1996). לדעתנו אין כיום הסבר אדפטיבי למצב בטבע בו מיני צמחים רבים מקיימים בכפיפה אחת ובאחוז ניכר, גם הפריה עצמית וגם הפריה זרה, כמו שקיים בצמחים רבים. נציין במיוחד בני-שיח ממשפחות השפתניים, הקטניות והזיפניים. לעומת זאת במיני צמחים חד-שנתיים הדגם הנפוץ בישראל הוא של קיום שני הדגמים הקיצוניים: מינים רבים מאוד הם בעלי האבקה עצמית כמעט אובליגטורית, אך ישנה גם קבוצה גדולה של מיני צמחים חד-שנתיים בעלת האבקה זרה אובליגטורית. (על קבוצות אלה נרחיב במאמר נפרד).

לסיכום, הכללה חשובה ובדוקה היא כי רבייה מינית יוצרת באוכלוסייה שונות גדולה. החילוף של מקטעים גנטיים בין פרטים שונים בתהליך הרקומבינציה מביא מחד לסילוק סלקטיבי של פגמים וצרופים פחות מותאמים לסביבה הנתונה, אך מאידך היווצרות שונות גנטית אקראית עלולה ליצור גנוטיפים נחותים ולהקטין את הכשרות הגנטית בכל דור. המודלים הרבים שהוצעו כמנגנונים המסבירים את הרבייה המינית מצליחים במידה רבה לשלב בין הנזקים לתועלת ברמות השונות בטבע. קיום מיני צמחים רבים בעלי רביה עצמית מציב אתגר נוסף לחוקרים הדוגלים באבולוציה אדפטיבית, מנגנון שמחד גורם על-ידי הרקומבינציה לתיקון קטעי ה-DNA המקולקלים, אך מאידך משמר את הגנוטיפ המוצלח שנוצר. מודל סדור ורציונלי כזה, של צמחים הרמפרודיטים בעלי הפריה עצמית טרם הוצע.

איזון אופטימלי יציב בין רבייה מינית ורבייה אל-מינית בצמחים

מרבית הצמחים בעולם הם בעלי פרחים הרמפרודיטיים, כלומר דו-מיניים (Ricklef and Doriti 1995. De-Jong and Shmida 2008, Bell 1982, XXX1922, Charnov 1982). דגם זה של טיפוס המיניות נראה לכאורה טריויאלי להסבר אולם הוא קשה להסבר אדפטיבי, מכיוון שידועים מנגנונים מורפולוגיים, גנטיים והתנהגותיים רבים לצמצום האבקה והפרייה עצמיים בצמחים. אם כך, מהו היתרון שבצמחים האברים הזכריים והנקביים נמצאים בסמיכות רבה בפרח אחד? נקצר ונסכם כי קיימים הסברים אחדים לדגם הפרח הדו-מיני השכיח, ואנו נעדיף שמיים ראשיים: 1. חיסכון בהשקעה באברי פרסומת 2. ביטוח רבייתי (Reprodactive assurance) כלומר האפשרות לקיום האבקה עצמית בהעדר האבקה זרה (De-Jong and Shmida 2008).

מסתבר כי מנגנון הביטוח הרבייתי לקיום האבקה עצמית בהעדר האבקה זרה, שכיח בצמחים בטבע וקיים במינים רבים של עצים, שיחים ובעשבוניים רב-שנתיים. אך היא שיטת הזיווג הנפוצה ביותר בצמחים חד-שנתיים. בישראל, בדרום החרמון, בירדן ובסיני גדלים 3023 צמחי בר מתוכם 42.4% הם צמחים חד-שנתיים. את עושר המינים חד-שנתיים באזור הים-תיכוני נדגים בעזרת נתוני מגוון הצמחייה שנדגמו בחורש ים-תיכוני פתוח (שמידע 1985). בחבל הים-תיכוני בישראל גדלים 799 מינים המהווים 52% מכלל מיני הצמחים. במטר מרובע אחד של קרקע בחורש פתוח ספרנו בממוצע 34 מינים חד-שנתיים, שהם 92% מכלל המינים, ב 10 מ"ר ספרנו 53 חד-שנתיים שונים (88%), ב- 1000 מ"ר (דונם) ספרנו 69 מינים חד-שנתיים שונים. מספרים אלה מדגימים את העושר של החד-שנתיים באקוסיסטמה הים-תיכונית. בדיקת שיטות הרבייה של החד-שנתיים מואבקי חרקים מגלה כי

מרביתם בעלי יכולת האבקה עצמית ומיעוטם בעלי שיטת רביה זרה אובליגטורית (דוגמת **תלתן ארגמני, פשתה גדולה, גרגרנית ירושלים, נורית ירושלים, חרדל לבן, ושברק דביק**). השוואה בין-מינים שונים בני אותו סוג מגלה דגם דו-קוטבי אופייני הידוע בצמחים מאז הסינתזה החשובה של הבוטנאי סטבינס (Stebbins 1950, 1970, 1075). המינים בעלי פרחים גדולים ואטרקטיביים הם בעלי האבקה זרה אובליגטורית (כלומר בעלי מנגנון אי-התאם-עצמי), לעומת זאת המינים בעלי פרחים קטנים הם בעלי האבקה עצמית. תצפיות של שעות רבות בצמחים זעירי פרחים אלה, כמו: מיני **אספסת, שברק, בקיה, פשתה, ציפורנית, טוריים ותלתן** הראו שביקורי מאביקים בפרחים אלה הם מאורע נדיר ביותר. מאידך יבול הזרעים שלהם מורה על אחוזי חנטה גבוהים מאוד 97-78%. תוצאות אלה תואמות את המחקרים של דל ווינס, אשר השווה את אחוז החנטה באותו סוג של מינים חד-שנתיים לעומת רב-שנתיים ומצא אחוז חנטה גבוה ביותר בחד-שנתיים (Weins 1982, 1986) . בפרק הבא ננסה להסביר את המנגנון האפטיבי שעומד מאחורי ההצלחה הרבה של צמחים חד-שנתיים, שעיקר יצור הזרעים שלהם הוא תוצאה של האבקה עצמית אך יש להם כנראה גם חלק זעיר של זרעים תוצרי האבקה זרה, למרות שהדבר טרם נחקר והוכח.

במינים רבים של צמחים שבהם שלטת האבקה עצמית או שקיימת בהם יצירת זרעים ללא האבקה כלל (אפומיקסיס), נמצא שחלק קטן מהזרעים נוצר באופן מיני על-ידי האבקת זרה (Stebbins 1950, 1970, 1974, 1975 , Levin 1971,1972,1979, 1988). לדוגמא ב**חיטת הבר** נמצא כי 99% מהזרעים נוצרים כתוצאה מהאבקת זרה, אבל פחות מאחוז אחד מבין הזרעים נוצר כתוצאה מהאבקה עצמית (Cohen and Zohary 1986). צמחים בעלי דגם רבייתי כזה של "כמעט רק האבקה עצמית" (Almost only Selfing) שכיח בקרב מיני הצמחים החד-שנתיים בישראל. ישנם סוגים של מינים חד-שנתיים אשר חלקם בעלי פרחים קטנטנים שכמעט אינם מכילים גמול לדבורים ושכיחות הביקורים בהם זעומה. לעומת שאר המינים באותם סוגים שלהם פרחים גדולים אטרקטיביים. (ראה טבלה 2 אין טבלה). בין סוגים אלה נמצאים: **ציפורנית, צללית, צנון, מוריקה, טוריים, ארביס, תלתן, גרגרנית, נורית, קדד, שברק, פשתה, שנית, ערברבה, פגוניה, קוטב, ורוניקה, פשתנית ופעמונית.** במינים האטרקטיביים בכל סוג, בעלי הפרחים הגדולים כדוגמת **תלתן ארגמני,** קיימת רק האבקה זרה בצד מנגנון המונע האבקה עצמית. זהו מנגנון ידוע שנחקר רבות ושכיח יותר בשיחים ועצים (.Levin 1974, 2001. Eduard 1911 Richard 1997). מאידך דווקא הדגם של החד-שנתיים בעלי האבקה עצמית וסותר

לכאורה את התנהגותם האקולוגית, רבים מהם בעלי אסטרגית "R", כלומר מייצרים הרבה זרעים קטנים שיש להם שונות רבה ויכולת התאמה לבתי-גידול מופרים ומשתנים. צמחים אלה הם בעלי שיטת האבקה עצמית, ולכן נשאלת השאלה מהיכן ישיגו את השונות הגדולה החשובה להתאמות שלהם לנישות השונות אותן הן מאכלסות?

כהן וזהרי (Cohen and Zohari 1986) הציעו מנגנון של צמח חד-שנתי אשר הוא "כמעט רק האבקה עצמית" אך מקיים אחוז קטן של האבקה זרה. ניתן להסביר את האיזון הזה שבין רבייה מינית לרבייה אל-מינית בתוך אוכלוסיות של מין חד-שנתי כלשהוא על-ידי כך שנוצר כתוצאה של סלקציה מייצבת. מכוון שהצאצאים המיניים מצליחים להתבסס ולהתרבות במצבים נדירים יחסית של השתנות תנאי הסביבה, יורד היתרון של כל צאצא מיני ככל שגדל מספרם של הצאצאים המיניים המתחרים ביניהם על תפיסת אותו בית גידול חדש. מכאן נובע שכאשר תדירות הרבייה המינית באוכלוסייה גבוהה מעל נקודת האיזון, יש יתרון לפרטים היוצרים פחות צאצאים מיניים. אך כאשר תדירות הרבייה המינית נמוכה מנקודת האיזון יש יתרון לפרטים היוצרים יותר צאצאים מיניים. בנקודת האיזון, הצלחת ההתרבות הממוצעת של הצאצאים המיניים צריכה להיות שווה בדיוק פי שניים מהצלחת ההתרבות הממוצעת של הצאצאים האל-מיניים, כך שלגנים האחראיים על המיניות ועל האל-מיניות יש הסתברות שווה לייצוג בדור הבא. בפועל מספיק קצב ביקורים קטן ביותר בפרחי המינים הללו, כדי ליצור את אחוז הצאצאים המיניים האופטימלי כמו שהראו מחקרים ב**חיטה, שעורה ושיבות-שועל** (זהרי בע"פ). מספיק כנראה שרק 0.5-3% מכלל הצאצאים יהיו בני האבקה זרה כדי לייצר שונות אשר תגדיל את הכשרות הגנטית של האוכלוסייה.

תדירות הופעת צאצאים מיניים באוכלוסייה נקבעת על-ידי השכיחות בהופעת תנאי סביבה שונים בכל דור. כלומר ככל שהתנאים משתנים בקצב מהיר יותר, נצפה כי יעלה באוכלוסייה אחוז הפרטים המתרבים באופן מיני. כך למשל, נצפה כי בתנאי מדבר בהם ההשתנות בין שנה לשנה היא גדולה במיוחד, יהיה אחוז הפרטים המיניים גבוה יחסית. אולם בשנת בצורת תהיה נטייה חזקה להאבקה עצמית. דוגמא לכך רואים בדגן **סיסנית הבולבוסין** שגדלה בחגורת הספר. בשנים גשומות היא מתרבה בעיקר עם תפרחות מיניות ובשנות בצורת נושאות התפרחות בצלצולים א-מיניים. דוגמא יפה קיימת **בנורית אסיה**: ככל שמדרימים מצפון הארץ לדרומה, אחוז הפקעיות הווגטטיביות הנוצרות ברביה אל-מינית עולה ואחוז הפריחה המביא לרביה מינית בהאבקה זרה יורד. בחגורת הספר של מדבר-יהודה ורכס

מעון נמצא כי בשנים שחונות אוכלוסיות ה**נורית** כמעט לא מגדלות פרחים ולעומת זאת מגדלות שפע פקעיות בנות זעירות, המייצרות רביה א-מינית (שמידע 2003 סיכום השתלמות כלנית למעלה אפרים).

קיום הפריה עצמית באחוז גבוה ממיני צמחים הרמפרודיטים, יש אספקט של רביה א-מינית, אך מאידך היא מאפשרת קיום חלוקת הפחתה (מיוזה) הכוללת רקומבינציה גנטית. ראינו לעיל, כי בתהליך הרקומבנציה חל תיקון של חלק גדול מהמוטציות השליליות העשויות להתקיים באחד מגדילי ה- DNA. מכך נובע כי תהליך ההפריה העצמית הוא דגם מכניסטי שמחד איננו מכיל את המרכיבים השליליים כתוצאה מרביה המינית, אך כן מכיל את מנגנון הרקומבינציה הגורם בסיטואציה זו בעיקר לתיקון גדילי ה DNA .

ספרות:

שמידע א וכהן ד 1983 זכר ונקבה ברא אותם – אבל למה? על המיניות בצמחים ובבעלי חיים. טבע וארץ כ"ו (1): 19-28

שמידע א 1985 עושר המינים והאבולוציה של המינים החד-שנתיים בחורש הים-תיכוני. רתם 18: 57-68.

———————-

Arnold M L 1997 Natural Hybridization and Evolution. Oxford Univ. Press, Oxford

Briggs D and Waters S M 1984 Plant variation and evolution. Cambridge Univ.Press, Cambridge

Charnov EL 1987 On sex allocation and selfing in higher plants. Evo. Eco. 1:30-36

Cohen, D. and D. Zohari 1986. The selection operating on the evolution equilibrium of the frequency of sexual reproduction in predominantly asexual population, In: Evolutionary Processes and Theory(Editor: E.Nevo). Academic Press, Inc., pp. 765-7

Darwin C1876 The of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom. Murray, London

Ellner, S. and A. Shmida, 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? Oecologia 51:133-144

Ellner S 1986 Germination Dimorphisms and parent-offspring conflict in .seed germination. J. Theor. Biol. 60:93-108

Grant V 1971. Plant Speciation. Columbia University Press, New York

Haldane JBS 1932 The cause of Evolution. With a new Afterword by Robert Leigh Jr., Princeton Uni. Press

Kondrashov A S 1988 Deleterious mutations and the evolution of Sexual Reproduction. Nature 336:435-440

Korol, A. B., Preygel, I. A. & Preygel, S. I. 1994.Recombination Variability and Evolution .Chapman & Hall, London

Levin D A 1971 The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants. Taxon 20:91-113

Levin D A and H W Kerster 1972 Gene Flow in Seed Plants. Evol. Biol.:139-220

Levin D A 1979 Pollinator foraging behavior: Genetic implications for plants. In: Topics in Plant Population Biology, O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson, and P.H. Raven(eds.). Columbia Univ. Press, New York, pp. .131-153

Levin D A 1988 Benefits and costs of biparental and uniparental reproduction in plants. In: The evolution of sex, R.E. Michod and B.R. Levin(eds.). Sinauer, Sunderland, pp. 233-252

Maynard Smith J 1978 The Evolution of Sex. Cambridge Univ.Press

Maynard-Smith J and Szathmary E. 1995. The Major Transitions in Evolution. Freeman H H publisher, Oxford

Stebbins G L 1950 Variation and Evolution in Plants. Columbia Univ. Press, New-York

Stebbins G L 1957 Self fertilization and population variability in higher plants. Am.Nat. 91:337-354.

Stebbins G L 1970 Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1:307-325

Stebbins G L 1974 Flowering Plants: Evolution above species level.Belnap Press, Cambridge, Mass

Stebbins G L 1975 Self-fertilization and population variability in the higher plants. American Naturalist 91:337 – 354

Wiens D 1984 Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. Oecologia 64:47-53

Wiens D Calvin CL Wilson CA Davern CL Frank D and S.R. Seavey SR 1987 Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. Oecologia 71:501-509

Williams G C 1975 Sex and Evolution. Monograph in population Biology 8, Princeton Univ.Press, New Jersey

Willson, M.F., 1983. Plant Reproductive Ecology. Wiley Interscience, New York

Willson, M.F. and N. Burley, 1983. Mate Choice in Plants: Tactics,

.Mechanisms and Consequences. Princeton University Press, Princeton, N.J

Willson, M.F., 1990. Sexual selection in plants and animals. TREE 5:210-214

==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

לציטוט: שמידע א וכהן ד 2021 רבייה מינית, המאזן האופטימלי בין רביה עצמית לרביה זרה והקשר לעושר מיני צמחים חד-שנתיים. כתב עת "כלנית" 8.

רבייה מינית, המאזן האופטימלי בין רביה עצמית לרביה זרה והקשר לעושר מיני צמחים חד-שנתיים

==========
==========