דו-צורתיות בגרגרי אבקה ובצלקות של פרחי עדעד כחול וביטויה במנגנון ההאבקה וההפרייה

אבנר כהן, המכון למדעי הצמח, מינהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני. vhacohen@agri.gov.il
עדה חראזי, מדעי הצמח, הפקולטה לחקלאות, רחובות. adah@savion.huji.ac.il
חיים רבינוביץ, מדעי הצמח, הפקולטה לחקלאות, רחובות. Haim.rabhnowitch@mail.huji.ac.il

_____

תקציר: ב**עדעד כחול** ***Limonium sinuatum*** Mill. בדומה למרבית מיני העדעד, קיימת דו-צורתיות בין פרטים שונים במבנה האקסינה של גרגרי האבקה ובצורת הבליטות על אונות הצלקת. מבנה זה גורם לאי התאם עצמי בהאבקה ולהצלחת הפרייה מהאבקה זרה בלבד. נמצאה צורת ביניים של צירופי אבקה וטיפוס מעורב של צורת הצלקת, המאפשר יצירת זרעים גם בהאבקה עצמית וגם בהכלאות עם צמחים מטיפוסים מורפולוגיים אחרים. לצורה זו עשוי להיות יתרון אבולוציוני בתנאים ייחודיים. בניגוד לרוב המינים במשפחת העופריתיים, ברוב מיני הסוג עדעד לא קיימת הטרוסטיליה (שוני בגובה האבקנים והעליים בין טיפוסי פרחים שונים) וההבדל בין טיפוסי הפרח מתבטא רק בטיפוסים שונים של גרגרי אבקה ובטיפוס שונה של פפילות על גבי הצלקת.
==========

על אברי הפרח וההאבקה בסוג עדעד

ברוב הסוגים של משפחת העופריתיים מוצאים בפרחים **דיסטיליה** (ראו בתיבה) המתבטאת בהימצאותם של פרטים באוכלוסיה משני טיפוסי פרח – בעלי עמוד עלי גבוה ובעלי עמוד עלי נמוך. הסוג **עדעד** (*Limonium*) שונה מיתר הסוגים במשפחה בכך שבמרבית המינים אין הטרוסטיליה, אך בחלק מהמינים קיימת בפרחים דו-צורתית באברי הרבייה שעליה מבוסס מכניזם ההאבקה וההפריה. בגרגרי האבקה במינים אלה מבחינים בין גרגרים מטיפוס A ומטיפוס B השונים במבנה ובצורה החיצונית של האקסינה (תמונות II-1, II-2). בצלקות מבחינים גם כן בשני טיפוסים של בליטות על פני שטח הפנים של אונות הצלקת בעלות המבנה החוטי המאורך: טיפוס cob (C) שהזכיר לאלה שתיארו אותו לראשונה צורה של קלח תירס, וטיפוס papillate (P), בו הבליטות הן בצורת פטמות (תמונות II-3, II-4). השילוב הנפוץ הוא של גרגרי אבקה מטיפוס A עם אונות צלקת מטיפוס C (צירוף A/cob) ובמקביל צמחים עם טיפוס גרגרי אבקה B עם אונות צלקת מטיפוס P (צירוף B/papillate) . ההפריה אפשרית רק בין צמחים מטיפוס שונה (Baker, 1953a, 1966),

כלומר בתוך אותו פרח ובאותו פרט קיים **אי-התאם עצמי** וכן אי התאם עם צמחים בהם קיים אותו צירוף של גרגרי אבקה וצלקת. המינים בסוג שלהם דו-צורתיות זו הם **עדעד הביצות** (*L.meyeri* (syn. *L.narbonense*), **עדעד מאובק** (*L.pruinosum*) ולדעתם של Baker (a1953) ו- Dulberger (1975) גם **עדעד כחול** (*L.sinuatum*). מקובל שהדימורפיזם בעדעד וההטרוסטיליה הם תחת בקרה של אותו "גן-על" (supergene) שיחד עם מנגנונים נוספים שולט על תכונת אי ההתאם. בכך מתאפשרת הפרייה רק כתוצאה מהאבקה זרה המוליכה להגדלת השונות הגנטית באוכלוסייה ולמניעת יצירת צאצאים נחותים כתוצאה מהאבקה עצמית [1].

מחקר שנעשה לאחרונה על מיני עדעד באיים בים האגאי מאשר את היותו של **עדעד כחול** בין המינים ההטרומורפים שאינם דיסטיליים שאוכלוסיותיהם כוללות את שני טיפוסי ההאבקה (Artelari and Giorgiu, 2008).

לעומת זאת, מין ה**עדעד** הנפוץ במלחות מערב אירופה *L.vulgare* הוא יוצא דופן: ישנו בו שילוב של שני טיפוסי גרגרי האבקה והצלקות יחד עם דיסטיליה בגובה עמוד העלי ובמיקום הצלקת (pin-thrum), לעתים בשילוב עם עקרות זכרית (Baker, 1953a). כלומר, בתוך אותה אוכלוסיה יגדלו זה בצד זה צמחים בעלי פרחים עם צלקות גבוהות ואבקנים נמוכים (מקובל לכנותם "טיפוס pin"), בצד צמחים בעלי פרחים עם צלקות נמוכות ואבקנים גבוהים ("טיפוס thrum ").

כאמור, בשאר מיני ה**עדעד** שנבחנו, גובה הצלקות זהה בשני טיפוסי הצמחים. השילוב הנ"ל בצורות של הצלקות וגרגרי האבקה הוא אומנם הנפוץ ביותר אולם קיימת שונות רבה בין מיני **עדעד** ולעתים גם הבדלים בתוך אותו מין בין אוכלוסיות.

מינים אחדים של **עדעד** הם מונומורפים ובהם בכל הצמחים, גרגרי האבקה הם מטיפוס A ואונות הצלקת מטיפוס P. מינים כאלה, לדוגמה: *L.japonicum* ו- *L.australe*, הם בעלי התאם עצמי (Baker, 1953a). מין מונומורפי בעל צירוף "לא מקובל" שבו גרגרי האבקה הם מטיפוס B ואילו אונות הצלקת הם מטיפוס P הוא המין *L.congestum* וגם הוא בעל התאם עצמי. במין *L.graffithii* לעומת זאת, ישנן שתי צורות של גרגרי אבקה אבל אונות הצלקת הן כדוריות וזהות בשתי קבוצות הצמחים. במין זה קיים אי-התאם עצמי והכלאה תתכן רק בין צמחים שלהם אבקה מטיפוס שונה. מין מונומורפי אחר שבו קיים השילוב A/cob הוא המין *L.consyrense* שמקורו מסיציליה. השילוב הזה אמור להיות בעל אי-התאם אבל הוא מייצר זרעים אפומיקטיים ללא הפרייה. מצב דומה קיים גם **בעדעד המדבר** (*L.thouinii*) שם בנוסף לדו-צורתיות המקובלת של צלקות cob ו- papillate

נמצאו צלקות עם צורות ביניים וגרגרי אבקה מטיפוס B (ראו Dulberger, 1975; דבוסקין, 1969). אותו מין מאופיין ע"י Baker (1953a) כמין הטרומורפי מהטיפוס האופייני הן באונות הצלקת והן בגרגרי האבקה.

המינים **עדעד הגליל** (*L.galilaeum*), (שזוהה בעבר בטעות כ**עדעד יווני**) ו**עדעד רותמי** (*L.oleifolium*) דווחו ע"י Baker(1953) כמינים הטרומורפים אבל חוקר זה ציין ב**עדעד הרותמי** (המופיע תחת השם הנרדף *L.virgatum*) גם "זנים" מונומורפים. אוכלוסיות משני המינים האלה שנאספו במישור החוף ע"י רבקה דולברגר היו כולן מונומורפיות עם הצירוף B/papillate. שיצרו זרעים ללא הפריה, ברביית בתולין (אפומיקסיס) (דבוסקין, 1969; Dulberger, 1975).



עדעד כחול, אוכלוסיות בר בחוף הים, מימין: פרח לבן בודד בשלב זכרי, צילמה טניה מליצנקו ©. משמאל: בסוף הפריחה נשארים "לעד" הגביעים הכחולים לאחר שהפרחים נשרו, צלמה חוה להב ©

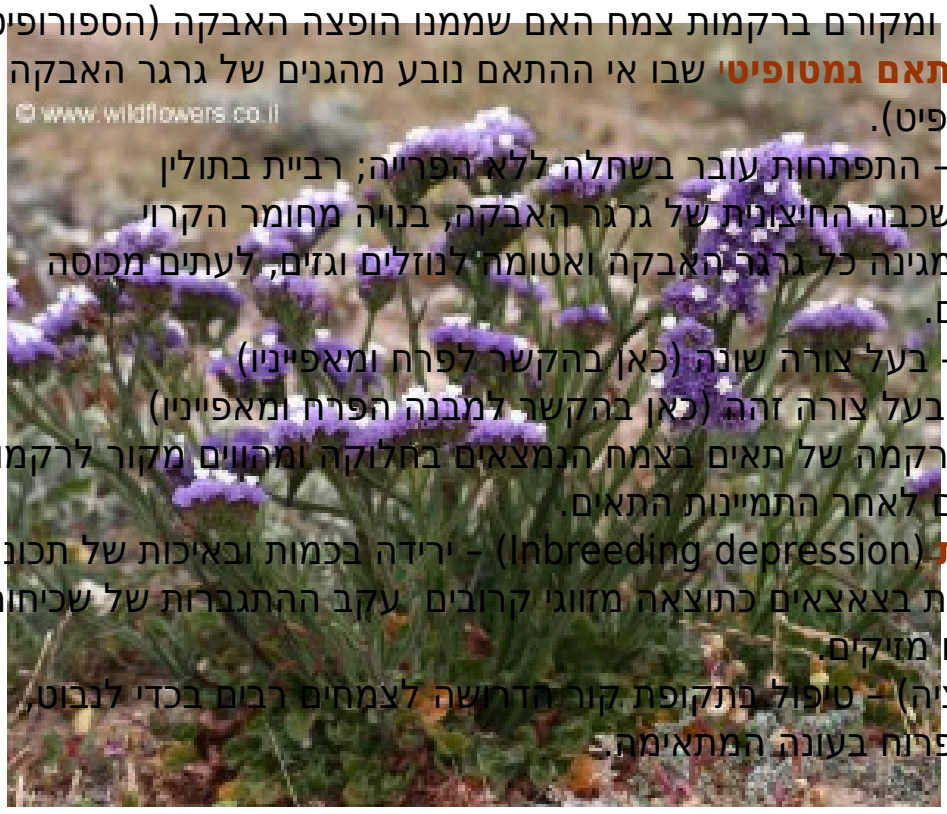
על הטרוסטיליה

התופעה של גובה שונה של עמודי עלי ביחס לגובה האבקנים בפרחים של פרטים שונים באוכלוסיה מכונה **הטרוסטיליה** Heterostyly. במינים שבהם קיימים שני מצבים מדובר על **דיסטיליה**. ואילו כאשר יש שלושה מצבים של עמדה יחסית של דורי הצלקות והמאבקים מדובר על **טריסטיליה.** בטריסטיליה שלושה סוגים של פרחים: טיפוס L שבו עמוד העלי גבוה והאבקנים ברמת ביניים וגם בתחתית הפרח, טיפוס M שבו הצלקות נמצאות במרכז הפרח, בעמדת ביניים, והאבקנים ממוקמים גם בחלק העליון של הפרח וגם בחלקו התחתון, וטיפוס S שבו הצלקות נישאות על עליים קצרים וממוקמות בתחתית הפרח ואילו האבקנים נמצאים גם במרכז הפרח וגם בחלקו העליון. מצב הדיסטיליה הוא השכיח ביותר מכלל מצבי ההטרוסטיליה (דוגמאות מהארץ: **שנית גדולה**, **פשתה שעירה**).

תופעת ההטרוסטיליה זוהתה כבר לפני למעלה מ 150 שנה במספר לא קטן של משפחות צמחים ותוארה בהרחבה על ידי דרווין (Darwin, 1877) דרווין זיהה שבמקרים של הטרוסטיליה הפרייה אפשרית בעיקר בין צמחים השייכים לטיפוסים בעלי מבנה פרח "שונה" ו"משלים" ונמנעת הפרייה עצמית או הפרייה בין צמחים השייכים לאותו טיפוס. הוא ראה בתופעה ביטוי לעידוד האבקה זרה ומנגנון למניעת בזבוז גרגרי אבקה שעלול להתקבל מהאבקה של טיפוס "לא תואם". נכון להיום תוארה הטרוסטיליה ב- 28 משפחות של מכוסי הזרע, חד-פסיגיים ודו-פסיגיים (Barrett, 2002). במשפחות בהם קיימת הטרוסטיליה, יכולה התופעה להתבטא במין בודד, במספר סוגים מצומצם, או במרבית המינים מאותו סוג. במשפחות מסוימות קיימים בסוגים שונים, טיפוסים שונים של הטרוסטיליה, וגם מקרים של התופעה בין מינים בסוג נתון. גם כיום, מעל מאה חמישים שנה אחרי הפרסום של דרווין, מקובל, שהפונקציה העיקרית בשונות המורפולוגית הזו היא עידוד האבקה זרה, הגדלת השונות ע"י הגברת הרקומבינציות הגנטיות והורדת הסיכויים למצבים של ניוון בשארות (Turketti, Barrett,2002 2010:). תופעת ההטרוסטיליה מלווה במקרים רבים בהבדלים בצורה או במבנה של גרגרי האבקה והצלקות. תופעות כאלה תוארו במינים שונים ממשפחות שונות. במשפחת העופריתיים התופעה נפוצה מאוד (מלבד בסוג עדעד) ודיווחים שלה מופיעים בספרות החל ממחצית המאה התשע עשרה ובמחצית הראשונה של המאה העשרים. עבודות אלה נסקרו בהרחבה ע"י Baker (1948) ו- Dulberger (1975). הדו-צורתיות במורפולוגיה של הצלקות וגרגרי האבקה במיני עדעד היא , למעשה, הרחבה או ליטוש של תופעת ההטרוסטיליה המקבלת במינים רבים ביטוי מורפולוגי נוסף. שניהם, גם ההטרוסטיליה ה"קלאסית" וגם הדימורפיזם במבנה גרגרי האבקה והבליטות על אונות הצלקת, מבוקרות ע"י אותו "גן-על" השולט על התכונה של אי-ההתאם. בסוגים שונים במשפחת העופריתיים, כמו בסוג **עופרית** (*Plumbago*) **ובת-עופרית** (*Ceratostigma*) שתי הצורות משלימות אחת את השנייה. במרבית מיני העדעד נעלמה ההטרוסטיליה בגובה היחסי של מיקום הצלקת והאבקנים ונותרה רק הדו-צורתיות באונות הצלקת וגרגרי האבקה.

עדעד כחול בישראל

עדעד כחול נפוץ בארץ לאורך חופי הים התיכון בגבעות הכורכר. זהו מין רב-שנתי עשבוני לעומת **עדעד המדבר** הקרוב לו, שהוא צמח חד-שנתי. הזרעים נובטים בסתיו לאחר הגשם הראשון ומפתחים שושנת עלים. כמו לרבים מצמחי השושנת גם ל**עדעד כחול** ישנה דרישה לקיוט (ורנליזציה) או "מנות קור" לשם פריחה. הצמחים בשלב השושנת חשופים לטמפרטורות החורף הקרות והגירוי נקלט ע"י קודקודי הצמיחה. עם השלמת מנות הקור הדרושות לשם פריחה עובר הקדקוד ממצב של **מריסטמה** וגטטיבית, שמייצרת עלים בלבד, לכזו המפתחת גבעולי פריחה נושאי תפרחות. הפריחה מתחילה החל מחודשי האביב וממשיכה אל תוך הקיץ. בגידול הצמח לנוי ולמסחר, בוררו מתוך אוכלוסיות הבר מספר "זנים" בעיקר כאלה שבהם צבעי הגביע היו כהים במיוחד (או בעלי צבעים ייחודיים). אלה נמכרים כפרחים טריים או כ"צמחי אלמוות" מיובשים. הפרחים עצמם הם בצבע לבן-קרם ומשך חייהם יום אחד בלבד (תמונה l). לפרח חמישה עלי כותרת מאוחים בבסיסם, חמישה אבקנים וחמישה עמודי עלי שבראש כל אחד ממוקמת אונת צלקת דמוית "שרוך". הצלקת תופסת כמחצית עד שני-שליש מהאורך המשולב של העליים הנכנסים אל חלקה העליון של השחלה במקביל ואינם מאוחים בבסיסם. השחלה בעלת ביצית אחת בלבד.



תמונה 1 עדעד כחול. צילום: שרה גולד ©, אתר צמח השדה.

מונחים הנזכרים במאמר

אי-התאם עצמי – מנגנון למניעת הפרייה כתוצאה מהאבקה עצמית: אבקה הנופלת על הצלקת אינה נובטת, או שנביטתה מעוכבת ואינה מביאה להפריה.

אי-התאם עצמי ספורופיטי – אי-התאם הנובע מתוצרי גנים המצויים בדופן גרגר האבקה ומקורם ברקמות צמח האם שממנו הופצה האבקה (הספורופיט), בניגוד ל**אי-התאם גמטופיטי** שבו אי ההתאם נובע מהגנים של גרגר האבקה עצמו (הגמטופיט).

אפומיקסיס – התפתחות עובר בשחלה ללא הפרייה; רביית בתולין

אקסינה – השכבה החיצונית של גרגר האבקה, בנויה מחומר הקרוי ספורופולנין. מגינה כל גרגר האבקה ואטומה לנוזלים וגזים, לעתים מכוסה בבליטות וזיזים.

הטרומורפי – בעל צורה שונה (כאן בהקשר לפרח ומאפייניו)

מונומורפי – בעל צורה זהה (כאן בהקשר למבנה הפרח ומאפייניו)

מריסטמה – רקמה של תאים בצמח הנמצאים בחלוקה ומהווים מקור לרקמות ואברים בוגרים לאחר התמיינות התאים.

ניוון בשארות (Inbreeding depression) – ירידה בכמות ובאיכות של תכונות גנטיות מועילות בצאצאים כתוצאה מזווגי קרובים עקב ההתגברות של שכיחות גנים רצסיביים מזיקים.

קיוט (ורנליזציה) – טיפול בתקופת קור הדרושה לצמחים רבים בכדי לנבוט, ללבלב, או לפרוח בעונה המתאימה.

חומרים ושיטות

אוכלוסיית ה**עדעד** ה**כחול** ששמשה למחקר זה הורכבה מאוכלוסיית זריעים שנוצרה

מהאבקה חופשית של זן מסחרי בשם Midnight Blue מטיפוח הולנדי עם אוכלוסיות בר של **עדעד** שנאספו במספר מקומות: בחוף תל-ברוך בתל אביב, בחוף הבונים ובחוף אכזיב. בנוסף לכך נאספו גם צמחים שנמצאו כבעלי עמידות למחלת החילדון *Uromyces* מאוכלוסייה שמקורה בגבעות הכורכר מערבית לאנדרטת הצנחנים במסעף תל נוף. הצמחים שנבדקו היו חלק מעבודת טיפוח שמטרתה לייצר "זן" בעל תפרחות בצבע כהה ובעל דרישות נמוכות לקיוט (ורנליזציה) שנעשו בשיטה של "ברירה המונית חוזרת" – recurrent mass selection. לאחר 5 עונות, הוצאו לשוק זרעים מהזן "אילת" לגידול חקלאי שהוא בעל דרישות מופחתות לורנליזציה (Cohen et al.,1995).

אפיון הטיפוסים המורפולוגים, הצירופים של גרגרי אבקה וצורות הצלקת, נעשו בשתי שיטות: בחינה של פרחים טריים ממספר רב של צמחים במיקרוסקופ אור שהונחו על גבי זכוכית נושאת יבשה לאחר הסרת הכותרת. מכל צמח באוכלוסייה נבדקו 3-5 פרחים. הסריקה במיקרוסקופ אלקטרוני סורק – Stereoscam 180 נעשתה לפרחים טריים, כנ"ל, שהונחו על גבי ניר דבק דו-צדדי וצופו בזהב.

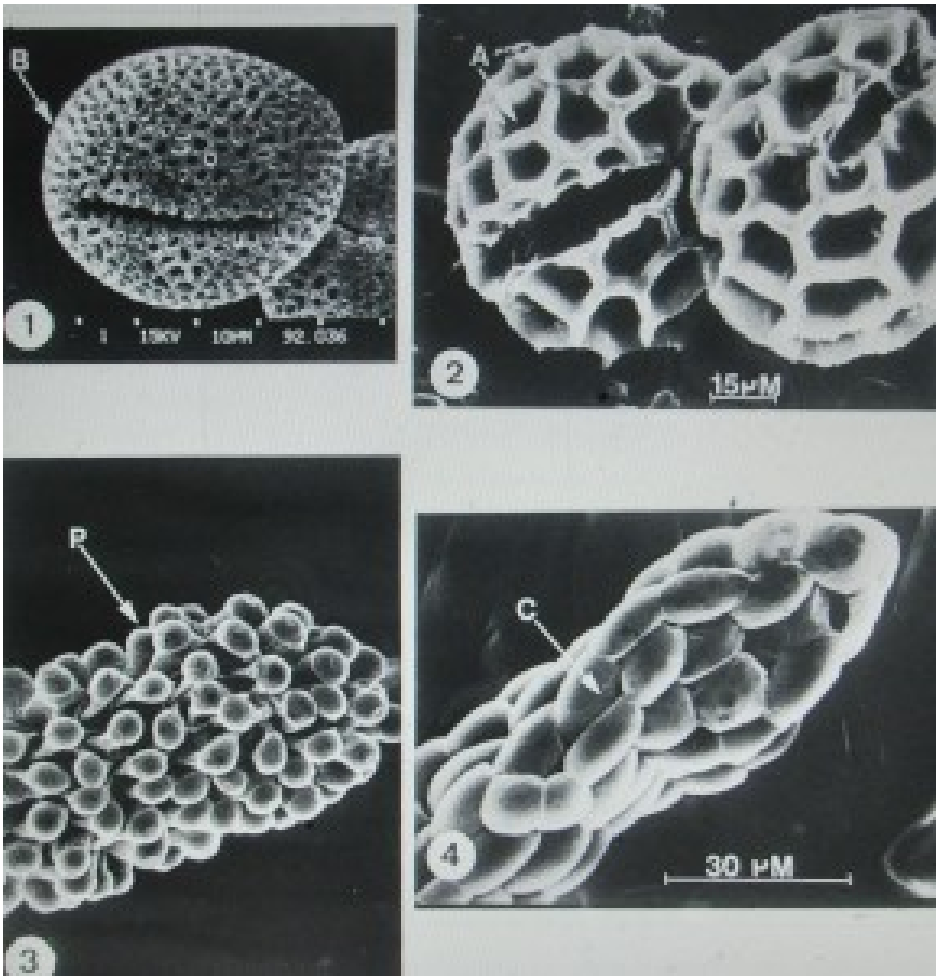
מתצפיות שנעשו בפרחי העדעד בחלקות שתולות, התברר שדבורת הדבש היא המאביק העיקרי. יבול הזרעים בעדעד, היה נמוך יחסית, בתקופות בהם הייתה תחרות עם פרחי הדרים וחמניות אליהם נמשכו הדבורים יותר מאשר לפרחי העדעד. בתקופות של העדר תחרות כזו היו רגלי הדבורים עמוסות בצמידות של אבקת פרחי עדעד. בכדי לוודא אם ישנה העדפה מצד הדבורים לטיפוס אבקה מסוים, נאספו צמידות מרגליהן ונבדקו במיקרוסקופ אלקטרוני סורק לאחר שצופו בזהב.

הכלאות מכוונות נעשו לאחר אפיון מורפולוגי של צורות גרגרי האבקה והצלקות. צמחים מהצירופים השונים גודלו בעציצים בנפח של 10 ליטר בשנה הראשונה, ו-4 ליטר בשנה השנייה. הם הוכנסו לכלובי רשת 40 מ"ש שנתמכו על קשתות. לכל כלוב הוכנסה כוורת דבורים פעילה. גבעולי הפריחה הישנים הוסרו ונותרו גבעולים שפרחיהם עדיין לא נפתחו. עם סיום הפריחה והתייבשות התפרחות הן נאספו, נדושו, ונוקו. הזרעים שנאספו נזרעו בעונה שלאחר מכן בכדי לאפיין את טיפוסי האבקה והצלקות בצאצאי ההכלאות.

טיפוסי גרגרי אבקה ובליטות הצלקת בעדעד כחול

במרבית הצמחים שנבדקו נמצא ההרכב ה"מקובל" במבנה גרגרי האבקה והצלקות. כפי שדווח בעבר גם במיני עדעד אחרים (Baker 1953a; Dulberger, 1975). הטיפוסים של אלה מוצגים בתמונה II. צמחים בהם גרגרי אבקה מסוג B היו, בדרך כלל בעלי אונות צלקת מסוג P (צירוף B/Papillate) וצמחים בהם האבקה היא מטיפוס A היו בעלי אונות

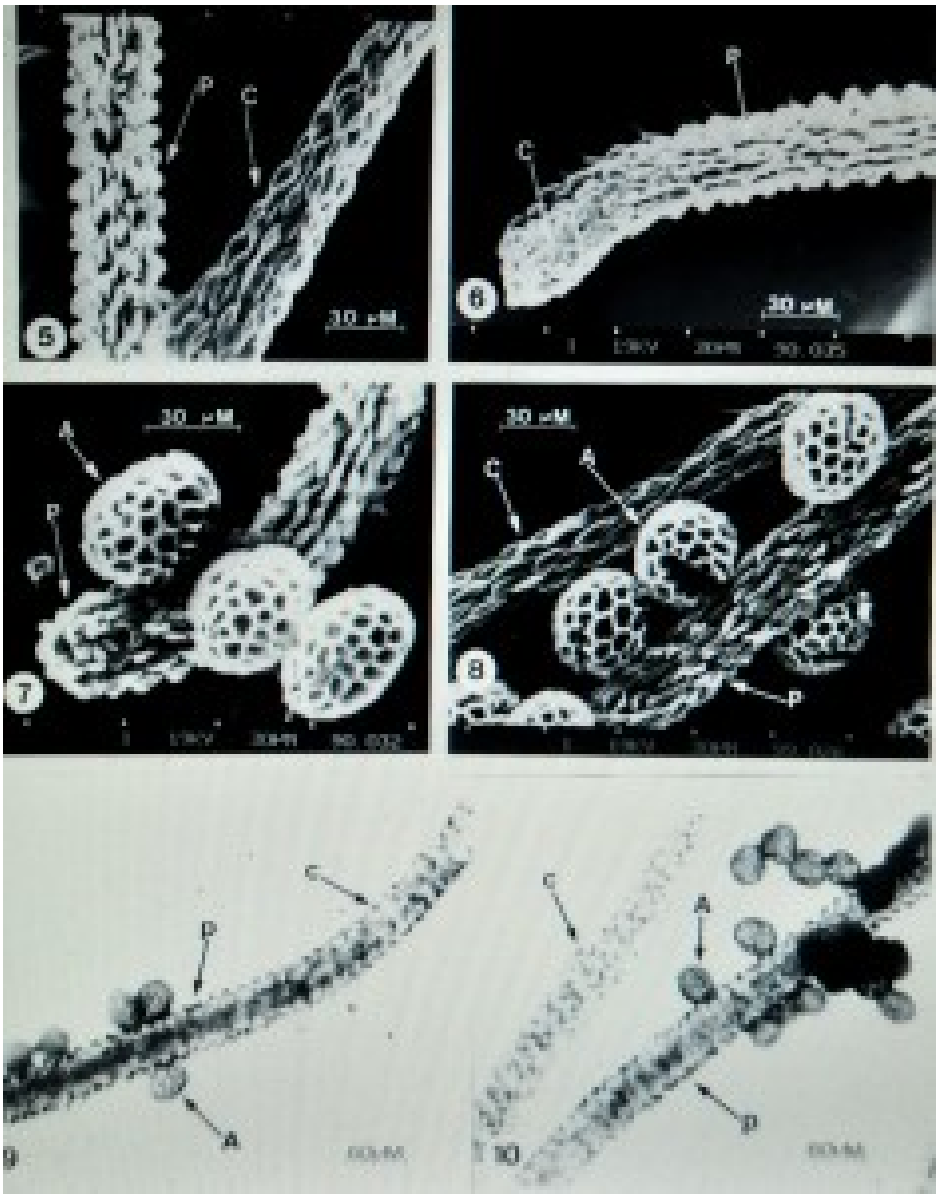
צלקת מסוג C (צירוף A/Cob). האחידות בצירופים האלה נשמרה בכל הפרחים באותו צמח.



תמונה II. צילום מיקרוסקופ אלקטרוני סורק של גרגרי אבקה ואונות הצלקת בפרחי עדעד כחול:
1. גרגר אבקה מטיפוס B.
2. גרגר אבקה מטיפוס A בהגדלה X1100
3. אונת צלקת מטיפוס P
4. אונת צלקת מטיפוס C בהגדלה X1060

בבדיקת מספר רב של צמחים, במשך כמה שנים, נמצא צירוף נוסף של גרגרי אבקה וצלקות באוכלוסיית הצמחים. הצירוף הזה כונה A/mixed- . גרגרי האבקה היו כולם מטיפוס A ואילו בצורת אונות הצלקת היו שני טיפוסים: בטיפוס אחד היו חלק מחמשת אונות הצלקת מטיפוס C וחלקם מטיפוס P ביחסים שונים. בצמחים אחרים, היו אונות צלקת דו-צורתיות שהיו בהן בליטות גם מטיפוס C וגם מטיפוס P שעברו, לאורך הצלקת מצורת C לצורת P (או להפך). הזיהוי של טיפוסי A/mixed לא היה פשוט. מתצפית ראשונית ניכר היה שבתחילת עונת הפריחה מרבית אונות הצלקת בטיפוסי A/mixed היו מטיפוס C (cob) ומיעוטם מטיפוס P (papillate) או cob+papillate ואילו לקראת סוף העונה המאזן משתנה ומתפתחות בפרחים יותר אונות או יותר קטעי אונות-צלקת מטיפוס

papillate. משום כך קל יותר לזהות טיפוסים כאלה לקראת סוף העונה (חראזי, 1987). העובדה שלכל הצמחים שבהם אונות הצלקת היו מטיפוס מעורב היו גרגרי אבקה מטיפוס A, מאפשרת, תיאורטית, האבקה עצמית או האבקה עם צמחים שבהם גרגרי האבקה משני הטיפוסים A או B. בבדיקת צמחים מטיפוס A/mixed נצפתה, כמצופה, הצמדות של גרגרי אבקה מטיפוס A לקטעי הצלקת מטיפוס P. לא נצפתה באף מקרה הצמדות של גרגרי אבקה מסוג B לקטעי אונות הצלקת ה"מתאימות" בצמחים כאלה. באף מקרה לא נמצאו פרחים שהיו B/papillate וגם לא צמחים שהיו בתחילת העונה A/mixed ועברו שינוי ל A/cob . צילומי מיקרוסקופ אור ומיקרוסקופ אלקטרוני סורק, מוצגים בתמונה III .

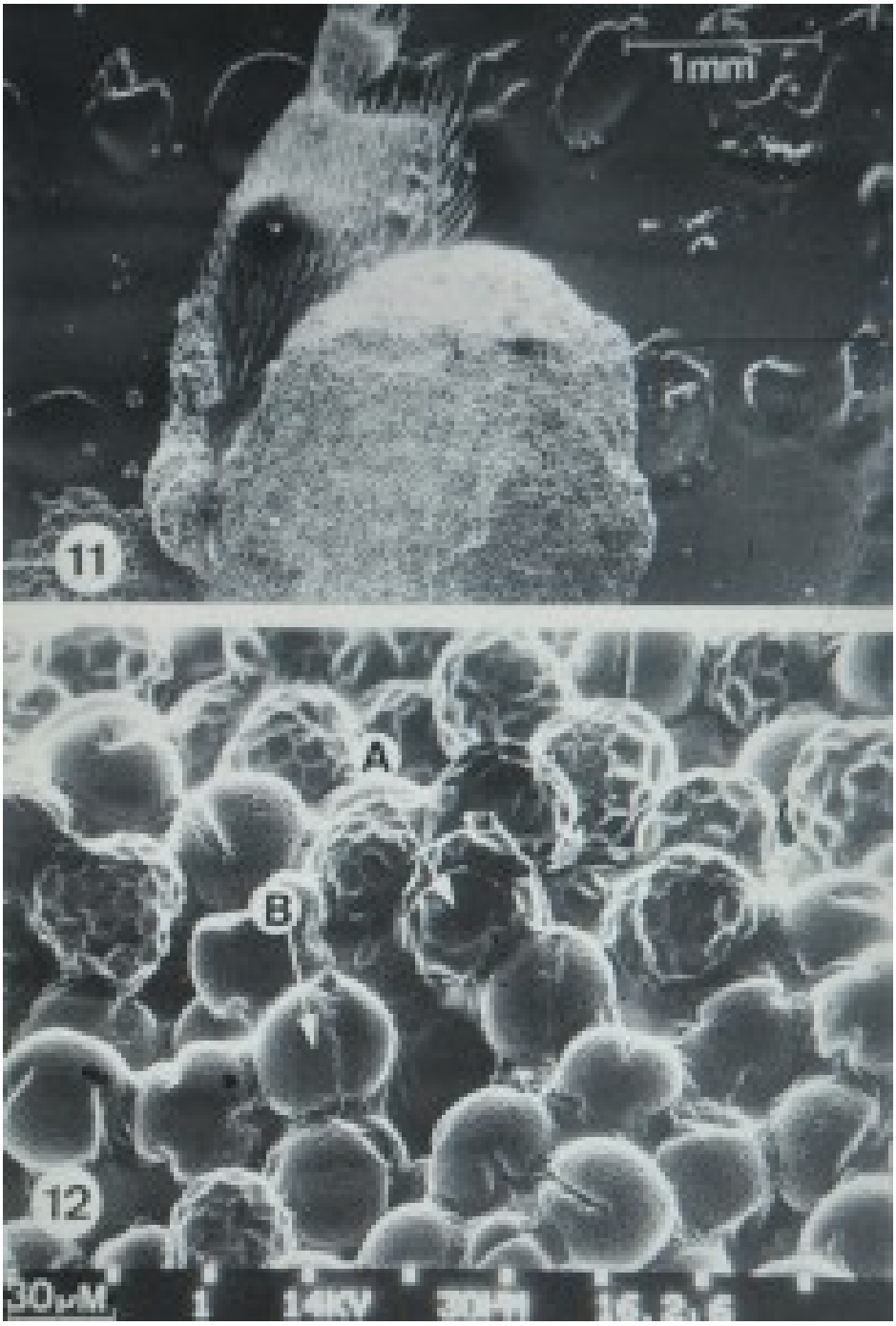


תמונה III. אונות צלקת מצמחי A/mixed משני הטיפוסים והצמדות גרגרי אבקה מטיפוס A לאזורים המתאימים בצלקת:
5. אונות צלקת P ו- C מאותו פרח.
6. אונת צלקת שמשתנה לאורכה מטיפוס P לטיפוס C.
7. הצמדות אבקה מטיפוס A לאזור ה"מתאים" באונת הצלקת שעבר מטיפוס C לטיפוס P (צילום ממיקרוסקופ אור של אותה תופעה

מוצג בתמונה 9).
8. הצמדות גרגרי אבקה מטיפוס A לאונת הצלקת מסוג P ולא לאונת צלקת מטיפוס C (צילום ממיקרוסקופ אור לאותה תופעה מוצג בתמונה 10).

תדירות טיפוסי הצירופים השונים נבדקה הן בצמחים שנבחרו באקראי באוכלוסיית הזן המסחרי Midnight Blue (כ-82 צמחים מחלקה פרחים מסחרית) והן באוכלוסיית הטיפוח 'אילת' שמקורה בהכלאות חופשיות של הזן המסחרי עם צמחי **עדעד כחול** מאוכלוסיות הבר בארץ (270 צמחים בשנה הראשונה ו- 635 צמחים בשנה שלאחריה). הצירוף A/mixed הופיע בערכים של עד 10% מהצמחים. הצרוף A/cob נמצא בכ-42-40% מהצמחים והצירוף B/papillate ב 50-48% מהצמחים. לא נמצאו הבדלים בתדירות הטיפוסים השונים בשתי האוכלוסיות שנבחנו. ניתן לומר שמבחינה סטטיסטית מספרם של צמחי B/papillate שווה למספר המתקבל מחיבור הטיפוסים A/cob+A/mixed. מה שמעיד על כך שבנוסף לזהות בצורת גרגירי האבקה, שהצירוף A/mixed התפתח מ A/cob .

ישנו קושי בספירה המדויקת של גרגרי אבקה בצמידה. ברור שצמידה מכילה גרגרי אבקה מטיפוס A ומטיפוס B. נראה שאיסוף האבקה ע"י דבורים היא אקראית ולא קיימת העדפה באיסוף אחד הטיפוסים על פני השני. צילום של צמידה של אבקה שנאספה ע"י דבורת הדבש מפרחים של עדעד כחול מוצג בתמונה IV.



תמונה IV. גרגרי אבקה של עדעד כחול בצמידה של דבורת הדבש כפי שנצפו במיקרוסקופ אלקטרוני סורק:
11. צמידת אבקה על רגל של דבורת הדבש (הגדלה .(X22
12. גרגרי אבקה מטיפוס A ומטיפוס B בצמידה (הגדלה X370)

הכלאות מכוונות בין צמחים מטיפוסי האבקה שונים נעשו בכדי להבין את הקשר בין מנגנון אי ההתאם והמבנה המרחבי של גרגרי האבקה ואונות הצלקת, כדי לבחון את התפצלות הצירופים המורפולוגיים השונים בין הצאצאים (טבלה 1). יבול הזרעים בהכלאות העצמיות של צמחים מטיפוסי A/cob וגם אלה ש ל טיפוסי B/papillate היה אפסי, ונאספו זרעים בודדים. מהכלאה עצמית של טיפוס A/cob הזרעים כלל לא נבטו, ומההכלאה העצמית של B/papillate התפתחו שלושה צמחים. שנים מהם היו B/papillate ואחד מטיפוס B/cob.

הצירוף A/cobXA/cob נתן,בדרך כלל, יבול דל של זרעים למעט מקרה אחד. יתכן שלכלוב ההאבקה הוכנס צמח A/mixed שזוהה, בטעות, כ- A/cob. גם בהכלאת B/papillateXB/papillate הניבו הצמחים יבול זרעים קטן למעט צמח אחד. הצאצאים של צירוף זה היו כולם B/papillate מה שפוסל את האפשרות לטעות בזיהוי צמחי ההורים.

טבלה 1. התפלגות הצירופים המורפולוגיים בפרחים של הצאצאים מההכלאות בין הורים בעלי טיפוסים מורפולוגיים מוגדרים.

הורים		**A/cob**					
		A/mixed		**B/papillate**			
הורה נקבי	**מקור האבקה**	מספר	%	מספר	%	מס'	%
A/cob	B/papillate	80	55.2	7	4.8	58	40.0
B/papillate	A/cob	40	40.8	2	2.0	56	57.1
B/papillate	האבקה עצמית	1	33.3	0	0	2	66.7
B/papillate	B/papillate	0	0	0	0	57	100.0
A/cob	האבקה עצמית	הזרעים לא נבטו					
A/cob	A/cob	61	73.5	6	7.2	16	19.3
A/mixed	האבקה עצמית	6	5.3	73	64.6	34	30.1
A/mixed	A/mixed	0	0	3	100.0	0	0
A/cob	A/mixed	50	56.2	2	2.2	37	41.6
A/mixed	A/cob	3	18.5	7	43.8	6	37.5
B/papillate	A/mixed	30	28.3	3	2.8	73	68.9
A/mixed	B/papillate	5	18.5	13	48.1	9	33.3
A/mixed	האבקה חופשית	17	6.6	183	71.5	56	21.9
A/mixed	מעוותים,האבקה חופשית	41	23.3	105	59.7	30	17.0

בהכלאת הצירופים B/papillateXB/papillate ו – A/cobXA/cob התפתחו יותר זרעים לכל צמח בהשוואה להכלאות העצמיות של צמחים מאותם טיפוסים. העוצמה של מנגנון אי-ההתאם העצמי היא חזקה יותר מזו של אי-ההתאם בין צמחים שונים השייכים לאותו טיפוס מורפולוגי. מה שמרמז על מעורבות גנים נוספים המשפיעים על אי ההתאם בנוסף למבנה של גרגרי האבקה ואונות הצלקת.

בהכלאות בין שני הטיפוסים המורפולוגיים המנוגדים (בשני הכיוונים) התפתחו, כמו שהיה צפוי, זרעים רבים. בין הצאצאים היו מיוצגים שלושת הטיפוסים המורפולוגיים אבל בין ההכלאות הרציפרוקליות נמצאו שיעורים גבוהים יותר של צאצאים בעלי מורפולוגיה דומה לזו של ההורה הנקבי מה שמרמז, אולי, על השפעה אימהית מסוימת על הביטוי של

התכונה. יחד עם זאת, כאשר מצרפים את הנתונים משתי ההכלאות הרציפרוקליות מתקבל יחס קרוב ל – 1:1 בדומה לתוצאות שהתקבלו באוכלוסיות צמחים החשופות להאבקה חופשית.

השיעור הגבוה של הטיפוס A/mixed בהכלאות בהן ההורה הנקבי הוא מטיפוס זה יכול לנבוע משיעור גבוה של הכלאות עצמיות בצמחים בעלי אונות הצלקת המעורבות. שכיחות הטיפוס A/mixed בין הצאצאים של שני הטיפוסים המורפולוגיים העיקריים נמוכה מהשכיחות של אלה באוכלוסיות הצמחים החשופים להפריה חופשית. באוכלוסיות אלה ישנם כ 10% צמחי A/mixed התורמים את חלקם לביסוס של טיפוס זה באוכלוסייה.

בין הצאצאים שהתקבלו לאחר הפריה עצמית או לאחר הפריה בין צמחים בעלי אותו טיפוס מורפולוגי נמצאו שיעורים גבוהים (כ- 30%) של צמחים חריגים כמו: צמחים ננסיים, צמחים מנוונים בעלי גבעולים "מרוטים" וצמחים שפתחו עלעלים קטנים רבים בגבעול, ובתפרחות ושצבעם השתנה מירוק לחום-אדמדם. רובם, למעט בודדים, השתייכו לטיפוס A/mixed. הופעת צאצאים כאלה אופיינית למצב של "**ניוון בשארות**" (ניוון המתקבל כתוצאה מהכלאות בין הורים בעלי קרבה גנטית). הוא נובע, ככל הנראה בגלל היחלשותו של מנגנון אי-ההתאם בטיפוסי A/mixed והאפשרות לקבלת הכלאה עצמית.

דיון

בסוג **עדעד** ידוע המנגנון של אי-התאם עצמי ספורופיטי (ראו הסברי מונחים בתיבה), המשולב בדו-צורתיות (דימורפיזם) במבנה גרגרי האבקה והבליטות על אונות הצלקת (Baker, 1966). במנגנון זה גרגרי אבקה מטיפוס A נובטים על צלקות מסוג papillate וגרגרי אבקה מסוג B נובטים על צלקות מסוג cob. למעשה קיימים ארבעה צירופים שונים במיני עדעד: צירוף **A** : גרגרי אבקה A ואונות צלקת מטיפוס cob; צירוף **B**: שבו אבקה מטיפוס B וצלקות מטיפוס papillate ; צירוף **C**: אבקה מטיפוס B וצלקות מטיפוס cob; וצירוף **D**: אבקה מטיפוס A וצלקות מטיפוס papillate. הצירופים **A** ו – **B** הם בעלי אי-התאם עצמי ואילו צמחים עם הצירופים **C** או **D** הם בעלי התאם עצמי. במינים דימורפיים, כמו, למשל ב**עדעד הביצות** (Dulberger, 1975; Rois, 2014) קיימים הצירופים **A** ו-**B** במעורב באוכלוסייה, הריבוי שלהם הוא ברביה מינית ובהאבקה זרה ואילו המינים מונומורפים שבהם קיים רק אחד מהצירופים: **A** או **B** הם אפומיקטיים. במינים אחדים, כמו, למשל, ב- *L. palmare* קיימות אוכלוסיות דימורפיות המתרבות ברביה מינית לצד אוכלוסיות מונומורפיות היוצרות זרעים אפומיקטיים (Geogakopoulou et al., 2006; Rois, 2014). מסקירה של רב-צורתיות בפרחים מסתבר שהריבוי האפומיקטי במיני עדעד

נפוץ בהרבה מאלה שבהם קיים ריבוי מיני. (Cowan et al.,1998; Lledo, 2005).
גורם נוסף האחראי למגוון ולריבוי המינים בסוג **עדעד** הם מספר הכרומוזומים הבסיסי ורמת הפלואידיות. במינים המתרבים ברביה מינית מספר הכרומוזומים הבסיסי הוא 2n=16 ו-2n=18. ישנם מינים בעלי ריבוי מיני שהם טטרפלואידים עם 2n=32, 34, 36 כרומוזומים וגם מינים הקספלואידים עם 2n=54. לעומתם, מרבית המינים שהם בעלי רבייה-בתולין (אפומיקטים) הם טריפלואידים עם 27,26,25 כרומוזומים, או אנופלואידים-טטרפלואידים עם 35 כרומוזומים, או פנטפלואידים עם 42 או 43. המינים הטריפלואידים מרוכזים בעיקר במערב הים התיכון, מינים טטרפלואידים גדלים בחופי האוקיאנוס האטלנטי ואילו במזרח הים התיכון ישנם מינים טטרפלואידים וגם כאלה בעלי רמות פלואידיות גבוהות יותר (Cowan et al., 1998) לפחות חלק מהמינים נוצרו מהכלאות בין מינים ביולוגים שונים. המשך קיומם התאפשר לאחר הכפלת מספרי הכרומוזומים ו/או המעבר לרביה אפומיקטית ללא צורך בהאבקה. במרבית המינים ישנה אחידות במספר הכרומוזומים לכל הפרטים באוכלוסייה, אבל קיימים מינים שבהם ישנו ריבוי ע"י זרעים אך קיימת שונות במספרי הכרומוזומים בין פרטים שונים באוכלוסייה (Rois, 2014).
עדעד כחול הוא מין דיפלואידי. במרבית הדיווחים בספרות נספרו בו 2n=16 כרומוזומים אם כי ישנו דיווח גם על 2n=18 (לפי CCDB server). כמקובל במינים דיפלואידיים של **עדעד**, גם במין זה קיים המנגנון ההטרומורפי של גרגירי אבקה מסוג A או B ואונות צלקת cob או papillate (תמונה II) ובמרבית הפרטים באוכלוסייה קיימים הצירופים A/cob (צירוף **A**) ו- B/papillate (צירוף **B**). צירופים אלה מאפשרים אי-התאם עצמי בנוסף לאי התאם בין פרטים בעלי צירוף מורפולוגי זהה ש"תכליתם" היא לחזק את ההאבקה הזרה באוכלוסייה, להגביר את השונות הגנטית ולצמצם את האפשרות לניוון בשארות (Inbreeding depression). באוכלוסיות גדולות הנמצאות במרכז השונות של הסוג (לאורך חופי הים התיכון) יש לשונות הזו יתרון אבולוציוני. אולם, כאשר מין מאכלס אזור חדש הרחוק או מנותק גאוגרפית, עונתית, או אקלימית ממרכז השונות, בעיקר כאשר האוכלוסייה המייסדת היא קטנה מאוד, עשויה להיווצר "סחיפה גנטית". המין המתנחל באזור חדש עלול לכלול רק את אחד מהצירופים של מבנה גרגרי האבקה ואונות הצלקת. התבססותה של האוכלוסייה המייסדת במקום חדש ואולי גם יצירת מין חדש, תיתכן, אם תהיה החלשה של מנגנון אי ההתאם ותתאפשר קבלת זרעים בהאבקה עצמית או, אלטרנטיבית, תתאפשר יצירת זרעים אפומיקטיים באוכלוסייה המונומורפית (Baker, 1953b, 1966). למעשה, ישנם דיווחים על עשרות "מינים זעירים" (microspecies) של **עדעד** הגדלים באיים בים התיכון ולחופיו, למשל בקפריסין (Kouzali et al.,2012), בים

האגאי (Artelari and Georgiou, 2002), ביוון (Georgakopoulou et al.,2006), באיים הבלאריים ובחצי האי האיברי (Castro, and Rossello, 2007). אלה התפתחו ממינים אחרים תוך כדי תהליך ההתנחלות באזורים חדשים, מה שמקשה מאוד על הגדרתם הסיסטמטית.





ע

עדעד כחול בחוף הבונים, צילמה חוה להב ©

מציאותם של צמחים באוכלוסייה של עדעד כחול בהם מבנה הצלקות הוא מעורב A/mixed, המתואר כאן לראשונה, מעמיד את המין בעמדת ביניים מבחינה אבולוציונית, אולי בתחילת התהליך שבו נוצרים מינים בעלי התאם עצמי, מונומורפים, מטיפוסים דימורפיים (Baker, 1966). המנגנון הקלאסי שבו יש באוכלוסייה צמחים בעלי הצירוף A/cob וצמחים אחרים שהם B/papillate מונע האבקה עצמית ומעודד האבקה זרה. בטיפוס המעורב מתאפשרת האבקה עצמית וגם האבקה עם שני הצירופים האחרים. אמנם יש בצאצאים מהכלאות אלה גם תופעות של זרעים שאינם נובטים, וכן צמחים מנוונים או מעוותים. מה שמוכיח ניוון בשארות. אולם ישנם לא מעט צאצאים "נורמליים" המתקיימים באוכלוסייה כזו בקביעות. הצירוף A/mixed נמצא גם באוכלוסיות בר של עדעד כחול למשל, בחוף הבונים (כהן, מידע אישי) ולא רק באוכלוסייה המעורבת שכללה בנוסף לצמחי בר גם זנים "תרבותיים". לפיכך הטיפוסים המעורבים לא נוצרו עקב פעילויות הנובעות מעבודת הטיפוח והסלקציה. כפי שנאמר לעיל, מספרם של צמחי B/papillate שווה למספר המתקבל מחיבור הטיפוסים A/cob+A/mixed. מה שמעיד על כך, בנוסף לזהות בצורת גרגירי האבקה, שהצירוף A/mixed התפתח מ- A/cob. להתבטאות התכונה יש גם מרכיב סביבתי-עונתי. הזיהוי המורפולוגי של קטעי אונות הצלקת השונים בצמחים המעורבים היה ברור יותר לקראת סוף עונת הפריחה בחודש יוני, שבו הייתה עלייה הן במספר והן באורכן של קטעי אונות הצלקת מסוג papillate בפרחים של צמחים אלה. בעונה זו ישנה ירידה במספר הפרחים באוכלוסייה וירידה ביעילות ההאבקה וייצור הזרעים. במקרה כזה קבלת זרעים בהאבקה עצמית, גם אם היא גוררת ירידה מסוימת באיכות

הזרעים, עדיפה על חוסר יצור זרעים בכלל. ייתכן וזאת הסיבה הביולוגית לקיום של הצירוף A/mixed באוכלוסייה.

ספרות:

דבוסקין ש 1969 מערכות ריבוי בכמה מינים במשפחת העופריתיים בישראל. ע' גמר, אוניברסיטת. תל אביב.

חראזי ע 1987 הטרומורפיזם בעדעד כחול (Limonium sinuatum Mill) ומאפיינים הקשורים לדרכי הריבוי של צמח זה. עבודת גמר. האוניברסיטה העברית הפקולטה לחקלאות.

————————————————

Artelari R and Georgiu O 2008 Biosystematic study of the genus *Limonium* (Plumbaginaceae) in the Aegean area, Greece. EO. *Limonium* on the islands Kithira and Antikithira and the surrounding islets. Nordic J. Bot. 22: 483-502.

Baker HG 1948 Dimorphism and monomorphism in the Plumbaginaceae I. A survey of the family. Ann. Bot. London.12: 201-219.

Baker HG 1953 Dimorphism and monomorphism in the Plumbaginaceae II. Pollen and stigmata in the genus *Limonium*. Ann. Bot. London. 17: 433-445.

Baker HG 1953 Dimorphism and monomorphism in the Plumbaginaceae III. Correlation of geographical distribution patterns with dimorphism in *Limonium*. Ann. Bot. London. 17: 615-627.

Baker HG 1966 The Evolution, Functioning and Breakdown of Heteromorphic Incompatibility Systems. I. The Plumbaginaceae. Evolution 20: 349-368.

Barrett SCH 2002 The evolution of plant sexual diversity. Nature Reviews 2: 274-284.Castro M and Rossello JA 2007 Karyology of *Limonium* (Plumbaginaceae) species from the Balearic Islands and the western Iberian Peninsula. Bot. J. Linn. Soc.155: 257–272.

CCDB server –Chromosome Counts Database : http://ccdb.tau.ac.il/search/Limonium/
Cohen A Harazy A Rabunowitch HD and Stav R 1995 Selection for early flowering in blue statice (*Limonium sinuatum* Mill.) Acta Hortic. 420: 118-124.
Cowan R Ingrouillel MJ and Lledo D 1998 The taxonomic treatment of agamosperms in the genus *limonium* mill. (plumbaginaceae). Folia Geobot.33: 353-366.
Darwin C 1877 The different forms of flowers on plants of the same species. John Murray, London.
Dulberger R 1975 Intermorph structural differences between stigmatic papillae and pollen grains in relation to incompatibility in Plumbaginaceae. Proc. R. Soc. Lond. B. 188: 257-274.
Georgakopoulou A Manousou S Artelari R and Georgiou O 2006 Breeding systems and cytology in Greek populations of five *Limonium* species (Plumbaginaceae). Willdenowia 36: 741-750.
Ganders FR 1979 The biology of heterostyly, N. Z. Jour. Bot. 17: 607-635.
Kouzali I Artelari R and Georgiou O 2012 Breeding systems and cytology in Cyprian populations of six *Limonium* species *(*Plumbaginaceae). Willdenowia, 42: 307-313.
Lledo MD Crespo MB Fay MF and Chase MW 2005 Molecular phylogenetics of *Limonium* and related genera (Plumbaginaceae): Biogeographical and systematic implications. Amer. J. Bot. 92: 1189–1198.
Rois AS 2014 Strategies for Conservation of Rare and Endemic Species: Characterization of Genetic and Epigenetic Variation and Unusual Reproductive Biology of Coastal Species from *Limonium ovalifolium* and *Limonium binervosum* Complexes (Plumbaginaceae). Ph.D. Thesis, Univ. Lisboa, Portugal.
Turketti SS 2010 A study of tristyly in South African Oxalis . Ph.D. Dissertation University of Stellenbosch

———————————————–

הערות

[1] הערת המערכת: חוקרים רבים באקולוגיה ואבולוציה חושבים כי הגדלת השונות הגנטית איננה ההסבר ליתרון של האבקה זרה, וזאת מנקודת המבט של טובת הפרט. בכל יצור שבו קיים תהליך מיני בדרך של הפרייה ממקור זר (בצמחים – דרך האבקה זרה) – ההפרייה הזרה דווקא מביאה להפחתת הכשירות הדרווינסטית במחצית, שכן חצי מהמטען הגנטי של הצאצאים שייך לגנוטיפ זר. ההסבר הראשי המקובל על חוקרי האבולוציה האורגניזמית ליתרונה של רבייה מינית הוא באפשרות לתיקון המטען הגנטי של הצאצא במקרה של פגמים, למניעת התבטאות של מוטציות שליליות או גם להביא לסילוקן.

==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

ציטוט: כהן א חראזי ע ורבינוביץ ח 2015 דו-צורתיות בגרגרי אבקה ובצלקות של פרחי עדעד כחול וביטויה במנגנון ההאבקה וההפרייה, כתב-עת "כלנית" מספר 2.
https://www.kalanit.org.il/?p=4501

==========