

פיתוח גישה לזיהוי גנים במוטנטים: עמידות לעלקת בעגבניות

דו"ח מסכם לתוכנית 277-0110-08

מוגש לקרן המדען משרד החקלאות

ע"י

פרופ' יורם קפולניק - גידולי שדה ומש"ט, המכון למדעי הצמח, מינהל המחקר החקלאי
ד"ר אילן לוי - גנטיקה וירקות, המכון למדעי הצמח, מינהל המחקר החקלאי
ד"ר יוסי הירשנהורן - פיטופתולוגיה, וירולוגיה וחקר עשבים, המכון להגנת הצומח, מרכז מחקר נווה יער
הגב' סמדר ויניגר - גידולי שדה ומש"ט, המכון למדעי הצמח, מינהל המחקר החקלאי
ד"ר חנני קולטאי - פרחים, המכון למדעי הצמח, מינהל המחקר החקלאי
ד"ר דני יואל - פיטופתולוגיה, וירולוגיה וחקר עשבים, המכון להגנת הצומח, מרכז מחקר נווה יער
מכון וולקני בית דגן, 50250

כתובת אלקטרונית: kapulnik@volcani.agri.gov.il

פקס: 03-9669642 טל: 03-9683461

נובמבר 2009

חשוון תש"ע

הממצאים בדו"ח זה הינם תוצאות ניסויים.

הניסויים מהווים המלצות לחקלאים: כן/לא

חתימת החוקר

תקציר

צמחים המשתייכים לסוג עלקת (*Orabanche*) הם טפילים מוחלטים על גידולים חקלאיים הפוגעים בהתפתחות צמח הפונדקאי, ברמת היבול שלו ובמקרים רבים להתמוטטות הגידול בשדה. העלקת הפכה עם השנים לבעיה מרכזית בחקלאות ישראל ללא מענה ראוי. בעבודה מקדימה הוכחנו כי ניתן לקבל צמחים עמידים לטפיל באמצעות מוטציות שהושרו בקרינת נאוטרון מהירה בזן עגבניות לתעשייה M82. מבחני התפצלות ואלליות שנערכו במשך הפרויקט הנוכחי (F_1 ו- F_2) הראו כי מדובר תכונה רצסיבית המורשת בהתפצלות מנדלית כגן בודד.

נערכו מבחנים פיסיולוגים וביוכימיים ונמצא כי המוטנט אינו מסוגל לייצר חומרים שהם סטריגולקטונים ועל כן אינו מנביט את זרעי העלקת. כמו כן, נמצא כי שורשי המוטנט אינם מאוכלסים ראוי בפטריית המיקוריזה. נמצאו שינויים מורפולוגיים בהתפתחות הנוף הנובעים מהעדר חומרים אלו. אנליזה של AFLP לאוכלוסיות מתפצלות של המוטנט עם קו הורים ממין הבר הראתה כי התכונה נמצאת בתאחיזה לכרומוזום מספר 1 בעגבנייה. העדר פולימורפיזם לא אפשר זיהוי מדויק של הגן (מרחק 40 סנט מורגן). לצורך המיפוי ערכנו הכלאות נוספות של המוטנט עם קווי האנטרוגרסיה IL1-1; IL1-2 ובימים אלו אנחנו נערכים לסריקה מחדש של אוכלוסיות F_2 של כל אחת מהאוכלוסיות.

מבוא ותאור הבעיה

צמחים המשתייכים לסוג עלקת (*Orabanche*) הם טפילים מוחלטים על גידולים חקלאיים הפוגעים בהתפתחות צמח הפונדקאי, ברמת היבול שלו ובמקרים רבים להתמוטטות הגידול בשדה. מידת הנזק תלויה ברמת האילוח, בעונת הגידול, היבטים אגרוטכניים ובעיקר טווח הפונדקאים. העלקת הפכה עם השנים לבעיה מרכזית בחקלאות ישראל ללא מענה ראוי והחקלאים נאלצים, בכדי להקטין את נזק העלקת, ליישום קוטלי עשבים (הרבצידיים) דבר המייקר את עלות הגידול, מסבה נזק מצטבר לסביבה ובחלק מהמקרים גם גורם נזק לפונדקאי וליבולו. זרעי העלקת נשמרים חיוניים בקרקע שנים רבות עד הופעת פונדקאי מתאים. בנוכחות הפרשות שורשים מתאימות, הזרעים נובטים וחלה התארכות של נחשון הנביטה אל שטח פני השורש לתחילת תהליך חדירה והדבקה של הצמח. תהליך זה מחייב נוכחותם של סיגנלים ספציפיים המופרשים לקרקע משורשי הצמח.

גישות רבות הוצעו בעבר להתמודדות עם הטפיל, ביניהן מחזורי גידולים שונים, אמצעי סניטציה, עישוב, הדברה כימית בעזרת קוטלים סלקטיביים (Jacobsohn, 1986), קוטלי עשבים בשילוב עם גידולים מהונדסים בעלי עמידות לקוטלים אלה (Joel et al. 1995), טיפוח עמידות לטפיל (Cubero, 1986), הדברה ביולוגית בעזרת זבוב העלקת (Joel and Cohen, 1988) ובעזרת הפטריה *Fusarium oxysporum* (Bedi, 1991) והנבטת-סרק של זרעי הטפיל בקרקע על ידי צמחי מלכודת (Joel et al. 1990b, Kleifeld et al. 1992). כמו כן נעשה שימוש באיוד קרקע (Wilhelm et al. 1958, Jacobsohn et al. 1988, Kleifeld et al. 1987) ובחיטוי סולארי המשמשים אמצעים אפקטיביים במקרים אחדים (Jacobsohn et al. 1980, Katan, 1987). למרות ריבוי השיטות הפוטנציאליות ולמרות ההצלחה ביישום של כמה מהן, אין בידינו כיום שיטות שיהיו כלכליות ושיממות בכל הגידולים ושטחי הגידול בארץ. מיני העלקת השונים ממשיכים להתפשט בישראל ולמעשה האמצעים העומדים בפנינו לעצירתם ולמניעת הנזק שהם גורמים הינם מצומצמים ביותר.

העגבנייה היא גידול רגיש מאוד לעלקת מצרית (*O. aegyptiaca* Pers), ופגיעת הטפיל מתבטאת בירידה משמעותית של יבול הצמח. הועלו מספר גישות להתמודדות עם הטפיל בהצלחה חלקית בלבד, ובד"כ מותיר "טיפול ההדברה" נזקים משמעותיים לפונדקאי. עד כה, חסר פיתרון מסחרי יעיל לשטחים נרחבים שאינו גורם להפסדי גידול או הכנסה לחקלאי. מקובל לחשוב כי הפתרון במקרים אלו הם מציאת זנים עמידים שיאפשרו התפתחות תקינה של הצמח גם בנוכחות זרעי העלקת בקרקע. על כן, פיתוח זני עגבנייה עמידים לעלקת יכול להוות פיתרון אידיאלי ויעיל לבעיה. בחמנייה זוהה *Or5*, גן לעמידות לעלקת החמנית (*O. cumana*). צמחים עמידים לעלקת נמצאו בגידולים: בקיה, פול וחציל, אך בעגבנייה לא נמצאה בטבע תכונה לעמידות בחומר ביולוגי ממקורות שונים (גם במיני בר).

מוטנט עגבנייה שאינו רגיש לעלקת *Sl-ORT*

בעגבנייה, וכחלק מעבודה מכינה לפרויקט הנוכחי, איתרנו שני מוטנטים העמידים לעלקת מצרית, *Sl-0* ו-*Sl-ORT2*. המוטנטים בודדו מאוכלוסיית מוטנטים של הזן M82 שנתקבלה לאחר טיפול בקרינה Fast Neutrons Radiation - המוטנט *Sl-ORT1* נושא את העמידות כתכונה רצסיבית המתפצלת בדור F_2 בתבנית מנדלית כגן בודד. נמצא, כי *Sl-ORT1* "מתחמק" מתקיפת העלקת באופן שאינו משרה נביטה של זרעי העלקת בקרקע, ועל כן אינו נדבק בה. לא נעשתה כל עבודה מכינה במוטנט השני ולכן הוצע בפרויקט הנוכחי לבחון את המוטנט השני, *Sl-ORT2*, ואת יכולת הקומפלימנטאציה שלו (ראה במטרות להלן לא ברור למה הכוונה? מבחני אלליות?).

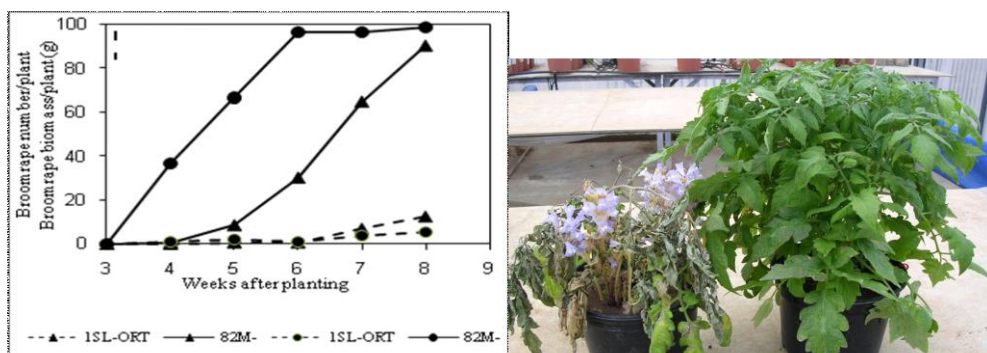
חשיפת הצמחים לרמות אילוח הולכות וגדלות של זרעי עלקת בקרקע גרמה להופעת יותר תפרחות עלקת על צמחי קו המקור. יש לציין כי רק כ-15% מסה"כ אוכלוסיות צמחי *SI-ORT10* וכ-30% מצמחי *SI-ORT 2* (שני המוטנטים אולחו ברמה גבוהה מאוד, דהיינו פי 100 מהריכוז המצוי בקרקעות מאולחות) נדבקו בעלקת בהשוואה לאילוח המתקבל בצמחי הביקורת (M82). זאת ועוד, באותם מקרים בהם נדבקו המוטנטים, נמצאו ע"ג כל צמח מספר תפרחות קטן באופן מובהק ממספר התפרחות שהופיעו על צמחים מקו המקור. בנוסף, חשוב לציין כי הופעת העלקת ע"ג שורשי המוטנטים מתרחשת בשלבים מאוחרים יותר של הגידול וגם אז, חיוניות צמחי המוטנטים הייתה גבוהה יותר מזו של צמחי הביקורת הנדבקים.

מטרות המחקר הנוכחי היו כדלהלן:

1. בחינה של המוטנטים ע"י הכלאה בינם לבין עצמם על מנת למיין אותם לקבוצות האלליות השונות (כולל מבחני אלליות).
2. מיון המוטנטים על פי הפנוטיפ שלהם באמצעות אפיון בוטני של שלבי ההדבקה.
3. זיהוי ומיפוי גנטי של הגן/ים המעורב/ים בתכונת העמידות.

תוצאות עיקריות:

א. כדי לתאר את שני המוטנטים נערכה בכל אחד מהם "הכלאה חוזרת" עם זן המקור. צמחי F_1 ו- F_2 של הכלאות אלו נבחנו לעמידות לעלקת ונקבעה הדומיננטיות והתפלגות התכונה בדור F_2 . בשני המוטנטים תכונת העמידות מתנהגת כגן רצסיבי אחד בהתפלגויות של דור F_2 (תוצאות לא מוצגות). במסגרת הפרויקט הנוכחי נערכה הכלאה נוספת בין המוטנטים לבין עצמם על מנת למיין לקבוצות אלליות שונות וללמוד על מספר גנים המעורבים בתכונות העמידות. נמצא, כי צמחי F_1 של הכלאה זו מראים עמידות לעלקת בדומה לזו שמתקבלת מבחינה של כל אחד מההורים (אין קומפלימנטאציה). עובדה זו מרמזת על קירבה (אולי זהות) שבין שני המוטנטים ועל כן הוחלט להתמקד במוטנט אחד שסומן כ- *SI-ORT1* להמשך העבודה.



איור מספר 1: צמחי עגבניות מודבקים בעלקת. א. מספר ומשקל תפרחות עלקת ע"ג שורשי המוטנט *SI-ORT1* ושורשי קו המקור M82 ו-ב. מראה הצמחים בגיל 35 ימים מהשתילה.

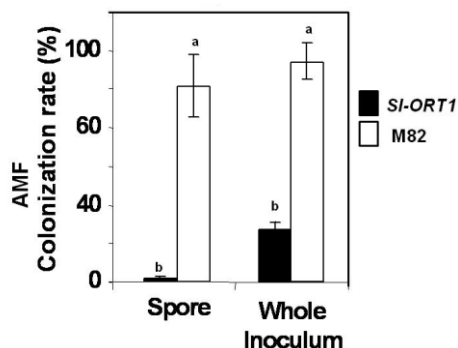
ב. המוטנט *SI-ORT1* נמצא עמיד לעלקת מצרית (*O. aegyptiaca*), לעלקת ענפה (*O. crenata*), ולעלקת נטויה (*O. cernua*), שמקורן מאזורים שונים בארץ (Dor et al 2009). הניסויים נערכו במערכות גידול בנפח 2 ליטר שאולחו בכמות של 10 מ"ג זרעי עלקת לק"ג קרקע (פי 100 מרמת האילוח המצוי בשדות המאולחים ביותר בישראל!). נמצא כי המוטנט *SI-ORT1* עמיד לכל העלקות שנבחנו במידה דומה. ניתן להסיק אם כן, כי מנגנון העמידות אינו ספציפי לעלקת מצרית (שבנוכחותה נערכה הבררה הראשונית) ויתכן

כי בידנו מוטנט בעל עמידות רחבה לעלקות ממשפחות אחרות. עובדה זו מעלה את חשיבות ההבנה והבידוד של מערכת עמידות זו.

ג. נערכו מספר ניסויים פיסיוולוגיים כדי לאפיין שלב(ים) החסר(ים)/פגוע(ים) במעקבות התהליכים של התבססות הטפיל ע"ג שורשי המוטנט. נמצא כי הטמנת זרעי עלקת ע"ג שורשי קו המקור (M82) גורמים לנביטה של הזרעים ואילו שורשי המוטנט מנביטים רק מספר זניח של זרעי עלקת. זאת ועוד, במבחן *in vitro* נמצא כי הפרשות שורשים של המוטנט שנאספו במערכת הידרופונית הראו ירידה מובהקת ביכולת ההפרשות לאתחל תהליכי נביטה של זרעי עלקת בהשוואה ליכולת הפרשות שורשי M82. ניתן להסיק כי הפרשות שורשי המוטנט "חסרים" ביכולת לגרום לנביטת זרעי עלקת או לחילופין, מכילים מעכב שפוגע בתהליכי נביטת זרעי עלקת.

ד. כדי לבדוק האם שורשי המוטנט מעכבים בדרך מסוימת את תהליכי הנביטה (או לא מעודדים אותה) של זרעי עלקת, נלקחו אלו האחרונים וטופלו במעבדה, קודם להנחתם ע"ג השורשים, בחומר סנטטי המאתחל את תהליך הנביטה (GR24 strigolactone). לאחר הטיפול הונחו הזרעים ע"ג השורשים בדומה לניסויים המתוארים בסעיף ג' ונמצא כי בכל המקרים המוטנט וקו המקור מראים הדבקה דומה ללא הבדל מהותי במספר העלקות המופיעות ע"ג השורש משקלן ועיתוי הופעתם. בכל מקרה, נצפה נזק דומה לצמח המאחסן בהשוואה לצמחים בלתי מאולחים. ניתן להסיק כי צמחי המוטנט אינם עמידים לשלבי הדבקה מאוחרים יותר וכן, במידה ומכילים מעכב לנביטה – מעכב זה אינו יעיל לאחר שזרעי העלקת עברו את האיתחול בעזרת הסטריגולקטון הסינטטי – GR24.

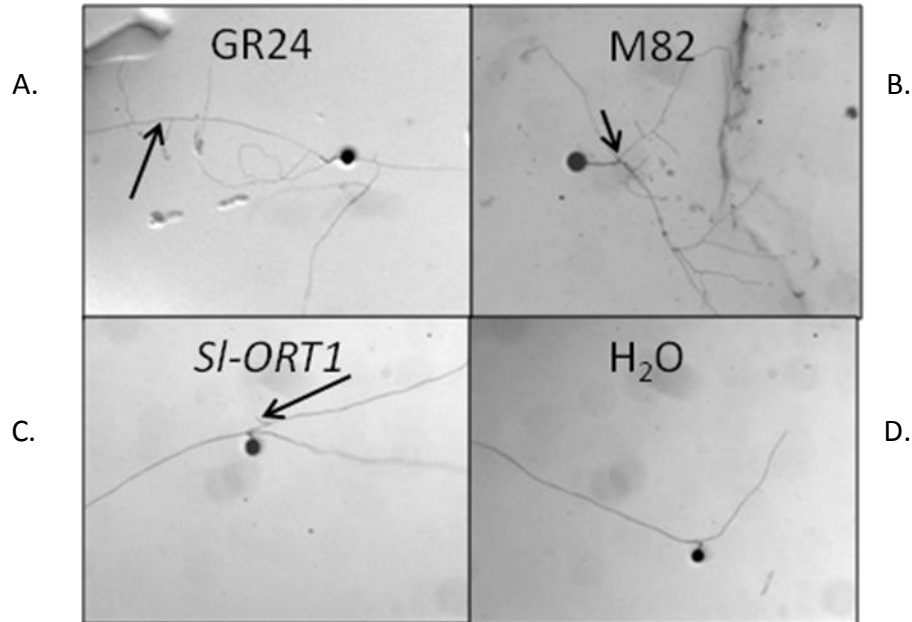
ה. מאחר ובמהלך המחקר הנוכחי התפרסו ממצאים שהדגימו כי הסטריגולקטונים שנחוצים לאתחול נביטת זרעי עלקת גם נחוצים לשלבי אכלוס מוקדמים של פטריות המיקור יזה (Besserer et al 2007), הוחלט לבדוק את תגובת המוטנט למידבק מיקוריזה בסדרת ניסויים. נמצא, כי אילוח שורשי המוטנט במידבק מיקוריזה המבוסס על נבגים בלבד גרם לירידה מובהקת באכלוס הפטרייה בשורש בהשוואה לאכלוס המתקבל בשורשי קו המקור (M82; איור 2). כמו כן, כאשר נחשפו שורשי המוטנט וקו המקור למידבק מיקוריזה "מלא" הכולל יח' הדבקה שהם תפטיר, שורשים מודבקים ונבגים (Whole inoculum) נמצאה ירידה מובהקת של כ-50% בכושר אכלוס המוטנט במיקור יזה בהשוואה לאכלוס בקו המקור (איור 2).



איור מספר 2: אכלוס שורשי המוטנט וקו המקור בפטריית המיקוריזה *G. intraradices*. הצמחים אולחו בנבגים (spore) או במידבק מלא (whole inoculum).

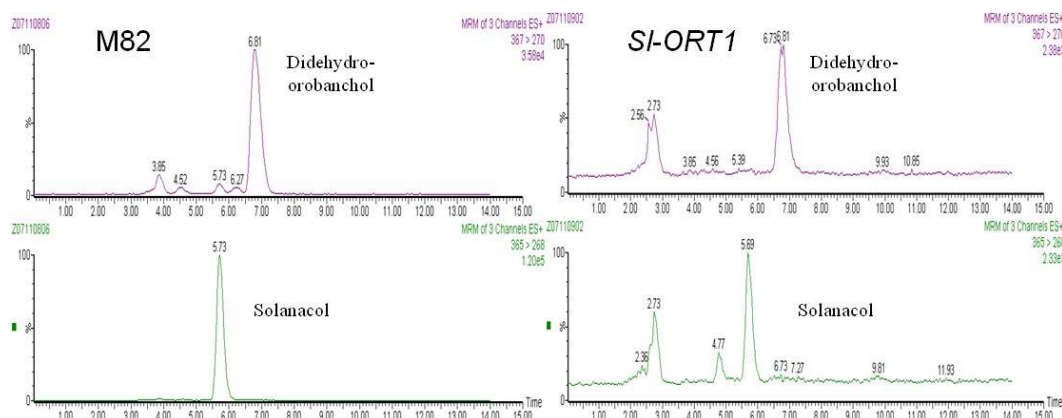
ו. חשיפת קצוות קורי פטריית המיקוריזה לפרשות שורשי המוטנט וקו המקור הראתה כי רק הפרשות שורשי קו המקור גורמים לתפטיר הפטרייה להתפצל, בדומה לסטריגולקטון סינטטי (GR24) (איור 3). התפצלות זו הינה הכרחית לצורך תחילת תהליכי החדירה של פטריות המיקור יזה לשורשי פונדקיהן. ניתן להסיק כי יתכן ושורשי המוטנט אינם מכילים תרכובות סטריגולקטון ו/או אינם יכולים להפריש אותם.

החוצה לסביבת השורש בקרקע ועל כן, זרעי העלקת או גם פטריות המיקוריזה נשארים אדישים ואינם עוברים את הסימולציה המתאימה לתחילת אכלוס והדבקת השורש (איור 3).



איור מספר 3: השפת סטריגולקטון והפרשות שורשים על התפצלות תפטיר פטריית המיקוריזה *G. intraradices*. A, השפעת סטריגולקטון סנטטי – GR24; B, השפעת הפרשות שורשי קו המקור M82; C, השפעת הפרשות שורשי המוטנט SI-ORT1; D, השפעת מים – ביקורת.

ז. כדי לבדוק האם שורשי המוטנט חסרים חומר או קבוצת חומרים הנחוצים לנביטת זרעי העלקת נערכה אנליזה כימית לתמצית שורשי הצמחים. שורשי המוטנט וכן שורשי קו המקור נאספו לאחר 35 ימי גידול במערכת ההידרופונית ונלקחו בדיקה ביולוגית (bio-assay) שבה נמצא כי רק תמצית שורשי קו המקור יכולים להשרות או לאתחל את נביטת זרעי העלקת בעוד שורשי המוטנט אינם מסוגלים לעשות כן. בהמשך, נלקחו תמציות השורשים לאנליזה ב- LC-MS, ביפו, במעבדתו של פרופ' Yoniyama באוניברסיטת Utsonomiya ונמצא כי שורשי המוטנט חסרים שני סטריגולקטונים Solanacol ו-Orobanchol החשובים בעגבנייה לנביטת עלקת. חומרים אלו כנראה אינם מיוצרים בשורשי המוטנט.

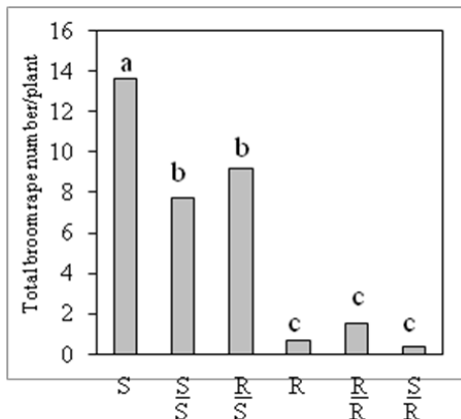


איור מספר 4: אנליזת LC-MS לתמצית שורשי המוטנט וקו המקור. כרומטוגרמות משמאל – תמצית קו המקור ומימין כרומטוגרמת תמצית המוטנט

טבלה מספר 1 : כמות סטריגולקטונים מסוימים בתמצית שורשים של עגבניית המוטנט וכן קו המקור.

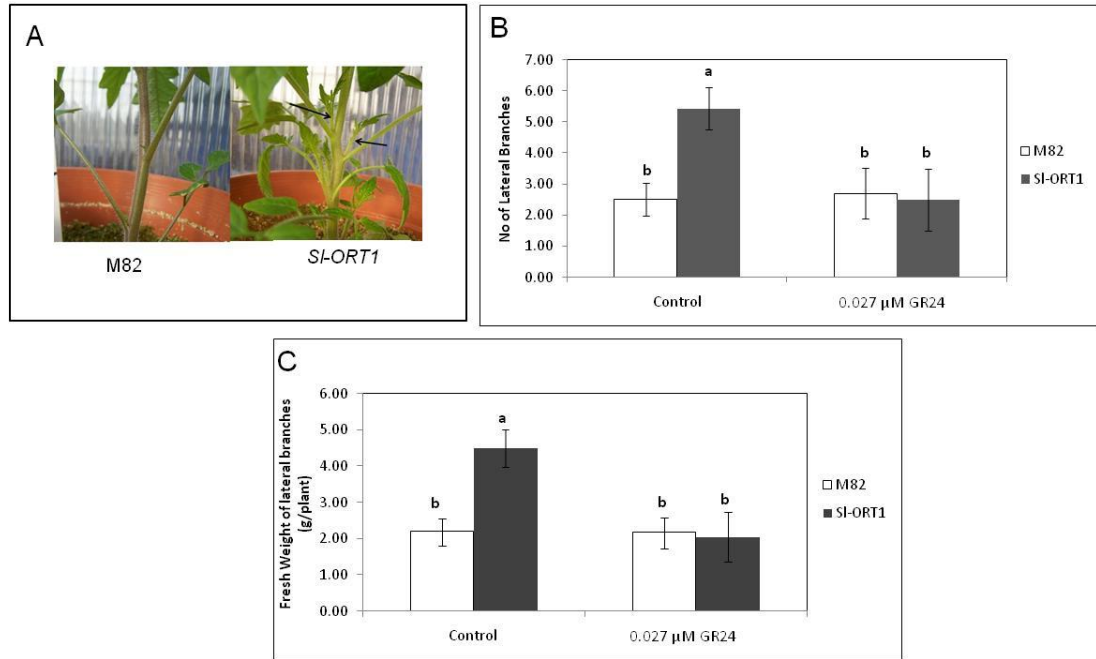
Tomato line	M-82	SI-ORT1
Compound tested		
<u>Solanacol</u> concentration (ng g root ⁻¹)	6.76	0.61
<u>Didehydro-orobanchol</u> (peak area)	13048	408

ח. כדי לבדוק האם תופעת העמידות תלויה בתהליכים המתרחשים בנוף או בשורש נערך ניסויים בצמחים מורכבים בצרופים שונים. לצורך כך נלקחו שתילים בני 3 שבועות של קו המקור והמוטנט הורכבו זה ע"ג זה בצירופים שונים. לאחר גידול נוסף של שבועיים ואיחוי ההרכבה – הועברו הצמחים המורכבים וצמחי הביקורת לגידול בעציצים המכילים קרקע מאולחת בזרעי עלקת, בחממה. לאחר כ-5 שבועות של גידול נוסף בחממה נמצא הדבקה בעלקת מתקבלת בצמחים בהם מערכת השורשים מקורה בצמחי המוטנט (איור 5). ראוי לציין כי מסיבה שאינה ידועה, עצם ביצוע ההרכבה גרם לצמחים להיות יותר רגישים לנוכחות הטפיל בשורשים. זאת ועוד, צמחים מורכבים שהרכב מקורו בצמח המוטנט – לא הראו כל עמידות לעלקת (איור 5).



איור מספר 5: מספר תפרחות עלקת על שורשי צמחים מורכבים. S – קו המקור (M82); R – מוטנט SI-ORT1. בצרופים שונים הרכב (מעל קו השבר) ובכנה מתחת לקו השבר

ט. לאחרונה דווח כי הסטריגולקטונים מסייעים להיווצרות שלטון קודקודי בצמחים. בהעדרם, הצמח מאבד את השלטון הקודקודי ומכל חיק עלה פורץ הניצן לענף צדדי. כדי לבדוק לוודא אם אכן המוטנט שבידנו אינו מיצר חומרים אלו והם יישום חיצוני של סטריגולקטון סינטטי מסייע להשבת השלטון הקודקודי נערכה סידרת ניסויים בתנאים מבוקרים. נימצא, כי בתנאי תאורה מלאים צמחי המוטנט אכן מיצרים ענפים צדדיים בכמות רבה יותר ומשקלם גבוהה יותר (איור 6). זאת ועוד, GR24 בריכוז 0.027 mM גורם לירידה דרסטית במספר הענפים הנצפים ע"ג צמחי המוטנט ומספר הענפים הצדדיים או משקלם אינו שונה מאלו שנמצאו ע"ג קו המקור. ראוי לציין, וכצפוי, כי צמחי קו המקור אינם מגיבים לתוספת חיצונית של הסטריגולקטון הסינטטי.



איור מספר 6 : השפעת הסטריגולקטונים על ארכיטקטורה של הצמח. A, צמחי המוטנט מראים התפצלות יתר על כל צמח בהשוואה לצמחי המקור. B, מספר הענפים הצדדים שנמצאו ע"ג צמח המוטנט וקו המקור בנוכחות ובהעדר סטריגולקטון סינטטי. C, משקל טרי של הענפים הצדדים שנמצאו ע"ג צמח המוטנט וקו המקור בנוכחות ובהעדר סטריגולקטון סינטטי.

י. במטרה לאתר את הגנים (המעורבים) בתופעת העמידות של המוטנט *Sl-ORT1* (באמצעות שילוב של שיטות RFLP ו-PCR) הוכנו שתי אוכלוסיות F₂ מתפצלות: האחת ברקע איזוגני והאחרת תוך הכלאה רחוקה עם מין בר. כדי להבטיח איתור של סמני DNA המצויים בקרבה לגנים הקובעים את העמידות, הוכלא *Sl-ORT1* עם מין הבר *L. pimpinellifolium* LA1261 Babahoyo מאוכלוסיית F₂ (שכללה 200 פרטים) של הכלאת המוטנט עם מין הבר הרגיש (*Solanum. pimpinellifolium*) הוכנו משפחות F₃ שנבחנו בתנאי שדה מאולח (רמת הגולן, קיץ 2008) לעמידות לעלקת. אוכלוסיה זו אפשרה את מיפוי הגן לעמידות על כרומוזום 1 בחלקו הצפוני, אך בשל העדר רקומבינציה מספקת באזור, חוסר בסמנים פולימורפים בהכלאה זו וכן אפיון לא ברור של העמידות בחלק מהצאצאים מההכלאה הבין מינית נמנע איתור מדויק של מיקום הגן. על מנת להתגבר על בעיות אלו התחלנו בהכלאות של ORT10 עם קווי אינטרוגרסיה המכילים מחדרים יחידים מוגדרים של *S. pennellii* 1 (התקבלו מפרופ' דני זמיר). אוכלוסיות אלו יאפשרו אפיון מדויק יותר של העמידות שכן ההכלאה היא תוך מינית וכן רמת הפולימורפיזם גבוהה באזור הגנומי המכיל את האינטרוגרסיה ממין הבר. חומר גנטי זה, בשילוב עם יכולות הסריקה שפיתחנו, מאפשרים לנו להתמודד עם האתגר המדעי של זיהוי ואפיון המנגנון הגנטי, המקנה עמידות לעלקת בעגבנייה, ולשלב בצורה יעילה בחומר גנטי מתקדם ו/או בגידולים נוספים.

רשימת ספרות מצוטטת

- Bedi, J.S. and Donchev, N. 1991. Results on mycoherbicide control of sunflower broomrape (*Orobancha cumana* Wall.) under glasshouse and field conditions. In: Proc. 5th Intern. Symp. Parasitic Weeds (Ransom, J.K., Musselman, L.J., Worsham, A.D. and Parker, C., eds.) CIMMYT, Nairobi. pp. 76-82.
- Besserer, A., Puech-Pagès, V., Kiefer, P., Gomez-Roldan, V., Jauneau, A., Roy, S., Portais, J., Roux, C., Bécard, G. and Séjalon-Delmas N. (2006) Strigolactones Stimulate Arbuscular Mycorrhizal Fungi by Activating Mitochondria *PLoS Biol.* 4: 1239- 1247
- Cubero, J.I. 1986. Breeding for resistance to *Orobancha* and *Striga*: a review. In: Proc. of a Workshop on Biology and Control of *Orobancha* (Borg, S.J. ter, ed.) LH/VPO, Wageningen, The Netherlands. pp. 127-139.
- Dor E., Alperin B., Wininger S., Ben-Dor B., Somvanshi V.S., Koltai H., Kapulnik Y. and Hershenhorn J. (2009). Characterization of a novel tomato mutant resistant to *Orobancha* and *Phelipanche* spp. weedy parasites. *Euphytica*, in press
- Jacobsohn, R. 1986. Broomrape avoidance and control: Agronomic problems and available methods. In: Proc. of a Workshop on Biology and Control of *Orobancha* (Borg, S.J. ter, ed.) LH/VPO, Wageningen, The Netherlands. pp. 18-24.
- Jacobsohn, R., Kelman, Y., Shaked, R. and Klein, L. 1988. Broomrape (*Orobancha* spp.) control with ethylene dibromide and chloropicrin. *Weed Research* 28: 151-157.
- Joel, D.M. and Cohen, E. 1988. *Phytomyza orobanchia* in Israel. *Phytoparasitica* 16: 379.
- Joel, D.M., Peled, T., Kleifeld, Y., Golan, S., Graph, S. and Levanon, U. 1990b. The use of flax as a catch crop for *Orobancha* spp. *Phytoparasitica* 18: 244.
- Katan, J. 1987. Soil solarization. In: Innovative Approaches to Plant Disease Control (Chet, I., ed.) Wiley, New York. pp. 77-105.
- Kleifeld, Y., Graph, S., Golan, S., Bargutti, A. and Herzlinger, G. 1987. Applying Metham-Sodium for weed and broomrape control. In: Proc. 10th Israeli Conference on Weeds and Their Control (Joel, D.M., Rubin, B. and Sando, T., eds.) Weed Sci. Soc. of Israel. p. 43 (in Hebrew)
- Wilhelm, S., Benson, L.C. and Sagan, J. 1958. Studies on the control of broomrape on tomatoes. Soil fumigation by methyl bromide is a promising control. *Plant Disease Rep.* 42: 645-651.

סיכום עם שאלות מנחות

מטרות המחקר לתקופת הדו"ח תוך התייחסות לתוכנית העבודה. 1. בחינה של מוטנטים ע"י הכלאה בינם לבין עצמם על מנת למיין אותם לקבוצות האלליות השונות (מבחינה אלליות). 2. מיון המוטנטים על פי הפנוטיפ שלהם באמצעות אפיון בוטני של שלבי ההדבקה. 3. זיהוי ומיפוי גנטי של הגן/ים המעורב/ים בתכונת העמידות.
עיקרי הניסויים והתוצאות שהושגו בתקופה אליה מתייחס הדו"ח. 1. נמצא כי מנגנון העמידות של מוטנט העגבנייה מקורו בחוסר יכולת להפריש חומרי איתחול לנביטת זרעי עלקת 2. חומרים אלו זוהו כסטריגולקטונים ונערכה אנליזה כימית לזיהוי החומרים הספציפיים 3. נמצא כי גן העמידות נמצא על כרומוזום 1 והוכן החומר הביולוגי להמשך זיהוי הגן האחראי
המסקנות המדעיות וההשלכות לגבי יישום המחקר והמשכו. האם הושגו מטרות המחקר בתקופת הדו"ח. 1. מטרות המחקר העיקריות ששמו להן למטרה לאתר את מנגנון העמידות של מוטנט הוסגו ונמצא כי מתבסס על חוסר איתחול הנביטה של זרעי עלקת. תוארו יסויים ברמה פיסיוולוגית וביוכימית הקושרים ללא ספק את מנגנון העמידות עם חוסר יצור סטריגולקטונים בצמח 2. מנגנון זה הינו אוניברסלי וניתן ליישום בפונדקאים שונים ויקנה עמידות לעלקות שונות אך יש להמשיך לעשות לבידוד בגן(ים) המעורבים בתופעה
הבעיות שנותרו לפתרון ו/או השינויים שחלו במהלך העבודה (טכנולוגיים, שיווקיים ואחרים); התייחסות המשך המחקר לגביהן, האם יושגו מטרות המחקר בתקופה שנותרה לביצוע תוכנית המחקר. 1. יש להמשיך לעשות לאיתור הגן הפגוע במוטנט 2. החומר הביולוגי שהוכן במסגרת הפרויקט מהווה מיקדמה מצוינת להשגת הנ"ל
האם הוחל כבר בהפצת הידע שנוצר בתקופת הדו"ח - יש לפרט: פרסומים – כמקובל בביבליוגרפיה, פטנטים - יש לציין מס' פטנט, הרצאות וימי עיון - יש לפרט מקום ותאריך. Dor E., Alperin B., Wininger S., Ben-Dor B., Somvanshi V.S., Koltai H., Kapulnik Y. and Hershenhorn J. 2009. Characterization of a novel tomato mutant resistant to <i>Orobanche</i> and <i>Phelipanche</i> spp. weedy parasites. <i>Euphytica</i>, in press
פרסום הדו"ח: אני ממליץ לפרסם את הדו"ח: (סמן אחת מהאופציות)
חסוי – לא לפרסם