

בחינת ההשפעה של טמפרטורה וגיל הפרי על היווצרות נזקי מכות שמש בתפוח

עמוס נאור – המכון לחקר הגולן
חיים רבינוביץ - המחלקה לגידולי שדה, הפקולטה לחקלאות
יולה סקס - המכון לחקר הגולן
יוספה שחק – המכון למטעים, מנהל המחקר החקלאי
שאול נשיץ - המחלקה לגידולי שדה, הפקולטה לחקלאות

מבוא ותיאור הבעיה

נזקי מכות השמש גורמים לירידה משמעותית באיכות התפוח והמחיר שהוא פודה. לאחרונה, עם המעבר לכנות מנסות ולשיטות עיצוב מרסנות עולה אחוז הפרי החשוף ובעיית מכות השמש משפיעה על מספר רב של זנים. במחקר זה אנו מנסים לאשר את ההיפוטזה שמכת השמש היא סינדרום של פוטואוקסידציה ברמת הכלורופלסט והינה תופעה כללית המאפיינת את כל הרקמות הירוקות. בנוסף, בכוונתנו לפתח מודל חיזוי מכות שמש בהשפעת טמפרטורה ועוצמת אור שיאפשר הגדרת תנאי הגידול וקריטריון כמותי לדרישת מטיפול הלבנה.

מטרות המחקר

1. לאפיין השפעת טמפי' על קבלת מכות שמש, רכישת סבילות ואיבודה בתפוחי עץ.
2. לאפיין באופן כמותי השפעת האור על קבלת מכות שמש (לא בוצע עדיין).
3. לבחון את השימוש במדידת פלואורסנציה של הכלורופיל ככלי לאיפיון דרגת הפגיעה במנגנון הפוטוסינטזה והקינטיקה של התפתחות הנזק בשלבים שהוא עדיין לא נראה.
4. למצוא את הקשר שבין הקרינה ומהירות הרוח להפרש הטמפרטורה בין הקליפה והאוויר.
5. לאפיין רגישות למכות שמש לאורך העונה בזנים שונים (לא בוצע עדיין).

פירוט הניסויים שבוצעו

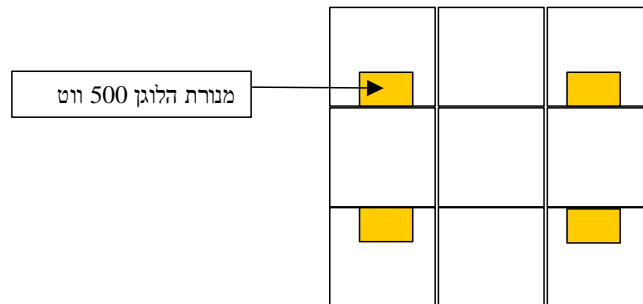
- המחקר בוצע על תפוחים מהזן זהוב שנלקחו במטע אלרום ברמת הגולן. בלימוד תופעת מכת השמש אנו משתמשים במספר מושגים:
1. **אינדוקציה** – שהייה בטמפי' הגורמות לנזקי מכות שמש בתנאי הארה (כ-250 $\mu E/m^2/s$ בתחום PAR).
 2. **אינקובציה** – שהייה בטמפי' 25 מ"צ תחת אור פלואורסנטי (לאחר תהליך אינדוקציה) לצורך התבטאות ויזואלית של מכת השמש.
 3. **רכישת סבילות** (conditioning) – שהיית תפוחים בטמפי' גבוהות מתחת לסף הנזק לצורך הקטנת הרגישות לקבלת מכת שמש.
 4. **איבוד סבילות** (deconditioning) – שהייה בטמפי' נמוכות בתנאי חושך לצורך איבוד סבילות שנרכשה בשלבים מוקדמים.

ניסויים בתנאים מבוקרים – התפוחים נקטפו מאזור מוצל בעץ כך שלא היו כל נזקי מכות שמש. התפוחים בכל הניסויים שהו במשך 48 שעות בחושך בטמפ' של 25 מ"צ לצורך איבוד סבילות כשלב מקדים.

1. **בחינת רכישת סבילות** – לאחר איבוד הסבילות הוכנסו התפוחים לתא בטמפ' 38 מ"צ תחת תאורה בעוצמה של $250 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR לתהליך רכישת סבילות (preconditioning). ההארה נעשתה ע"י ארבע נורות הלוגן (500 ווט) (איור 1).

Comment [SN1]: בתאי הקירור השתמשו רק במנורות ההלוגן.

איור 1: תאור סכמטי של מערכת התאורה בשלב האינדוקציה ורכישת הסבילות. הסבכה במידות של 75 X 75 ס"מ. התפוחים היו במרחק 63 ס"מ מהסבכה.



בניסוי להגדרת השפעת משך זמן רכישת הסבילות על אחוז מכות השמש נדגמו תפוחים בזמנים שונים לאורך התהליך (0-24 שעות). בניסויים בהם נדרש כושר סבילות מלא שהו התפוחים במשך 24 שעות בתנאים הני"ל. לאחר שלב רכישת הסבילות הועלתה הטמפ' בתא ל-42-44 או 43-45 מ"צ לצורך קבלת מכות שמש (induction) למשך שמונה שעות. לאחר שלב זה הועברו התפוחים לאינקובציה בטמפ' 25 מ"צ תחת אור פלואורסנטי (daylight) למשך חמישה ימים לצורך התבטאות נזקי מכות השמש. נזקי מכות השמש נחלקו לשניים, הלבנה – איבוד כלורופיל; החמה – הופעת כתם חום.

2. **בחינת איבוד כושר סבילות** – התפוחים רכשו סבילות מירבית לאחר 24 שעות בטמפ' 38 מ"צ באור. לאחר מכן הועברו לחדר חשוך בטמפ' 25 מ"צ ותפוחים הועברו לתהליך אינדוקציה לאורך השהייה בחושך (0-32 שעות). האינדוקציה נערכה במשך שמונה שעות בתנאי הארה בטמפ' 42-44 מ"צ. לאחר מכן הועברו התפוחים לאינקובציה למשך חמישה ימים.

3. **השפעת טמפ' על קבלת נזקי מכות שמש** – נבחנו שני סוגי תפוחים, האחד ללא כושר סבילות (לאחר שהייה של 48 שעות בחושך ב-25 מ"צ) והשני תפוחים עם סבילות מירבית (לאחר ששהו 24 שעות בטמפ' 38 מ"צ בתנאי הארה). התפוחים עברו שלב אינדוקציה בתנאי הארה בטווח טמפ' 33-50 מ"צ למשך שמונה שעות. לאחר מכן הועברו התפוחים לאינקובציה למשך חמישה ימים.

בחלק מהניסויים נבדקה פלואורסנציה של הכלורופיל באמצעות פלואורומטר PAM-2000. אזור המדידה שהה בחושך כ-15 דקות לפני המדידה. לצורך זה הוחשך קטע מפני התפוח ובמרכזו הקטע היה מתקן להכנסת הסיב האופטי ואפשרות לחשוף את פני התפוח לסיב האופטי (חיקוי למתקן שהחברה מספקת לבדיקת פלואורסנציה בעלים). יש לציין כי האזור בפני הפרי בו נמדדה הפלואורסנציה היה המקטע החם ביותר בקליפת הפרי.

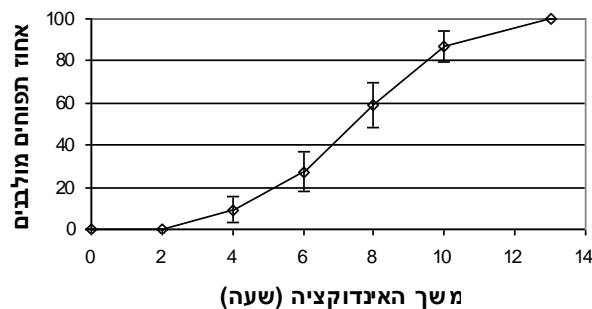
ניסויים בתנאי שדה – במטע נערך ניסוי לבדיקת הקשר שבין פרמטרים מטאורולוגיים לבין טמפרטורת הקליפה. כמו כן נערך ניסוי השפעת רכישת סבילות במטע על רגישות לקבלת מכת שמש.

1. **חיזוי טמפרטורת הקליפה במטע** – למספר תפוחים הוחדר תרמוקפל מתחת לקליפה והתרמוקפלים חוברו לאוגר נתונים CR10 עם מולטיפלקסר להגדלת מספר החישובים. בוצע תיקון טמפ' בהתחשב בטמפ' פנל החיבורים באוגר הנתונים. במקביל נמדדה טמפ' ומהירות רוח בגובה 2 מ' בתחנה מטאורולוגית בקרבת המטע.
2. **השפעת רכישת סבילות על רגישות לקבלת מכת שמש** – בניסוי נעשה שימוש בתפוחים ששהו בשמש בימים קודמים (בעלי סבילות) שלא נראו בהם נזקי מכות שמש ותפוחים מוצלים (חסרי סבילות). מחצית התפוחים ששהו בצל נחשפו לשמש בבוקר ומחציתם נשארה בצל. בוצע מעקב אחר ערכי F_v/F_{max} במשך יומיים והתפתחות מכות שמש לאחר שלושה ימים.

תוצאות

1. **השפעת טמפ' ומשך חשיפה על מכות שמש בתנאים מבוקרים** – בניסוי שבחן השפעת משך האינדוקציה בתפוחים חסרי כושר סבילות התקבלה עלייה באחוז התפוחים המולבנים (Bleaching) עם עליית משך זמן האינדוקציה בטמפ' 43-45 מ"צ (איור 2), כאשר כל התפוחים הולבנו לאחר 13 שעות אינדוקציה.

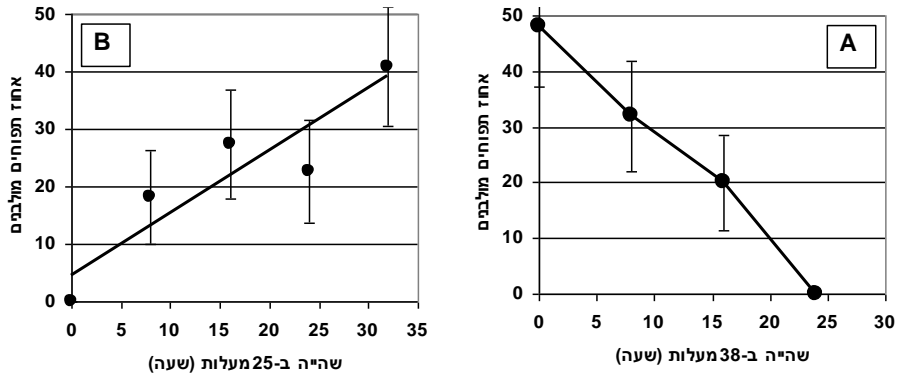
איור 2: השפעת משך האינדוקציה על הלבנה של תפוח עץ זהוב. שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. אינדוקציה בטמפ' 43-45 לשמך זמן משתנה ובעוצמת אור של כ-250 $\mu E/m^2/s$ בתחום PAR; 3. אינקובציה בטמפ' 25 מ"צ ואור פלואורסנטי במשך חמישה ימים.



בניסוי שבחן את השפעת משך השהייה בתנאים המשרים כושר סבילות כנגד מכות שמש, ירד אחוז התפוחים המולבנים לאורך תהליך רכישת הסבילות (איור 3A), כאשר כושר סבילות מלא התקבל לאחר 24 שעות. בניסוי שבחן השפעת משך השהייה בתנאים המשרים איבוד סבילות התקבלה עליה באחוז מכות השמש עם עליית משך השהייה בטמפ' של 25 מ"צ בחושך (איור 3B).

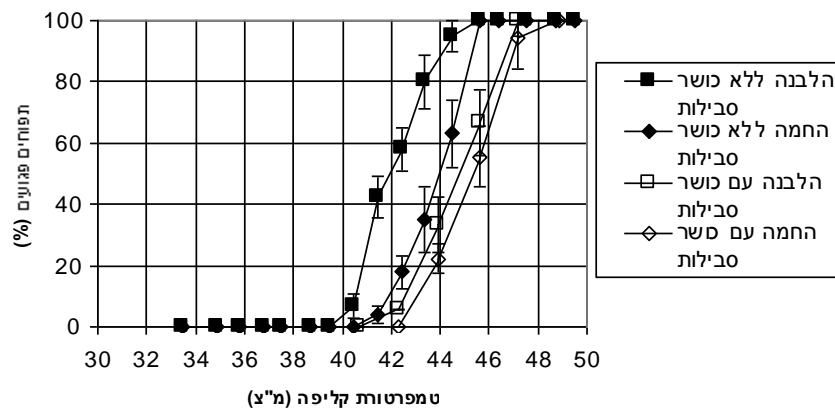
איור 3: A) השפעת משך השהייה בתנאים המשרים רכישת סבילות על אחוז התפוחים המולבנים. שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. שהייה למשך זמן משתנה בטמפ' 38 מ"צ עם תאורה של כ-250 $\mu E/m^2/s$ בתחום PAR; 3. אינדוקציה 8 שעות בטמפ' 42-44

מ"צ ועוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR; 4. אינקובציה בטמפ' 25 מ"צ ואור פלואורסנטי במשך חמישה ימים. B) השפעת משך השהייה בתנאים המשרים איבוד סבילות על אחוז התפוחים המולבנים. שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. שהייה בטמפ' 38 מ"צ עם תאורה של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR למשך 24 שעות; 3. שהייה למשך זמן משתנה בטמפ' 25 מ"צ בחושך; 4. אינדוקציה 8 שעות בטמפ' 42-44 מ"צ ובעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR; 4. אינקובציה בטמפ' 25 מ"צ ואור פלואורסנטי במשך חמישה ימים.



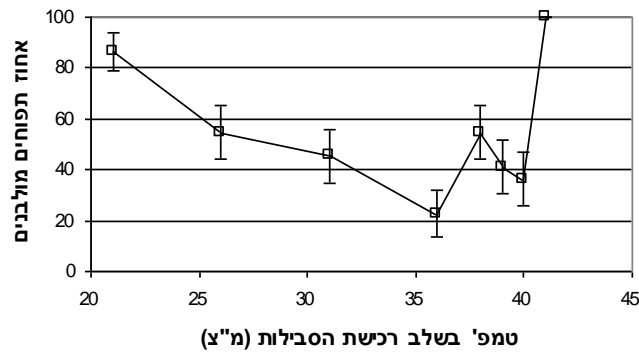
בניסוי לבחינת השפעת טמפ' בשלב האינדוקציה על קבלת מכות שמש נבחנו שני סוגי תפוחים, האחד ללא כושר סבילות והשני עם כושר סבילות מירבי. נבחנה השפעת אינדוקציה בטמפ' שונות למשך שמונה שעות על קבלת הלבנה ועל קבלת כתם חום. בתפוחים ללא כושר סבילות הופיעה הלבנה מעל 41 מ"צ והגיעה ל-100% ב-45.5 מ"צ (איור 4). כתמים חומים התחילו להתקבל מעל 42 מ"צ ו-100% כתמים חומים התקבלו בטמפ' 45.5 מ"צ. הלבנה והחמה של תפוחים בעלי כושר סבילות מירבי התחילה בטמפ' גבוהות מאלו שבתפוחים חסרי כושר סבילות.

איור 4: השפעת טמפ' קליפה בזמן האינדוקציה על הלבנה והחמה של תפוח עץ זהוב. שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. רכישת סבילות 24 שעות ב-38 מ"צ ובאור בחלק מהתפוחים; 3. אינדוקציה 8 שעות בטמפ' שונות בעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR; 4. אינקובציה בטמפ' 25 מ"צ ואור פלואורסנטי במשך חמישה ימים.



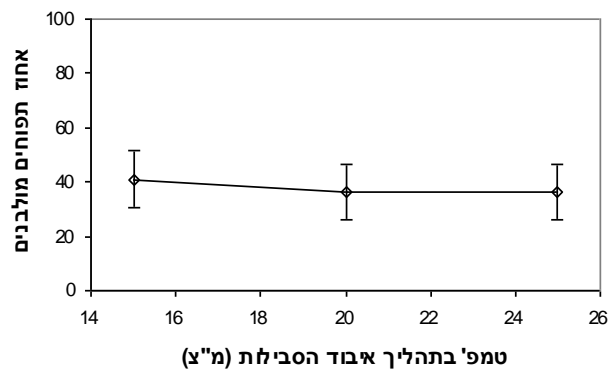
בניסוי שבחן השפעת שהייה מקדימה של 24 שעות בטמפ' שונות (והארה) לפני תהליך האינדוקציה התקבלה ירידה באחוז התפוחים המולבנים מ-85% ב-21 מ"צ עד ל-21% ב-36 מ"צ (איור 5); לאחר מכן עלה אחוז התפוחים המולבנים ל-55% ב-38 מ"צ, וירד ל-35% ב-40 מ"צ; ב-41 מ"צ התקבלו 100% תפוחים מולבנים.

איור 5: השפעת טמפ' קליפה בזמן רכישת סבילות על הלבנה של תפוח עץ זהוב. שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. רכישת סבילות במשך 24 שעות בטמפ' שונות בעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR בתחום 8 שעות בעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR וטמפ' 43-45 מ"צ; 4. אינקובציה בטמפ' 25 מ"צ ואור פלואורסנטי במשך חמישה ימים.



בניסוי שבחן השפעת שהייה בטמפ' נמוכות בתנאי חושך למשך 24 שעות על איבוד סבילות נמצא שאחוז מכות השמש עלה ל-40% בכל טווח הטמפ' (איור 6).

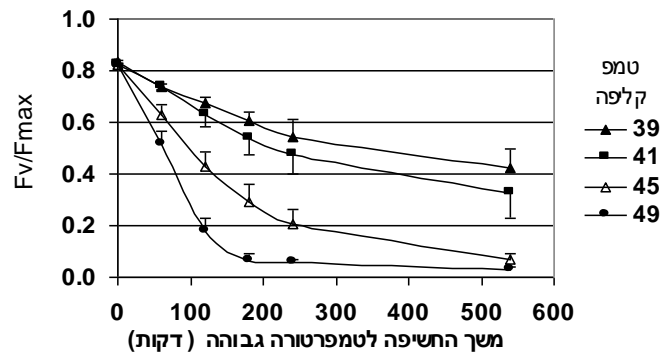
איור 6: השפעת טמפ' קליפה בזמן איבוד סבילות על הלבנה של תפוח עץ זהוב. שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. רכישת סבילות 24 שעות ב-38 מ"צ בעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR בתחום 8 שעות בחושך בטמפ' שונות 8 שעות בעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR וטמפ' 43-45 מ"צ; 5. אינקובציה 8 שעות בטמפ' 25 מ"צ ואור פלואורסנטי במשך חמישה ימים.



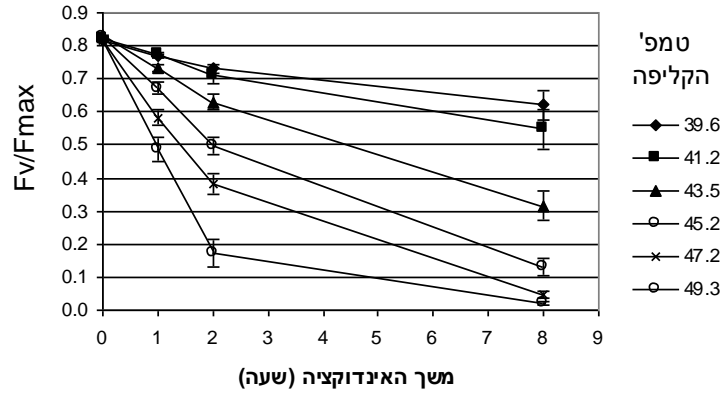
2. פלואורסנציה של הכלורופיל כמדד רגיש להצטברות נזקי מכות שמש – בניסוי שבחן השתנות ערכי Fv/Fmax לאורך תהליך האינדוקציה בתפוחים ללא כושר סבילות נמצאה

ירידה ב-Fv/Fmax עם הזמן בכל הטמפרטורות כאשר עוצמת הירידה הייתה חזקה יותר ככל שעלתה טמפ' האינדוקציה (איור 7). בכל טמפ' התמתן קצב ירידת Fv/Fmax עם הזמן. בשנת 2002 נעשתה חזרה על הניסוי ובאיור 8 מופיעים הנתונים המאוחדים בשעות בהן נערכה מדידה בשני הניסויים (0, 1, 2, 8 שעות).

איור 7: השפעת משך האינדוקציה על ערכי Fv/Fmax בתפוח עץ זהוב. שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. אינדוקציה 8 שעות בטמפ' שונות בעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR; 3. אינקובציה בטמפ' 25 מ"צ ואור פלואורסנטי במשך חמישה ימים.

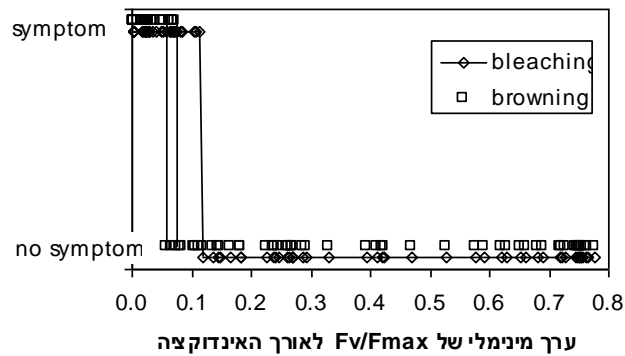


איור 8: השפעת משך האינדוקציה על ערכי $Fv/Fmax$ בתפוח עץ זהוב (שילוב של הנתונים באיור 6 וסדרת מדידות נוספת). שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. אינדוקציה 8 שעות בטמפ' שונות בעוצמת אור של כ-250 $\mu E/m^2/s$ בתחום PAR; 3. אינקובציה בטמפ' 25 מ"צ ואור פלואורסנטי במשך חמישה ימים.



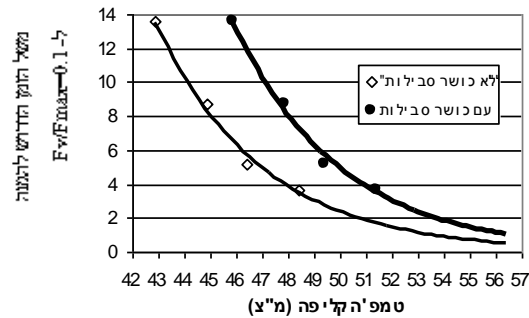
נמצא סף ברור של $Fv/Fmax$ (0.12) שמתחתיו התקבלה הלבנה בכל הפירות (איור 9). לגבי קבלת כתם חום, כל התפוחים מעל $Fv/Fmax$ של 0.085 לא קיבלו כתם חום וכל התפוחים מתחת ל-0.057 קיבלו כתם חום. אם כן תחום המעבר לקבלת כתם חום הוא 0.023.

איור 9: הקשר שבין $Fv/Fmax$ מינימלי בזמן האינדוקציה לבין הופעת הלבנה והחמה בקליפת תפוח עץ. הנתונים מניסויים בתנאים מבוקרים (איור 7, 8).



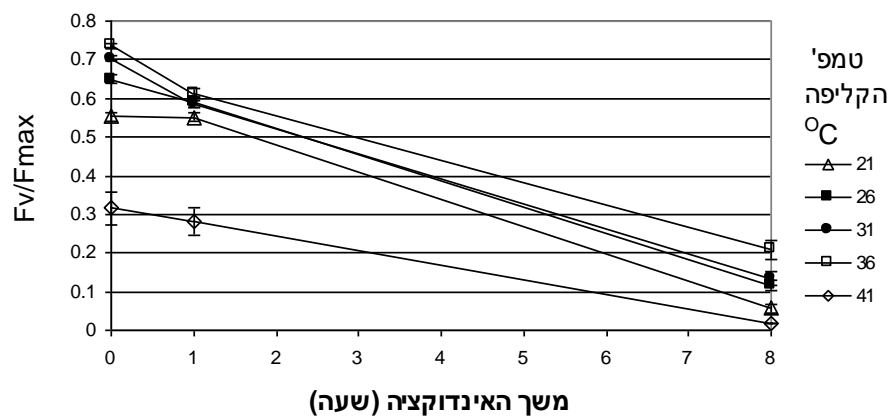
משך הזמן הדרוש להגעה ל- $Fv/Fmax=0.12$ חושב לכל טמפ' בתפוחים חסרי כושר סבילות ע"י קרוב אקספוננציאלי של קצב הדעיכה בתהליך האינדוקציה (איור 10). לגבי תפוחים עם כושר סבילות מלא הוסט העקום ב-3 מ"צ על פי נתוני איור 3. ניתן לראות שמשך הזמן הדרוש להגעה ל- $Fv/Fmax=0.12$ יורד עם עליית הטמפ' ועם העלייה ברמת הסבילות.

איור 10: משך הזמן הדרוש להגעה ל- $F_v/F_{max}=0.12$ במהלך האינדוקציה כפונקציה של הטמפ' בתפוחים ללא כושר סבילות ועם כושר סבילות מירבי. שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. אינדוקציה 8 שעות בטמפ' שונות בעוצמת אור של כ- $250 \mu E/m^2/s$ PAR.

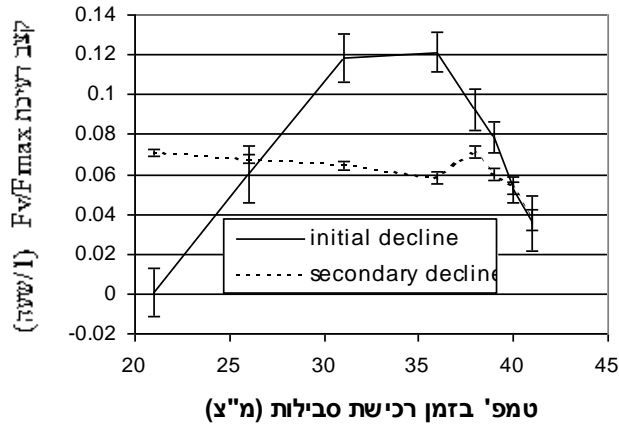


באיור 11 מופיעים ערכי F_v/F_{max} לאורך תהליך האינדוקציה לאחר 24 שעות רכישת סבילות בטמפ' שונות בתנאי אור. קצב דעיכת F_v/F_{max} בשעה הראשונה (initial decline) היה נמוך ב-21 מעלות (איור 12), עלה ל-0.12 בטמפ' 31 מ"צ וירד מעל טמפ' 36 מ"צ. קצב הירידה בין שעה לשמונה שעות (secondary decline) היה קבוע (כ-0.07) בין 21 ל-39 מ"צ וירד מעל ל-39 מ"צ. ערכי F_v/F_{max} בתום תהליך רכישת הסבילות (איור 13) עלו באופן הדרגתי מ-0.55 ב-21 מ"צ ל-0.75 ב-38 מ"צ וירדו ל-0.32 ב-41 מ"צ. מהלך השתנות F_v/F_{max} לאחר 24 שעות של רכישת סבילות כפונקציה של הטמפ' (איור 13) היה דומה לזה של השתנות אחוז התפוחים המולבנים עם הטמפ' למעט עליה בלתי מוסברת באחוז התפוחים המולבנים בטמפ' של 38 מ"צ.

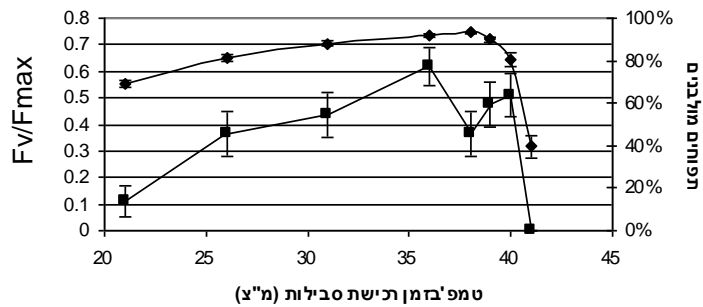
איור 11: השפעת משך האינדוקציה על ערכי F_v/F_{max} בתפוח עץ זהוב. שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. רכישת סבילות במשך 24 שעות בטמפ' שונות בעוצמת אור של כ- $250 \mu E/m^2/s$ PAR; 3. אינדוקציה 8 שעות בטמפ' 43-45 מ"צ בעוצמת אור של כ- $250 \mu E/m^2/s$ PAR; 4. אינדוקציה בטמפ' 25 מ"צ ואור פלואורסנטי במשך חמישה ימים.



איור 12: השפעת משך האינדוקציה על קצב דעיכת ערכי Fv/Fmax בתפוח עץ זהוב. קצב ראשוני (0-1 שעה), קצב משני (1-8 שעות). שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. רכישת סבילות במשך 24 שעות בטמפ' שונות בעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR; 3. אינדוקציה 8 שעות בטמפ' 43-45 מ"צ בעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR; 4. אינקובציה בטמפ' 25 מ"צ ואור פלואורסנטי במשך חמישה ימים.



איור 13: השפעת משך האינדוקציה על ערכי Fv/Fmax לאחר רכישת סבילות במשך 24 שעות בתפוח עץ זהוב. שלבים: 1. ביטול סבילות 48 שעות בחושך; 2. רכישת סבילות במשך 24 שעות בטמפ' שונות בעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR; 3. אינדוקציה 8 שעות בטמפ' 43-45 מ"צ בעוצמת אור של כ-250 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ בתחום PAR; 4. אינקובציה בטמפ' 25 מ"צ באור פלואורסנטי במשך חמישה ימים.

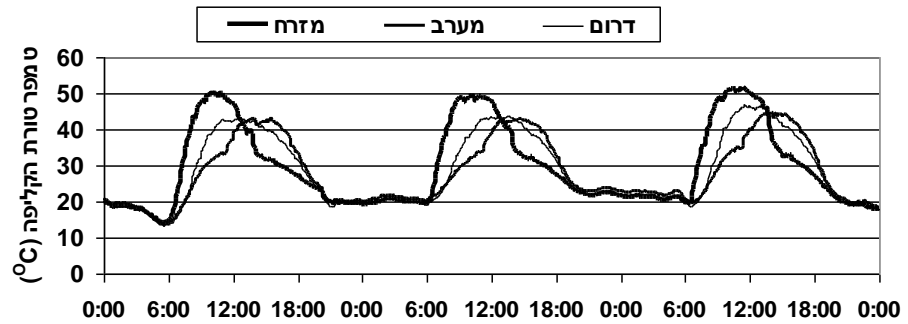


3. חיזוי טמפ' הקליפה באמצעות פרמטרים מטאורולוגיים - הפירות בצד המזרחי של השורה בגובה 2 מ' הגיעו לטמפרטורות גבוהות יותר מאלה הממוקמים בצד המערבי ובצד הדרומי בגובה 2 מ' (איור 14). הפירות בצד המזרחי הגיעו לשיא הטמפרטורה בשעות הבוקר המאוחרות, הפירות בצד הדרומי הגיעו לשיא הטמפרטורה בשעות הצהריים ואילו הפירות המערביים הגיעו לשיא הטמפרטורה בשעות אחר הצהריים המוקדמות (איור 14). הפירות הקרובים לקרקע הגיעו לטמפרטורות גבוהות יותר מאלה הנמצאים בגובה רב יותר באותו צד של העץ (איור 15). נמצאה וריאציה גם בטמפרטורת האוויר עם השינוי בגובה מעל פני הקרקע. ההפרש המירבי בין

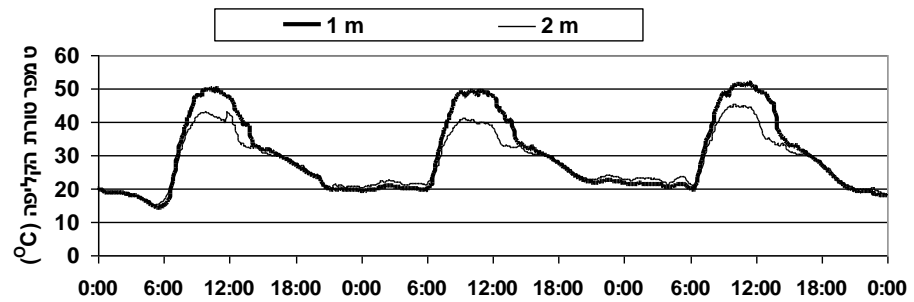
Comment [SN2]: בתרשים בציר הימני צ"ל תפוחים לא מולבנים במקום תפוחים מולבנים.

טמפרטורת הקליפה בקטע הפרי החשוף לקרינה ישירה לבין טמפרטורת האוויר הגיע לכ-25 מעלות צלזיוס. נמצא כי הפרש זה עומד ביחס ישר לעוצמת הקרינה הגלובאלית וביחס הפוך לשורש הריבועי של מהירות הרוח (איור 16).

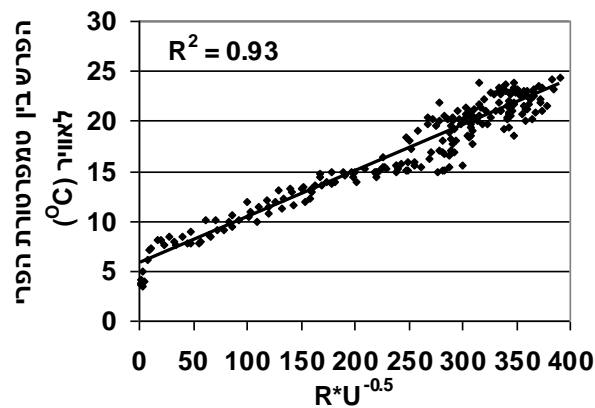
איור 14: השפעת המיקום בעץ על טמפרטורת הקליפה הממוצעת בתאריכים 21-23/7/2001 (נמדד באמצעות טרמוקפלים).



איור 15: השפעת גובה הפרי מעל הקרקע על טמפרטורת הקליפה הממוצעת בתאריכים 21-23/7/2001 (נמדד באמצעות טרמוקפלים).

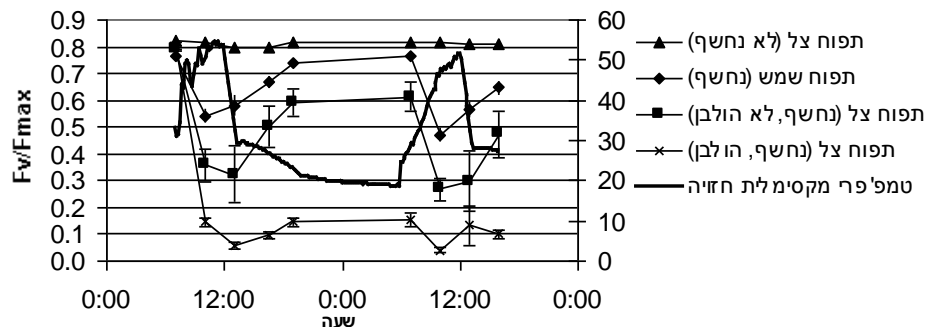


איור 16: הקשר שבין הקרינה (R) מחולקת בשורש מהירות הרוח (U) לבין הפרש שבין טמפרטורת הקליפה המירבית וטמפרטורת האוויר.

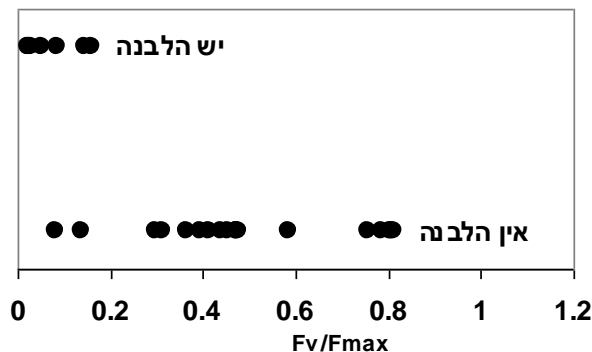


6. מדידות פלואורוסנציה של כלורופיל בשדה – ערכי F_v/F_{max} של כל הפירות שנחשפו לשמש ירדו במהלך היום ובתפוחים שנשארו בצל התקבל ערך קבוע של 0.8 (איור 17). ערכי F_v/F_{max} מיינמלים היו גבוהים בתפוחים שרכשו סבילות (תפוחי שמש) בהשוואה לתפוחים ללא כושר סבילות (תפוחי צל שנחשפו לשמש). בקבוצת התפוחים ללא כושר סבילות היו ערכי F_v/F_{max} גבוהים בתפוחים שלא התקבלה בהם הלבנה בהשוואה לתפוחים בהם התקבלה הלבנה. ערכי F_v/F_{max} בבקר המחרת היו דומים בתפוחי הביקורת (תפוח צל שלא נחשף) ותפוחים בעלי כושר סבילות. בתפוחים ללא כושר סבילות התקבלו ערכים נמוכים מהביקורת בבקר המחרת ובתוך קבוצה זו נמדדו ערכים נמוכים במיוחד בתפוחים שהתקבלה בהם הלבנה. ערכי F_v/F_{max} ב-7 בערב היו זהים לאלו של הבוקר למחרת בכל הטיפולים. ערכי המינימום ביום השני היו נמוכים במקצת מהערכים ביום הראשון. הלבנה התקבלה בערכי F_v/F_{max} מיינמלים נמוכים מ-0.2 למעט שני תפוחים (איור 18). יש לציין כי במקצת התפוחים בהם הופיעו מכות שמש, אזור מדידת הפלואורוסנציה לא ניזוק. אין מספיק תפוחים בערכים נמוכים מ-0.2, כך שקשה לקבוע סף את הסף בודאות.

איור 17: שינויים בפלואורוסנציה של כלורופיל בקבוצות שונות של פירות במהלך שני ימי קיץ חמים (7,8/8/01) בתנאי המטע (כל הטיפולים למעט ביקורת נחשפו לשמש ע"י הסרת עלים במידת הצורך). אחוז מכות השמש נספר לאחר שלושה ימים.



איור 18: הקשר שבין F_v/F_{max} המינימלי לבין קבלת הלבנה במטע בתפוח עץ (נתונים מהניסוי שתואר באיור 17). כל סימן מייצג תפוח.



[Comment SN3]: עמוס, הייתי מוותר על התרשים הזה בגלל שבחלק מן הפירות בהם הופיע bleaching לא הייתה חפיפה בין מכת השמש לאזור הנמדד. לפיכך ערכי F_v/F_{max} שנמדדו באותם פירות היו גבוהים מן הערכים במקטע שהולבן.

דין

רגישות לקבלת מכות שמש בטמפ' גבוהות - מכות שמש התקבלו מעל 41 מ"צ בתפוחים ללא כושר סבילות (איור 4), בדומה לעגבניות. עקום התגובה של נזקי מכות שמש לטמפ' האינדוקציה הוסט בכ-3 מ"צ בתפוחים בעלי כושר סבילות מירבית (איור 4). כך, ב-42 מ"צ התקבלו כ-60% תפוחים מולבנים ללא סבילות בעוד שלא התקבלו כלל תפוחים מולבנים כאשר הייתה סבילות מירבית. רכישת הסבילות המירבית נותנת פתרון חלקי. בתנאים קיצוניים של מזג אוויר, קרינה מלאה ללא רוח, תתקבל טמפ' קליפה גבוהה ב-20 מ"צ מטמפ' האוויר (איור ##), כך שבימים בהם טמפ' האוויר מעל 30 מ"צ קימת סכנת מכות שמש גם בתפוחים בעלי כושר סבילות מירבי. יחד עם זאת, רק חלק קטן מהתפוחים חשוף לקרינה ישירה למשך זמן גדול, ועל כן רכישת הסבילות תסייע לתפוחים שבגלל מבנה הנוף נחשפים לתקופות קצרות יחסית לטמפ' גבוהה.

השפעת טמפ' על רכישת סבילות ואיבוד - הנתונים שבידנו מראים שרכישת סבילות חלקית מתרחשת גם בטמפ' נמוכות מ-38 מ"צ (איור 5). לא התקבלו כלל מכות שמש לאחר רכישת סבילות במשך 24 שעות בטמפ' 38 מ"צ (איור 3A) בעוד שבאותם תנאים התקבלו 50% מכות שמש בניסוי אחר (איור 5). נראה שהעליה באחוז מכות השמש (איור 5) בטמפ' של 38 מ"צ מקורה בשגיאת מדידה, שכן אין היא תואמת גם את דגם השפעת הטמפ' על ערכי $Fv/Fmax$ לאחר 24 שעות רכישת סבילות (איור 13). העדר מכות שמש בטמפ' 38 מ"צ (איור 3) נראה מתאים יותר למהלך השפעת הטמפ' על רכישת סבילות, יחד עם זאת ברור שיש לחזור על הניסוי. ללא כושר סבילות התקבלו 50% מכות שמש (איור 3) או בין 60% ל-70% (איור 4). אם כן, נראה שתרומת טמפ' גבוהות לרכישת סבילות יורדת מתחת ל-38 מ"צ והיא נעלמת כאשר תנאי הטמפרטורה השוררים בקליפת הפרי בזמן רכישת הסבילות קרובים ל-25 מ"צ. בטמפ' נמוכות יותר (איור 5) מתקבלת התגברות של מכות השמש ביחס לביקורת ללא כושר סבילות (איור 3A), ויתכן שהדבר קשור לביצוע ניסוי רכישת הסבילות בתנאי הארה. חיזוק לכך ניתן למצוא מהערך הנמוך של $Fv/Fmax$ בתום תהליך רכישת הסבילות בטמפ' 21 מ"צ בתנאי הארה (איור 13). לאחר שהייה של 24 שעות בטמפ' 41 מ"צ בתנאי הארה התקבלו 100% מכות שמש (איור 5), אחוז גבוה אף מתפוחים ללא כושר סבילות (איור 4). נראה שבטמפ' של 41 מ"צ לא נרכשת כלל סבילות ושהייה של 24 שעות בטמפ' זו בתנאי הארה יש בה כדי להוות אינדוקציה לקבלת מכות שמש. ממצא זה מקבל חיזוק מהתחלת קבלת מכות שמש בעגבניות לאחר 21 שעות אינדוקציה בטמפ' 41 מ"צ; 20% לאחר 24 שעות; קבלת 100% מכות שמש לאחר 30 שעות אינדוקציה (Rabinowitch et al., 1974).

קצב רכישת הסבילות (איור 3) אינו גבוה במידה כזו שניתן יהיה, בתנאים טבעיים, לרכוש סבילות מירבית ביום אחד של חשיפה לטמפ' גבוהות, ועל כן נדרשת עליה הדרגתית של הטמפ' על מנת לאפשר במשך מספר ימים לרכוש סבילות מירבית.

בעגבניות נמצא שנדרשת תקופת שהייה בחושך להשלמת תהליך רכישת הסבילות (Kedar et al., 1975). במחקר הנוכחי לא בחננו את הנושא באופן ישיר ולא בוצעה כל שהייה בין תהליך רכישת הסבילות לתהליך האינדוקציה. למרות זאת, התקבלו במחקר הנוכחי מכות שמש גם ללא שהייה בין שלב רכישת הסבילות לשלב האינדוקציה (איור 3A), דבר היכול להצביע, אולי, על מנגנון שונה של רכישת סבילות. תהליך רכישת הסבילות בניסויים בתפוח ארך 24 שעות לעומת 6 שעות

Comment [SN4]: הדיון בנוגע

לאפקטיביות של הסבילות הנרכשת במניעת מכות שמש בשדה צריך להיות מנוסח מחדש. הייתי מצייץ שרמת סבילות נתונה תגן בפני תנאי האקלים עד גבול מסוים. לא נכון לדעתי לדבר על "סבילות מלאה" ועל "סבילות חלקית". אינני חושב שהפירות בשדה מגיעים לרמת הסבילות המתקבלת לאחר 24 שעות ב-38 מ"צ, אבל מסתבר שרמת הסבילות אליה הגיעו ביום הראשון של הניסוי מספיקה כדי להגן עליהם בתנאי היום השני. יש לזכור כי משך החשיפה של קליפת הפרי לקרינה ישירה בשדה קצר בהרבה מ-8 שעות (מדדתי לא יותר משעתיים ללא הסרת העלים, וגם זה בצד הדרומי של השורה).

Comment [SN5]: יש לחשוב על מונח

אחר שיחליף את "סבילות מלאה", שכן הסבילות הינה מלאה כאשר האינדוקציה נעשית בטמפרטורה מסוימת. אותה רמת סבילות תהיה חלקית בטמפרטורה גבוהה יותר.

בעגבנייה וקימת אולי אפשרות אולי שהקינטיקה של רכישת הסבילות בשני המינים שונה. קיימים מספר מנגנוני סבילות אפשריים כנגד מכות שמש וקבלת עקום של סיגמואיד כפול להשפעת משך האינדוקציה על קבלת מכות שמש בעגבנייה (Kedar et al., 1975) מצביע על כך. יש מקום לחזור על הניסוי שנערך בעגבנייה גם בתפוח. הבחינה המוצעת תוסיף מידע על טווח הפעולה של מנגנוני סבילות שונים.

השפעת משך האינדוקציה על קבלת מכות שמש - קצב עליית אחוז התפוחים המולבנים לאורך האינדוקציה (בטמפי של 43-45 מ"צ), גבוה משמעותית מזה שהתקבל בעגבנייה בטמפי 45 מ"צ (Rabinowitch et al., 1974), בעוד שהקצב ההתחלתי דומה לזה שהתקבל בעגבנייה ביום הראשון בתנאי שדה. קימת אפשרות שעוצמת האור בניסוי העגבנייה בתנאים מבוקרים הייתה נמוכה מהניסוי בתפוח דבר שיכול להשפיע על הבדלים בקצב קבלת מכות השמש.

פלואורסנציה של הכלורופיל כסמן לאינדוקציה לקבלת מכות שמש - בתנאים מבוקרים נמצא סף ברור של Fv/F_{max} מינימלי (0.12) לאורך תהליך האינדוקציה שמתחתיו מתקבלים נזקי הלבנה (איור 9). לגבי קבלת כתמים חומים הסף נמצא בתחום של 0.057-0.08 סף Fv/F_{max} לקבלת הלבנה בתנאי שדה אינו מוגדר בשל מיעוט התפוחים בתחום הרלוונטי (איור 10). יש מקום לחזור על ניסוי השדה לצורך הגדרת סף קבלת הנזק. קצב הדעיכה של Fv/F_{max} עלה עם עליית הטמפי ומשך הזמן הדרוש לקבלת ערך Fv/F_{max} של 0.12 (בו מתחיל להתקבל נזק מכות שמש) מתקצר עם עליית הטמפי (איור 10). המרחב שבין משך הזמן הדרוש לקבלת ערך Fv/F_{max} של 0.12 ללא סבילות ובין משך הזמן הנדרש לקבלת ערך זה לאחר רכישת סבילות מירבית (איור 10) מייצג את המצבים הטבעיים בהם משתנה הן הטמפי והן דרגת הסבילות והוא יכול לשמש כמודל חיזוי ראשוני של השפעת טמפי על מכות שמש.

קיימים שני שלבים של דעיכת Fv/F_{max} לאורך תהליך האינדוקציה לאחר 24 שעות רכישת סבילות (איור 11, 12). אין כרגע הסבר לקיום עקום פרבולי להשפעת הטמפי על קצב הדעיכה בשעת האינדוקציה הראשונה. הערך המירבי של Fv/F_{max} לאחר 24 שעות רכישת סבילות בתנאי הארה התקבל ב-38 מ"צ (איור 13). הדעיכה של Fv/F_{max} עם ירידת הטמפי עשויה להצביע על אפשרות של הבדל בטמפי האופטימום לפעילות פוטוסינתטית בין עלים לפרי. כיוון שהפרי מגיע לטמפי גבוהות משמעותית מהעלים, יתכן שיש כאן אדפטציה אבולוציונית. יש מקום להשוות התנהגות עלים ופירות בתנאים דומים לבחינת ההיפותזה.

רכישת סבילות כנגד מכות שמש במטע - בניסוי השדה נמצא שניתן לרכוש סבילות מלאה כנגד מכת שמש ע"י חשיפה מתמשכת לשמש (איור 17). הדבר התבטא הן בערך המינימלי של Fv/F_{max} והן בהתאוששות של ערכי Fv/F_{max} בתפוחים ששהו בשמש מספר ימים לפני הניסוי. ערכו ההתחלתי של Fv/F_{max} בתפוחים שהיו במשך מספר ימים בשמש היה נמוך מזה של תפוחים ששהו כל הזמן בצל דבר המצביע על כך שאין התאוששות מלאה של מערכת הפוטוסינתזה מתהליך הפוטואינהיביציה היומי, אך אין בכך לגרום לנזק כל עוד טמפרטורת הקליפה ומשך החשיפה לאותה טמפרטורה אינן חורגות באופן קיצוני מן הערכים הממוצעים בעונת הקיץ. בתפוחים ששהו בשמש לפני תחילת הניסוי התקבל ערך של $Fv/F_{max}=0.77$ בקריאות הבוקר הראשונות (איור 17) בדומה לתפוחים שעברו תהליך רכישת סבילות בטמפי 38 מ"צ ($Fv/F_{max}=0.75$; איור 13). הערך המינימלי של Fv/F_{max} בתפוחים ששהו בצל ונחשפו לשמש ביום המדידה היה 0.32 בתפוחים שלא קיבלו מכת שמש ו-0.058 בתפוחים שקיבלו מכת שמש.

[SN6 Comment]: משך האינדוקציה הארוך הנדרש עד קבלת מכות שמש נובע לדעתי מעוצמת תאורה חלשה מאד. לא יתכן שבשדה דרושות 21 שעות של 41 מ"צ לקבלת מכות שמש.

[SN7 Comment]: לא הייתי מתייחס לערך הסף של Fv/F_{max} לגבי ההחממה כי לדברי חיים רבינוביץ ההחממה קשורה להרס ממברנות המביא לחימצון פגולים. זהו ביטוי לנזק שנגרם ע"י רדיקלים חופשיים בשלב מאוחר בהרבה משלב הרס הכלורופיל, ולא בטוח שיש קשר ישיר בינו לבין היעילות הפוטוכימית של PSII.

[SN8 Comment]: ראה הערה בסעיף התוצאות.

ההבדלים בין שתי הקבוצות קשורים כנראה בהבדלים בטמפ' הקליפה בפועל. ההתאוששות בתפוחים שקיבלו מכת שמש הייתה מוגבלת ובולט העדר התאוששות ביום המדידות השני, דבר המצביע על פגיעה בלתי הפיכה ב-PSII. בתפוחים שלא קיבלו מכות שמש הייתה התאוששות של F_v/F_{max} לרמה של 0.61. בתפוחים שלא קיבלו מכות שמש היגיעה הדעיכה ביום המדידה השני לערך מינימלי נמוך מעט מזה שביום הראשון אך לא אל מתחת לסף הנזק. כיוון שהייתה דעיכה בערך המינימלי של F_v/F_{max} ביום השני קיימת אפשרות שברצף של מספר ימים חמים יתקבל נזק גם בתפוחים שלא נפגעו ביום הראשון. יש מקום לבצע סדרת מדידות על פני מספר ימים חמים על מנת להעריך את מידת היעילות של הסבילות לאורך זמן. בעגבניות ששהו בשמש בחוץ במשך יומיים לא נראה שהתפתח כושר סבילות משמעותי ואחוז מכות השמש המשיך לעלות ביום השני בצמוד לכך שטמפ' הקליפה עברה את הסף לקבלת נזק (Rabinowitch et al., 1974). ממצא זה יכול להצביע אולי על כושר סבילות פוטנציאלי נמוך בעגבנייה לעומת תפוח.

תהליך ההתאוששות של מנגנון הפוטוסינתזה נפסק בלילה (איור 17) שכן תהליך זה דורש אור. תהליך ההתאוששות יכול כנראה להמשיך בבוקר המחרת לפני שהטמפ' עוברת את סף הנזק. לתפוחים הפונים לצד דרום יהיו סיכויים גבוהים לקבל מכת שמש בשל משך הזמן בו הם חשופים לטמפ' גבוהות (תהליך אינדוקציה ארוך) ובשל כך משך זמן קצר יותר לתהליך התאוששות בטמפ' שמתחת לסף הנזק בשעות האור. בתפוחים שנחשפים בבת אחת לשמש בצד המזרחי תתקבלנה טמפ' גבוהות בבוקר מבלי שיהיה זמן לרכישת סבילות ועל כן בתפוחים ללא כושר סבילות הסכנה למכות שמש מוגברת בצד המזרחי של העץ.

מסקנות והשלכות להמשך ביצוע המחקר –

נראה שהפלוואורסנציה של הכלורופיל מהווה כלי רגיש הן ללימוד הקינטיקה של התפתחות מכת השמש והן להגדרת מצב של נזק מכת שמש. מוצע להתבסס על F_v/F_{max} במודל לחיזוי הסיכוי לקבלת מכת שמש בהשפעת טמפ' אור. השימוש בכלי זה מניח שקצב דעיכת F_v/F_{max} מושפע מטמפ' הקליפה (איור 7, 8, 11), עוצמת האור ומרמת הסבילות שרכש התפוח. כמו כן אנו מניחים שקיים סף F_v/F_{max} שמתחתיו מתקבל נזק בלתי הפיך שיגרור מכת שמש (איור 9, 18). עלינו להשלים את הפונקציות הבאות המשפיעות על עקום דעיכת F_v/F_{max} .

1. השפעת עוצמת האור על קצב דעיכת F_v/F_{max} בטמפ' שונות.
2. השפעת טמפ' מתחת לסף הנזק על קצב התאוששות F_v/F_{max} .
3. השפעת רכישת סבילות על קצב דעיכת F_v/F_{max} .

הפונקציות הקיימות ואלו שיתווספו יאפשרו לנו לחזות את ערכו של F_v/F_{max} בכל נקודת זמן בהתאם למהלך הטמפ' ועוצמת האור. בחינת המודל תעשה בשלב הראשון בתנאים מבוקרים, ע"י סימולציה של תנאי טמפ' ואור משתנים ומדידת ערכי F_v/F_{max} לאורך הניסוי. בשלב שני ניצור וריאציה של תנאי טמפ' במטע ע"י הצללה מכוונת למשכי זמן משתנים תוך מדידת טמפ' הקליפה ומדידת F_v/F_{max} לאורך התהליך. בכל השלבים יועברו תפוחים לאינקובציה לאפשר התבטאות מכת שמש.

שני נושאים נוספים צריכים להבחן, רגישות התפוח למכות שמש לאורך העונה ורגישות הזנים השונים.

Comment [SN9]: לדעתי הפירות המזרחיים הם הרגשים ביותר בגלל העליה הקיצונית בטמפרטורה אליה הם חשופים כבר בשעות הבוקר, לפני שנחשפו לטמפרטורות המעודדות רכישת סבילות.