

העלאת יבולי האגס ע"י הגדלת שיעורי ההאבקה הזרה

ואפיון ההתאמה הגנטית בין הזנים השונים

דו"ח מסכם לשנים 2002-2004

רפי שטרן, ארנון דג, מרטין גולדווי, שרון שפיר, ענת זיסוביץ

מבוא ותאור הבעיה

האגס מהווה מקור הכנסה חשוב לחקלאים רבים. עם זאת ריווחיותו בשנים האחרונות, נמצאת בירידה מתמדת עקב פוריות לקויה. אחד הגורמים לפוריות הנמוכה קשור ככל הנראה לשיעורי האבקה זרה נמוכים, או לתקלות שונות בתהליכי ההפריה. הצורך בהאבקה זרה הינו קריטי, לנוכח העובדה שזני האגס הגדלים בארץ עקרים לעצמם, ועל כן זקוקים להאבקה זרה כדי לחנוט ולשאת פרי.

ממצאים קודמים שלנו בתפוח, שסובל אף הוא מבעיה דומה, הראו כי ניתן להעלות את רמת היבולים בעשרות אחוזים בשיטה פשוטה וזולה על ידי העלאת שיעורי ההאבקה וההפריה באמצעות דבורים ומציאת מפרה מתאים לכל זן. להערכתנו, העלאת היבולים באגס מממוצע ארצי של 1.5 טון לדונם ל- 3 טון לדונם הינו יעד בר השגה. כתוצאה מכך תוכפל הכנסת החקלאי והתוספת לכלל הענף תגיע לעשרות מיליוני שקלים.

המחקר המוצע כאן אמור לבחון את ההיפותזה של העלאת היבולים דרך שיפור ההאבקה הזרה וההפריה ע"י הגדלת צפיפות הכוורות, הצבתן באופן מדורג והתאמת מפרה לכל זן (באמצעות אפיון גנטי של הזנים המפרים השונים).

מטרות המחקר

המטרה העיקרית הינה הגדלת יבולי הספדונה והקוסציה.

מטרות המשנה להשגת יעד זה הן:

א. הגדלת פעילות הדבורים במטע וניידותן בין הזנים לשיפור ההאבקה הזרה במטע ע"י:

I. הגדלת צפיפות הכוורות במטע.

II. הצבת כוורות באופן מדורג במטע

ב. בחינת המפרה המתאים ביותר לזנים ספדונה וקוסציה ע"י:

I. אפיון אללי S של ארבעת זני האגס (ספדונה, קוסציה, ג'נטיל וספדוצי'נה)

ברמה המולקולרית.

II. קביעת פוטנציאל ההפריה של הזנים השונים ע"י אנאליזה של אללי S

בזרעים ("קביעת אבהות").

ניסינו למצוא קשר בין ההתאמה הגנטית של הזן המפרה והזן המופרה לבין רמות היבול השונות במטע. בשלב הראשון שימש הזן ספדונה כמופרה והזנים קוסציה, ג'נטיל וספדוצי'נה כמפרים.

בשלב השני שימש הזן קוסציה כמופרה, והזנים ספדונה, ספדוצי'נה וג'נטיל כמפרים.

חומרים ושיטות

א. האבקה

הגדלת צפיפות הכוורות במטע:

מניסויי השנתיים הראשונות למחקר למדנו על חשיבותה ונחיצותה של שיטת ההצבה המדורגת של הכוורות במטע. לאור זאת ניסינו לבחון בשנה האחרונה האם על רקע של הצבה מדורגת (בשני הטיפולים) יש עדיין צורך או תועלת בהכפלת מספר הכוורות (2:1) בהשוואה למצב הסטנדרטי הקיים היום במטעים (4:1). הניסוי נערך בגליל.

בארבעה מטעים שונים (שלושה באזור ראש פינה ואחד ביפתח) הוכנסו כוורות בצפיפות כפולה מהמקובל במטעים, כלומר ביחס של 2:1 (כוורת אחת לשני דונם) בהשוואה ליחס המקובל של 4:1 (כוורת אחת לארבעה דונם). הכוורות בשני הטיפולים הוכנסו כאמור בצורה מדורגת, כלומר – 50% בתחילת פריחה (10% פריחה) ו-50% בשיא פריחה.

ההשוואה בין הצפיפויות השונות נעשתה בכל מטע בנפרד (כל מטע = חזרה), כאשר המרחק בין הטיפולים (החלקות) נע בין 500 ל-1000 מ'. סוג הכנה, גיל העצים, הרכב הזנים במטע ויבולי השנים הקודמות בשני הטיפולים שבכל מטע – היו דומים.

המדדים השונים שניבדקו:

I. פעילות הדבורים על עצי ספדונה:

בכל מטע וטיפול נבחנו במהלך כל ימי הפריחה (בשעות הבוקר) המדדים הבאים:

1. מספר דבורים לעץ לדקה: 10 תצפיות X 60 שניות לתצפית
2. ניידות דבורים לדקה: מס' דבורים נעות משורת מפרה לשורת מופרה במשך דקה: 10 תצפיות X 60 שניות לתצפית.
3. אוספות צוף לעומת אוספות אבקה: תצפית על 100 דבורים שונות בכל טיפול.

II. מעקב אחר פוריות העצים (חנטה ויבול):

בכל אחד מהמטעים הנ"ל סומנו לקראת הפריחה 2000 פרחי ספדונה לטיפול ב-10 עצים = חזרות (50 פרחים לענף דו שנתי X 4 ענפים לעץ X 10 עצים). הפרחים בעצי הספדונה סומנו בצד שפונה לקוסציה (10 עצים). העצים המסומנים היו תמיד במרחק של כ-50 מ' מהכוורות.

מדדים נוספים שנבדקו :

1. רישום סדרי הפריחה של כל זן.
2. אחוז החנטה בענפים המסומנים (סוף אפריל – לפני "נשירת יוני").
3. יבול לעץ – כל אחד מעשרת העצים לטיפול ניקטף ונישקל בנפרד.
4. מס' זרעים לפרי ב-100 פירות אקראיים לטיפול.
5. גודל פרי ב-50 פירות אקראיים לטיפול.

ב. תכונות הצוף והשפעתן על התנהגות הדבורים

באחד מימי השיא של הפריחה (7/4) נערך מעקב יומי אחר תכונות הצוף (נפח צוף וריכוז הסוכרים שבו) בכל אחד מארבעת זני האגס שבמטע – ספדונה, קוסציה, גינטיל וספדוצינה. הניסוי נערך בחלקת אורן. בכל זן כויסו 2 ענפים לעץ $5 \times$ עצים. הפרחים כויסו בשלב של פקע ורוד (לפני פתיחתם). בדיקות הצוף החלו על פרחים פתוחים בני יום אחד, כאשר מרבית האבקנים נפתחו. בכל זן נבדק הצוף בחמישה פרחים אקראיים, אחת לשעתיים: מהשעה 7:00 בבוקר ועד לשעה 13:00 בצהריים. לאחר מכן לא ניתן היה לשאוב צוף מהפרחים. יש לציין שבכל בדיקה ניקטפו 5 פרחים חדשים שנידגמו באופן אקראי מתוך 10 הענפים שכויסו (ולכן הבדיקה היא של standing crop ולא של nectar potential). נפח הצוף (μl) נמדד בעזרת מיקרופילרה של $10 \mu\text{l}$ עם שנתות. ריכוז הסוכרים בצוף נמדד בעזרת רפרקטומטר ידני (Stanley and Bellingham) שמודד את כלל המוצקים המסיסים (כ.מ.מ) באחוזים.

ג. מפרים

בנוסף לבחינת טיפולים להגברת שיעורי ההאבקה הזרה במטע (צפיפות ודירוג כוורות), בחנו את פוטנציאל הפרייה של הזנים השונים. בשלב הראשון של המחקר נבחנו המפרים של הספדונה (קוסציה, גינטיל וספדוצינה), כאשר בקוסציה בדקנו רק את ההאבקה העצמית מול הזרה. בשלב השני חזרנו על הניסוי בספדונה, והרחבנו את הניסוי בקוסציה. שיעורי החנטה והיבול נבדקו בשתי רמות:

1. לאחר האבקה טבעית (Open pollination) – רק בספדונה.
2. לאחר האבקה ידנית במקורות אבקה שונים – בשני הזנים.

פירוט הניסויים:

1. האבקה טבעית (בספדונה):

במטע "אורן" שבראש פינה סומנו פרחי ספדונה בשורות הסמוכות לקוסציה, גינטיל וספדוצ'ינה, בצד שפונה למפרה. בכל טיפול (מול כל מפרה) סומנו בסה"כ 2000 פרחי ספדונה על 10 עצים (50 פרחים לענף X 4 ענפים לעץ X 10 עצים). כל עץ היה חזרה.

המדדים שנבדקו:

- רישום סדרי הפריחה של כל זן.
- אחוז החנטה בענפים המסומנים.
- מספר זרעים לפרי במדגם פירות (60 פירות בגודל של 60 מ"מ).
- יבול לעץ
- משקל פרי ממוצע לעץ (מדגם של 100 פירות אקראיים).
- איתור ההורה הזכרי של מידגם פירות מהעצים הנ"ל ע"י אנאליזת DNA לזרעי הפירות (50 פירות לשורה = טיפול). הזרעים אוכמנו לשלושה חודשים ב-4°C, הונבטו ב-25°C, והעלים הראשונים שיצאו ניקטפו ואוחסנו ב-80°C. במהלך חורף 2002/2003 נבדקו הפירות ונמצא שכל הזרעים בכל הפירות היו תוצרי הפריה של המפרה הסמוך לשורת הספדונה שנבדקה.

2. האבקה ידנית (בספדונה ובקוסציה):

הניסוי בוצע במטע "אורן". אבקת פרחים של כל הזנים המפרים לספדונה (קוסציה, גינטיל, ספדוצ'ינה) הונבטה על צלקות פרחי ספדונה במטע. במקביל, אבקת פרחים של כל הזנים המפרים לקוסציה (ספדונה, ספדוצ'ינה וגינטיל) הונבטה על צלקות פרחי קוסציה במטע. לפני האנתזיס כויסו כל פרחי הספדונה והקוסציה המיועדים להאבקה זרה בעזרת רשת מתאימה.

מבנה הניסוי:

כל עץ ספדונה או קוסציה היה בלוק שעליו הואבכו הזנים (הטיפולים) השונים. בסה"כ הואבכו כ-500 פרחי קוסציה או ספדונה לטיפול (50 פרחים לענף X ענף אחד לעץ X 10 עצים).

המדדים שנבדקו:

- מספר פירות וחישוב אחוז חנטה
- משקל פרי
- מספר זרעים ממוצע בפרי
- צורת הפרי (פרי רגולרי לעומת מעוות)

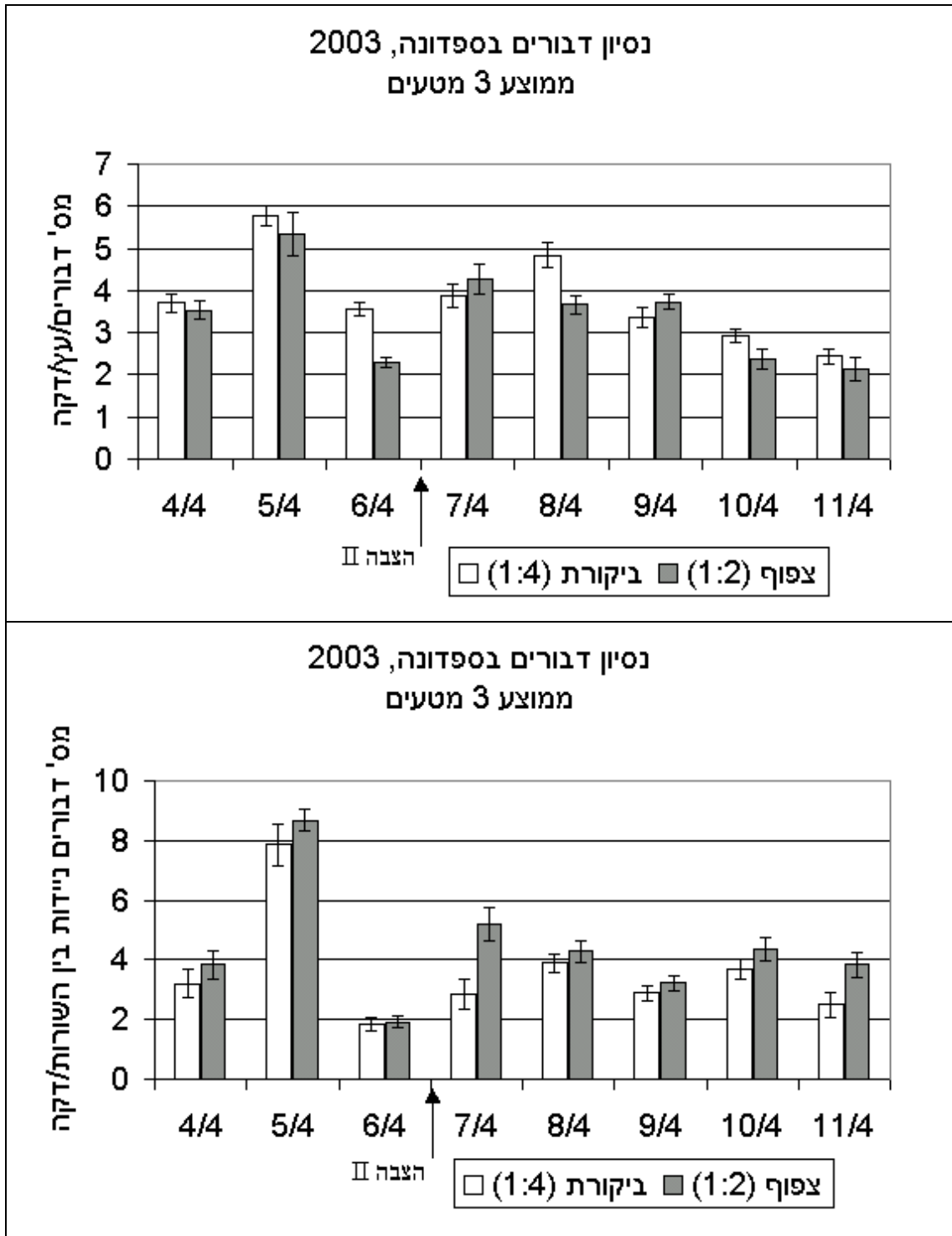
תוצאות

א. התנהגות הדבורים בניסוי הצבת כוורת כפולה לעומת סטנדרטית

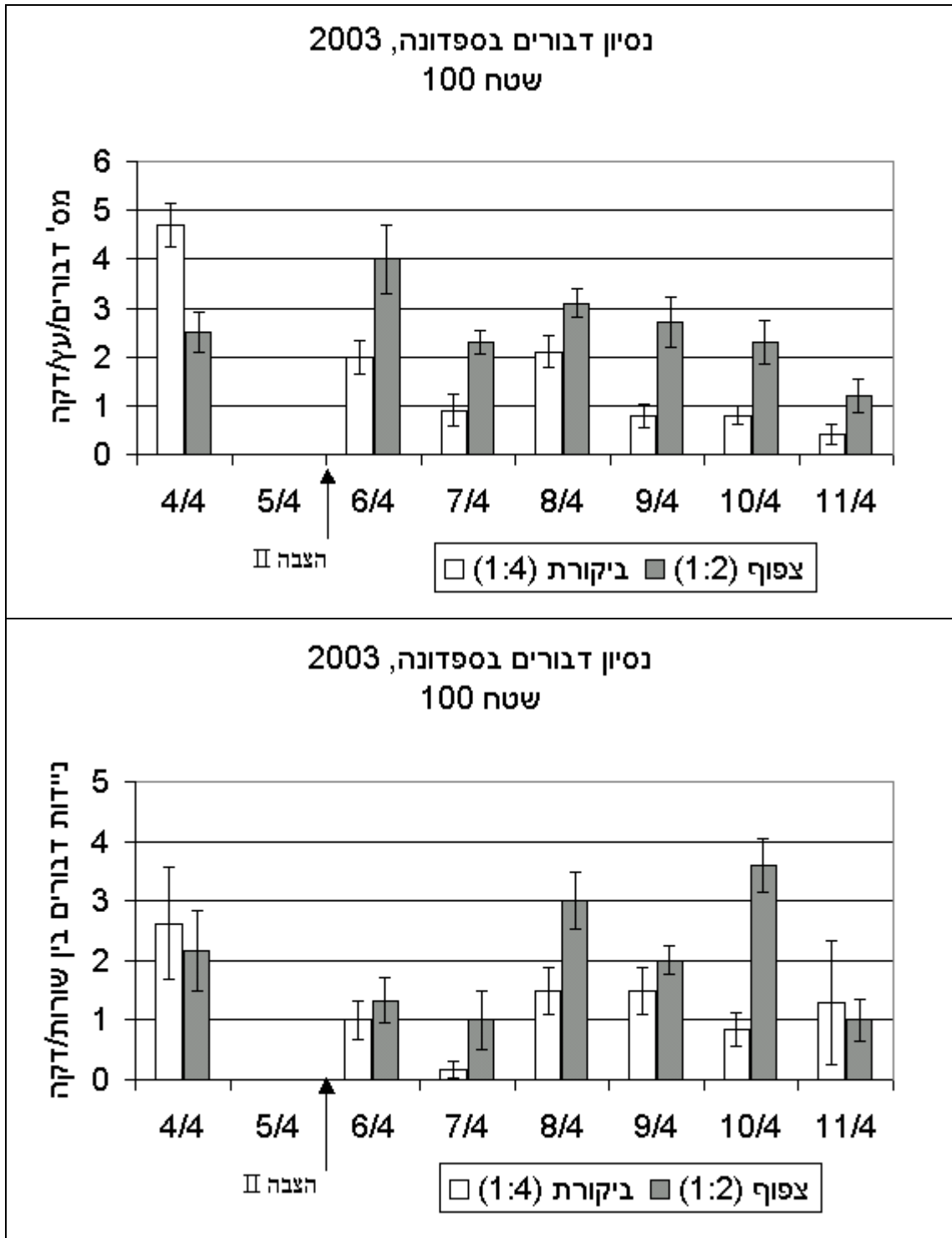
בשלושה מתוך ארבעת המטעים שנבדקו (אורן, החקלאי, יפתח) לא נמצאו הבדלים בהתנהגות הדבורים על העצים בין טיפול הביקורת (מדורג 4: 1) לבין הטיפול הצפוף (מדורג 2: 1) (איור 1). בשלושת המטעים הנ"ל נמצא כי מספר הדבורים לעץ לדקה ומספר הדבורים הנעות משורת מפרה למופרה היה פחות או יותר דומה בשני הטיפולים שנבדקו (ביקורת וצפוף). האחידות בין הטיפולים היתה בד"כ עקבית לכל אורך עונת הפריחה, פרט למקרים בודדים שבהם היה יתרון מקרי – פעם לטיפול הביקורת ופעם לטיפול הצפוף. מאחר והתנהגות הדבורים בכל שלושת המטעים היתה דומה מאוד, מוצגת כאן רק תוצאה אחת שהיא ממוצע של כל שלושת המטעים. ניתן לראות שבדומה לשנים הראשונות – מספר הדבורים הממוצע לעץ נע בין 3 ל-5. גם בשנה זו התקבלה בשלב הראשון עליה בפעילות הדבורים עם התקדמות הפריחה, ולאחר מכן נצפתה ירידה קלה. ברגע שהוכנסו הכוורות החדשות (בלילה שבין ה-6/4 ל-7/4) נצפתה עליה בפעילות הדבורים אשר באה לידי ביטוי הן במספרן לעץ והן בנידוּתן בין השורות. תופעה זו בלטה בעיקר בטיפול הצפוף ורק מעט בביקורת.

במטע הרביעי – שטח 100 – התקבלו תוצאות שונות משלושת המטעים שהוזכרו (איור 2). במטע זה נראתה פעילות דבורים מוגברת מאוד בטיפול הצפוף בהשוואה לביקורת. פעילות זו באה לידי ביטוי הן במספר הדבורים לעץ, שהיה פי שניים מהביקורת, והן במספר הדבורים הנעות משורה לשורה. פרט לתחילת הפריחה נשמר הפער בין הטיפולים לכל אורך תקופת הפריחה. גם במטע זה נראה כי היתה עליה מסוימת בפעילות הדבורים מיד לאחר הצבת הכוורות השניה (בבוקר המוקדם של ה-6/4), למרות שחסרים נתונים מסודרים המראים זאת.

איור 1. השפעת צפיפות כוורות (טיפול "צפוף" לעומת "ביקורת") על פעילות הדבורים (מספר דבורים לעץ לדקה ונידוּתן בין השורות) במהלך עונת הפריחה של הספדונה. הכוורות בשני הטיפולים הוכנסו בדירוג: 50% בתחילת פריחה (3 לאפריל) ו-50% בשיא פריחה (7 לאפריל מוקדם בבוקר). בטיפול הצפוף היה יחס הכוורות הסופי 2:1 ובטיפול הביקורת 4:1. הנתונים הינם ממוצעים (S.E.±) של 10 תצפיות בכל מטע 3 X מטעים ("אורן", "יפתח", "החקלאי").



איור 2. השפעת צפיפות כוורות (טיפול "צפוף" לעומת "ביקורת") על פעילות הדבורים (מספר דבורים לעץ לדקה ונידוּתן בין השורות) במהלך עונת הפריחה של הספדונה. הכוורות בשני הטיפולים הוכנסו בדירוג: 50% בתחילת פריחה (3 לאפריל) ו-50% בשיא פריחה (7 לאפריל מוקדם בבוקר). בטיפול הצפוף היה יחס הכוורות הסופי 2:1 ובטיפול הביקורת 4:1. הנתונים הינם ממוצעים (S.E.±) של 10 תצפיות ממוצע "שטח 100".



ב. אחוזי חנטה וגובה היבול בניסוי הכוורות

אחוז החנטה הראשוני וגובה היבול בקטיף משקפים את התנהגות הדבורים על העצים: בשלושת המטעים בהם לא נראו הבדלים בהתנהגות הדבורים בין שני טיפולי הצפיפות (איור 1) לא נראו גם הבדלים באחוזי החנטה וביבול (טבלה 1). לעומת זאת, במטע הרביעי (שטח 100), בו היתה פעילות דבורים רבה יותר בטיפול הצפוף (איור 2), התקבלו גם שיעורי חנטה ויבול גבוהים יותר (טבלה 1). גם מספר הזרעים הממוצע שהתקבל בפירות הטיפול הצפוף לעומת הביקורת במטע של שטח 100 (6.4 ± 0.4 ו- 2.8 ± 0.3 בהתאמה) יכול להעיד על פעילות הדבורים הגבוהה ויעילות ההאבקה הטובה יותר שהושגה בשל כך (טבלה 1). במטעים האחרים לא נמצא הבדל במספר הזרעים.

בשנה זו קיבלנו חיזוק נוסף לעובדה שהכפלת הכוורות ליחס של 2:1 היא לא בהכרח חיונית. נמצא כי פרט למטע אחד (שטח 100), בו התקבלה תגובה חיובית להגברת צפיפות הכוורות, ניתן לשפר את החנטה ולהגדיל יבולים גם עם מספר נמוך יותר של כוורות (1:4), אך בתנאי שהן מוכנסות באופן מדורג.

סיבה אפשרית להבדל בין שטח 100 לשאר המטעים הינה המיקום של המטע. שטח 100 ממוקם באזור בודד יחסית, המוקף פריחת בר מתחרה בהשוואה לשאר המטעים שנמצאים בגושי אגס. נראה שרק במקרה כזה יש יתרון להגברת צפיפות הכוורות על אף שמוכנסות בדירוג. תוצאה דומה קבלנו בעבר גם במטעי תפוח בברעם, המוקפים בפריחת בר מתחרה. לסיכום, נראה שעל-פי רוב ניתן להסתפק ביחס כוורות של 1:4, אך בתנאי שהכוורות מוכנסות בדירוג. הגברת הצפיפות ל-2:1 בתנאי דירוג צריכה להשקל רק במקרים חריגים של מטע בודד בלב אזור של פרחי בר אטרקטיביים לדבורים.

טבלה 1. השפעת צפיפות הכוורות (2:1 לעומת 1:4) על אחוזי החנטה הראשונית, גובה היבול ומספר זרעים לפרי בארבעת מטעי הניסוי, 2003. היבול בכל המטעים והטיפולים נמדד תמיד בשורות ספדונה הסמוכות לקוסציה.

מס' זרעים לפרי *		יבול (ק"ג/עץ)		חנטה (%)		מטע
		צפוף	ביקורת	צפוף	ביקורת	
צפוף	ביקורת	צפוף	ביקורת	צפוף	ביקורת	אורן
4.5 a	4.1 a	42 a	47 a	44 a	43 a	
4.6 a	4.9 a	25 a	26 a	23 a	28 a	יפתח
4.4 a	5.0 a	25 a	26 a	42 a	45 a	החקלאי
6.4 a	2.8 b	**42 a	29 b	48 a	32 b	שטח 100

תוצאות באותה השורה, המלוות באותיות שונות, מציינות הבדל מובהק בין הטיפולים (לחנטה, ליבול ולמספר הזרעים בנפרד), $P=0.05$.

* מספר הזרעים הממוצע לפרי נמדד ב-20 פירות אקראיים לאורך השורה בעלי גודל דומה.

** היבול היה יכול להיות גבוה בהרבה (הרבה פירות עם הרבה זרעים בפרי), אך הוא לא מומש במלואו עקב בעיות השקיה בחלקה הצפופה.

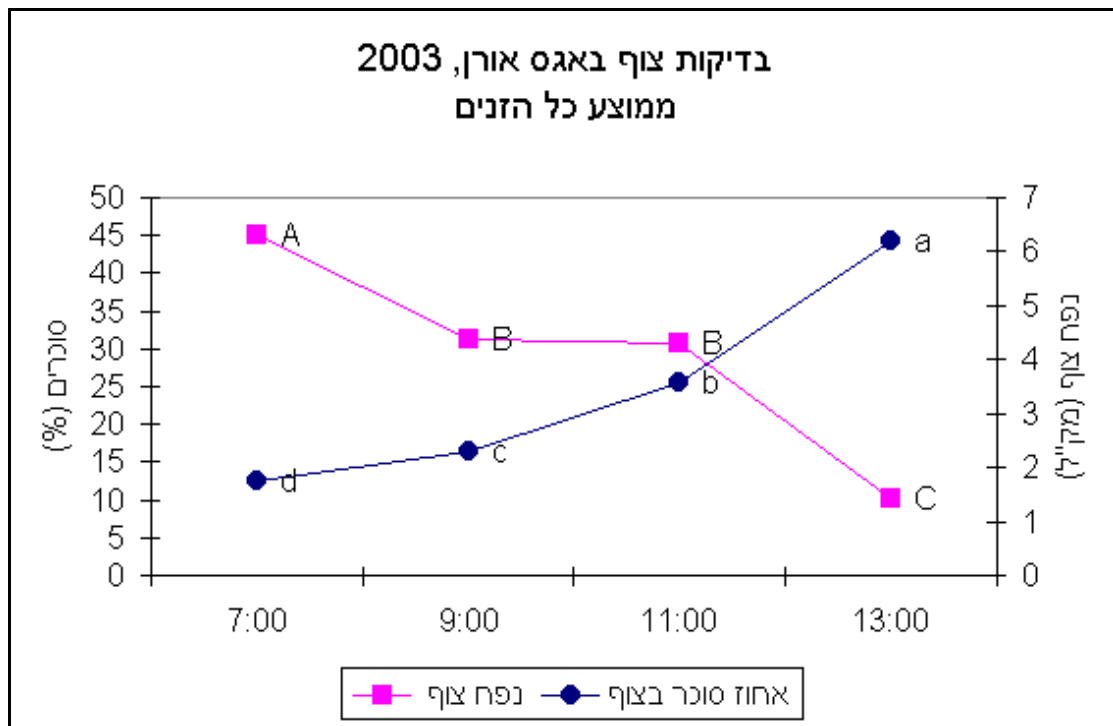
ג. תכונות הצוף והשפעתן על התנהגות הדבורים

נפח הצוף וריכוז הסוכרים שבו

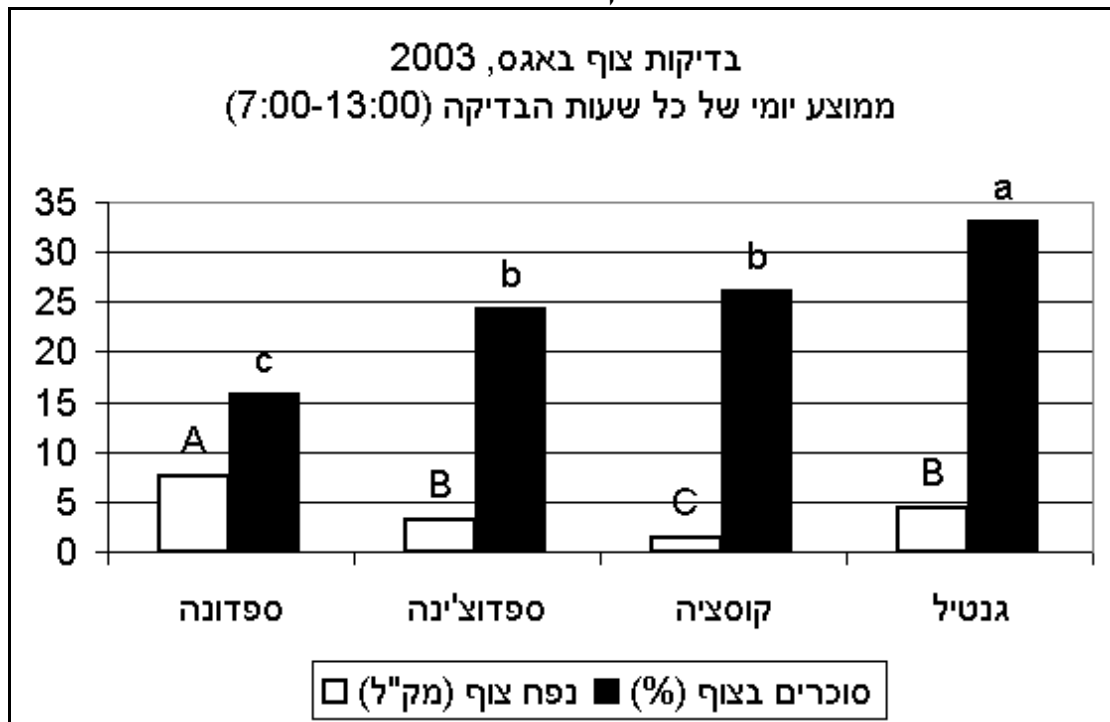
נפח הצוף בכל ארבעת הזנים ירד באופן משמעותי ומובהק מערכים של $9-6 \mu\text{l}$ בשעה 7:00 בבוקר עד ל- $0.1 \mu\text{l}$ בשעה 13:00 (איור 3 א-ה). רק בספדונה היו ערכים גבוהים יותר של צוף ($4 \mu\text{l}$) גם בשעה 13:00 (איור 3 ב'). לעומת זאת, הקוסציה הוא הזן היחיד שבו נפח הצוף היה נמוך יחסית, והוא עלה בשעות הבוקר לפני שירד באופן דרמטי לקראת הצהרים. במקביל לירידת נפח הצוף בפרחים, עלו ריכוזי הסוכרים שבו באופן משמעותי ומובהק: מסדר גודל של 10% בלבד בשעה 7:00 בבוקר ועד קרוב ל-50% (ואף 70% בג'נטיל) בשעה 13:00.

הקשר בין נפח הצוף לריכוז הסוכרים שבו נראה גם בהצגת הממוצע היומי מכל שעות הבדיקה (איור 4): בספדונה – נפח גבוה וריכוז נמוך, בספדוציינה – נפח בינוני וריכוז גבוה יותר ובקוסציה – הנפח הנמוך ביותר עם הריכוז הגבוה ביותר. רק בג'נטיל קיימת מגמה שונה, בה נפח הצוף בינוני, אך עם ריכוז סוכרים גבוה ביותר.

איור 3. נפח הצוף לפרח (μl) וריכוז הסוכרים שבצוף (% כלל מוצקים מסיסים) בפרחי ארבעת זני האגס (ממוצע של כל הזנים יחד) במהלך שעות היום. אותיות שונות (גדולות = נפח, קטנות = ריכוז) מציינות הבדל מובהק בין השעות ברמת מובהקות של $P=0.05$.



איור 4. ממוצע יומי של נפח הצוף לפרח (μl) וריכוז הסוכרים שבצוף (%) בכל אחד מארבעת הזנים. אותיות שונות (גדולות = נפח, קטנות = ריכוז) מציינות הבדל מובהק בין השעות ברמת מובהקות של $P=0.05$.



השפעת נפח הצוף וריכוזו על האטרקטיביות לדבורים

במקביל לבחינת תכונות הצוף של פרחי הספדונה נערך מעקב אחר התנהגות הדבורים על אותם העצים. התצפיות נערכו פעם אחת בשעות הבוקר (9:00) ופעם אחת בשעות הצהריים (13:00). נבדקו מספר הדבורים/עץ/דקה (10 תצפיות שונות בכל שעת בדיקה) ואחוז אוספות הצוף מכלל הדבורים שביקרו בפרח (אוספות צוף + אוספות אבקה). הממצאים מסוכמים בטבלה 2.

טבלה 2: מספר הדבורים הממוצע שביקרו בעצי ספדונה ואחוז אוספות הצוף מכלל הדבורים שביקרו בפרחים בבוקר לעומת הצהריים. התצפיות נערכו במטע אורן בשיא הפריחה של הספדונה – 7/4/03

שעה	מספר דבורים לעץ לדקה	אחוז אוספות צוף
9:00	4 b	24 b
13:00	7 a	100 a

מהתוצאות עולה שבשעות הבוקר פעילות הדבורים על עצי הספדונה נמוכה, ועיקר פעילותן היא באיסוף אבקה ולא צוף. רק בשעות הצהריים עולה פעילותן ואז היא מתרכזת באיסוף צוף. נראה שאיסוף הצוף בשעות הבוקר איננו כדאי עבור הדבורה. ריכוז של 10% סוכרים בצוף הינו נמוך מאוד עבורה, ונמצא הרבה מתחת לסף האטרקטיביות לדבורים. לעומת זאת, בשעות הצהריים, כאשר עולים ריכוזי הסוכר בצוף ל-30%, משתנה התנהגות הדבורה, והיא עוברת לאיסוף צוף בלבד.

סיבה נוספת להתנהגות הנ"ל הינה העובדה שבשעות הבוקר ישנו שיא של שחרור אבקה, ואילו לקראת הצהריים האבקה מתייבשת, חלקה נושר וחלקה קשה לאיסוף. ככלל – לאורך העונה היו מכל המטעים ומכל שעות המדידה כ-70% אוספות אבקה לעומת 30% אוספות צוף (נתונים לא מוצגים), מה שמלמד על יעילות האבקה גדולה יותר בהשוואה לתפוח למשל שם אחוז אוספות הצוף גבוה בהרבה (עקב ריכוז סוכרים גבוה יותר בצוף). הסיבה ליעילות ההאבקה הגדולה יותר של אוספות האבקה בהשוואה לאוספות הצוף נובעת ממספר גורמים:

1. אוספות האבקה מבקרות בפרחים עם אבקה טריה וחיונית יותר (כשהן אוספות צוף באותו הפרח האבקה כבר פחות טריה וחיונית).
 2. כמות האבקה שנאספת על ידן גדולה יותר מכמות האבקה שנדבקת על אוספות הצוף.
 3. המגע של אוספות האבקה עם צלקות הפרחים טוב יותר, ולכן יעיל יותר לצורך האבקה בהשוואה לאוספות הצוף.
- מסיבות אלה ניתן להבין מדוע האגס צריך פחות דבורים לעץ לצורך האבקה מוצלחת בהשוואה לתפוח (6-5 לעומת 14-12 דבורים/עץ/דקה בשיא הפריחה, בהתאמה).

מפריים

בחינת מפריים לספדונה

פוטנציאל ההפריה של הזנים השונים לספדונה נבחן בשתי רמות:

1. לאחר האבקה טבעית בשורות ספדונה הסמוכות כל פעם לשורת מפרה אחר.
 2. לאחר האבקה ידנית במקורות אבקה שונים.
- פירוט הניסויים מופיע בסעיף חומרים ושיטות.

פריחת הזנים המפריים במטע (קוסציה, ג'נטיל וספדוצ'ינה) חפפה היטב את פריחת הספדונה. עם זאת, עצמת הפריחה של הקוסציה היתה השנה חלשה מהממוצע. בדיקת שיעור החנטה בענפים המסומנים נערכה פעמיים: (1) – כשלושה שבועות לאחר שיא הפריחה ("חנטה ראשונית" לפני נשירת יוני), (2) – כשישה שבועות לאחר שיא הפריחה ("חנטה סופית" לאחר נשירת יוני). כל הטיפולים נערכו בשורות ספדונה שהיו בעלי עוצמת פריחה דומה ומול שורת מפרה שהיתה עם פריחה חזקה.

א. חנטה ויבול

1. האבקה עצמית לעומת זרה

תוצאות ההאבקה הטבעית והידנית (טבלאות 3,4) מעלות כי האבקה זרה מעניקה אחוזי חנטה גבוהים יותר לעומת האבקה עצמית. עם זאת, התוצאה החד-משמעית והמובהקת בולטת רק בהאבקה הידנית – שם הביטחון בהורה המפרה הוא ודאי. בהאבקה הטבעית התקבלו באופן יחסי הרבה פירות "עצמיים" (ספדונה X ספדונה), אך נראה שמרביתם אינם עצמיים אלא מכלואים עם מפרה זר שנמצא במרחק של 2 שורות בלבד משורת הספדונה הנבדקת (ניתן לבדוק זאת בוודאות רק ע"י בחינת ההורה הזכרי באמצעות בדיקות DNA לזרעים). סיבה נוספת לריבוי

פירות הספדונה ה"עצמיים", שהינם ככל הנראה מכלואים, נובעת מיעילות ההאבקה הגבוהה של הדבורים על עצי האגס, בהשוואה למטע תפוח.

ב-2002 מצאנו שאין פחיתה ביבול הספדונה במרחקים הולכים וגדלים מהמפרה (קוסציה) עד שורה רביעית, ואילו בתפוח מצאנו בעבר שכבר בשורה השניה מהמפרה יש ירידה דרמטית ביבולים. הסיבה העיקרית לכך היא כאמור יעילות ההאבקה הגדולה של הדבורים באגס, שנובעת מכך שהן אוספות בעיקר אבקה וממעטות לאסוף צוף (איסוף האבקה גורם לדבורה למגע טוב יותר עם הצלקות, לאיסוף כמות אבקה רבה יותר ולאיסוף אבקה טריה וחיונית יותר). חיזוק לעובדה שמספר הפירות ה"עצמיים" שהתקבלו הוא אכן נמוך ובלתי כלכלי נמצא בניסוי ההאבקה הידנית: כל הפירות שהתקבלו היו פרתנוקרפיים (ממוצע של 0.1 זרעים לפר), ולכן גם מעוותים באופן משמעותי (טבלה 4).

2. השוואת מפרים לספדונה

ב-2002 לא התקבלה תוספת חנטה בספדונה לאחר האבקה טבעית עם ספדוצ'ינה, אך בניסויי האבקה ידנית כן התקבלה תוספת. ב-2003 לא היה יתרון לספדוצ'ינה – לא בהאבקה ידנית ולא בטבעית (טבלאות 3, 4). נראה לנו שהסיבה לכך נובעת מכך שב-2002 לא נעשתה האבקה ידנית בו זמנית בכל הטיפולים, לפי סדר הגיוני, ואילו ב-2003 הקפדנו על כך מאוד. מכאן נראה לנו שתוצאות 2003 הינן אמינות יותר.

ב. גודל פרי ומספר זרעים

בדומה ל-2002 הביאה הספדוצ'ינה (כמפרה) לפירות הספדונה הגדולים ביותר גם בהאבקה ידנית וגם בטבעית. עם זאת מספר הזרעים ב-2003 לא היה הכי גבוה, אם כי עדיין בין הגבוהים. כתוצאה מהפרי הגדול יותר (עם אותו מספר פירות, כיוון שאחוז החנטה היה דומה) התקבל יבול הרבה יותר גבוה לעץ. מאחר ולא נמצאה השפעה על גודל הפרי דרך מספר הזרעים (כפי שהתקבל ב-2002) נראה שישנה כאן תופעת "מטקסניה" כלומר – השפעה ישירה של ההורה הזכרי על תכונות הפרי = גודל.

שאר המפרים (ספדונה = עצמית, קוסציה, גינטיל) היו פחות או יותר דומים בגודל פרי, אם כי נראה שהגינטיל נתן הכי הרבה זרעים לפרי (גם בהאבקה טבעית וגם בידנית), אך זה לא בא לידי ביטוי, לא בגודל הפרי ולא באחוזי החנטה.

טבלה 3: השפעת המפרה על אחוזי החנטה, גובה היבול ותכונות הפרי של עצי הזן ספדונה לאחר האבקה טבעית במטע, אורן 2003.

מפרה	חנטה ראשונית (%)	חנטה סופית (%)	משקל פרי (גרם)	גודל פרי (מ"מ)	זרעים לפרי (מס')	יבול בקטיף (ק"ג/עץ)
ספדוצ'ינה	53.7 a	22.4 a	128.1 a	60.1 a	6.0 a	75 a
קוסצ'יה	43.1 a	17.4 a	99.8 b	55.3 b	4.5 b	47 b
גינטיל	59.6 a	20.0 a	96.5 b	55.1 b	6.5 a	50 b
ספדונה	41.8 a	14.5 a	99.4 b	55.2 b	3.4 c	52 b

תוצאות באותו הטור המלוות באותיות שונות, נבדלות זו מזו באופן מובהק $P=0.05$

טבלה 4: השפעת המפרה על אחוזי החנטה, מספר הפירות הסופי ותכונות הפרי של עצי הזן ספדונה לאחר האבקה ידנית במקורות אבקה שונים, אורן 2003.

מפרה	חנטה ראשונית (%)	חנטה סופית (%)	גודל פרי (מ"מ)*	זרעים לפרי (מס')	סה"כ מס' פירות בקטיף
ספדוצ'ינה	57.4 a	16.8 a	49.5 a	4.1 b	97
קוסצ'יה	55.6 a	16.9 a	46.9 b	3.6 b	94
גינטיל	57.1 a	16.3 a	47.3 b	4.9 a	91
ספדונה	23.4 b	6.6 b	46.0 b**	0.1 c	20

* הגודל הקטן יחסית להאבקה טבעית נובע מצפיפות פירות שלא עברו דילול.

** פירות פרתנוקרפיים ללא זרעים ומעוותים.

תוצאות באותו הטור המלוות באותיות שונות, נבדלות זו מזו באופן מובהק $P=0.05$

אבקת פרחי הזנים השונים: כמות ואיכות

טבלה 5: נתונים על מספר גרגרי האבקה של הזנים השונים וחיוניותם.

זן	כמות אבקה יחסית לפרח ¹	אחוזי נביטה של גרגרי אבקה	קצב נביטה יחסי של נחשונים ²
ספדוצ'ינה	1.0	89 ± 1.4	3
קוסצ'יה	1.5	83 ± 1.6	2
גינטיל	1.7	82 ± 1.9	1
ספדונה	3.0	81 ± 4.4	2

¹ סדר הגודל של מספר גרגרי אבקה לאבקן: 7,000-23,000 (לפרח: 150,000-450,000).

² קצב הנביטה נמדד ע"י קצב התארכות הנחשונים (μm) כעבור שעה אחת, בטמפ' של 25°C.

תוצאות באותו הטור המלוות באותיות שונות, נבדלות זו מזו באופן מובהק $P=0.05$

מנתוני הטבלה עולה כי אמנם כמות גרגרי האבקה לפרח בזן ספדוציינה הינה נמוכה יחסית לספדונה, אך אחוזי הנביטה וקצב נביטת הנחשונים גדולים יותר. נראה שכמות של מאות אלפי גרגרים לפרח איננה מהווה מגבלה, אך לאחוזי הנביטה של הגרגרים ולקצב התארכות הנחשונים משמעות רבה בהקשר להצלחת סיכויי ההפריה. תופעה דומה של אחוז נביטה גבוה בספדוציינה התקבלה גם ב-2002. יתכן וזהו אחד הגורמים ליעילותו של זן זה כמפרה.

בחירת מפרים לקוסציה

פוטנציאל ההפריה של הזנים השונים לקוסציה נבדק, בניגוד לספדונה, ע"י האבקה ידנית בלבד. לא ניתן היה לבחון השפעת מפרים לאחר האבקה טבעית, כיוון שהקוסציה נטועה תמיד בסמיכות לספדונה בלבד. מתכונת הניסוי היתה זהה לזו של ההאבקה הידנית בספדונה. הממצאים מראים שוב את יתרון ההאבקה הזרה על פני ההאבקה העצמית, אך הפעם בכל הפרמטרים הנבדקים – אחוזי חנטה, גודל פרי, מספר זרעים/פרי ו"יבול" (טבלה 6), ולא רק באחוזי חנטה ומספר זרעים כפי שהיה בספדונה (טבלאות 3, 4). בדומה לספדונה, נתנה ההאבקה העצמית רק זרע אחד לפרי, וחלק ניכר מהפירות שהתקבלו היו למעשה פרתנוקרפיים – ללא זרעים כלל, ולכן גם קטנים יותר. המפרה המצטיין מבחינת אחוזי החנטה ומספר הזרעים בפרי היה הגינטיל. כפי שנראה בהמשך – מצאנו שיש התאם גנטי מלא בין הגינטיל לקוסציה (אין להם אללים משותפים של הגן לאי התאם עצמי), זאת בניגוד לשאר המפרים – ספדונה וספדוציינה, שלהם יש אלל אחד משותף עם הקוסציה, ולכן הם בעלי אי התאם חלקי איתה). עובדה זו מסבירה את שיעור ההפריה הגבוה, שהביא להרבה זרעים ומכאן לשיעורי חנטה גבוהים. העובדה שגודל הפרי לאחר האבקה עם גינטיל לא היה גדול יותר נובע ממספר הפירות (ה"יבול") הגבוה שגרם להקטנת ממדי הפרי (יש להניח שבעודף כזה של חנטה, עם מספר זרעים נמוך יותר כמו שאר המפרים, היה מתקבל גודל פרי קטן יותר מהשאר). מבין שני המפרים האחרים בעלי ההתאם החלקי עם הקוסציה (ספדונה וספדוציינה) נמצא שוב שהספדוציינה טובה יותר מהספדונה – הן במספר הזרעים/פרי (לא מובהק) והן, ובעיקר, בגודל הפרי (מובהק). העובדה ששוב התקבלה השפעה מובהקת על גודל הפרי ללא השפעה מובהקת על מספר הזרעים (כמו בספדונה) מעידה על כך שלספדוציינה יש ככל הנראה השפעה מיוחדת על איכות הפרי. עובדה זו מחזקת את המחשבה בדבר מטקסנינה שקיימת בזן ספדוציינה. עם זאת, יש לציין ש"יבול" הקוסציה (מס' הפירות בקטיף) מהמפרה ספדוציינה היה נמוך יותר מהמפרה ספדונה, ויתכן שגם לעובדה זו היתה השפעה על גודל הפרי הסופי. למרות כל הנאמר על יתרון הגינטיל כמפרה לקוסציה, נראה שבשלב זה אין לכן חשיבות חקלאית גדולה, כיוון שכמעט ואין מפגש פריחה ביניהם (יש לבחון בעתיד הזזת מועדי הפריחה ע"י ריסוסי שמן חורפי "חריפים" יותר לקוסציה – להקדמת פריחתה, וריסוסים אחרים לדחיית פריחת הגינטיל). לעומת זאת, יש לתוצאות הנ"ל חשיבות מדעית גדולה: בניגוד לתפוח מצאנו כאן שלמרות האבקה בעודף עם זנים חצי מתאימים (ספדונה וספדוציינה), עדיין קיבלנו יותר זרעים ויותר חנטה לאחר האבקה עם זן מתאים באופן מלא (גינטיל).

טבלה 6: השפעת המפרה על אחוזי החנטה, מספר הפירות הסופי בקטיף ותכונות הפרי של עצי הזן קוסציה לאחר האבקה ידנית במקורות אבקה שונים, אורן 2003.

מפרה	חנטה ראשונית (%)	חנטה סופית (%)	גודל פרי (מ"מ)	זרעים (לפרי (מס'))	סה"כ מס' פירות בקטיף
גינטיל	67.6 a	51.8 a	42.1 b	6.7 a	193
ספדונה	53.2 b	38.7 b	42.3 b	4.9 b	150
ספדוצינה	51.8 b	28.9 b	43.6 a	5.4 b	105
קוסציה	4.2 c	4.0 c	* 39.9 c	1.0 c	35

* פירות פרתנוקרפיים

תוצאות באותו הטור המלוות באותיות שונות, נבדלות זו מזו באופן מובהק $P=0.05$

התאמה גנטית בין הספדונה למפרים המסחריים

מטרת חלק זה של העבודה היתה לאפיין את אללי S של ארבעת זני האגס (ספדונה, קוסציה, גינטיל וספדוצינה) כדי לבחון את מידת ההתאמה הגנטית של הזנים המפרים לספדונה ברמה המולקולרית.

אפיון אללי S באמצעות PCR תלוי בכך שרצף אללי S של כל זן וזן ידוע על מנת שניתן יהיה לייצר עבורם תחלים ייחודיים. אללי ה-S של אגסים אירופיים טרם בודדו אך צפוי על פי עבודות בורדניים אחרים, כמו תפוחים ואגס יפני, כי קיים דמיון רב בין אללי S של אגסים ואללי S של מנגוון אי ההתאמה הגמטופיטי שכבר אופינו ברמת ה-DNA. על פי מידע זה סונטזו תחלים הנושאים רצפים "שמורים" באללי S ואמצעות PCR בודדו מקטעים מתוך אללי S של זני האגס. רצף המקעים נקבע ועל פיו יוצרו תחלים ייחודיים לכל אלל ואלל.

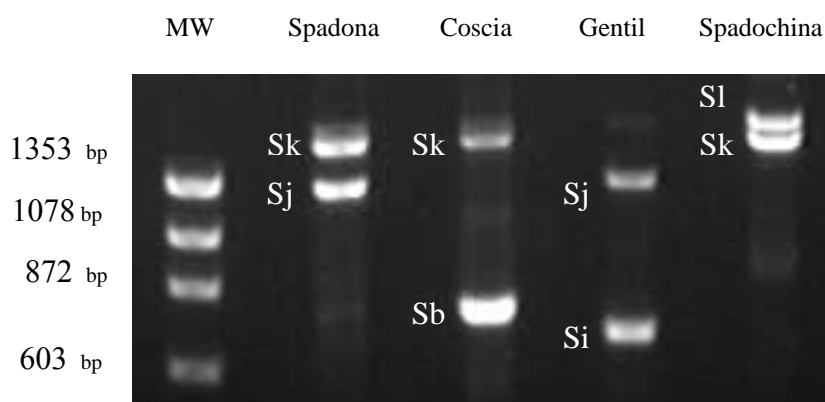
נמצא שלכל אחד משלושת הזנים המפרים ישנו אלל אחד משותף עם הספדונה (תמונת PCR). משמעות הדבר היא שכל שלושת המפרים הינם בעלי התאם חלקי בלבד עם הספדונה. במילים אחרות, 50% מגרגרי אבקת הזנים הנ"ל לא יכולים, גנטית, להפרות את הספדונה. ממצא ראשוני וייחודי זה יכול אולי להסביר את היבולים הנמוכים שמתקבלים במטעי הספדונה בארץ. כ"כ יכולים ממצאים אלו לתת הסבר אפשרי לפרי הקטן שמתקבל. כידוע, גודל הפרי מושפע בין השאר גם ממספר הזרעים שבו. כאשר ההפריה אינה מושלמת, מתקבלים פחות זרעים (פחות מ-10), הפרי קטן יותר ולעיתים אף מעוות במקצת.

לעומת הממצאים הנ"ל על המפרים לספדונה, נמצא כי לזן קוסציה ישנם מפרים בעלי דרגות התאם שונות (תמונת PCR). כך למשל הספדונה והספדוצינה נושאים אלל אחד משותף עם הקוסציה, ולעומתם לגינטיל ישנם אללים שונים מהקוסציה. משמעות הדבר היא כי לגינטיל יש התאם גנטי מלא עם הקוסציה, ולכן סיכוייו כמפרה גבוהים יותר (ראה סעיף קודם "בחינת מפרים לקוסציה").

מסקנות ראשונות מהמימצאים הנ"ל:

1. יש לחפש זן אגס אחר שיהיה בעל התאם גנטי מלא עם הספדונה.
2. יש לשפר את פעילות הדבורים במטע כדי להתגבר על בעיית ההתאם החלקי.
3. יש לנסות ולהפגיש את פריחת הגינטיל (המקדימה) והקוסציה (המאחרת).

תמונת PCR עם פריימרים אוניבריסאליים



נראים זוג האללים שזוהה עבור כל אחד מהזנים הנבדקים, והתאמת אחד האללים מכל זן לספדונה.

איפיון ההורה המאביק

באמצעות אנליזה של אללי S ניתן גם לקבוע מי מבין הזנים במטע הפרה את הפרח. לשם כך נערכה בדיקת אבהות של הצאצאים שהונבטו מהאגס. זרעים מהאגס של הזן המופרה טבעית (ספדונה) הוכנסו לאכמנה ב- 4 מעלות למשך 3 חודשים. הזרעים הונבטו ב- 25° ומעלים הראשונים הופק DNA. על גבי ה-DNA התבצעה אנליזה של אללי S. צפוי כי מבין שני אללי S המצויים בנבט, אחד יהיה ממקור אמהי של הזן המופרה והאחר יהיה ממקור אבהי של הזן המפרה, כך ניתן יהיה לאתר את הזן שאבקתו הפרתה.

א. אללי המפרה:

נמצא כי בספדונה הסמוכה לקוסציה – 19 פירות מתוך 20 פירות שנדגמו באקראי הכילו את האלל Sb השייך לקוסציה. בעצי הספדונה הסמוכים לגינטיל נמצאו 16 פירות מתוך 20 שהכילו את האלל Si השייך לגינטיל (כל זאת למרות הפריחה הדלה במיוחד שהיתה בשנת 2002 בעצי הגינטיל). בעצי ספדונה הסמוכים לספדוצינה נמצאו 19 פירות מתוך 20 שהכילו את האלל SI השייך לספדוצינה.

ב. אללי המופרה:

בהתפלגות האללים של הזן האמהי (ספדונה) נמצאה התפלגות נורמאלית של האללים, כלומר: כמחצית מן הפירות הכילו את האלל Sk, וכמחצית הכילו את האלל Sj (שניהם אללי S של הספדונה).

המסקנות המדעיות וההשלכות לגבי יישום המחקר

1. לשלב ההאבקה בפוריות האגס תפקיד חשוב ומכריע בקבלת יבול מסחרי. נמצא שהגברת פעילות הדבורים על העצים (מספרם לעץ וניידותן בין השורות) בטכניקה של הצבת כוורות מדורגת משפרת מאוד את החנטה והיבול. עם זאת, הגברת הצפיפות בלבד, ללא דירוג, לא

- שיפרה את היבולים. גם הגברת הצפיפות (מ-1: 4 ל-1: 2) עם דירוג לא שיפרה את היבולים.
לסיכום: יש להכניס כוורות באופן מדורג ביחס סופי של 1: 4.
2. אפיון אללי S של כל ארבעת הזנים המסחריים העלה שהמפריים לספדונה הינם בעלי התאמה גנטית חלקית בלבד, ועל כן יש צורך להמשיך ולחפש זנים בעלי התאם מלא לשיפור ההאבקה, ההפריה והיבולים. לעומת זאת, מבין המפריים של הקוסציה נמצא כי לגינטיל התאמה גנטית מלאה עם הקוסציה, שאכן הביאה ל"יבול" גבוה יותר לאחר האבקה ידנית. יש לבחון בהמשך טיפולים אגרוטכניים שונים למפגש פריחה טוב יותר בין שני הזנים הנ"ל.
3. יש צורך לאפיין גנטית את כל הזנים החדשים שנמצאים באוסף (חוות מטעים, חוות מתתיהו, נווה יער), ולבחון את יעילותם כמפריים פוטנציאליים לספדונה או לקוסציה גם ע"י האבקה טבעית וידנית.