

עיכוב התמרות בדקלי תמר
(Phoenix dactylifera L.)

עבודת גמר

מוגשת לפקולטה לחקלאות, המזון וסביבה
על שם רוברט ה. סמית
האוניברסיטה העברית בירושלים
לשם קבלת תואר "מוסמך במדעי החקלאות"

על ידי

דגן אלוני

מרץ 2011

רחובות

אדר ב' תשע"א

עבודה זו נעשתה בהדרכתם של:

דר' יובל כהן

המכון למדעי הצמח

מנהל המחקר החקלאי

מכון וולקני

פרופ' יוסי ריוב

המכון למדעי הצמח והגנטיקה בחקלאות

ע"ש רוברט ה. סמית

הפקולטה לחקלאות מזון וסביבה

האוניברסיטה העברית בירושלים

כעת נותר לומר תודה:

למנחים היקרים,

דר' יובל כהן

על הדרכה ותמיכה לאורך כל הדרך, עם המון סבלנות ופתיחות, הובלת אותי לעבודה מעניינת וחשובה.

פרופ' יוסי ריוב

על כיווני מחקר נוספים, הדרכה והמון עזרה בכתיבה מדעית.

לדיויד סנדלהם, חן קרפ, רענן פומרנס והילה חזן
שסייעו לי במדידות הרבות שנעשו במחקר.

לדר' משה הוברמן על העזרה הרבה והסבלנות.

לרעיה קורצ'ינסקי

לנעמי רוזן על המון עזרה בזמן כל כך חשוב.

לאנשי המעבדות והחממות במכון וולקני

לקרן האישה שאיתי, על הכל.

"אמרתי אעלה בתמר אוחזה בסנסניו...". (שיר השירים פרק ז' פסוק ט')

עמ'	<u>תוכן עניינים</u>
1	<u>1. תקציר</u>
2	<u>2. מבוא וסקירה ספרותית</u>
2	<u>2.1. עץ התמר</u>
2	2.1.1. בוטניקה וההיסטוריה של התמר בא"י
3	2.1.2. מורפולוגיה ויצירת אברים בתמר
4	2.1.3. הצימוח לגובה בתמר
4	2.1.4. ניסויים לוויסות הגובה של עץ התמר
5	<u>2.2. ריסון צימוח ווגטטיבי בעצים דו-פסיגיים וחד-פסיגיים</u>
5	2.2.1. שיטות הקלאיות לריסון הצימוח הווגטטיבי בצמחים
6	2.2.2. מסלול הביוסינתזה של ג'יברלינים
7	2.2.3. מוטנטים וזנים בעלי צימוח ווגטטיבי מצומצם
7	2.2.4. חומרים מווסתי צמיחה (Plant growth regulators) וחומרים מרסני צימוח (Growth retardants)
8	2.2.5. ריסון צימוח בעצים דו-פסיגיים באמצעות מרסני צימוח
9	2.2.6. ריסון צימוח בצמחים חד-פסיגיים באמצעות מרסני צימוח
9	2.2.7. שיטות יישום של מרסני צימוח
10	<u>3. מטרת העבודה</u>
11	<u>4. חומרים ושיטות</u>
11	<u>4.1. מערכות ניסוייות לבחינת השפעות מרסני צימוח על דקלים</u>
11	4.1.1. מערכות מודל של זריעים צעירים בני כשנתיים של תמר
12	4.1.2. בחינת השפעה של מרסני צימוח על דקלי וושינגטוניה (<i>Washingtonia robusta</i>) גדולים
12	4.1.3. בחינת השפעה של מרסני הצימוח על עצים בוגרים מניבים של תמר
12	4.1.4. בחינה מורפולוגית של השפעת מרסני הצימוח על הצימוח הווגטטיבי והפרודוקטיבי ברמת הצמח השלם
13	4.1.5. השפעת מרסני הצימוח על היבול והפרי

4.2. ניתוח וחשיפת האיברים העובריים ב"לב התמר" בזריעים

13

צעירים של תמר

13

4.2.1. בחינה של העלים הגלויים

4.2.2. חשיפה של המריסטמה והעלים החבויים בלב התמר תחת בינקולר

13

ואפיון המריסטמה הקדקודית

4.3. אפיון היסטולוגי של השפעת מרסני הצימוח על רקמות

14

שונות של עצי התמר

14

4.3.1. קיבוע דוגמאות ויצירת חתכים עוקבים בפראפין

4.3.2. בחינה מיקרוסקופית של השפעת מרסני הצימוח על אורך

14

התאים בעלי התמר

14

4.3.3. בחינה מיקרוסקופית של השפעת מרסני הצימוח על מבנה "לב התמר"

4.3.4. בחינה מיקרוסקופית של פרימודיות העלה הראשונות והמריסטמה

15

הקדקודית ב"לב התמר" באמצעות מיקרוסקופ אלקטרוני סורק

15

4.3.5. ניתוח סטטיסטי של הנתונים

16

5. תוצאות

16

5.1. השפעת מרסני הצימוח על זריעי תמר

16

5.1.1. קצב הצימוח של הלולב ואורך שדרת העלים

17

5.1.2. אורך שדרת העלים

18

5.1.3. בחינת טווח רחב של מינונים של מרסני הצימוח

19

5.2. בדיקה מיקרוסקופית של זריעי התמר

19

5.2.1. בחינת אורך התאים בשדרת העלים

20

5.2.2. השפעת מרסני הצימוח על העלים החבויים ב"לב התמר"

24

5.2.3. השפעת מרסני הצימוח על מספר העלים שנוצרו ב"לב התמר"

25

5.3. השפעת מרסני הצימוח על דקלי ושינגטוניה

25

5.3.1. מורפולוגיה של הכותרת

27

5.3.2. אורך שדרת העלים

27

5.4. השפעת מרסני הצימוח על דקלי תמר בוגרים

27

5.4.1. קצב הצימוח של הלולב

29

5.4.2. מספר ואורך העלים שנוצרו

29

5.4.3. התארכות הגזע

33

5.4.4. יבול ושאריתיות של מרסני הצימוח

35	6. <u>דיון</u>
35	6.1 <u>צימות הלולב</u>
36	6.2 <u>השפעת מרסני הצימות על קצב הצימות של הלולב</u>
36	6.2.1 תחילת ההשפעה של מרסני הצימות
37	6.2.2 משך ההשפעה של מרסני הצימות
37	6.2.3 בחינת מינונים שונים של מרסני הצימות
38	6.2.4 יישום דרך הקרקע לעומת ריסוס עלוותי
38	6.2.5 השפעת טיב הקרקע על מהירות ומשך התגובה למרסני הצימות
39	6.3 <u>השפעת מרסני הצימות על מספר ואורך העלים</u>
39	6.3.1 מספר העלים בתמר
40	6.3.2 אורך העלים בתמר
41	6.3.3 אורך וצורת העלים בדקל וושינגטוניה
42	6.4 <u>אורך התאים בעלים של זריעי התמר</u>
43	6.5 <u>השפעת ריסון הצימות על המבנה של "לב התמר"</u>
43	6.5.1 יחס אורך-רוחב של העלים החבויים
44	6.5.2 סידור העלים
45	6.6 <u>צמצום הצימות לגובה</u>
46	6.7 <u>השוואת הפעילות של שני מרסני הצימות</u>
47	7. <u>רשימת ספרות</u>

1. תקציר

עצי התמר (*Phoenix dactylifera L.*) גבהים במשך כל חייהם בקצב של כ- 30-70 ס"מ לשנה. חלק מהזנים נוטים מאוד להיתמר ומגיעים לגבהים של עד כ- 25 מטר. העלייה לעצים הגבוהים הינה מסוכנת. בארץ, היא נעשית באמצעות מיכון ייחודי (כלי גובה), שהינו יקר מאוד ומסוכן. הצימוח הגבוה מקצר מאוד את משך הכדאיות הכלכלית של גידול התמר, ומחייב עקירת עצים גבוהים והחלפתם בעצים צעירים. חומרים מרסני צימוח, המעכבים את הייצור של ג'יברלין, משמשים לריסון הצימוח הווגטיבי בצמחים, וביניהם גם עצים דו-פסיגיים. חומרים אלה נמצאו יעילים גם בריסון הצימוח הווגטיבי בצמחים עשבוניים חד-פסיגיים, כדגניים שונים ודשאים. מטרת עבודה זו הייתה לבחון שימוש במרסני צימוח לריסון הצימוח הווגטיבי בעצי תמר. במסגרת העבודה נעשה אפיון פיסולוגי, מורפולוגי ומיקרוסקופי של השפעת חומרים מרסני צימוח על התארכות ויצירת איברים ווגטיביים בדקלי תמר ובדקלי וושינגטוניה.

במחקר נבחנו שלוש מערכות ניסוי שונות: מערכת מודל של זרעני תמר צעירים בעציצים, דקלי תמר בוגרים משני זנים במטע, ושדרת דקלי וושינגטוניה חסונה (*Washingtonia robusta Wendel.*) בעבודה נבחנו שני מרסני צימוח: Paclobutrazol (PBZ) ו- Uniconazole-P (UNI), שיושמו בהגמעה חד-פעמית דרך המצע או הקרקע.

במערכת של זרעני התמר, קצב הצימוח של הלולב הושפע מאד מטיפול ריסון הצימוח, והיה כ- 25% מזה של הביקורת. בהמשך נמצאה גם ירידה בשיעור דומה באורך של עלי (כפות) התמר החדשים שנוצרו. אורך התאים בשדרת העלים בזרענים שטופלו במרסני צימוח היה קטן יחסית. הקטנת אורך התאים הייתה בולטת יותר במינון הגבוה יותר של מרסני הצימוח. מאחר שהירידה באורך העלים הייתה בולטת יותר מהירידה באורך התאים, ניתן להסיק שמרסני הצימוח גרמו גם לירידה במספר התאים. בהשפעת ריכוז גבוה של מרסן הצימוח PBZ, נוצרו גם פחות פרימורדיות של עלים.

בדקלי הושינגטוניה, נמצאו תגובות בולטות מאד למרסני הצימוח. בחלק מהעצים התקבלו צמרות פחוסות ולולבים עקומים, עקב קיצור בשדרת העלים. בדקלי התמר הבוגרים, נמצאה האטה בקצב צימוח הלולב, כמו כן גם ירידה מסוימת באורך עלי התמר. התוצאה החשובה ביותר מבחינת המחקר היא צמצום התארכות הגזע במעל ל- 50%. לא נמצאה השפעה מובהקת של מרסני הצימוח על היבול, ולא נמצאו שאריות של החומרים בפרי. גם בזרעני התמר וגם בדקלי התמר הבוגרים, השפעת ריסון הצימוח נמשכה במהלך כל שנות הניסוי עד סיום המדידות, 2.5 ו-3 שנים מהטיפול, בהתאמה.

המחקר הראה כי ניתן לרסן צימוח לגובה בדקלי תמר בוגרים מבלי לפגוע ביבול, אך גם הצביע על הנזק שעשוי להיגרם ממינון יתר, כפי שהתקבל במערכות המודל. היישום הנוח של מרסני הצימוח והתמשכותה של השפעת הנינוס, הופכים שיטה זו למעשית. אולם יש לכייל את מינוני החומרים ותדירות הטיפול בהתאם לזן, גיל העצים, סוג הקרקע ותנאי הסביבה על מנת להשתמש בשיטה באופן מסחרי.

2. מבוא וסקירה ספרותית

2.1. עץ התמר

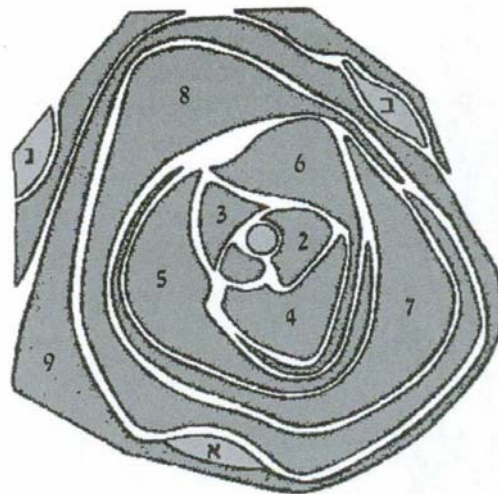
2.1.1. בוטניקה וההיסטוריה של התמר בא"י

עץ התמר (*Phoenix dactylifera* L.) הינו חד-פסיגי, ודו-ביתי, השייך למשפחת הדקליים (*Arecaceae*). גנום התמר הינו דיפלואידי ומכיל 36 כרומוזומים (Barrow, 1998). לתמר גזע יחיד, בלתי מסתעף, שגובהו עשוי להגיע עד למעלה מ-25 מטר. בראש הגזע אמיר או "כתר" של עלים גדולים, מנוצים המכונים "כפות תמרים". אורך העלה הוא כ-4 מטר בממוצע, כשבזנים קצרי עלים כמג'הול אורכו כ-3.5 מטר ובארוכים העלה מגיעה אפילו לאורך של 5 מטר (ברנשטיין, 2004). משך חיי העלה בין שנתיים לארבע שנים. בתקופת האביב מתפתחות בין העלים תפרחות. התפרחות מכילות כמה עשרות סנסנים, שעליהם נמצאים הפרחים. בעצי הזכר מתפתחות תפרחות אבקניות ובעצי הנקבה מתפתחות תפרחות עליוניות. שלבי ההתמיינות של התפרחות מתרחשים בתוך הגזע. לפרח הנקבי ישנן שלוש שחלות. לאחר ההאבקה וההפריה, שחלה אחת מתפתחת לפרי ואילו שתי השחלות הנוספות מתנוונות (ברנשטיין 2004, סטולר 1977). מהתפרחות הנקביות המופרות מתפתחים אשכולות הפרי. משקלו של אשכול בודד יכול להגיע ל- עשרות ק"ג.

העדות הראשונה להמצאות התמר בארץ נמצאה בחפירות יריחו, כ-1,600 שנה לפני סה"נ (ברנשטיין 2004, סטולר 1977). התמר הינו אחד משבעת המינים, שבהם התברכה הארץ. בתקופת בית שני היה גידול התמר נפוץ מאוד בארץ, אולם במלחמות היהודים עם הרומאים נגרם נזק רב למטעי התמרים שבבקעת הירדן ובעין גדי, ובתום ימי הביניים הייתה בקעת הירדן כמעט ריקה מתמרים (ברנשטיין 2004, סטולר 1977). משנות השלושים של המאה העשרים, יחד עם התבססות הישוב היהודי בארץ, הובאו לארץ חוטרי תמר של זנים איכותיים מפרס, עירק ומצריים. יבוא נוסף של עשרות אלפי חוטרים נעשה מעירק בשנות החמישים (אבידוב 1959), ובשנות השבעים יובאו מארה"ב כ-25-30 אלף חוטרים של 'מג'הול' ו'דקל נור' (ברנשטיין, 2004). כיום, מטעי התמר נפוצים מדרום הכנרת, לאורך בקעת הירדן, הערבה ועד אילת. בשנים האחרונות, עקב ההצלחה הכלכלית, מטעי התמר מתרחבים בקצב של כ-10% בשנה. היקף מטעי התמר בארץ עולה היום על 540,000 עצים בלמעלה מ-40,000 דונם, ושווי של הפרי למעלה מ-350 מליון ש"ח לשנה. במטעים המסחריים בארץ מגודלים כ-10 זנים של תמר (ברנשטיין, 2004). הזנים הנפוצים ביותר המשמשים ליצוא הם 'מג'הול', 'דקל נור', 'חיאני' ו'ברהי'. הגידול המשמעותי בשטח המטעים בארץ נובע מנטיעות של דקלי תמר מהזן 'מג'הול' באזורים רבים, לכל אורך גבולה המזרחי של מדינת ישראל, בערבה, ים המלח, בקעת הירדן ועמקי הצפון, והפך אותו למרכיב המרכזי במטעים בארץ. כיום, מהווה 'מג'הול' את הזן העיקרי בארץ, וכמות הפרי שנגדד ממנו מוכפלת מידי חמש שנים. לעצי 'מג'הול' גזע בינוני בעוביו, והוא נמנה בין הזנים הנוטים לצמוח לגובה בקצב מהיר (ברנשטיין 2004).

2.1.2. מורפולוגיה ויצירת אברים בתמר

בניגוד למרבית הצמחים והעצים הדו-פסיגיים המכילים מספר רב של קדקודי צמיחה אמיריים לצמח, בעץ התמר הבוגר קיימת מריסטמה אפיקלית יחידה, "לב התמר" - קדקוד הצמיחה האמירי, האחראית על יצירת כל העלים והתפרחות החדשות של העץ. מריסטמה זו מייצרת את כל העלים בצורה לוליינית, כאשר כל שלושה עלים משלימים קצת יותר מסיבוב (דור) (איור 1), תוך כדי הגבהה של הגזע בפלסטוכרון של 13 או של 21. בחיק כל עלה נוצרת מריסטמה חיקית, ממנה יכול להתפתח חוטר כאשר העץ צעיר ונמוך, או תפרחת כאשר העץ בוגר. התפתחות חוטר או תפרחת מהמריסטמה מותנית בתנאי סביבה מתאימים, ובמאזן ההורמונאלי של העץ. חלק מהמריסטמות החיקיות לא יתפתחו כלל אם לא קיבלו את האינדוקציה להתפתחות בזמן המתאים. בעונת האביב מתפתחות מריסטמות בבסיסם של מספר דורים של עלים, שמהן תמיינה תפרחות (כ- 3-5 דורים בעץ בוגר), וביניהן דורים ללא תפרחות.



איור 1 חתך סכמטי אופקי באזור הקודקוד של עץ התמר. השטחים הממוספרים הם חתכים בבסיס העלים, עלה 9 המבוגר בשטח החתך. כל שלושה עלים עוקבים משלימים קצב יותר מסיבוב אחד מסביב לגזע. כל עלה יוצא בזווית של כ- 135° - 140° מהעלה הקודם לו. (ברנשטיין, 2004).

יצירת כל העלים נעשית רק ע"י המריסטמה הקדקודית. פגיעה במריסטמה זו תגרום להפסקת יצירת איברים חדשים ולמות העץ כולו (ברנשטיין 2004). העדר התפצלויות של הגזע לענפים והתפתחות של נצרים חיקיים, לא מאפשרים עיצוב וגיוזום העץ למניעת היתמרותו (אלוני וחוב' 2009).

גזע התמר הינו הגבעול עליו נוצרים העלים והתפרחות, כמו בצמחים חד-פסיגיים אחרים, כשחלקו החיצוני של הגזע הינו למעשה נדני העלים העוטפים את הגבעול, בדומה לגלדי הבצל (Tomlinson 1990). החלק הפנימי של הגזע, בקוטר של 30-40 ס"מ, מורכב מעשרות אלפי צרורות הובלה המגיעים לכותרת העץ ולבסיסי

העלים. צרורות אלה עטופים בסיבים ארוכים ושקועים ברקמת פרנכימה, המשמשת גם כריקמת אגירה (ברנשטיין 2004, Tomlinson 1990).

2.1.3. הצימוח לגובה בתמר

עצי התמר גבהים במשך כל חייהם בקצב של כ- 30-70 ס"מ לשנה ומגיעים לגבהים של למעלה מ-25 מטר. התרומה לגובה הגזע של כל עלה חדש הינה של 1-2 ס"מ (ברנשטיין 2004). בעולם ידועים מאות רבות של זני תמר שבודדו באופן מסורתי במשך מאות שנים. חלק מהזנים, כמו 'מג'הול' או 'זגלול', נוטים יותר להיתמר ומגיעים לגבהים של יותר מ-25 מטר (ברנשטיין 2004). זנים אחרים, כמו 'חדראווי', נוטים פחות להיתמר. בארץ, העלייה לעצים הגבוהים לביצוע גדיד נעשית באמצעות כלים ייחודיים, וככל שהעץ גבוה יותר, הטיפול בו מצריך ציוד יקר יותר וזמן רב יותר, והינו מסוכן. הצימוח הגבוה מקצר מאוד את משך הכדאיות הכלכלית של גידול התמר, ומחייב עקירת עצים גבוהים והחלפתם בעצים צעירים (אלוני וחוב' 2007, 2009). הנטיעה המסיבית בארץ של הזן 'מג'הול' הנוטה להיתמר, רק מחריפה את בעיית ההיתמרות. בראיה ארוכת טווח צפוי, שעצים רבים מאלה שניטעו בשנים האחרונות יעלו את הגובה הממוצע של העץ, והדרישה לפתרונות, באמצעות כלי גובה גבוהים עוד יותר, או באמצעות פתרונות יצירתיים אחרים, תלך ותגבר. על כן, פיתוח אמצעים לעיכוב היתמרות מבוקר של עץ התמר יהיה בעל חשיבות כלכלית רבה.

בשנים הראשונות לאחר הנטיעה קצב הגידול של העץ הוא איטי, כשהשתיל "משקיע" בהתבססות והתרחבות - שלב המכונה Establishment phase (Tomlinson 1990), אך לאחר כחמש-שש שנים חלה תקופת גדילה מואצת, היכולה להגיע לכדי מטר לשנה. בעצים מבוגרים (בני למעלה מ-40 שנה) גבוהים מאוד נמצא, שהגידול מתמתן וקצב הצימוח לגובה קטן, למרות שעצים אלה ממשיכים ליצר אותה כמות של עלים (ברנשטיין 2004). מידע זה מצביע על כך שהמרחק האנכי בין עלה לעלה מצטמצם עם התבגרות העצים, ומרמז על האפשרות שהוא תלוי במאזן ההורמונאלי של העץ.

מחקרים התפתחותיים בעצים ממשפחת הדקלים (*Arecaceae* או *Palmae*), הראו הפרדה בין אזור המריסטמה בו מתמיינים איברי הדקל ואזור חלוקת התאים שמתחתיו, אשר סביבו אזור בו הגזע מתרחב (Tomlinson 1990). מתחת לאזורים אלה מצוי אזור התארכות הפרק. מבנה זה מצביע על אפשרות לצמצם את התארכות הפרקים, מבלי לפגוע בכמות העלים הנוצרת.

2.1.4. ניסויים לוויסות הגובה של עץ התמר

הגובה הרב אליו מיתמרים עצי התמר הבוגרים הטריד חקלאים וחקרנים רבים בעבר (Mason 1927, Van Der Meid 1946). גם חוקרים בארץ ניסו להתמודד עם הבעיה. סטולר עקר עצים גבוהים ושתל אותם שנית כשהם קבורים עמוק (כ-10 מטר) בקרקע. עצים אלה אומנם נותרו בחיים, אך לא חזרו להניב באופן דומה לעצים רגילים. יתכן שהבעיה נבעה מהקושי בהשקיה בשל מערכת השורשים העמוקה, או מאוורור לקוי של הקרקע בעומק כה רב. אחרים ניסו ל"ארגז" חלקים עליונים בגזעים של עצי תמר בוגרים, מתוך כוונה שלאחר השרשתם ינוסרו העצים והחלק העליון המושרש יינטע שנית באדמה (אורי לנדאו, מידע בע"פ). אולם, ניסויים אלה לא צלחו. בעבודות אחרות נמצא ששימוש במים מליחים הוריד את קצב הצימוח של העץ, אולם הביא גם

לירידה ביבול המתקבל (מאירי וחוב' 1997). כל הניסויים האלו לא הובילו לפיתוח דרך יעילה להתמודד עם היתמרות עצי התמר.

2.2 ריסון צימוח ווגטטיבי בעצים דו-פסיגיים וחד-פסיגיים

2.2.1 שיטות חקלאיות לריסון הצימוח הווגטטיבי בצמחים

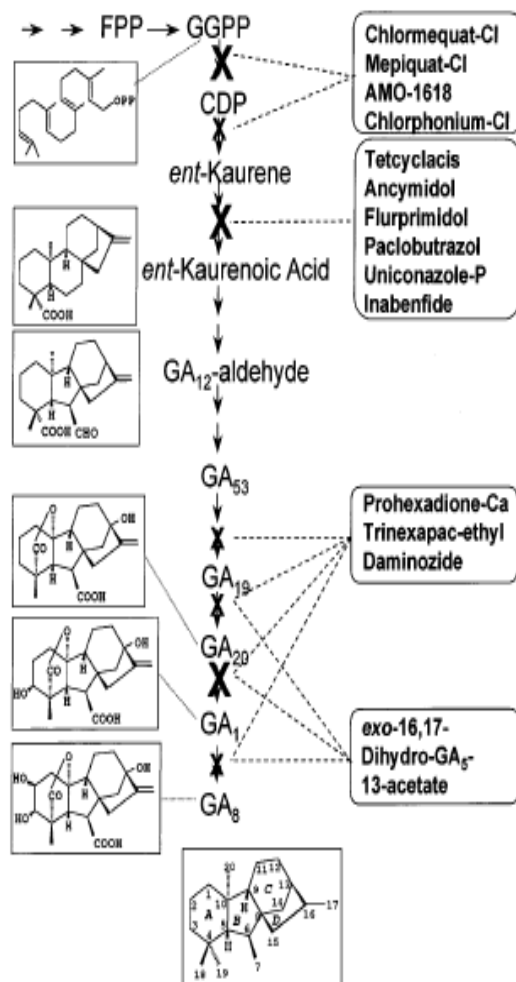
במערכות צמחיות רבות הצימוח הווגטטיבי מהווה מכשול להגדלת היבול. פעמים רבות צימוח ווגטטיבי מהיר מביא לירידה בפוריות של הצמח וביבול המתקבל. מסיבה זו כבר פותחו שיטות לשלוט בגודל הצמח ובקצב הצימוח שלו בחקלאות המסורתית, ובמיוחד בחקלאות המודרנית (Miller and Tworkoski 2003). הצימוח הווגטטיבי יכול להיות מרוסן גנטית, על ידי שינוי תנאי הסביבה או באמצעות שיטות חקלאיות שונות. השיטה הפשוטה ביותר ליישום בעצים היא גיזום מסיבי של העץ. גיזום זה מקטין את הנפח והגובה של העץ, אולם לעיתים קרובות הוא גורם דווקא לעידוד צימוח של שרביטים וענפים חדשים. דרך אחרת לעיכוב הצימוח הוא להגביל את נפח מערכת השורשים, על ידי הגבלת נפח הקרקע הזמין לשורשים או על ידי חיתוך של מערכת השורשים במרחק מסוים מהעץ. ניתן להגביל את מערכת השורשים גם באופן עקיף, על ידי מניפולציות בהשקיה, הגבלת כמות המים או האזור המורטב שמסביב לעץ. גם לרמת הדשן הניתן ישנה השפעה על הצימוח. דרך מקובלת אחרת לעיכוב הצימוח של העץ היא חיגור של ענפים או של גזעים. שיטה זו פותחה בעיקר כדי להגדיל את היבול, אבל לעיתים קרובות היא יכולה גם להביא לעיכוב בצמיחה. שיטות אלה מתערבות במעבר של חומרי הזנה והורמונים לנוף ותוצרי פוטוסינתזה מהנוף ליתר חלקי הצמח (Forshey, and Elfving 1989).

בעצים, במהלך עבודת ההשכחה ולעיתים גם באופן ספונטאני, זוהו טיפוסים רבים בעלי צימוח ווגטטיבי מצומצם (Miller and Tworkoski 2003). בתפוח בעיקר, אבל גם בעצים נשירים אחרים, זוהו עשרות טיפוסים של עצים גנסיים או מדורבנים. חלק ניכר מזני התפוח המסחריים היום הינם זנים מדורבנים. עיכוב צימוח יכול להיגרם גם כתוצאה מתכונות הכנה שעליה הם מורכבים. פותחו כנות המקנות עוצמת גידול חזקה, לעומת כנות אחרות בעלות השפעה "מננסת". בתפוח נמצא שהכנות המננסות יכולות להגביל את הצימוח אפילו עד לכ- 20% מהצימוח של כנות בעלות עוצמת צימוח חזקה (Barritt et al. 1997).

בתמר לא ניתן ליישם את מרבית השיטות שצוינו לעיל: גיזום אינו אפשרי מאחר שהתמר מתפתח מקדקוד צמיחה אמירי אחד, וגובה עם כל דור של עליים. הגבלת כמות המים צריכה להיות מאוד קיצונית על מנת להפחית צימוח, דבר שיפגע ביבול. בבחינת ההתמרות בעצי תמר בוגרים בערבה, שההשקיה בהם הופחתה ב- 30%, לא נמצאה כל האטה בהתמרות (תוצאות שלא הוצגו). חיגור או הרכבה אינם אפשריים בתמר, מאחר שהוא חד-פסיגי, כלומר צרורות ההובלה מפוזרים בכל חתך הגזע ולא בהיקף הגזע, מבנה שאינו מאפשר חיגור. גם הרכבה אינה אפשרית, מאחר שבצמחים חד-פסיגיים אין רקמת קמביום שתאפשר איחוי הכנה והרוכב ליצירת מערכת הובלה משותפת.

2.2.2. מסלול הביוסינתזה של ג'יברלינים

תהליכי הצימוח הווגטטיבי מבוקרים בין היתר על ידי ג'יברלינים. הג'יברלינים משפיעים על תהליכים רבים בצמח, הכוללים נביטה, התארכות גבעולים ועלים והתפתחות הפרה והפרי. במיוחד חשובה פעילותם של הג'יברלינים בעידוד התארכות וחלוקות של תאים. היום ידועים כ- 125 ג'יברלינים שונים, אך לרובם לא נמצאה פעילות ביולוגית. רבים מהם הינם כנראה קדמים (פרקורסורים) לא פעילים או תוצרי פירוק של ג'יברלינים אחרים (Hedden and Phillips 2000, Olszweski 2002). מסלול הביוסינתזה של הג'יברלינים נחקר רבות. הגנים המבקרים מסלול זה מוכרים, ובודדו מוטנטים רבים הפגועים בשלבים ייחודיים של התהליך (Hedden and Phillips 2000, Olszweski 2002). הג'יברלינים הינם דיטרפנואידים בני 19 או 20 פחמנים. מסלול הביוסינתזה שלהם כולל שלושה שלבים עיקריים, שבכל אחד מהם מתרחשות מספר ריאקציות אנזימתיות (איור 2): בשלבים המוקדמים של המסלול המתרחשים בפלסטידות הופך Geranylgeranyl diphosphate דרך *ent-Copalyl diphosphate* ל-*ent-Kaurene*. בהמשך התהליך, ברטיקולום האנדופלסמטי, הופך *ent-Kaurene* על ידי Cytochrome P450 monooxygenases ל- GA_{12} .



איור 2. מסלול הביוסינתזה של הג'יברלינים. מפורטים השלבים השונים ותוצרי הביניים העיקריים הנוצרים. השלבים השונים בתהליך המעוכבים על ידי קבוצות שונות של מרסני צמיחה מוצגים על ידי קווים מקווקוים (Rademacher, 2000)

בשלבם המאוחרים של התהליך, בציטוזול, מתרחשים תהליכי חמצון נוספים ליצירת הג'יברלינים השונים באורך של 19 ו-20 פחמים (Hedden and Phillips 2000, Rademacher 2000, Olszewski 2002). סיגנלים סביבתיים, כמו טמפרטורה ואור, יכולים להשפיע על תהליכים בצמח על ידי שינוי ריכוז הג'יברלינים או על ידי שינוי ברגישות הצמח להורמונים אלה. מסלול הביוסנתזה של הג'יברלינים מבוקר גם על ידי הורמונים נוספים כמו ברסינוסטרואידים ואוקסינים ותלוי גם ברמה ההתפתחותית של הצמח (Hedden and Phillips 2000, Olszewski 2002).

2.2.3. מוטנטים זנים בעלי צימוח ווגטטיבי מרוסן

בשנים האחרונות זוהו בצמחי מודל מוטנטים רבים הפוגעים בביוסינתזה של הג'יברלינים או בתגובה של הצמח להורמון. זוהו גנים המעורבים בתהליכי הסינתזה של ההורמון וברמות הבקרה על יצירתו. מוטציות אחרות נמצאו קשורות למערכת העברת האותות של קליטת ההורמון והפעלת המערכת התוך-תאית בתגובה להורמון (Hedden and Phillips 2000, Olszewski 2002). לחלק ניכר ממוטציות אלה היה פנוטיפ של ננסות או של צימוח ווגטטיבי מוגבל.

גם בצמחים חד-פסיגים זוהו מוטנטים שונים בעלי נטייה לננסות. דגניים עשבוניים גבוהים הינם חלשים למדי ונוטים להישבר או להתכופף עם היתמרותם בעקבות רוחות או גשמים חזקים (תהליך הנקרא רביצה - Lodging), ובעקבות כך מתקבל אובדן גדול מאוד של יבול. השימוש במוטנטים ננסיים וננסיים למחצה בדגניים, ובמיוחד בגידולים כמו חיטה, אורז ותיירס, הגדיל מאוד במהלך המאה ה-20 את היבול והיווה חלק מ"המהפכה הירוקה" בחקלאות (Hedden, 2003). טיפוסים ננסיים ו"חצי" ננסיים זוהו גם בין זנים שונים של בננה, וחלקם הפכו בזכות תכונות אלו לזנים מובילים. בדקלי שמן, זוהו זנים "חצי" ננסיים, ואלה משמשים בתוכניות השבחה לקבלת זנים חדשים נמוכים יותר (Corley et al. 1971, Hardon et al. 1972, Luyindula et al. 2005). אפיון של מוטנטים אלה במינים שונים הראה שהם קשורים פעמים רבות למסלול הביוסינתזה של הג'יברלינים או לקולטנים שלהם ולמסלול ה-Signal transduction המופעל על ידי קולטנים אלו.

טיפוסים ננסיים חריגים של תמר נמצאו גם בין עצים שמקורם היה מתרבותית רקמה (Gurevich et al. 2005, Al-Kaabi et al. 2007), אולם הם היו ננסיים מאוד, ומרביתם נעקרו לפני כניסתם (המאוחרת) לניבה. עדיין לא נמצאו בין עצי התמר טיפוסים "חצי" ננסיים של זני עלית, כמו הזן 'מג'הול', שיוכלו להוות מקור לריבוי.

2.2.4. חומרים מוסתי צמיחה (Plant growth regulators) וחומרים מרסני צימוח (Growth retardants)

במהלך השנים התגלו וסונתזו מאות חומרים המווסתים את קצב הצימוח של הצמח. חומרים אלה נקראים חומרים מוסתי צמיחה (Plant growth regulators). בין אלו, ישנם חומרים רבים מרסני צימוח (Growth retardants). האחרונים הם חומרים סינתטיים המשמשים להגבלת הצימוח הווגטטיבי באופן בו לא תשתנה התבנית ההתפתחותית של העץ. החל משנות השישים של המאה ה-20, קיים שימוש נרחב בחומרים אלו במערכות חקלאיות רבות לעיכוב של צמיחת ענפים ללא פגיעה משמעותית בולטת ברמת הפוריות של הצמח.

מרביתם מעכבים את הביוסינתזה של הג'יברלינים בשלבים שונים במסלול, ולכן הם נקראים גם אנטי-גיברלינים - Gibberellin biosynthesis inhibitors (Rademacher 2000, 2001). חומרים אלה פועלים בעיקר על ידי עיכוב ההתארכות של התאים בגבעול, אך במידה מסוימת גם על ידי צמצום קצב חלוקות התאים (Rademacher 2000). חומרים מרסני צימוח משתייכים בעיקר לארבע קבוצות, שכל אחת מהן מעכבת שלב מסוים במסלול הביוסינתזה של הג'יברלינים (Rademacher 2000, ראה איור 2):

(א) תרכובות המכילות יוני אונים (Onium type compounds). חומרים אלה מעכבים באופן ספציפי שלבים מוקדמים במסלול הביוסינתזה של ג'יברלינים לפני יצירת ה-ent-Kaurene. דוגמא לחומר ממשפחה זו הוא כלורמקואט כלוריד (Chlormequat chloride). חומרים אלה שימשו רבות במניעת הרביצה בדגניים. מרבית החומרים מקבוצה זו אסורים כיום לשימוש, בעקבות מציאת ריכוזים גבוהים מעל המותר של שאריות רעילות בפירות (Rademacher 2001).

(ב) חומרים המכילים טבעת חנקנית הטרוציקלית – חומרים אלה מעכבים את הפעילות של המונואוקסיגנזות, ובכך מעכבים את השלב של יצירת ent-Kaurenic acid מ-ent-Kaurene. בקבוצה זו נכללים מעכבי צימוח נפוצים בשימוש, כמו פקלובטרזול (PBZ) ויוניקונזול (UNI) P.

(ג) חומרים בעלי מבנה הדומה ל-2-Oxoglutaric acid, במיוחד חומרים מסוג Acylcyclohexadions. הבולט בין החומרים האלה הוא פרוהקסידיון-סידן (Prohexadione-Ca). חומרים אלה מעכבים את פעילות האוקסיגנזות הפעילות בשלבים המאוחרים של מסלול הביוסינתזה של ג'יברלינים (Rademacher et al. 1992, 2001).

(ד) 16,17-Dihydro-GAs. חומרים אלה מהווים מודיפיקציות של ג'יברלינים טבעיים ומשמשים לעיכוב צימוח בעיקר בפרחים ודגניים (King et al. 1997, Rademacher et al. 1999).

2.2.5. ריסון צימוח בעצים דו-פסיגיים באמצעות מרסני צימוח

ניסויים לשימוש במרסני צימוח בעצים נשירים החלו כבר בשנות השישים של המאה הקודמת (Rademacher 2000, Miller and Tworokski 2003). עבודות רבות עסקו בעיכוב הצימוח באמצעות טריאזולים, בעיקר PBZ ו-UNI. חומרים אלה ייחודיים בכך, שישנה להם יכולת סיסטמית והם נעים בעיקר במערכות ההובלה בגזע (Miller 1988, Miller and Tworokski 2003). בעקבות עבודות אלה הטיפולים במעכבי הצימוח מסוג זה מקובלים מאד בגידולים חקלאיים שונים (Miller and Tworokski 2003). בשנים האחרונות נעשה גם מחקר רב לגבי השימוש בפרוהקסידיון-סידן לעיכוב הצימוח. הרעילות הנמוכה שלו, והיכולת לטפל בו באמצעות ריסוס עלויות עודדו מאוד את השימוש בו בעצי מטע (Rademacher 2001). במספר עבודות נמצא עיכוב בולט בצמיחה הווגטיבית של עצי תפוח ואגס בעקבות שימוש בחומר זה (Costa et al 2001, Evans 1999, Owens and Stover 1999, Unrath 1999). החומר אושר לשימוש כמעכב צימוח בתפוח ואגס במדינות רבות באירופה (תחת השם Regalis), בארה"ב (כ-Apogee) ולאחרונה גם בישראל.

2.2.6. ריסון צימוח בצמחים חד-פסיגיים באמצעות מרסני צימוח

מספר עבודות בדקו את ההשפעה של אנטי-ג'יברלינים גם על צמחים חד-פסיגיים, כדגניים שונים. מעכבי צימוח טריאזולים, כמו PBZ ו-UNI, שמשו רבות לעיכוב הרביצה בדגניים (Izumi et al. 1984). גם בשימוש באנלוגים של ג'יברלינים מקבוצת ה-16,17-Dihydro-GAs נמצא עיכוב של תהליכי ההשתרעות (Rademacher et al. 1999). בשנים האחרונות נעשו מחקרים רבים גם בשימוש בפרוהקסידיון-סידן למניעת ההשתרעות של הדגניים (Kamiya et al. 1991, Nakayama et al. 1990). חומר זה נמצא כבעל רעילות נמוכה מאוד והשפעתו קצרת טווח באופן יחסי. בעקבות כך הוא אושר לשימוש לעיכוב הרביצה בדגניים במספר רב של מדינות.

מספר עבודות בחנו השפעת מעכבי צימוח בעצים חד-פסיגיים. בנבטים של בונה ושל דקל שמן נמצא עיכוב צימוח בעקבות טיפול באנטי-ג'יברלינים (Reuveni and Golubowicz 1993, Carvajal et al. 1998). עצי דקל ממינים שונים הראו אף הם עיכוב בצימוח בעקבות מתן PBZ (Hensley and Yogi 1996). נעשו גם ניסויים לוויסות הצימוח והיכול של דקל השמן באמצעות מרסני צימוח (Abdul Halim et al. 1990). טיפול בעצי דקל השמן ב-PBZ השפיע על אורך ושטח העלים שנוצרו (Mepsted et al. 1995). אולם בעבודה זו לא נבחנו השינויים בקצב הצימוח הווגטיבי של העץ כולו.

ניסויים ראשוניים לעיכוב ההיתמרות בתמר באמצעות PBZ נעשו ע"י ע. ראובני במטעים בערבה, אך תוצאותיהם לא פורסמו (גדעון זיו, מידע בעל-פה). ניסוי לריסון צימוח בדקלי תמר בעזרת מרסני צימוח נעשה בלוב (El-Hodairi et al. 1998). בעבודה זו נעשה שימוש ב-PBZ ו-UNI שיושמו ישירות אל הלולב של עצי תמר מהזן 'תפסירט' בני 3 שנים. במהלך ארבע שנות המחקר התקבלה ירידה משמעותית בצימוח לגובה (כ-30%), ועלה מספר החוטרים והאשכולות לעץ. המחקר מצביע על הפוטנציאל הרב הגלום בריסון הצימוח בתמר, אך לא נעשה בו אפיון פיסולוגי ומורפולוגי של האיברים המרוסנים. כמו כן, מבחינה יישומית ריסון הצימוח בעבודה זו נעשה בשלב מוקדם מאד בהתבססות העץ, שעלול לעכב את התפתחות העץ ולמנוע את הגעתו לגודל המתאים לנשיאת יבול מסחרי.

2.2.7. שיטות יישום של מרסני צימוח

קיימות מספר שיטות ליישום מרסני צימוח, שהבולטות ביניהן הן יישום עלוותי והגמעה דרך הקרקע. כל שיטה מתאימה למצבים שונים, לפי סוג המרסן, מין הצמח, האיבר עליו רוצים להשפיע ותנאי הקרקע. יישום עלוותי מביא ברוב הגידולים את מרסני הצימוח ישירות אל קדקודי הצימוח. בתמר, קדקוד הצימוח (לב התמר) חבוי עמוק בתוך הגזע, ולכן יישום באמצעות ריסוס לא יביא את החומר ישירות ל"אתר המטרה". חלק מהחומר עשוי להיקלט דרך העלווה, להישאר בה ולהשפיע על העלה בו הוא נקלט, או לנוע דרך צינורות השיפה לחלקים אחרים בצמח. תנועה זו הוצגה בקיקיון ע"י Witchard (1997), שהראה כי PBZ נע הן בעצה והן בשיפה, ולכן הוא בעל יעילות רבה באופני יישום שונים. עם זאת, תנועה דרך השיפה הנה מוגבלת (Davis et al. 1988, Fletcher et al. 2000), ולא תמיד ניתן לסמוך עליה שתוביל את החומר לשאר חלקי הצמח. יישום באמצעות ריסוס מקובל בעצי פרי (Miller and Tworowski 2003), דגניים (Espindula et al. 2009) ובמשתלות (Berova and Zlatev 2000). יישום עלוותי בתמר נבחן

בהצלחה במחקר על עיכוב הצימוח בלוב (El-Hodairi 1998). עם זאת, יישום מסחרי של מרסני צימוח באמצעות ריסוס במטעים איננו מדויק, מפני שחלק מן החומר המרוסס ניגר לקרקע ונקלט דרך מערכת השורשים. כמו כן, קשה לכוון את כמות החומר שכל צמח אמור לקבל. ההגמעה דרך הקרקע הינה פשוטה מאוד ליישום ומדויקת יחסית, מפני שניתן לקצוב לכל עץ את הכמות שהוא אמור לקבל. היא משמשת ליישום מרסני צימוח בעצי פרי ורדניים (Miller and Tworkoski 2003), אבוקדו (Symons et al. 1989), גידולים במצעים מנותקים (Berova and Zlatev 2000) ובצמחים רבים נוספים. למרות יתרונותיה של השיטה, יש לה גם מספר חסרונות משמעותיים: חלק מהחומרים אובדים ע"י ספיחה לקרקע או נגירה למי התהום. בהמשך, החומר הספוח משתחרר בהדרגה מהקרקע ויכול ליצור השפעה ארוכת טווח, שלעיתים אינה רצויה. ביישום בקרקע יש להתחשב במשתנים, כגון סוג הקרקע, משטר ההשקיה ותנאי מזג האוויר.

3. מטרות העבודה

1. אפיון פיסיולוגי, מורפולוגי ומיקרוסקופי של השפעת חומרים מרסני צימוח על ההתארכות ויצירת איברים בדקלי תמר.
2. פיתוח יכולת לשלוט במידת הצימוח לגובה של עצי תמר באמצעות מרסני צימוח.

4. חומרים ושיטות

4.1. מערכות ניסוייות לבחינת השפעות מרסני צימוח על דקלים

השפעת מרסני צימוח על תהליכי הצימוח בתמר נבחנה במספר מערכות. בכל אחת מהמערכות נבדקו השפעותיהם של שני חומרים מרסני צמיחה ממשפחת הטריאזולים: PBZ (ניתן כקולטר), 250 גר' חומר פעיל בליטר תכשיר (התכשיר מיוצר ע"י חברת Syngenta, שוויץ, ומיובא ע"י חברת מכתשים) ו-UNI (ניתן כמג'יק, 50 גר' חומר פעיל לליטר תכשיר, מיוצר ע"י חברת אגן). כל הריכוזים המצויינים להלן הם בחומר פעיל. מרסני הצימוח ניתנו בהגמעה בודדת לקרקע, מדוללים במים מתחת לטפטפות. בזריעים הצעירים החומרים דוללו בליטר אחד של מים, ובניסויים בעצים בוגרים ב-3 ליטר של מים. נבחנו גם טיפולים במינונים קיצוניים, כדי להוכיח את היכולת של מרסני צימוח לעכב את הצימוח הווגטיבי של תמר ולבחון השפעות קיצוניות שלהם.

4.1.1. מערכות מודל של זריעים צעירים בני כשנתיים של תמר

במערכת זו בוצעו טיפולים קיצוניים במיוחד, כדי לזהות השפעות מרביות, כולל השפעות הרסניות לעץ שעלולות להתקבל. הוגמעה 60 זריעים של תמר מהזנים: 'מג'הול' ו'חיאני' בחמישה טיפולים שונים: PBZ (2.5 או 6.25 גר' לעץ), UNI (0.5 או 1.25 גר' לעץ), וביקורת (זריעים לא מטופלים). כל זן נבחן בנפרד, שש חזרות לטיפול לטיפול. הזריעים נשתלו בעציצים בנפח של 27 ליטר, במצע שהורכב מ-50% טוף ו-50% כבול, בתוספת ק"ג אוסמוקוט לטון מצע. הזריעים הושקו בטפטוף בכמות של 0.66 ליטר מים ביום לעציץ בשנה הראשונה (יולי 2005-יולי 2006), ליטר אחד ביום לעציץ בשנה השנייה (יולי 2006-אוגוסט 2007), ובשנה השלישית, 3 ליטר ביום לעציץ עם צמחים גדולים ו-1.5 ליטר ליום לעציץ עם צמחים קטנים. למים הוסף דשן במינון של 50 ח"מ חנקן צרוף, 16.67 ח"מ זרחן צרוף ו-66.67 ח"מ אשלגן צרוף. הניסוי נערך בחממה במרכז וולקני בבית דגן, הטמפרטורה בחממה ווסתה באופן חלקי בעזרת מזרון לח ומאווררים שהחלו לפעול בטמפרטורה מעל 25°C. הטמפרטורה בחממה נעה בחודשי הקיץ בין 20 ל-45 מ"צ ובחורף בין 7 ל-30 מ"צ.

בניסוי נוסף שנערך בתנאים דומים, נבחנה השפעת מינונים שונים של מרסני צימוח על התגובה של זריעים של הזן 'חיאני'. 64 זריעים חולקו ל-16 טיפולים שונים, בכל טיפול 4 זריעים, כשכל זריע היווה חזרה. המינונים של PBZ ו-UNI שנבחנו בניסוי מפורטים בטבלה 1. מרסני הצימוח נמהלו בליטר אחד של מים ויושמו מתחת לטפטפת.

4.1.2. בחינת השפעה של מרסני צימוח על דקלי וושינגטוניה (*Washingtonia robusta*) גדולים

דקל וושינגטוניה ממשפחת הדקליים משמש לנוי ואינו נושא פרי אכיל, אך בגודלו ובקצב היתמרותו הוא דומה לעצי תמר בוגרים. לכן, ניתן להשתמש בעצים של מין זה כמודל לעצי התמר לבחינת השפעות דרסטיות יחסית, כלומר ריכוזים גבוהים של מווסתי צימוח, ללא חשש לגרימת נזק ליבול. 45 עצי דקל וושינגטוניה הוגממו ב- PBZ (25 או 62.5 גר' לעץ) או UNI (5 או 12.5 גר' לעץ). מרסני הצימוח נמהלו ב- 3 ליטר ויושמו מתחת לטפטפת; כביקורת שימשו עצים לא מטופלים, אשר הוגממו במים בלבד. גובה הגזע של דקלי הושינגטוניה נע בתחילת הניסוי בין 60 ל- 200 ס"מ. כדי לקבל עד כמה שאפשר אחידות בניסוי, העצים חולקו לשלוש קבוצות לפי גודלם (66 - 109, 110 - 135 ו-136 - 194 ס"מ). בכל קבוצת גודל, כל טיפול נעשה בשלוש חזרות בנות עץ אחד. לניסוי שימשה שדרת עצי דקל וושינגטוניה הנטועה לאורך כביש פנימי במרכז וולקני בבית דגן. בדיעבד הסתבר, שהקרקה לאורך השדרה איננה אחידה ומעורבת בשאריות שנותרו מסלילת הכביש. גם ההשקיה לא הייתה אחידה לאורך כל השדרה: מערכת ההשקיה בטפטוף פעלה באופן חלקי בלבד במהלך חודשי הקיץ בשנתיים וחצי בהן נערך הניסוי, חלק מן העצים קיבלו מים גם ממקורות אחרים, ועצים מסוימים נותרו עם השקיה מועטה מאוד במהלך כל הקיץ. העצים היו צפופים יחסית, ויתכן שחלק ממרסני הצימוח השפיעו גם על עצים שכנים. אולם למרות מגבלות אלו, הניסוי אפשר לזהות השפעות ריכוזים גבוהים של מרסני הצימוח בעצי דקל גבוהים יחסית.

4.1.3. בחינת השפעה של מרסני הצימוח על עצים בוגרים מניבים של תמר

השפעת מרסני הצימוח נבחנה גם בעצי תמר מניבים משני זנים 'וגלול' ו'מג'הול' בני כ- 6 שנים. העצים הוגממו ב- PBZ (62.5 גר' לעץ) ו- UNI (12.5 גר' לעץ). החומרים נמהלו ב- 3 ליטר מים ויושמו מתחת לטפטפת. כביקורת שמשו עצים לא מטופלים, שבהם יושמו 3 ליטר מים בלבד. בגלל הסיכון לפגיעה בעצי התמר המניבים, ניסוי זה בוצע בהיקף מצומצם יחסית, רק בריכוז אחד של כל מרסן צמיחה וב- 4 חזרות בנות עץ בודד בכל זן. הניסוי נערך בחלקה בחוות עדן, קרקע מסוג רנדזינת העמקים, טמפרטורה בקיץ (יולי - אוגוסט) 38-24 מ"צ ובחורף (ינואר - פברואר) 17-7 מ"צ. הטיפול בעצים נעשה בהתאם לפרוטוקול הגידול על ידי המגדלים. ההשקיה ניתנה מדי מספר ימים לפי מקדם של 0.7 של אידוי גיגית.

4.1.4. בחינה מורפולוגית של השפעת מרסני הצימוח על הצימוח הווגטיבי והרפרודוקטיבי ברמת

הצמח השלם

השפעות (קצרות וארוכות טווח) של מרסני הצימוח על היבטים מורפולוגיים שונים נבחנו בכל מערכות הניסוי שפורטו. בכל אחת מהמערכות הניסוייות נבחנו קצב התארכות הלולב, אורך העלים, אורך ההוצים (בתמר) ומידת התארכות הגזע. נבדקו גם שינויים בצורת העלים הנוצרים, בצבעם או בכיוון יצירתם, וכן מראה הגזע. בעצי התמר הבוגרים, נבחנה גם השפעת מרסני הצימוח על מדדי פוריות (מספר תפרחות, פרחים וחנטים) ועל היבול.

מדידת קצב הצימוח של הלולב התבססה על העובדה שעלה התמר גדל מבסיסו. לכן ניתן לסמן נקודה על חלקו החשוף של הלולב, ולמדוד את שינוי מיקומה ביחס לנקודה קבועה בעץ (ברנשטיין 2004). למדידת התארכות

הלולב בעצי התמר הבוגרים ובדקלי הוושנינגטוניה, חובר מד מדידה לגזע העץ, וממנו נקשר חוט אל נעץ שננעץ בחלקה החשוף של שידרת הלולב. בזריעי התמר, נמדד אורך הלולב באמצעות מוט שהוצב לצידם. ההפרשים בין המדידות חולקו במספר הימים שחלפו ביניהן, כך שהתקבל קצב צימוח הלולב בס"מ ליום.

4.1.5. השפעת מרסני הצימוח על היבול והפרי

הפרי מהגדידים של 2006 ו-2007 נשקל ואופיין במעבדה. בנוסף בשנים 2005 - 2007, נלקחו דגימות פרי משני הזנים למעבדת בקטוכם, לבדיקת שארתיות של מרסני הצימוח. סף הרגישות של הבדיקה היה 0.02 ח"מ.

4.2. ניתוח וחשיפת האיברים העובריים ב"לב התמר" בזריעים צעירים של

תמר

4.2.1. בחינה של העלים הגלויים

כדי לבחון את השפעת הטיפולים על האיברים העובריים שב"לב התמר" ועל התארכות התאים בעלי התמר, נותחו 29 זריעי 'מג'הול', 6 מכל טיפול (בטיפול של PBZ, 6.25 גר' לעץ, היו רק 5 זריעים) כשנתיים לאחר יישום מרסני הצימוח. כל זריע צולם, נעקר ונותח על ידי הסרה של עלי התמר הגלויים אחד אחרי השני עד הלולב, שהוא העלה החשוף האחרון. בתום ניתוח הצמח, היו בידינו שני תוצרים חשובים:

א. עלי תמר בוגרים שלמים, שנספרו ובהם נמדדו מדדים שונים להשוואה בין זריעים מטופלים לבין הביקורת. משדרות של עלים מסוימים נלקחו דגימות לקיבוע ב-FAA, לצורך מדידת אורך התאים, כפי שיפורט בהמשך.

ב. "לב התמר" - כל העלים העובריים של אותו זריע ובתוכם המריסטמה הקדקודית. 25 מלבבות אלו נחשפו תחת בינקולאר, ע"י הסרה הדרגתית ועדינה של העלים העובריים עד הגעה למריסטמה הקדקודית (5 זריעים מכל טיפול). 4 לבבות קובעו לשם בחינה של חתכי אורך במיקרוסקופ, כפי שיפורט בהמשך.

4.2.2. חשיפה של המריסטמה והעלים החבויים בלב התמר תחת בינקולר ואפיון המריסטמה הקדקודית

חשיפת המריסטמה נעשתה באמצעות קילוף מדורג של העלים תחת בינקולר (Leica, MZFL 3, Germany), כשבכל שלב המריסטמה צולמה (Leica, Germany, DC200). במהלך החשיפה נבחנו באמצעות בינקולאר מספר העלים שנוצרו, צורתם, גודלם וצורת המריסטמה עצמה. התמונות עובדו בעזרת תוכנת IM1000 (Leica, Germany).

4.3. אפיון היסטולוגי של השפעת מרסני הצימוח על רקמות שונות של עצי התמר

4.3.1. קיבוע דוגמאות ויצירת חתכים עוקבים בפראפין

הדוגמאות קובעו בתמיסת FAA (10% פורמאלדהיד, 5% חו. אצטית, 50% אתנול ו-35% מים מזוקקים). לאחר הדגרה של לפחות 3 ימים ב- FAA, נעשתה ההידרציה בואקום בריכוזים עולים של אתנול (50%, 60%, 70%, 85%, 95% ופעמיים 100%). לריכוז האתנול האחרון הוסף אאוזין והדוגמאות הועברו אינקובציה למשך הלילה. למחרת בוצעו עוד שלוש החלפות של 100% אתנול, ולאחריהן הוספה מדורגת של היסטוקליר, שנעשתה על ידי החלפה לתמיסות אתנול בריכוזים עולים (25%, 50%, 75% ושלוש פעמים 100%). לתמיסה האחרונה הוספו פתיתי פראפין והדוגמאות הועברו לאינקובציה למשך לילה. למחרת, הדוגמאות הוכנסו לתמיסה של 1/3 היסטוקליר ו-2/3 פראפין למספר שעות, ולאחר מכן הועברו ל-100% פראפין למשך הלילה. נעשו ארבע החלפות של הפראפין במשך 4 ימים בטמפרטורה של 37°C. בהמשך, הדוגמאות הושארו למיצוק הפראפין בטמפרטורת החדר במשך לילה אחד נוסף לפחות. הדוגמאות שקובעו בפראפין נחתכו במיקרוטום לחתכים רציפים בעובי של 15 מיקרון. החתכים הועברו לזכוכיות נושאות באמבט מים ויובשו משך לילה.

החתכים ההיסטולוגיים נצבעו ב- Safranin - Fast green כמפורט להלן: ניקוי הזכוכיות בהיסטוקליר ע"י השריה למשך 10-12 דק', הידרציה בריכוזים יורדים של אתנול (100, 100, 95, 70 ו-50%), 1-21 דק' בכל תמיסה, והשריה ב- Safranin (15% במים מזוקקים) למשך 30 דק'. בהמשך נעשתה ההידרציה בריכוזים עולים של אתנול (50%, 70%, 95% פעמיים), צביעה ב- Fast Green (5% באתנול), 10-15 שני', טבילה באתנול 95%, חיזוק הצבע בשמן ציפורן, פעמיים 2-3 דקות כל פעם, ניקוי נוסף בהיסטוקליר שלוש פעמים ל-2-3 דק' כל פעם. לבסוף, הדבקה של זכוכיות מכסה על החתכים.

4.3.2. בחינה מיקרוסקופית של השפעת מרסני הצימוח על אורך התאים בעלי התמר

מכל זריע שנותח נלקחו דוגמאות מעלה 6, שהתפתח ממועד יישום החומרים. עלה זה נחשף להשפעת מרסני הצימוח במשך כל התפתחותו אחרי השלב העוברי וסיים את גידולו לפני דעיכת ההשפעה. מכל עלה נלקחו שתי דגימות, דגימה אחת נלקחה מהחלק העליון, המבוגר יותר, והשנייה מהחלק התחתון, הצעיר יותר, של שדרת העלה. בבחינה במיקרוסקופ אור (DMLB, Leica, Germany) נמדד אורכם של 15 תאים רצופים ב-30 חזרות לכל דוגמה.

4.3.3. בחינה מיקרוסקופית של השפעת מרסני הצימוח על מבנה "לב התמר"

לבבות תמר משלושה עצים צעירים מטופלים ועץ אחד מהביקורת קובעו כמפורט לעיל ונחתכו לאורכם. כדי לבחון, למדוד ולאפיין את המריסטמה, נידרש לחתוך אותה בדיוק במרכז וליצור חתך במישור מאונך לזווית הפקע. נמצאו חתכים שעברו דרך מרכז המריסטמה. יתכן שחתכים אלו לא היו מאונכים באופן מוחלט לציר האורך של המריסטמה, על כן הם לא שימשו למדידות העלים, אלא להתרשמות ממבנה המריסטמה בלבד.

4.3.4. בחינה מיקרוסקופית של פרימודיות העלה הראשונות והמריסטמה הקדקודית ב"לב התמר"

באמצעות מיקרוסקופ אלקטרוני סורק

בסיום הניתוח של לבבות התמר, כשנותרו רק מספר מועט של פרימורדיות על גבי המריסטמה הקדקודית, קובעה הרקמה ב- FAA, לשם בחינת גודל ומבנה המריסטמה הקדקודית עצמה. הבחינה נעשתה במיקרוסקופ אלקטרוני סורק (SEM), המאפשר מבט תלת-מימדי על מבנה המריסטמה. הכנת הדוגמאות ל-SEM נעשתה לפי (Kamenetsky 1994): הדוגמאות קובעו בתמיסת FAA למשך שבוע לפחות בטמפרטורת החדר, ולאחר מכן עברו חמש שטיפות, 10 דקות כל אחת, בבופר פוספט 0.1M, pH 7.2. לאחר ההידרציה בריכוזים עולים של אתנול (25, 50, 95 ו-100%), הדוגמאות יובשו ב- Critical point dryer, Bio-Red 750 (England), הורכבו על בדל מתכת, צופו בשכבה של 10 μ בקרוב של זהב ונבחנו ב- SEM (JSM-35C; JEOL, Japan).

4.3.5. ניתוח סטטיסטי של הנתונים

בכל ניסוי חושב הממוצע ושגיאת התקן (S.E.). מבחני Tukey-Kramer HSD נעשו בעזרת תוכנת הסטטיסטיקה "JMP", ברמת מובהקות של $p \leq 0.05$. בדקלי התמר חושבה המובהקות לגבי כל זן בנפרד, ובדקלי הווינגטוניה היא נבחנה עבור כל גודל עץ בנפרד.

טבלה 1: מינוני מרסני הצימוח שנבחנו בזריעי התמר (גר' חומר פעיל לצמח).

UNI	PBZ
0 ביקורת	0 ביקורת
0.0005	0.0025
0.0015	0.0075
0.005	0.025
0.015	0.075
0.05	0.25
0.15	0.75
0.5	2.5

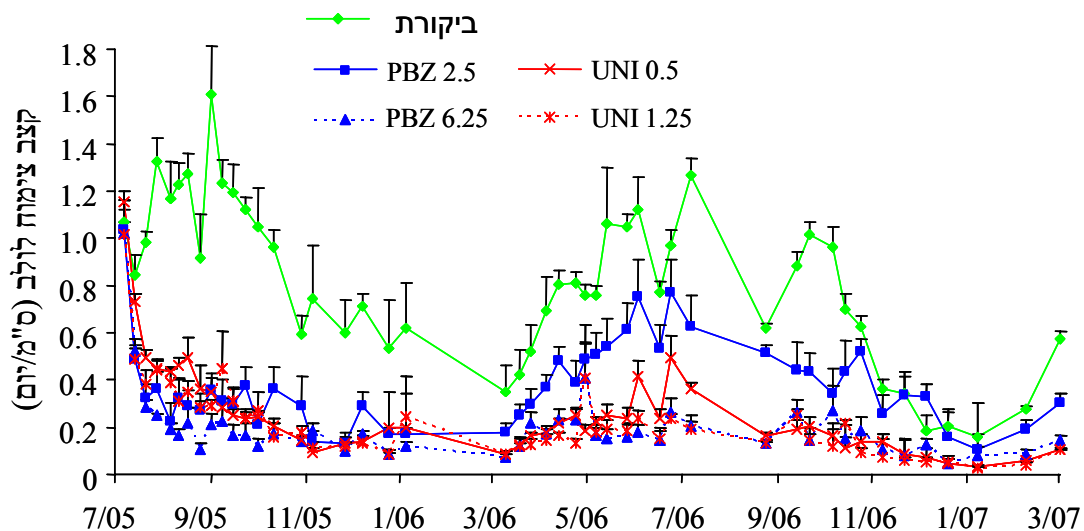
5. תוצאות

במהלך העבודה טופלו זריעים ועצים בוגרים של תמר ודקלי וושינגטוניה במרסני הצימוח PBZ ו-UNI. השפעת מרסני הצימוח נבדקה ראשית במערכת מודל של זריעי תמר צעירים, ובהמשך על דקלים בוגרים במטע, כשהתאמת המינונים נעשתה בעזרת שדרת דקלי וושינגטוניה במכון וולקני בבית דגן. הניסוי הראשון בזריעי התמר אפשר לקבל מידע מהיר על השפעת ריכוזים קיצוניים של מרסני הצימוח. בניסוי נוסף נבחנה התגובה של זריעים לטווח רחב של מינונים של מרסני הצימוח. חלק מהזריעים נותחו לבחינה מיקרוסקופית של השפעת מרסני הצימוח על העלים החשופים ו"לב התמר" (המריסטמה הקדקודית והעלים החבויים בשלבי התפתחות שונים). ההשפעה על העצים הבוגרים התקבלה מאוחר יחסית, אבל אפשרה לקבל מידע על תגובת דקלים בוגרים במטע למרסני הצימוח.

5.1. השפעת מרסני הצימוח על זריעי תמר

5.1.1. קצב הצימוח של הלולב ואורך שדרת העלים

קצב הצימוח של הלולב תלוי במאזן המים של העץ ובטמפרטורה. לכן, בעונת החורף קצב הצימוח הנו נמוך יחסית (איור 3). בניגוד להשפעות על מדדים אחרים המוצגים להלן, השפעת מרסני הצימוח על קצב הצימוח של הלולב הייתה מהירה, ובכך אפשרה מעקב רציף אחר השפעות קצרות וארוכות הטווח של חומרים אלו. בזריעים שטופלו במינונים גבוהים של PBZ או UNI, התקבל הבדל משמעותי בין הביקורת לטיפולם כבר שבועיים לאחר יישום החומרים ביולי 2005 (איור 3). ההבדלים בין הטיפולים לביקורת גדלו במהלך אותו הקיץ וקטנו בחורף שלאחריו, כאשר קצב הצימוח הואט בגלל הירידה בטמפרטורה.



איור 3: השפעת מינונים שונים (גר' לעץ) של PBZ ו-UNI על קצב הצימוח של הלולב של זריעי תמר מהזן 'חיאני'. הקווים האנכיים מייצגים $\pm SE$ של הממוצע ($n=6$).

בחודש מרץ 2006, עם תחילת העלייה בטמפרטורה, חלה עליה בקצב הצימוח של הלולב. בתקופה זו נמשך ההבדל בין הטיפולים לביקורת, אך ניתן לראות קבוצת ביניים, עצים שטופלו במינון הנמוך של PBZ (2.5 גר' לעץ). מגמה זו נמשכה לאורך כל עונת הקיץ של 2006, והמשיכה גם עם סיום עונת החורף השנייה בחודש מרץ 2007. לעומת הטיפול הנ"ל, לא נצפתה במהלך הניסוי ירידה בהשפעה של המינון הגבוה של PBZ ובהשפעת שני המינונים של UNI.

5.1.2. אורך שדרת העלים

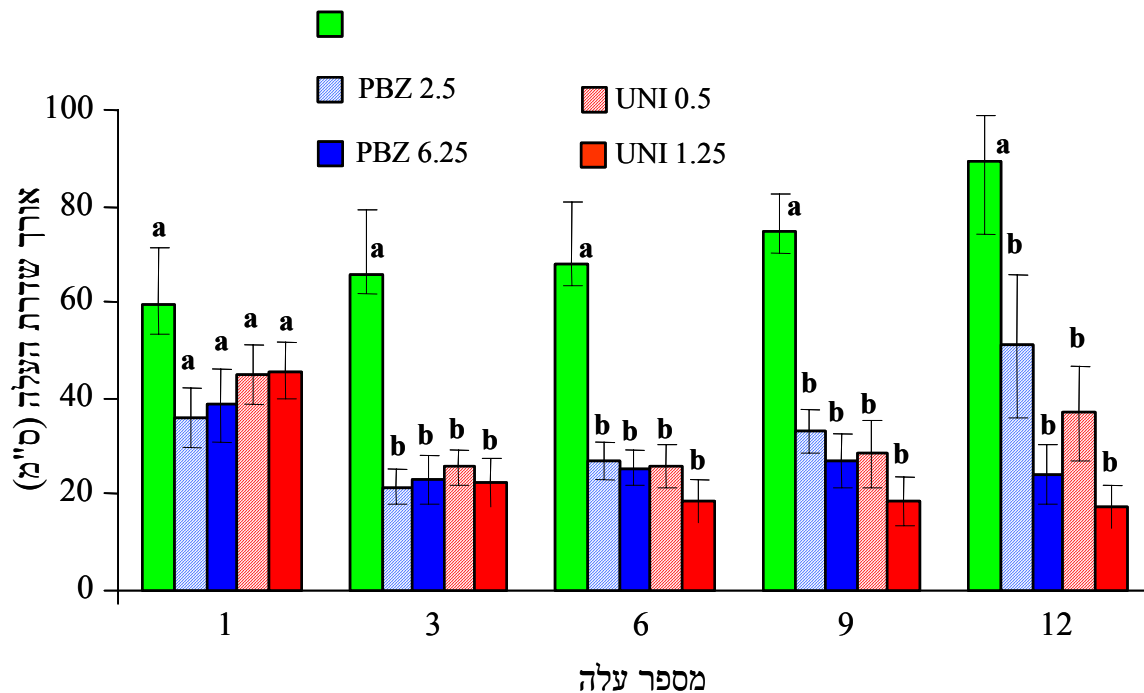
במהלך החורף של 2008, כשנתיים וחצי לאחר הטיפול, נותחו זריעי תמר מהזן 'חיאני'. על ידי חשיפה הדרגתית של העלים (תמונה 1). המבנה הכללי של הצמח לא השתנה בעקבות הטיפולים ומספר העלים שהתפתחו היה דומה או קטן מעט יותר. אולם בעוד שבביקורת אורך העלים וההוצים שהתפתחו מהם הלך וגדל במהלך כל תקופת הצימוח, העלים של זריעים שטופלו, מלבד העלה הראשון ובמידה מסוימת גם השני, היו קצרים מאוד וההוצים התקצרו והתעבו (תמונה 1 ואיור 4).



תמונה 1: השפעת PBZ (6.25 גר' לעץ) ו-UNI (1.25 גר' לעץ) על המבנה והאורך של עלים של זריעי תמר מהזן 'חיאני'. העלים של הזריעים הוסרו בהדרגה, כשנתיים וחצי לאחר מתן מרסני הצימוח. במרכז עלים של זריע ביקורת, מימין עלים של זריע שהוגמע ב-UNI ומשמאל עלים של זריע שהוגמע ב-PBZ. העלה המבוגר ביותר, שהיה בשלב הלולב בעת מתן מרסני הצימוח, מסומן בחץ אדום, ולאחריו בכיוון השעון מוצגים העלים לפי סדר פריצתם, עד לעלה החשוף האחרון (למעשה הלולב). הפס הכחול מציין אורך של 30 ס"מ.

האטת קצב הצימוח של העלים התבטאה גם באורכם הסופי. המדידות נעשו בעלים עוקבים, החל מהעלה שהיה בשלב של לולב בזמן תחילת הניסוי וצמיחתו החלה עוד לפני יישום החומר, עד עלה מספר 12, שהתפתח כשנתיים לאחר יישום החומרים, כאשר השפעתם פחתה. בביקורת, האורך של שדרת העלים גדל, מפני שזריעי התמר גדלו במהלך השנתיים של הניסוי. בזריעים המטופלים, אורך השדרה של עלה מספר 1 הושפע מריסון הצימוח, אך ההבדלים מהביקורת היו קטנים יחסית ולא מובהקים, מפני שהריסון החל

להשפיע כאשר מרבית שדרת העלה כבר התארכה. עלים 3 ו-6 התפתחו תחת השפעה של החומרים, וניתן היה לראות הבדל מובהק בינם לבין אלו של זריעי הביקורת. עלים 9 ו-12 התפתחו כאשר החלה ירידה בהשפעת מרסני הצימוח, אולם עדיין ניתן היה לראות הבדלים מובהקים בין הביקורת לבין הטיפולים, וגם בין המינונים הגבוהים (6.25 גר' PBZ ו-1.25 גר' UNI), למינונים הנמוכים (2.5 גר' PBZ ו-0.5 גר' UNI). מגמה זו התחילה בעלה 9 והייתה בולטת יותר בעלה מספר 12.

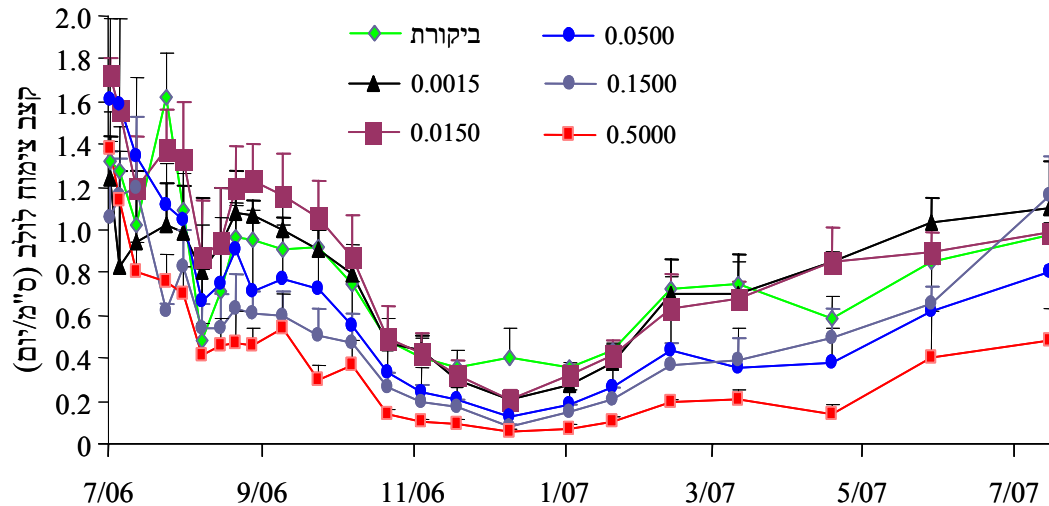


איור 4: השפעת מינונים שונים (גר' לעץ) של PBZ ו-UNI על אורך שדרת העלים של זריעי תמר מהזן 'חיאני'. המדידות נערכו במועדים שונים לאחר יישום החומר, כאשר העלים הגיעו לגודלם הסופי. הקווים האנכיים מייצגים \pm SE של הממוצע (n=6). אותיות שונות מראות על הבדל מובהק בין הטיפולים בכל מספר עלה בנפרד ($P \leq 0.05$).

5.1.3. בחינת טווח רחב של מינונים של מרסני הצימוח

בניסוי הראשון, שתואר לעיל נבחנו מינונים קיצוניים, במטרה לזהות השפעה של מרסני הצימוח. בעקבות הממצאים שהתקבלו בניסוי הראשון, הוצב ניסוי לבחינת ההשפעה של טווח רחב של מינונים על הצימוח של הזריעים. נבחנו שבעה מינונים מכל אחד ממרסני הצימוח (טבלה 1). איור 5 מציג את ההשפעה של חמישה מינונים שונים של UNI, שיושמו ביולי 2006, על קצב הצימוח של הלולב בזריעים צעירים. הזריעים היו גדולים יותר מאשר בניסוי הראשון, והיה נדרש זמן רב יותר להבחין בירידה בקצב הצימוח, אך כבר כחודש לאחר יישום החומרים ניתן היה לראות כי שני המינונים הגבוהים (0.15 ו-0.5 גר' לעץ) גרמו להאטה בקצב הצימוח. בחודש אוגוסט הייתה תקלה בהשקיה, והירידה בזמינות המים האטה את קצב הצימוח בכל הטיפולים. בחודש ספטמבר הצימוח התחדשה, וניתן היה לראות כי בשני המינונים הגבוהים (0.15 ו-0.5

גר' לעץ), חלה האטה משמעותית בצימוח בהשוואה לביקורת והמינונים הנמוכים, בעוד הזריעים שקיבלו 0.05 גר' לעץ הושפעו רק באופן חלקי מריסון הצימוח. בסוף החורף של 2007, עם עליית הטמפרטורה, ניתן היה לראות כי הזריעים שקיבלו 0.5 גר' UNI עדיין צמחו יותר לאט, בעוד שבזריעים שקיבלו 0.15 UNI השפעת הנינוס חלפה, וקצב הצימוח שלהם השתווה לזריעים שקיבלו 0.05 גר' UNI לעץ. כל המינונים הנמוכים יחסית בטווח של 0.0005 עד 0.015 גר' לעץ לא נבדלו בד"כ מהביקורת.

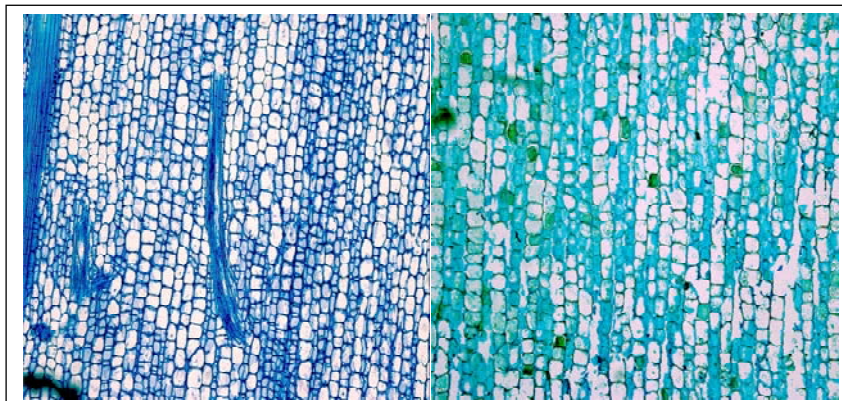


איור 5: השפעת מינונים שונים (גר' לעץ) של UNI על קצב הצימוח של הלולב של זריעי תמר מהזן 'חיאני'. הקווים האנכיים מייצגים \pm SE של הממוצע (n=3).

5.2. בדיקה מיקרוסקופית של זריעי התמר

5.2.1. בחינת אורך התאים בשדרת העלים

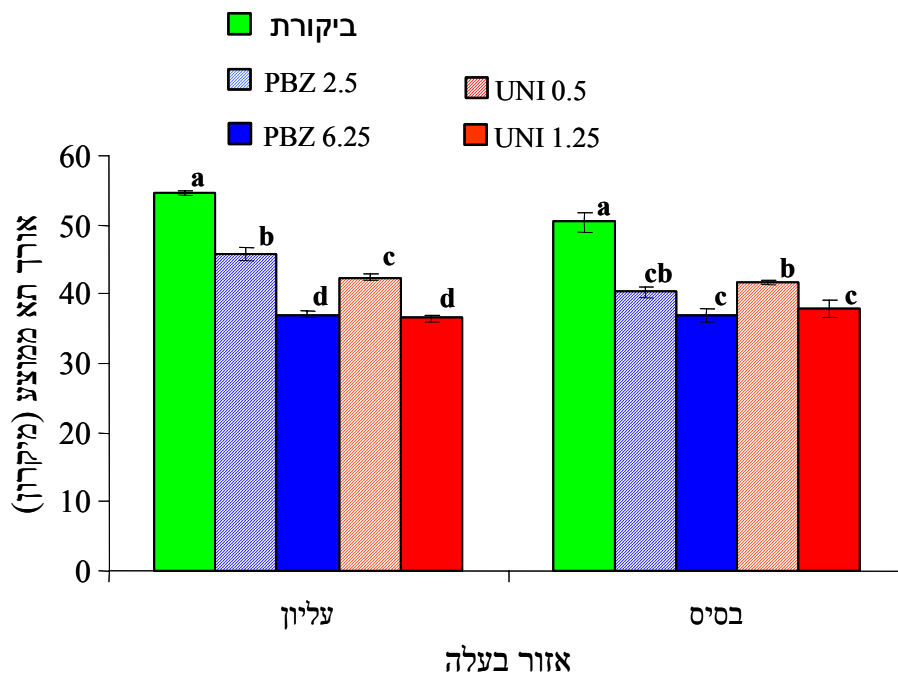
בעקבות הממצאים על התקצרות אורך העלים בצמחים המטופלים בחנו בזריעים של הניסוי הראשון האם תופעה זו נבעה מעיכוב ביצירה של התאים או בהתארכותם. העלה השישי הושפע למין חשיפתו ועד לסיום צמיחתו ממרסני הצימוח שניתנו בטיפולים השונים, וכל חלקיו סיימו את התארכותם במהלך הניסוי. לפיכך הוא נבחר לבחינת האורך הסופי של תאי הפרנכימה בשדרת העלים. גודל התאים נמדד באמצעות חתכי אורך בשדרה המרכזית של העלה (תמונה 2).



תמונה 2: חתכי אורך של שדרת עלה מס' 6 של זריעי תמר מהזן 'מג'הול'. מימין חתך אורך של זריע ביקורת ומשמאל חתך אורך של זריע שטופל ב-UNI (0.5 גר' לעץ) מיקרוסקופ אור, הגדלה X100.

הדגימות נלקחו משני חלקים שונים של העלה:

- החלק התחתון של העלה (השליש התחתון של השדרה החשופה) - מכיוון שהעלה צומח מבסיסו, יתכן שהתאים בחלק זה של העלה לא הגיעו עדיין למלוא התארכותם.
 - החלק העליון של העלה (השליש העליון של שדרת העלה) - זהו החלק הבוגר יותר, אשר ככל הנראה סיים כבר את צמיחתו, ולכן ניתן היה לקבל מדד מדויק יותר של אורכם הסופי של התאים.
- המעקב אחר אורך התאים נעשה ע"י מדידה של 15 תאים רצופים ב-30 חזרות לכל דוגמא. באיור 6 מוצגים נתונים על אורך תאי הפרנכימה בבסיס העלה ובחלקו העליון. ניתן לראות שמרסני הצימוח עיכבו באופן מובהק את התארכות התאים, ומידת העיכוב גדלה עם העלייה במינון של החומרים, מלבד התאים בבסיס השדרה בטיפולים של PBZ. יש לציין שבעלה שנבדק לא נמצאו כמעט הבדלים באורך התאים בין החלק התחתון לבין החלק העליון של שדרת העלים.

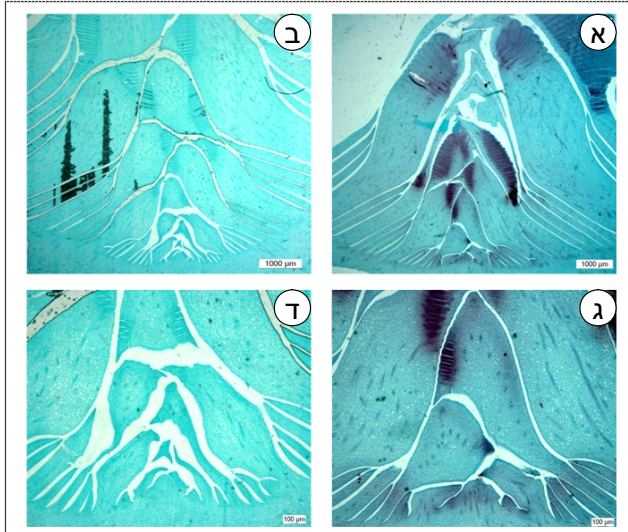


איור 6: השפעת מינונים שונים (גר' לעץ) של PBZ ו-UNI על אורך תאי הפרנכימה בשדרת העלים של זרעי תמר מהזן 'מג'הול'. הבדיקות נערכו שנתיים לאחר יישום מרסני הצימוח. הקווים האנכיים מייצגים $\pm SE$ של הממוצע ($n=5$). אותיות שונות מראות על הבדל מובהק בין הטיפולים בכל אחד מחלקי העלה בנפרד ($P \leq 0.05$).

5.2.2. השפעת מרסני הצימוח על העלים החבויים ב"לב התמר"

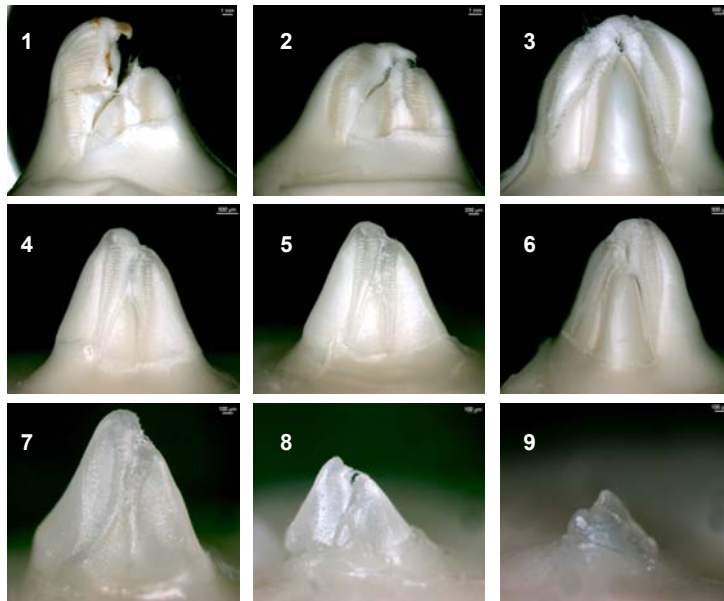
הנחנו שבעקבות שימוש במרסני צימוח נוצרים הבדלים במבנה הכללי של "לב התמר" בין הטיפולים השונים. על מנת לבחון זאת נעשו חתכי אורך היסטולוגיים של "לב התמר", אולם רק מספר קטן של חתכים חצו ממש את מרכזו. בנוסף, היה קשה מאוד לוודא שחתכים אלה הינם אנכיים לגמרי. חתכי אורך של "לב התמר" של עץ ביקורת ועץ מטופל ב-UNI מוצגים בתמונה 3. כללית, "לב התמר" בביקורת היה צר ומאורך יחסית, בעוד בצמחים המטופלים "לב התמר" היה רחב ופחוס ובסיסי העלים היו רחבים יותר

והשדרות קצרות יותר. אולם, מכיוון שהנדן של כל אחד מהעלים מקיף את כל הגזע, והשדרה של כל עלה נמצאה בזוית אחרת לחתך הנבחן, קשה היה להבחין במבנה הכללי של כל העלים החבויים ב"לב התמר", לזהות בבירור את סדר יצירתם ולמדוד את הממדים שלהם.



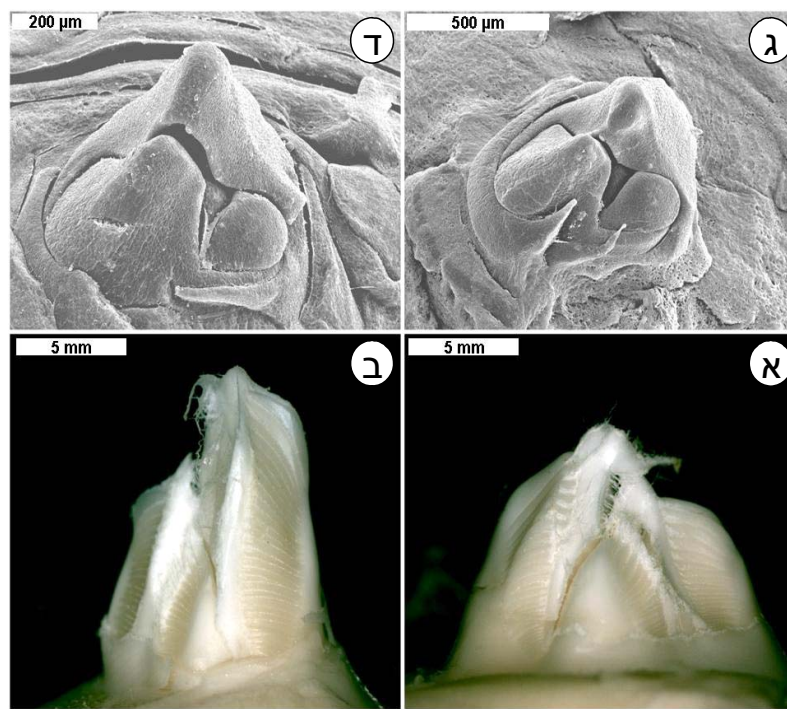
תמונה 3: חתכי אורך היסטולוגיים של של "לב התמר" של זריעי תמר מהזן 'מג'הול'. זריעי ביקורת (א', ג') וזריע שטופל ב-0.5 גר' לעץ UNI (ב', ד'). מיקרוסקופ אור, הגדלה X16 (א', ב') או X50 (ג', ד'). סרגלי הגודל מציינים 100 μm (א', ב') או 1000 μm (ג', ד'). "לב התמר" של הביקורת צר ומאורך, ואילו זה של הטיפול רחב ופחוס.

עקב כך, נעשתה חשיפה הדרגתית של "לב התמר" תחת בינוקולר, ונמדדו האורך והרוחב של העלים החבויים, מהעלה החבוי הראשון ועד העלה החבוי האחרון (תמונה 4).



תמונה 4: הדגמה של חשיפה הדרגתית של העלים החבויים והמריסטמה הקדקודית ב"לב התמר" של זריעי תמר מהזן 'מג'הול'. התמונות צולמו בבינוקולר מהעלה החבוי האחרון עד למריסטמה הקדקודית והפרימורדיות של העלה הראשון והשני. 1 - עלה מס' 32, העלה החבוי האחרון; 2 - עלה מס' 30; 3 - עלה מס' 25; 4 - עלה מס' 22; 5 - עלה מס' 17; 6 - עלה מס' 22; 7 - עלה מס' 7; 8 - עלה מס' 3; 9 - המריסטמה הקדקודית והפרימורדיות של העלה הראשון והשני.

כללית, בשלבים שונים של החשיפה של "לב התמר", נראו הבדלים בין "לב התמר" של הטיפול לבין זה של הביקורת. ניתן היה להבחין שוב, ש"לב התמר" של הביקורת היה צר ומאורך בהשוואה ל"לב התמר" של הטיפול, שהיה צר ופחוס יחסית. בתמונה 5 מוצג "לב התמר" של זריע ביקורת וזריע שטופל ב- UNI לפני החשיפה ולאחר חשיפה מוחלטת שלו עד לשלושת פרימורדיות העלה הראשונות החופות על המריסטמה. בתמונה זו בולטים מאד ההבדלים שצוינו לעיל בין שני הטיפולים במבנה של "לב התמר".

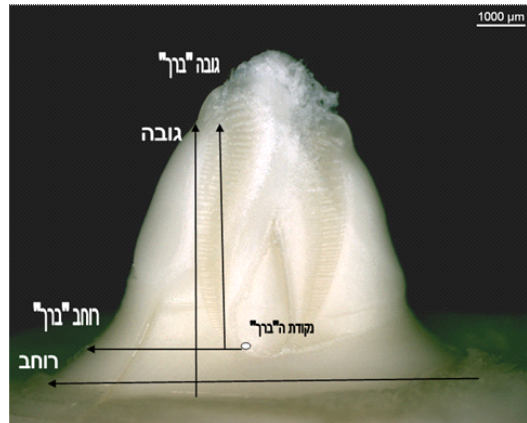


תמונה 5: השפעות UNI (1.25 גר' לעץ) על המבנה של "לב התמר" של זריעי תמר מהזן 'מג'הול'. "לב התמר" של זריע שטופל ב- UNI (א'-ו-ג') ושל זריע ביקורת (ב'-ו-ד'). "לב התמר" לפני החשיפה (א'-ו-ב') ולאחר החשיפה של המריסטמה הקדקודית ופרימורדיות העלה הראשונות (ג'-ו-ד'). תמונות א' ו-ב' התקבלו בבינוקולר ותמונות ג' ו-ד' באמצעות SEM.

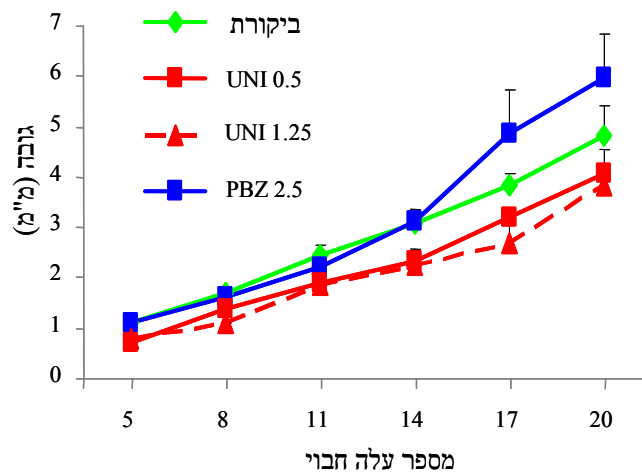
כדי לתת ביטוי כמותי להבדל במבנה של "לב התמר", נעשו מדידות של אורך ורוחב העלים החבויים ב"לב התמר" של הביקורת והטיפולים השונים. כיוון שלבבות התמר פורקו עד לחשיפת המריסטמה הקדקודית, נעשה שימוש במריסטמה כנקודת ייחוס לספירת העלים. הספירה התבצעה מהמריסטמה, דרך פרימורדיות העלה הראשונות ועד לעלה החבוי האחרון. המדדים שנבחנו היו הגובה של השדרה מבסיס העלה, האורך של העלה כולו, רוחב העלה כולו (כולל הנדן) בבסיס העלה, גובה השדרה (מנקודת הברך) ורוחב השדרה בבסיסה סמוך לנדן (תמונה 6). נקודת ה"ברך" המתוארת הינה הנקודה בה שדרת העלה יוצאת מהנדן, ובה אין מבחינים יותר בהוצים העובריים.

נעשתה בחינה השוואתית של כל המדדים עבור כל העלים ב"לב התמר". נתוני האורך של חלק מהעלים העובריים מוצגים באיור 7. מהנתונים מסתבר שהעלים בטיפולים השונים לא היו תמיד קצרים יותר מהעלים בביקורת, וכי העלים בטיפולים השונים אינם רחבים יותר מאלו של הביקורת. תוצאות דומות התקבלו גם

בהשוואת אורך העלה הכולל גם את איזור הנדן (תוצאות שלא הוצגו). ממצאים אלו היו בניגוד למצופה, מאחר שבחתיכי האורך שנעשו, "לב התמר" בזריעים המטופלים היה פחוס יחסית והעלים היו קצרים יותר מאלו של הביקורת. סתירה זו יכולה להיות מוסברת בכך, שלא ניתן לוודא במדויק באיזה שלב התפתחותי היה כל עלה בעת חשיפת "לב התמר". ההבדל בין כל עלה לזה שמתחתיו או מעליו יכול להיות עד לכ- 50% מגודלו, כאשר כל נדן עלה מקיף ועוטף את העלה הצעיר ממנו (ראה איור 7 ותמונות 4 ו-5), ולכן טווח הטעות יכול להיות גדול מאוד.

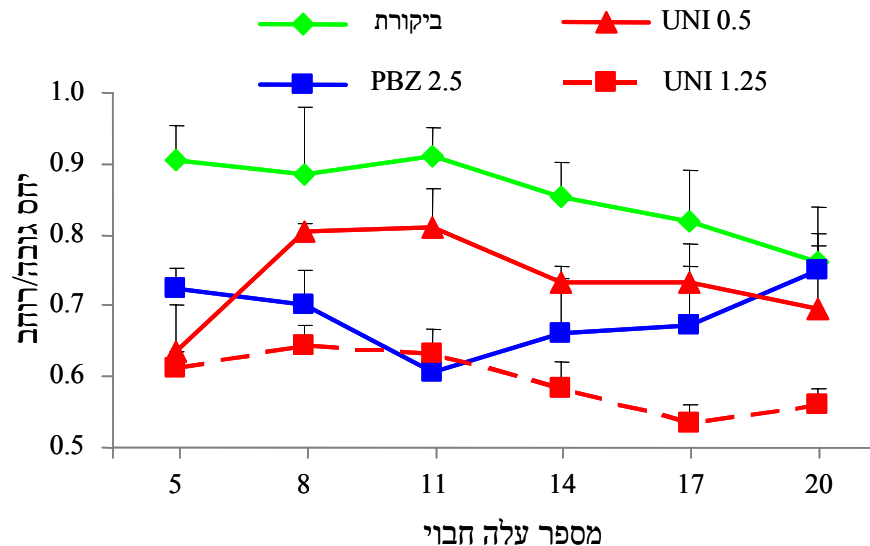


תמונה 6 : מדדים מורפולוגיים של העלים החבויים ב"לב התמר". בתמונה מוצג צילום של "לב התמר" של זריע ביקורת מהזן 'מגה'ול' שנעשה בבינוקולר. הקווים על גבי התמונה מסמנים את המדדים הבאים: גובה העלה מבסיסו, רוחב העלה כולל הנדן בבסיס העלה, רוחב שדרת העלה מנקודת הברך וגובה השדרה מנקודת הברך. נקודת הברך הוגדרה כמקום בו השדרה פורצת מנדן העלה.



איור 7: השפעת מינונים שונים (גר' לעץ) של UNI ו- PBZ על גובה העלים החבויים ב"לב התמר" מנקודת הברך (אורך מקורב של שדרת העלה) בזריעי תמר מהזן 'מגה'ול'. הקווים האנכיים מייצגים \pm SE של הממוצע (n=5).

מכיוון שתהליכי הצימוח מתרחשים במקביל הן במימד האורך והן במימד הרוחב של העלה, ניסינו לבחון האם היחס בין אורך העלה לרוחבו יכול להיות מדד אמין יותר להערכת שלב ההתפתחות של הצמח. נתוני היחס אורך/רוחב של העלים החבויים מתוארים באיור 8. במרבית הטיפולים התקבלה מגמה של ירידה ביחס בין אורך העלה לרוחבו ככל שהעלה בוגר יותר, מאחר שעם ההתבגרות חלה התרחבות כתוצאה מהתווספות עלים.

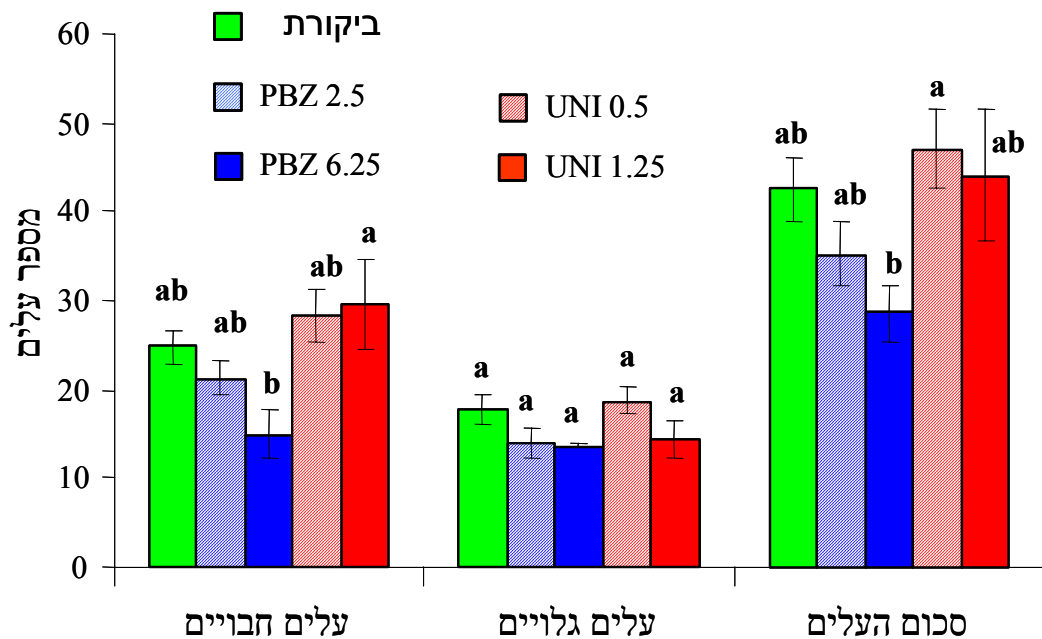


איור 8: השפעת מינונים שונים (גר' לעץ) של PBZ ו-UNI על היחס גובה/רוחב של העלים ב"לב התמר" של זריעי תמר מהזן 'מהג'הול' (ראה תמונה 6). הקווים האנכיים מייצגים $\pm SE$ של הממוצע. (n=5).

באופן כללי התקבלו תוצאות דומות עבור היחס בין ממדי האורך והרוחב של העלה כולו (כולל הנדן) או אורך השדרה בלבד (עד "נקודת הברך" של העלה, תוצאות שלא הוצגו). פרט לשלבי ההתפתחות הראשונים של העלים ולכמה מהעלים החבויים האחרונים (כ-6 עלים אחרונים) היחס בין האורך לרוחב בביקורת היה גדול יותר מאשר בצמחים המטופלים (איור 8). משמעות התוצאות היא, שהעלים בביקורת היו ארוכים יותר ו/או הנדן שלהם צר יותר בהשוואה לעלים של הטיפולים השונים. ההבדל הגדול ביותר מהביקורת התקבל במינון הגבוה של UNI.

5.2.3. השפעת מרסני הצימוח על מספר העלים שנוצרו ב"לב התמר"

מספר העלים הגלויים והחבויים והמספר הכללי של העלים מוצגים באיור 9. מספר העלים הגלויים לא נבדל באופן מובהק בין הטיפולים השונים, אולם נראתה מגמה של מספר עלים קטן יחסית בשני המינונים של PBZ ובמינון הגבוה של UNI. PBZ גרם לירידה במספר העלים החבויים בהשוואה לביקורת, שבלטה במינון הגבוה של החומר, אולם ההבדלים בין הטיפולים לא היו מובהקים. בשני המינונים של UNI, מספר העלים החבויים היה גדול באופן לא מובהק מזה של הביקורת. מספר סה"כ העלים הראה תמונה דומה במידה רבה לזו שהתקבלה לגבי העלים החבויים.



איור 9: השפעת מינונים שונים (גר' לעץ) של PBZ ו-UNI על מספר העלים הגלויים והעלים החבויים ב"לב התמר" וסה"כ מספר העלים בזריעים של תמר מהזן 'מהג'הול'. הבדיקות נערכו שנתיים לאחר יישום מרסני הצימוח. הקווים האנכיים מייצגים $\pm SE$ של הממוצע ($n=5$). אותיות שונות מראות על הבדל מובהק בין הטיפולים בכל מספר עלה בנפרד ($P \leq 0.05$).

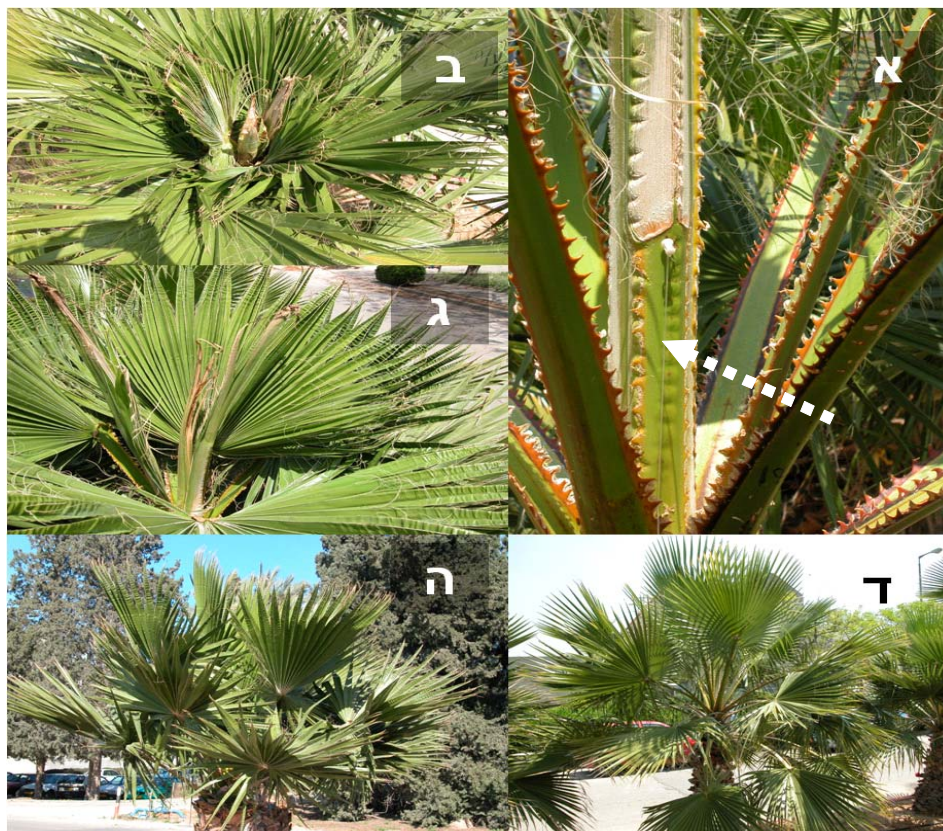
5.3. השפעת מרסני הצימוח על דקלי וושינגטוניה

5.3.1. מורפולוגיה של הכותרת

מערכת זאת נבחנה בנוסף למערכות של זריעי התמר והעצים הבוגרים, ונאספו בה נתונים על קצב הצימוח של הלולב, ממדי העלים והתארכות הגזע. גם במערכת זו התקבלו תוצאות המצביעות על עיכוב הצימוח של העץ בעקבות טיפולים במרסני הצימוח (תוצאות שלא הוצגו). אולם בגלל בעיות סביבתיות שונות (השקיה, סחף, קירבה בין עצים) לא התקבלו תוצאות בולטות במרבית המדדים שנבדקו. עם זאת, ניתן היה לראות תגובות קיצוניות למרסני הצימוח. בחלק מהעצים, העלים העליונים שהתקבלו היו בעלי שדרה קצרה וכתרת עם מבנה פחוס, בניגוד למבנה העגול של הכותרת בעצים לא מטופלים (תמונה 7). עצים שהיו קטנים בעת מתן הטיפול הגיבו באופן בולט, יצרו עלים עם פטוטרות קצרה ולא הראו סימני התאוששות בעת הצילום, שנה לאחר יישום החומרים. עצים שהיו גדולים בעת הטיפול, אומנם ייצרו בהתחלה עלים עם שדרה קצרה, אך בעת הצילום שדרות העלים חזרו לאורכן הנורמאלי.

בדקלים המטופלים, נצפתה תופעת לוואי לגבי צימוח הלולב. בדקלי וושינגטוניה ותמר, העלים צומחים כלפי מעלה כאשר הם סגורים (העלים הסגורים מהווים את הלולב). במצב נורמאלי הלולבים צמודים ודבוקים זה לזה, ובד"כ ניתן לראות בכל העץ 3-4 לולבים בגדלים שונים בעת ובעונה אחת, כשכל לולב נפרש בשלב מסוים ונפרד משאר הלולבים. בתמונה 7 א' ניתן לראות לולב של עץ ביקורת קטן, דבוק לשאר הלולבים

שניצבים אנכית. בתמונות 7ב' ו-ג' נראים הלולבים של עצים קטנים שהוגמנו ב- 5 ו- 12.5 גר' UNI, בהתאמה,

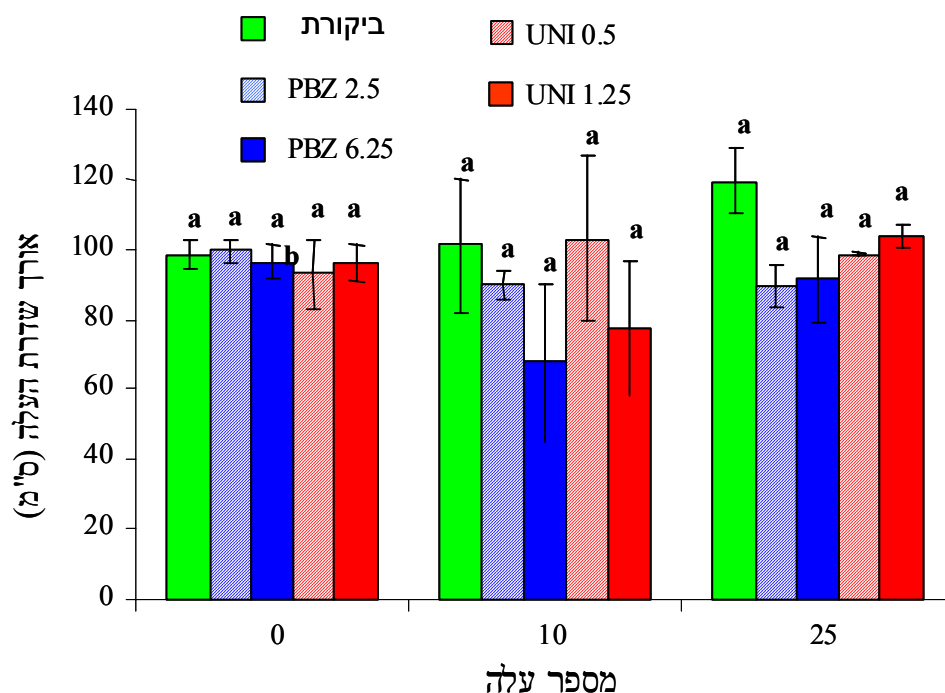


תמונה 7: השפעת מינונים שונים של UNI על המורפולוגיה של הכותרת של דקלי וושינגטוניה . א' – לולב, המסומן בחץ, של עץ ביקורת, המורכב משלושה עלים הצמודים זה לזה ויוצרים כעין עמוד אנכי; ב' ו-ג' – עצים שהוגמנו ב- 5 ו- 12.5 גר' UNI, בהתאמה, בצילום מלמעלה. הלולבים מופרדים ומעוותים; ד' – כותרת מעוגלת של עץ ביקורת עם עלים פרושים; ה' – כותרת של עץ שהוגמנו ב- 12.5 גר' UNI עם עלים מכווצים וצפופים.

כאשר הם נפרדים זה מזה. בנוסף, הם אינם במצב מאונך לקרקע והקצוות שלהם מיובשים. השדרה של עלים אלו התארכה במידה מועטה והלולבים נפרשו לפני שהם התרוממו מעל הכותרת, במקום להיפרש בצורה הדרגתית. כתוצאה מכך טרף העלים התעוות. תופעת לוואי נוספת ניתן לראות בעלים של עצים מטופלים (7 ג'), אשר הטרף שלהם מקומט ואיננו שטוח כמו בעצי הביקורת. בתמונה 7 ה', מוצג עץ בינוני שהוגמנו ב- 12.5 גר' UNI, עץ זה לא הראה סימנים של ירידה בהשפעת מנסי הצימוח גם לאחר שנה, וגיוזם של הכפות שנוצרו לפני מתן מרסן הצימוח חושף נוף צפוף, עם עלים קצרים מאוד. לידו לשם השוואה מוצג עץ ביקורת קטן עם נוף עגול ומסודר (תמונה 7 ד').

5.3.2. אורך שדרת העלים

מרסני הצימוח גרמו למגמה של קיצור מסוים בשדרת העלים של דקלי הושינגטוניה (איור 10). נמצאה מגמה של קיצור של עד כ- 30% באורך השדרה של עלה מס' 10 בעצים המטופלים לעומת אורך השדרה של אותו עלה בעצי הביקורת, שהתארך תחת השפעת מעכבי הצימוח כחצי שנה לאחר יישום החומרים, אולם ההבדלים לא היו מובהקים. השפעה קטנה יותר התקבלה בעלה מס' 25, אשר פרץ והתפתח תחת השפעה מוחלשת של מרסני הצימוח כשנה וחצי ממועד היישום. כאמור, היו הבדלים גדולים בין העצים השונים, ונמצאו עצים מסוימים שאורך השדרה שלהם התקצר ב- 50% ואף יותר.



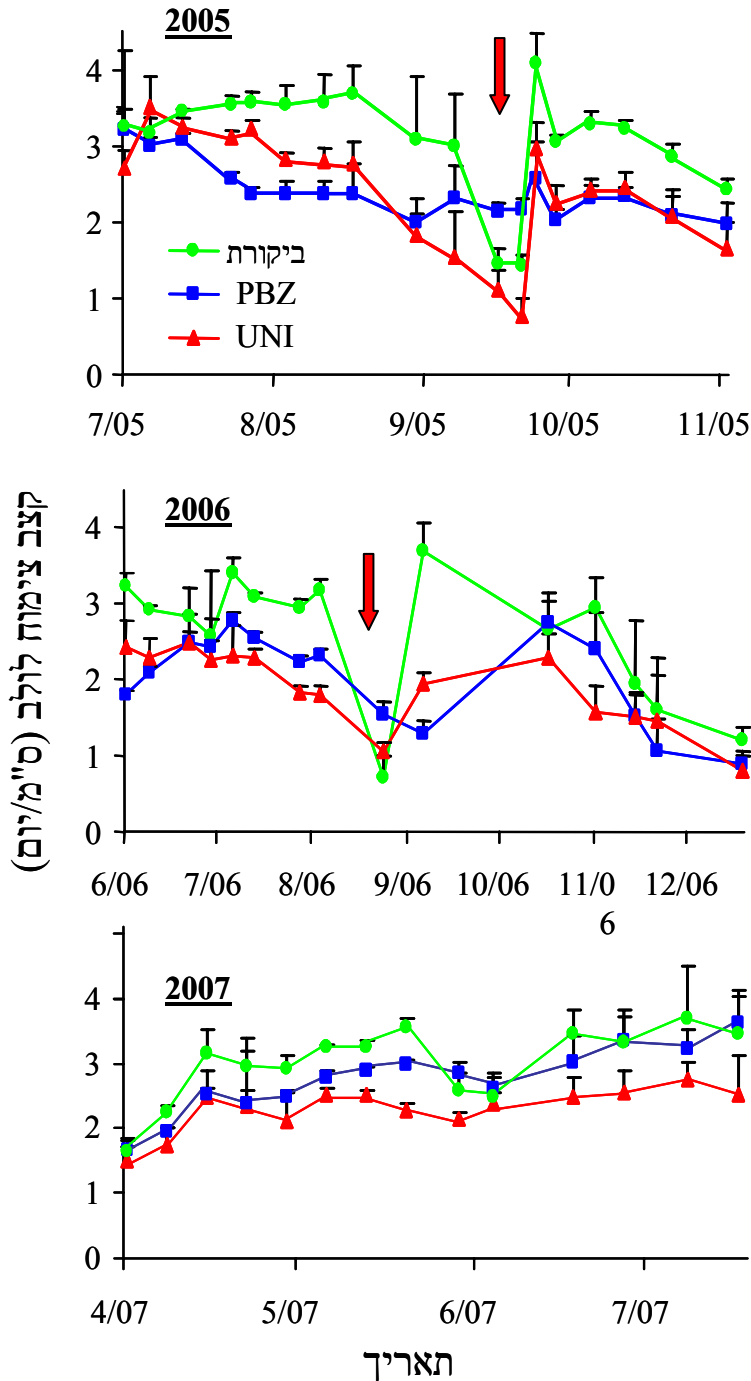
איור 10: השפעת מינונים שונים (גר' לעץ) של PBZ ו-UNI על אורך שדרת העלה בדקלי הושינגטוניה בגודל בינוני. המדידות נערכו במועדים שונים לאחר יישום החומרים, כאשר העלים הגיעו לאורכם הסופי. הקווים האנכיים מייצגים $\pm SE$ של הממוצע ($n=3$). אותיות שונות מראות על הבדל מובהק בין הטיפולים בכל מספר עלה בנפרד ($P \leq 0.05$).

5.4. השפעת מרסני הצימוח על דקלי תמר בוגרים

5.4.1. קצב הצימוח של הלולב

כפי שנמצא במערכת של זריעי התמר, קצב הצימוח של הלולב נתן את האינדיקציה הראשונה להשפעת מוסתי הצימוח, ובנוסף הווה מדד להשפעתם לאורך כל התקופה הנבחנת (איור 11). תחילת ההשפעה אובחנה כחודש לאחר יישום מרסני הצימוח בקיץ 2005, מועד בו ניתן היה לראות קצב צימוח מהיר יותר של הלולב בעצי הביקורת בהשוואה לעצים המטופלים. המגמה נמשכה לאורך אותה עונה וגם בקיץ של השנים 2006 ו-2007. בשנים אלו ההשפעה הבולטת ביותר התקבלה בד"כ ביישום של UNI. בסוף הקיץ של 2007, עונת הניסוי האחרונה, כבר לא ניתן היה לראות הבדלים בקצב הצימוח של הלולב בעצים

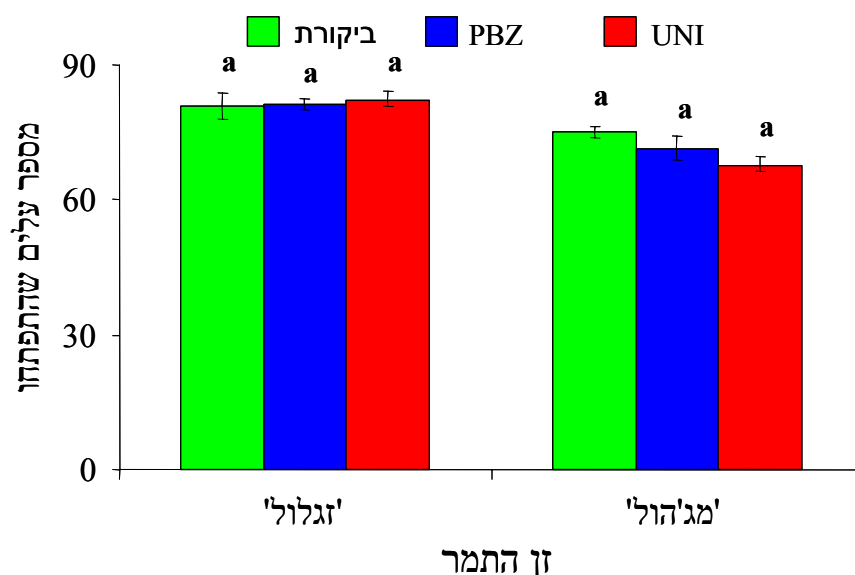
שקיבלו PBZ בהשוואה לעצי הביקורת, בעוד שבטיפול ב- UNI עדיין נמצא עיכוב ברור בקצב הצימוח של הלולב. בתאריכים 20.9.05, 28.9.05 ו- 29.8.06 הייתה ירידה חזקה בצימוח של הלולב בעצי הביקורת. ירידה זו ניתן ליחס למחסור במים בעצים שהיו עמוסי פרי בתקופת הקיץ, דבר שהאט מאוד את הצימוח הוגטיבי.



איור 11: השפעת PBZ (62.5 גר' לעץ) ו-UNI (12.5 גר' לעץ) על קצב התארכות הלולב בעצי תמר בוגרים מהזן 'מהג'הול' בשנים שונות. הקווים האנכיים מייצגים $\pm SE$ של הממוצע ($n=4$). החיצים האדומים מציינים צימוח לולב נמוך יחסית, כנראה בהשפעת עומס פרי קרוב להבשלתו.

5.4.2. מספר ואורך העלים שנוצרו

מהנתונים באיור 12 ניתן לראות כי מרסני הצימוח לא השפיעו על מספר העלים שנוצרו בזן 'זגלול', והקטינו באופן לא מובהק את מספרם בזן 'מג'הול'. נתון זה הנו משמעותי לגבי יישום השיטה באופן מסחרי, מפני שבחיק כל עלה קיים פקע רפרודוקטיבי שיביא להיווצרות תפוחת.



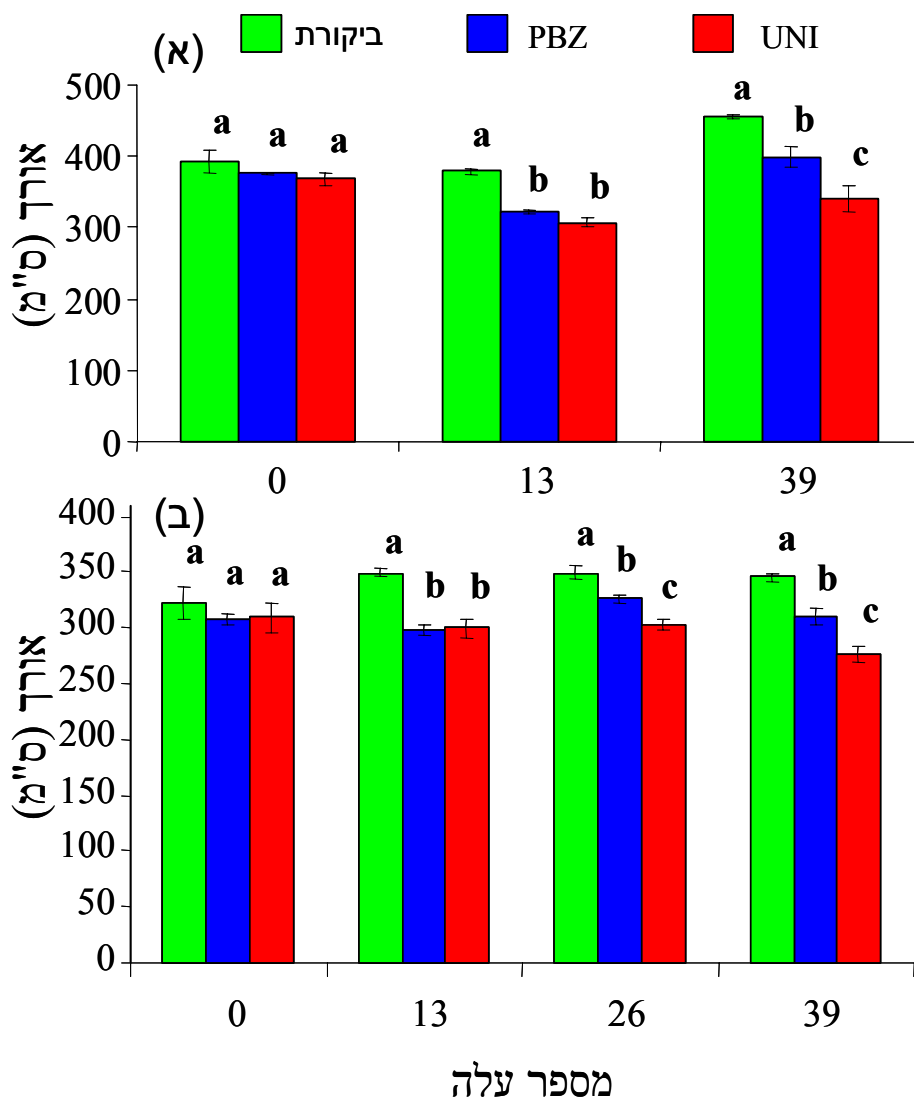
איור 12: השפעת PBZ (62.5 גר' לעץ) ו-UNI (12.5 גר' לעץ) על מספר העלים שהתפתחו במשך 28.5 חודשים לאחר הטיפול בעצי תמר בוגרים מהזנים 'זגלול' ו'מג'הול'. הקווים האנכיים מייצגים $\pm SE$ של הממוצע ($n=4$). אותיות שונות מראות על הבדל מובהק בין הטיפולים בכל מספר עלה בנפרד ($P \leq 0.05$).

השפעת הטיפולים במרסני הצימוח על אורך העלים נמדדה על עלים בני אותו מספר ממתן הטיפול. מאחר ומספר העלים שהתפתחו ממתן הטיפול היה דומה בעצים השונים, ההשוואה נעשתה בין עלים באותו שלב התפתחותי. להוציא את עלה 0, מרסני הצימוח הקטינו באופן מובהק את אורך העלים בשני הזנים, והשפעתם גדלה במידה מסוימת עם העלייה במספר של העלה (איור 13). בטיפולים בהם התקבלה ההשפעה הגדולה ביותר, אורך העלים היה קטן ב-15-20% מאשר בביקורת. השפעת UNI בחלק מהטיפולים, עלים 26 ו-39 ב'מג'הול' ועלים 39 ב'זגלול', הייתה בולטת יותר באופן מובהק מזו של PBZ.

5.4.3. התארכות הגזע

בתמונה 8 מוצגות כותרות של עצים בוגרים של הביקורת ועצים שטופלו במרסני הצימוח של הזנים 'מג'הול' ו'זגלול'. במבט כללי ניכר שבהשפעת שני מרסני הצימוח חל עיכוב בהתארכות הגזע בהשוואה לביקורת. כותרות העצים המטופלים היו שטוחות יותר והמרחק בין העלים היה קטן יותר. תמונה 9 מציגה את ההשפעה על המבנה הכללי של הצמרת, כאשר מרסני הצימוח גרמו לצורה לא רגולרית של הצמרת שנה וחצי לאחר יישומם.

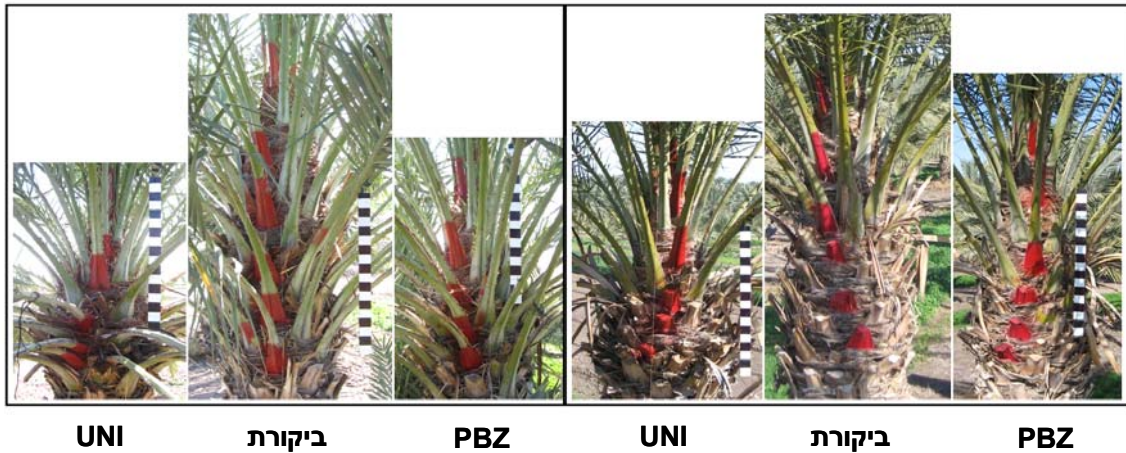
צימוח הגזע לגובה נקבע על פי המרחק האנכי בין עלה לזה שמעליו. צימוח העלים בתמר הנו בפלסטוכרון של 21, במהלכו נוצרים 8 דורים של עלים, השואף ליחס פיבונצ'י (Tomlinson 1990). ניתן למצוא הגדרות אחרות לפלסטוכרון בתמר, גם הן לפי יחס פיבונצ'י, 8/3 (Bouguedoura, 1974), או 13/5 (Hilgeman, 1951). על מנת להפריד בין תקופות שונות במהלך הגידול, ובכדי למדוד קטעים בהם העלים סיימו את התפרסותם, נמדד המרחק האנכי בין העלים לפי סידור של 13 עלים ל-5 דורים. בסידור זה עלה 13 נמצא כמעט מעל עלה 0, 5 כריכות מעליו, ועלה 26 נמצא מעל עלה 13 (תמונה 8), מאחר שמדידת הצימוח של עלה בודד קשה ואינה מדויקת, מדדנו את המרחק האנכי שנוצר בכל אחד מחמשת הפלסטוכרונים (13 עלים רצופים) שנוצרו.



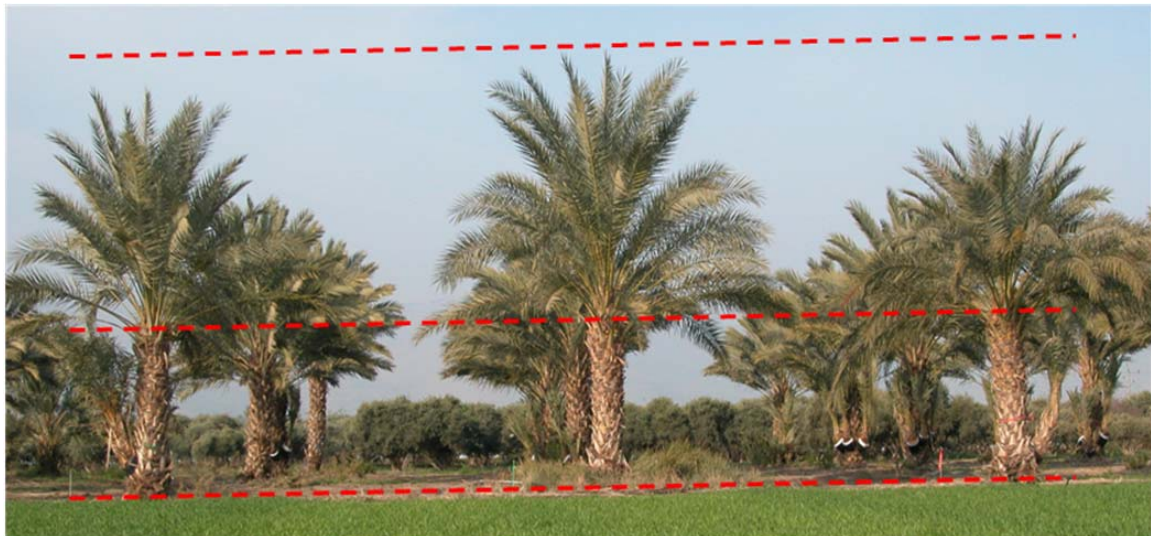
איור 13: השפעת PBZ (62.5 גר' לעץ) ו-UNI (12.5 גר' לעץ) על אורך שדרת העלים של עצי תמר בוגרים מהזנים 'מג'הול' (א) ו'זגלול' (ב). המדידות נערכו במועדים שונים לאחר יישום החומרים, כאשר העלים הגיעו לאורכם הסופי. עלה 26 חסר בון 'זגלול', מאחר והוא נגזם בטעות ע"י פועלי החווה. הקווים האנכיים מייצגים $\pm SE$ של הממוצע ($n=4$). אותיות שונות מראות על הבדל מובהק בין הטיפולים בכל מספר עלה בנפרד ($P \leq 0.05$).

'מג'הול'

'זגלול'

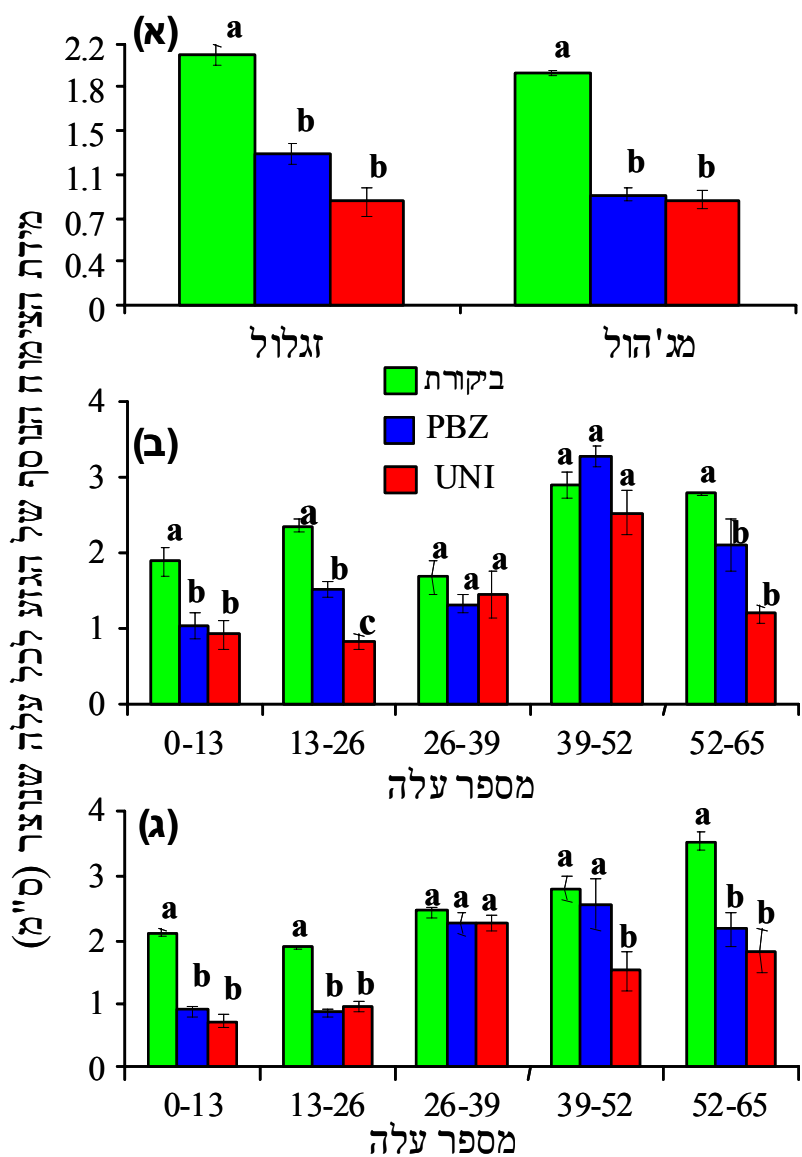


תמונה 8: השפעת PBZ (62.5 גר' לעץ) ו-UNI (12.5 גר' לעץ) על ההיתמרות של עצי תמר בוגרים מהזנים 'זגלול' ו'מג'הול'. התמונות צולמו 32 חודשים לאחר מתן מרסני הצימוח. בסיסי העלים בפלסטוכרון 13, הנמצאים כמעט באופן אנכי אחד מעל השני במרווחים של 13 עלים (עלים 0, 13, 26, 39, 52, 65, כשעלה 1 היה הלולב בעת הטיפול), נצבעו באדום, להמחשת ההבדלים בקצב התארכות הגזע ביחס ליצירת העלים בעצים המטופלים. התארכות הגזע עוכבה באופן משמעותי, ולכן הכותרת היתה דחוסה וקצרה יותר. גודלו של כל ריבוע בסרגל המדידה הוא 5 ס"מ.



תמונה 9: השפעת PBZ (62.5 גר' לעץ) ו-UNI (12.5 גר' לעץ) על המראה הכללי של עצי תמר מהזן 'זגלול'. העצים צולמו שנה וחצי לאחר מתן מרסני הצימוח. במרכז עץ ביקורת, משמאל עץ שטופל ב-PBZ ומימין עץ שטופל ב-UNI. הקווים המקבילים האדומים מתייחסים לגובה הקרקע (קו תחתון), אזור התארכות העץ (קו אמצעי) וקצות העלים העליונים בעץ הביקורת (קו עליון). במועד זה עדיין לא נראו הבדלים משמעותיים באורך הגזע בין הטיפולים, אולם ניתן לראות את האורך הגדול יחסית של אזור ההתארכות של עץ הביקורת לעומת העצים המטופלים. ההבדלים באורך של אזור ההתארכות בצרוף הירידה באורך העלים יצרו בעצים המטופלים צמרת פחוסה, במיוחד בעץ שטופל ב-UNI.

כשנמדדה התארכות הגזע לכל עלה שנוצר בשני הפלסטוכרונים הראשונים (באזור בו הגזע הגיע כבר למלא עוביו), בשני הזנים המרחק האנכי בין העלים בעצים המטופלים היה קטן באופן בולט ומובהק בהשוואה למרחק בעצי הביקורת (איור 14). התקבלה ירידה של כ-50-65% בעלים 0-26 (איור 14א).



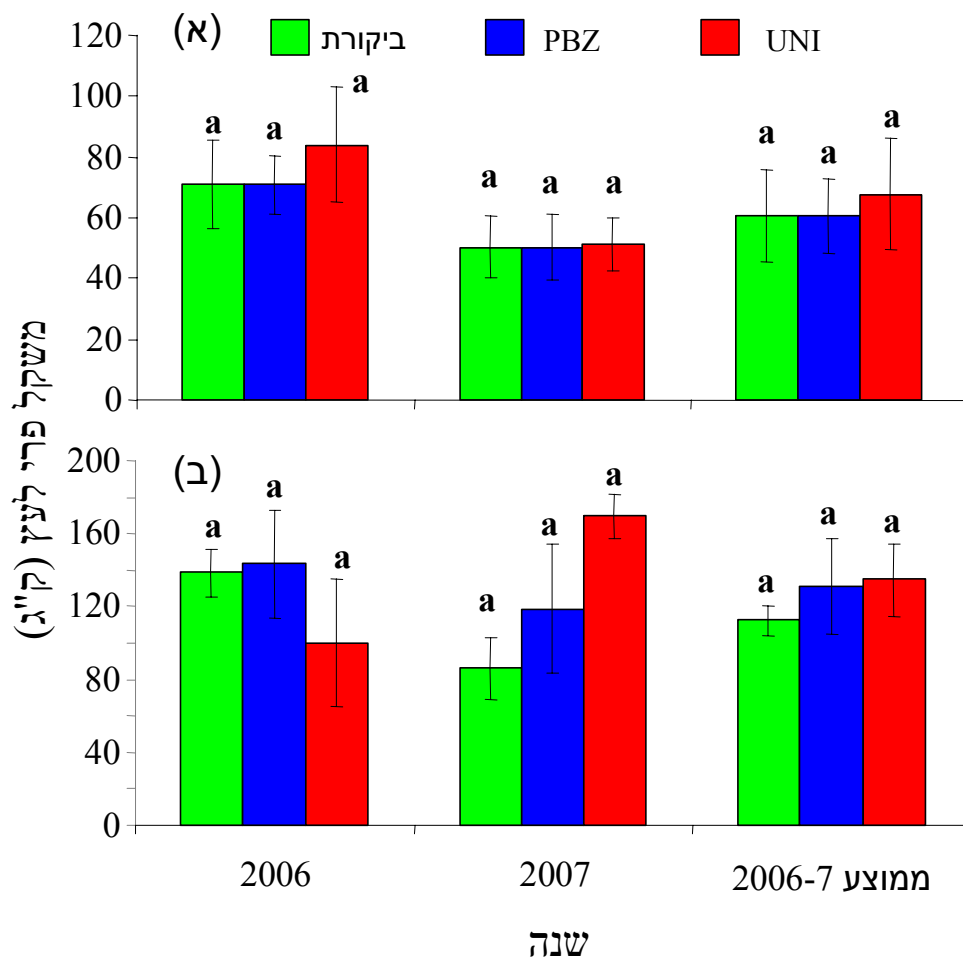
איור 14: השפעת PBZ (62.5 גר' לעץ) ו-UNI (12.5 גר' לעץ) על קצב התארכות הגזע של עצי תמר בוגרים מהזנים 'זגלול' ו'מג'הול'. המדידות נערכו 32 חודשים לאחר יישום מרסני הצימוח. (א) מידת התרומה של כל עלה בשני הפלסטוכרונים הראשונים (עלים 0-26) לצימוח הגזע; (ב) ו-(ג) קצב התארכות הגזע בפלסטוכרונים השונים של הזנים 'מג'הול' ו'זגלול' בהתאמה. הקווים האנכיים מייצגים $\pm SE$ של הממוצע ($n=4$). אותיות שונות מראות על הבדל מובהק בכל פלסטוכרון בכל זן בנפרד ($P \leq 0.05$).

בדיקה של הפלסטוכרונים המאוחרים יותר הצביעה על מספר תופעות: (1) הצימוח של הגזע היה גדול יותר בפלסטוכרונים הצעירים יותר, ללא קשר לטיפול שניתן (איור 14 ב' ו-ג'). העלים בפלסטוכרונים העליונים עדיין הלכו והתפשקו במקביל להתרחבות הגזע. עם המשך הצימוח, בסיסי העלים נדחסו כלפי מטה, והמרחק

ביניהם התקצר. תופעה זו של "התקצרות" אורך הגזע הנמדד בין עלה מסוים לזה שמעליו נצפתה בשנים הקודמות גם לגבי הפלסטוכרונים התחתונים. (2) נראו הבדלים בין הפלסטוכרונים השונים במידת עיכוב הצימוח של הגזע בעקבות הטיפולים השונים. בחלק מהטיפולים התקבל בפלסטוכרונים מסוימים עיכוב צימוח חזק הרבה יותר מאשר בפלסטוכרונים אחרים.

5.4.4. יבול ושאריתיות של מרסני הצימוח

היבול שהתקבל בשנים 2006-2007 מוצג באיור 15. בשתי עונות אלו לא נמצאו הבדלים מובהקים במשקל הפרי שהתקבל בשני הזנים, בנוסף לא נמצאה השפעה על איכות הפרי (תוצאות לא מוצגות). מאחר ומדובר במספר קטן של חזרות ובעצים צעירים יחסית, לא ניתן להסיק בביטחון שאין לטיפולים במרסני צימוח השפעה על רמת היבול.



איור 15: השפעת PBZ (62.5 גר' לעץ) ו-UNI (12.5 גר' לעץ) על היבול בשנים 2006 ו-2007 וסוה"כ היבול לשנתיים של עצי תמר בוגרים מהזנים 'זגלול' (א) ו'מג'הול' (ב). הקווים האנכיים מייצגים \pm SE של הממוצע ($n=4$). אותיות שונות מראות על הבדל מובהק לכל שנה בכל זן בנפרד ($P \leq 0.05$).

בכל העונות בהן נערך הניסוי בעצים הבוגרים (5, 15, 27 ו-39 חודשים ממתן מרסני הצימוח), נדגמו בעת הגדיד פירות של 'מג'הול' ו'זגלול' מהטיפולים השונים, ועברו אנליזה לבדיקת שאריתיות. בדיקה זו לא הראתה על קיומן של שאריות של מרסני הצימוח בפירות, מעבר לסף הרגישות של 0.02 ח"מ (ריכוז שהנו נמוך מן התקן המותר לשימוש בפירות אבוקדו, בהם יש היתר לשימוש מסחרי ב- PBZ ו-UNI). תוצאה זו מצביעה על כך שהחומרים לא נאגרים בפרי לאחר הטיפול.

6. דיון

בעבודה זו נבחנה האפשרות לרסן את הצימוח לגובה של עצי תמר באמצעות מרסני צימוח. גישה זו נבחנה במספר מערכות ניסוייות שונות, זריעי תמר צעירים, דקלי וושינגטוניה ועצי תמר בוגרים מניבים משני זנים. המערכות השונות אפשרו בחינה מקיפה של השפעת מרסני הצימוח על הצמח ואיבריו השונים, שכללה אפיון פיסולוגי של תהליכי הצימוח, התפתחות העלים החבויים ב"לב התמר", בחינה מיקרוסקופית של התארכות תאי הצמח ומעקב אחר ההשפעה של מרסני הצימוח על הפוריות (תפרחות, פירות ויבול) של עצי תמר בוגרים.

6.1 צימוח הלולב

תהליך יצירת העלים בצמחים חד-פסיגיים אופייני במיני צמחים רבים, בעיקר בדגניים (פאהן 1962). התהליך מתרחש במספר אזורים: איזור חלוקות התאים בבסיס העלה, מעליו איזור ההתארכות של התאים, ובחלק האפיקלי של העלה נמצא האזור הבוגר שסיים את תהליכי ההתארכות. תהליך צימוח הלולב ופריצתו דומה במיני דקלים שונים, כאשר העלה העוברי הבוגר ביותר מתחיל להתארך בחלקו התחתון, כשקצה העלה שנוצר ראשון נדחף כלפי מעלה, תוך חלוקות תאים ויצירת צורות הובלה, ופורץ החוצה בצורה אנכית בתור לולב, כלומר עלה שעלעליו צמודים לשדרתו, צמוד ללולבים הבוגרים יותר ועטוף על ידם (Tomlinson 1990, ברנשטיין 2004).

התפתחות הלולב מבוססת על צימוח הלולב בבסיסו. הלולב פורץ מבין נדני העלים הבוגרים יותר, כאשר חלקו העליון כבר סיים את התפתחותו, ואילו חלקו התחתון עדיין עוברי וממשיך להתארך (ברנשטיין 2004). התארכות הלולב חלה בתוך המבנה של "לב התמר" דמוי גלדי הבצל (Tomlinson 1990), שיוצרים נדני העלים הבוגרים יותר. קצב הצימוח של הלולב הנו המדד הרגיש ביותר למעקב אחרי תהליכי הצימוח בדקלים. תקופה קצרה (מספר שבועות בודדים) אחרי הטיפול במרסני הצימוח ניתן היה לזהות את השפעתם על הזריעים ועצי התמר הבוגרים באמצעות מעקב אחר קצב הצימוח של הלולב. מדד זה מאפשר להעריך את קצב הצימוח של העץ כולו (ברנשטיין 2004), וגם במחקר הנוכחי נעשה בו שימוש למעקב אחר השפעת מרסני הצימוח על קצב הצימוח של המערכות הניסוייות השונות לאורך כל תקופת המחקר.

מאחר והמעקב אחר השפעת מרסני הצימוח נמשך תקופה ארוכה, הצמחים בניסויים השונים נחשפו להשפעה של גורמים נוספים, מלבד מרסני הצימוח. לגורמים אלו הייתה השפעה על קצב הצימוח של הלולב, ומכאן על הצימוח של העץ כולו. מבין הגורמים האלו יש לציין בעיקר את העונתיות מבחינת תנאי הסביבה והשלב במחזור הצימוח השנתי בו העץ נמצא. הגורם הסביבתי העיקרי המשפיע על הצימוח הוא הטמפרטורה, שבאה לידי ביטוי בקצב צימוח איטי מאד של הלולב בכל הטיפולים בחודשי החורף (איור 3). הלולב הצומח מהווה מבלע למוטמעים, ותחרות עליהם עם הפרי, בעיקר כשהיבול כבד, יכולה גם היא להאט את קצב הצימוח שלו (ברנשטיין 2004). הלולב מכוסה במעטפת חומה, הקרויה קורה, במרבית מהלך התפתחותו ואינו מייצר כלל מוטמעים. זוהי כנראה הסיבה להאטה בקצב הצימוח של הלולב בביקורת ובעצים שטופלו ב-UNI בחודש

ספטמבר 2005 ו-2006 (איור 11). גם תקלות זמניות באספקת המים גרמו להאטה בקצב הצימוח של הלולב בזריעים בחודש אוגוסט (איור 3) ובעצים בוגרים במדידות שנעשו ב- 20.9.05 ב- 28.9.05 וב- 29.8.06 (איור 11).

6.2. השפעת מרסני הצימוח על קצב הצימוח של הלולב

6.2.1. תחילת ההשפעה של מרסני הצימוח

ההשפעה של מרסני הצימוח אובחנה זמן קצר לאחר הטיפול, כשהעיתוי היה שונה במערכות הניסוייות השונות. במערכת של זריעי התמר התגובה אובחנה כבר שבועיים לאחר היישום (איור 3), ואילו במערכת של עצי התמר הבוגרים (איור 11) והמערכת לבדיקת מינונים שונים של מרסני הצימוח (איור 5), התגובה אובחנה לאחר למעלה מחודש. ההבדלים בין המערכות השונות נבעו כנראה מהמינון היחסי של החומר שהוגמץ ומהמרחק שהיה על החומר לעבור עד הגיעו ל"לב התמר". זריעי התמר הקטנים קיבלו מינון גבוה מאוד של חומר יחסית לגודלם, כאשר בגלל ממדיהם הקטנים המרחק בין מערכת השורשים בה נקלט החומר לבין "לב התמר" היה קטן מאוד. לעומתם, עצי התמר הבוגרים היו בעלי גזע באורך של 2-3 מטר, ועבר זמן רב יחסית בין קליטת החומר ע"י השורשים עד הגעת מינון גבוה מספיק ל"לב התמר" לקבלת תגובה.

גם המינון היחסי של החומר היה שונה בין המערכות הניסוייות השונות. אומנם העצים הגדולים קיבלו פי 10 יותר חומר מאשר הזריעים, אך היה קיים הבדל גדול מאד בגדלים שלהם. בעוד של זריע הייתה מערכת שורשים שהייתה תחומה בנפח מקסימאלי של 27 ליטר, וניפחו של הגזע בעת ההגמץ היה בין 1,000 ל-2,000 סמ"ק, לעצים הבוגרים ישנה מערכת גדולה של שורשים, התופסת נפח קרקע של עשרות מטרים מעוקבים, כשהשורשים הראשוניים יכולים להגיע למרחק של עד 40 מטר מהגזע והשורשים המשניים יכולים להגיע לעומק של 10 מטר (ברנשטיין 2004), והגזע הוא בנפח של כ- 0.5 עד 0.8 מ"ק.

התנהגות הזריעים במערכת לבחינת מינונים שונים של מרסני הצימוח מדגימה את השפעת הריכוז היחסי של מרסני הצימוח על מהירות התגובה. ניסוי זה הוצב בתנאים דומים לניסוי הראשון שנערך בזריעים. בנוסף להבדל במינון, הזריעים בניסוי זה היו גדולים בשנה לעומת הזריעים בניסוי הראשון (נפח גזע של 2,500 עד 3,500 סמ"ק), והתגובה למרסני הצימוח התקבלה כחודש לאחר היישום, בעוד בניסוי הראשון בזריעים התגובה התקבלה כבר לאחר שבועיים.

מהירות התגובה לחומרים תלויה גם באופן יישומם. היישום של טריאזולים נעשה בד"כ דרך הקרקע/מצע או באמצעות ריסוס על הנוף. יישום דרך הקרקע נפוץ בעצי פרי שונים, שהנם קרובים למערכות של עצי התמר הבוגרים ודקלי הושינגטוניה. ביישום אביבי דרך הקרקע במטע אפרסקים, נצפתה תגובה תוך שבועיים (Erez 2004). עצי פרי נשירים הנם קטנים מדקלי התמר הבוגרים, עובדה שיכולה להסביר את ההבדל בתגובה בין שבועיים לחודש. טריאזולים מיושמים בעצי אבוקדו לריסון צימוח וגטיבי אביבי הגורם לנשירת חנטים. יישום החומרים נעשה בריסוס בזמן הפריחה, על מנת שעם התפתחות החנטים ימותן הצימוח הווגטיבי ומירב המשאבים יפנו אליהם (Symons et al. 1989, Wolstenholme et al. 1990). במקרה זה מדובר בתגובה

מהירה יחסית, תוך 4-5 ימים מיישום החומר (Adato 1990), בשל העובדה שמרסני הצימוח מיושמים ישירות על קדקודי הצימוח.

ניתן לומר, שכללית תגובת הזריעים והעצים הבוגרים של תמר ליישום של מרסני הצימוח בקרקע הייתה מהירה יחסית. אנו מייחסים זאת למינון הגבוה של החומר ולהסעה המהירה של החומרים אל לב התמר. מקובל שטריאזולים נעים דרך העצה (Davis et al. 1988, Fletcher et al. 2000), דבר היכול להסביר את התנועה המהירה שלהם מהשורשים לנוף. ישנה טענה שחומרים אלו יכולים לנוע גם דרך השיפה (Witchard 1997), ומכאן נובעת התגובה המהירה ליישום על חלקי צמח שונים. ניתן לומר כי תגובה תוך שבועיים/ חודש במערכת של זריעי התמר או העצים הבוגרים, בהתאמה, הם פרק זמן קצר מאוד. בפרק זמן זה חלה קליטת החומרים ע"י מערכת השורשים, הסעתם אל הנוף, עיכוב ייצור הג'יברלין ובסופו של דבר ריסון הצימוח עקב ירידה ברמה של הורמון זה.

6.2.2 משך השפעה של מרסני הצימוח

נתוני צימוח הלולב מראים השפעה ארוכת טווח של מרסני הצימוח בכל מערכות הניסויים: בזריעי התמר ריסון הצימוח נמשך מעל שנתיים וחצי (איור 3), למעשה עד הפסקת המדידות, ובעצי התמר הבוגרים הריסון נמשך מעל ל-3 שנים (איור 11).

השפעות ארוכות טווח מאפיינות שימוש במעכבי צימוח ממשפחת הטריאזולים. ניסויים בריסוס PBZ על תפוח ברמות של 3,000 עד 8,000 ח"מ הראו השפעה למשך 2 עד 4 שנים (Greene 1986, Tukey 1983, Miller and Tworkoski 2003). יישום כמויות דומות דרך הקרקע היה בעל השפעה קצרה יותר (Williams and Edgerton 1983, Miller and Tworkoski 2003). ריסוס עלווה ב- 500 ח"מ PBZ להגדלת היבול באבוקדו משפיע למשך מספר חודשים, ויש לבצעו מחדש מידי עונה (Adato 1990). במהלך המחקר הנוכחי אובחנה מגמה של ירידה עם הזמן בהשפעת טיפולי ריסון הצימוח במינונים הנמוכים יחסית במערכת של זריעי התמר (איור 3) ובעצים הבוגרים (איור 11). במערכת לבחינת מינונים שונים, השפעת מרסני הצימוח פחתה כבר לאחר 8 חודשים (איור 5). תוצאות אלו מראות שניתן לקבוע את משך התגובה לחומרים באמצעות מתן מינונים מסוימים של מרסני הצימוח.

6.2.3 בחינת מינונים שונים של מרסני הצימוח

בבחינת מינונים שונים של מרסני הצימוח בזריעי התמר ניתן היה לזהות מינון סף להשפעת החומרים. בעבודה מוצג קצב הצימוח של הלולב בזריעים שטופלו במינונים שונים של UNI (איור 5), אולם תוצאות דומות נתקבלו גם בבחינת מינונים שונים של PBZ. השפעת החומרים אובחנה החל ממינון של 0.05 גר' UNI או 0.25 גר' PBZ לעץ. מתוצאות אלו ניתן להסיק כי במערכת הניסוי הראשונה של זריעי התמר, המינונים של שני מרסני הצימוח היו גבוהים בהרבה מהדרוש לקבלת השפעה מרסנת מתונה. התגובה למינונים שונים מושפעת מגודל השתילים וגם מגודל הכלים בהם הם גדלים. ההבדלים בצימוח שהתקבלו בניסוי הזריעים השני לא היו בולטים כמו אלו שהתקבלו בניסוי הראשון, כנראה משום שזריעי התמר בניסוי זה היו גדולים יותר. מכאן, שהמלצה על מינונים של מרסני צימוח לעצי תמר נכונה לעצים בגודל מסוים. מעבר לכך, במתן החומר

לשתילים, כאשר ממדי הצמח גדלים בעשרות אחוזים מדי שנה, יש לשנות את המינון בהתאם להתפתחות הצמחים.

6.2.4 יישום דרך הקרקע לעומת ריסוס עלויות

כפי שצוין לעיל, קיימות מספר דרכים ליישם את מרסני הצימוח: דרך הקרקע, בריסוס עלויות ולעיתים גם באמצעות הזרקה לגזע. במהלך המחקר נבחנו גישות שונות אלו (תוצאות שלא הוצגו), ונבחר היישום דרך הקרקע. היו לכך מספר סיבות: יישום עלויות מאפשר בד"כ מגע ישיר של מרסני הצימוח עם קדקודי הצימוח הנמצאים בקצות הענפים. בתמר, קדקוד הצימוח ("לב התמר") חבוי עמוק בתוך הגזע, ולכן יישום באמצעות ריסוס אינו מביא את החומר ישירות ל"אתר המטרה". חלק מחומר עשוי להיקלט דרך העלווה, ואזי להשפיע על העלה בו הוא נקלט ולהישאר בו, או לנוע דרך צינורות השיפה לחלקים אחרים בצמח. תנועה כזו הוצגה בקיוון (Witchard 1997), אם כי היא נחשבת למוגבלת בהשוואה לתנועה דרך העצה (Davis et al. 1988, Fletcher et al. 2000). יישום עלויות בתמר נבחן בהצלחה במחקר על עיכוב צימוח שנערך בלוב (El-Hodairi 1998).

ההגמעה דרך הקרקע הינה פשוטה מאוד ליישום ומדויקת יחסית, מפני שניתן לקצוב לכל עץ את הכמות שהוא אמור לקבל. יישום מרסני צימוח באמצעות הגמעה דווח בעצי פרי ורדניים (Miller and Tworowski 2003), באבוקדו (Symons et al. 1989), בגידולים במצעים מנותקים (Berova and Zlatko 2000) ובצמחים רבים נוספים. למרות יתרונותיה של השיטה, יש לה גם מספר חסרונות משמעותיים: חלק מהחומרים מנוטרל ע"י ספיחה לקרקע או מחלחל למי התהום. בהמשך, החומרים הספוחים יכולים להשתחרר מהקרקע בהדרגה וליצור השפעה ארוכת טווח, שלעיתים אינה רצויה. מסיבות אלה, קיים קושי להעריך את הכמות החודרת לצמח ואת המינון המשפיע בכל נקודת זמן.

6.2.5 השפעת טיב הקרקע על מהירות ומשך התגובה למרסני הצימוח

שלוש מערכות הניסויים הוצבו בקרקעות שונות: זריעי התמר גדלו במצע עציצים שהכיל 50% כבול. מצע זה הינו בעל שטח פנים גדול מאוד ויכולת ספיחה גבוהה של מים וחומרים אחרים, ביניהם מרסני צימוח. העצים הבוגרים גדלו בקרקע חרסיתית, רנדזינת העמקים, בעמק בית שאן. גם קרקע זו הנה בעלת שטח פנים גדול (להב וחוב' 1999), וכתוצאה מכך יכולת לספוח ולאגור חלק גדול מרסני הצימוח. לעומת זאת, דקלי הווינגטוניה מצויים בשדרה לאורך כביש בבית דגן, וגדלים על קרקע חולית מעורבת בכורכר שנתר מתשתית הכביש. קרקע זו היא בעלת שטח פנים קטן יחסית, ולכן בעלת כושר ספיחה קטן יחסית של מרסני הצימוח. בדקלי הווינגטוניה ניתן היה להבחין במרבית העצים בתגובה מהירה יחסית למרסני הצימוח (תמונה 7, איור 10), ובהמשך יציאה מהירה יחסית מההשפעה של מרסני הצימוח (לאחר כשנה וחצי). סביר להניח שההגמעה בקרקע קלה גרמה לכך שחלק גדול מהחומר שהוגמע נקלט במהירות והשפיע בצורה בולטת יותר מאשר טיפול דומה שקיבלו עצי התמר הבוגרים, שגדלו בקרקע בעלת כושר ספיחה גבוה. ספיחה נמוכה לקרקע גרמה גם לכך, שהחומר שלא נקלט ע"י העצים נשטף, ולכן השפעת ריסון הצימוח החלה לחלוף כבר

לאחר שנה. השפעה של סוג קרקע על משך הפעילות של PBZ נמצאה גם בקרקעות בצפון ברזיל (Milfont et al. 2008).

נושא סוג הקרקע לא נלקח בחשבון במחקר הנוכחי. אין ספק שיש להתחשב בגורם זה בכל מחקר יישומי לריסון צימוח באמצעות הגמעה של מרסני צימוח, מפני שהמינון והתזמון של יישום החומר יכול להיות מושפע מאד מסוג הקרקע.

6.3. השפעת מרסני הצימוח על מספר ואורך העלים

6.3.1. מספר העלים בתמר

הפרימורדיות בתמר נוצרות כ-3-4 שנים לפני יציאתן כלולבים (ברנשטיין 2004). ברנשטיין (2004) מצא גם כי קיים יחס ישר בין מספר העלים הגדלים בשנה לקצב ההתארכות של הלולב. בעבודה הנוכחית נמצאה ירידה מובהקת בקצב הצימוח של הלולב בצמחים המטופלים, אך לא נמצאו הבדלים משמעותיים במספר העלים בהשוואה לביקורת. הדבר בלט בעיקר בעצי התמר הבוגרים. אם הייתה למרסני הצימוח השפעה על מספר העלים, אמורה הייתה להיראות ירידה בולטת במספר העלים בשנתיים וחצי שעברו בין מתן הטיפול לבחינה של מספר העלים שפרצו. זאת, משום שהיחשפות העלים מסונכרנת עם יצירת העלים ומספר העלים הכולל בכתר (Tomlinson 1990). למרות זאת, לא נמצא הבדל משמעותי בין הטיפולים לביקורת במספר העלים שנוצרו בעצי התמר משני הזנים (איור 12). מאחר ובשני הזנים לא נעשתה חשיפה של העלים החבויים, אין בידינו נתונים על המספר הכולל של העלים, והאמור לעיל מתייחס לעלים הגלויים בלבד.

מרסני הצימוח השפיעו על התארכות התאים, כפי שראינו בבחינה המיקרוסקופית (איור 6), אבל לא האטו את קצב יצירת העלים. עיכוב התארכות העלים גרם לקצב צימוח איטי יותר של הלולב, אך בד"כ הוא לא בא לידי ביטוי ביצירה של עלים חדשים. יתר על כן, בגלל הירידה המשמעותית בגודל העלים במערכת של זריעי התמר, וכתוצאה מכך גם ירידה בגודל הנוף, ניתן היה לצפות ליצירת יותר עלים כפיצוי, אולם תופעה כזו לא נמצאה. יתכן שייצור יותר עלים דורש אנרגיה, אשר חסרה לזריעים עם הנוף המצומצם.

בעזרת החשיפה של "לב התמר" ניתן היה לקבוע גם את מספר העלים החבויים. בזריעים שטופלו ב-PBZ, נמצאה מגמה של הקטנת מספר העלים החבויים בהשוואה לזריעי הביקורת. הדבר בלט במינון הגבוה של PBZ, בו נוצרו הרבה פחות עלים בהשוואה למינון הנמוך ולביקורת (איור 9). לעומת זאת, בלב התמר של הזריעים שטופלו ב-UNI, נמצא מספר דומה של עלים חבויים לזה של הביקורת. מרסני הצימוח גורמים לעיכוב של התארכות התאים, ולעיתים גם להקטנת קצב חלוקת התאים (Rademacher 2000), אך לא אמורים לפגוע בצורה ישירה ביצירת איברים. פגיעה כזאת יכולה להוצר כאשר:

1. התפתחות המריסטמה נפגעת ופעילותה מואטת.
2. התפתחות האיבר ממנו הם יוצאים מעוכבת, ואזי יש פחות מקום פיזי ליצירת איברים.
3. הצמח נחלש ויכולתו ליצור איברים קטנה.

בעבודה הנוכחית לא הצלחנו לקבוע את הממדים של המריסטמות של זריעים מהטיפולים השונים, לכן לא ניתן לקבוע האם הירידה ביצירת עלים נבעה מהפגיעה בהתפתחות של המריסטמה. החלשות הזריעים שטופלו

במינון הגבוה של PBZ יכולה להסביר את הירידה בפרימורדיות של העלים החבויים ב"לב התמר" של זריעים אלו, אך לא ברור מדוע תופעה זו לא התרחשה גם בזריעים שטופלו ב-UNI. יתכן ושני גורמים מנוגדים השפיעו על יצירת העלים ב"לב התמר": החלשות הצמח, שגרמה ליצירת פחות פרימורדיות של עלים, ואילו הנוף שהצטמצם (ירידה משמעותית באורך העלים) גרם לייצור יותר עלים. ירידה במספר האיברים שנוצרו בעקבות טיפול ב- PBZ נמצאה גם בייחורי ניצנית (*Kalanchoe blossfeldiana*) (Hwang et al. 2008) ובאבוקדו (Symons et al. 1989). לעומת זאת, בעבודה שבחנה את השפעת מרסני צימוח על דקלי תמר בלוב (El-Hodairi et al. 1998), לא נמצאה ירידה במספר העלים שנוצרו בעקבות יישום של מרסני צימוח, למרות עיכוב בולט של הצימוח לגובה. למספר העלים שנוצרו היבט יישומי חשוב, מפני שבחיק כל עלה קיים פקע היכול להתפתח לתפרחת. ירידה במספר העלים, תביא בעקבותיה גם להקטנת מספר התפרחות ולירידה ביבול.

6.3.2. אורך העלים בתמר

מרסני הצימוח גרמו, כצפוי, לקיצור אורך שדרת העלים בכל מערכות הניסוי: הקטנה בולטת מאוד של אורך העלים של זריעי התמר, שהתבטאה בהבדלים של מאות אחוזים בגדלים ביניהם (איור 4, תמונה 1), הבדל יחסי קטן של עד 20% (איור 13) בעצי התמר הבוגרים ושדרות עלים קצרות מאוד במערכת של דקלי הושינגטוניה (תמונה 7, איור 10). ההבדלים בהשפעת הטיפולים על אורך העלים נבעו מעוצמת הריסון השונה במערכות הניסוי השונות. בעצי התמר הבוגרים, בהם המינון של מרסני הצימוח היה סביר בהתייחס לגודל העצים, ניתן להניח שייצור הג'יברלין עוכב רק חלקית, ולכן אורך העלים כמעט ולא קטן. לעומת זאת, בזריעי התמר ובדקלי הושינגטוניה, המינון של מרסני הצימוח היה גבוה מדי, דבר שלא אפשר התארכות תקינה של שדרות העלים בשל פגיעה חמורה בביסיתתה של ג'יברלין.

גם אורך העלים יכול לשמש מדד לבחינת ההשפעה של מרסני הצימוח במועדים שונים במהלך הניסויים. במערכת של זריעי התמר, מדד זה הושפע מסוג המרסן ומהמינון שניתן. קצב ההתארכות של שדרת העלים (איור 4, תמונה 1) תאם את זה של התארכות הלולב (איור 3) עם איחור מסוים. בתחילה אובחנה מגמה של ירידה בולטת באורך העלים, שהתאימה לירידה בקצב הצימוח של הלולב, לאחר מכן תקופה ארוכה של עלים קצרים, בתקופה בה צימוח הלולב היה איטי, ובשלב מאוחר יותר התארכות של העלים בזריעי התמר שקיבלו מינונים נמוכים, בדומה לעליה בקצב הצימוח של הלולב. כפי שניתן לראות בתמונה 1, עלים 1-3 היו קצרים כל אחד מהקודם לו. זהו שלב הכניסה להשפעה של מרסני הצימוח, כאשר עלים 1 ו-2 צמחו במידה רבה כבר לפני השפעת מרסני הצימוח. אורכם של העלים הבאים בתור (3-6), היה קצר מאוד בכל הזריעים המטופלים. בשלב זה לא נמצאו הבדלים בין הטיפולים, מאחר ובכולם הושג כנראה הנינוס המכסימאלי האפשרי. סביר להניח שעלים אלו מייצגים גם את העלים שנוצרו מעליהם, שלא נמדדו. בעלים 9-12 (לא נמדדו עלים מעבר ל-12, מפני שלא בכל העצים הם הגיעו לאורכם הסופי), נראו הבדלים בין הטיפולים השונים, כאשר עלים מזריעים שקיבלו מינונים נמוכים יחסית משני החומרים, היו ארוכים יותר מאלו של זריעים שקיבלו מינונים גבוהים יותר. העלים של זריעי הביקורת היו עדיין ארוכים בהרבה. גם פה נמצא מתאם לקצב ההתארכות של הלולב, כשבשנה השנייה הלולב בזריעים שקיבלו מינון נמוך של PBZ (הטיפול "החלש" מבין הארבעה),

התארך בקצב ביניים בין הלולב של זריעי הביקורת לבין זה של זריעים שטופלו במינונים גבוהים של PBZ או UNI.

תופעה דומה התקבלה גם בעצי התמר הבוגרים, כאשר בשני הזנים אורך העלים בתחילה היה קטן יחסית בהשוואה לביקורת בעוד שבעלים הבוגרים יותר, שפרצו והתארכו בסוף השנה הראשונה ובשנה השנייה לאחר הטיפול, ההבדל בהשפעת שני החומרים הלך וגדל (איור 13). גם במערכת זאת נמצא מתאם בין אורך העלים לקצב התארכות הלולב: עלים ארוכים בעצי הביקורת, בינוניים בעצים המטופלים ב-PBZ וקצרים יותר בעצים המטופלים ב-UNI.

קיצור בולט של שדרת העלים התקבל בדקלי הושינגטוניה. השדרות היו כה קצרות, כך שנגרם שינוי בצורת הכותרת (תמונה 7), כאשר העלים עם השדרה הקצרה שווו לנוף העצים המטופלים צורה פחוסה במקום הצורה העגולה הרגילה. עם היציאה מריסון הצימוח, חזרו שדרות העלים לאורכן הרגיל.

קיצור איברים הנו אחת התכונות המאפיינות ריסון צימוח. למעשה במרבית המקרים זו תוצאה רצויה, לפחות לגבי חלק מהאיברים. ריסון אורך הגבעול בדגניים (Rademacher 2000, Espindula 2009), או צמצום הנוף בעצי פרי נשירים (Miller and Tworowski 2003) באמצעות מרסני צימוח, מלווים לעיתים בהקטנת העלים. באבוקדו, ריסוס של הנוף המיועד להשפעה קצרת טווח של צמצום הצימוח וגטטיבי, הביאו ליצירת פירות עגולים (Symons et al. 1989). גם המחקר לצמצום צימוח לגובה בתמר שנעשה בלוב (El-Hodaiai et al. 1998) הראה הקטנה של אורך העלים, אם כי בשיעור נמוך יחסית (עד 13% במינון הגבוה ביותר). השפעות לוואי, כמו קיצור עלים, חייבות להילקח בחשבון בעת יישום מרסני צימוח. ניתן למנוע או להקטין אותן בעזרת התאמה של מועד היישום, כמות החומר המיושם, דרך היישום וכמובן סוג החומר בו משתמשים. קיצור של 15% באורך העלים של עצי תמר בוגרים לא יגרם לשינוי משמעותי, אך שינויים בגודל או בצורת הפרי עלולים לפגוע בכדאיות הטיפול במרסני צימוח. בעבודה הנוכחית לא נמצאה כל השפעה על גודל הפרי (תוצאות שלא הוצגו). גם שינויים בצורת הנוף בעצים המשמשים לנוי, כמו דקלי וושינגטוניה, עלולים להכשיל יישום של חומרים אלו. קיצור הנוף לא בהכרח חייב להקטין את השטח המטמיע. הקטנת אורך העלים יכול לנבוע מצפיפות ההוצים, ואזי השטח המטמיע דומה, אם כי קיימת הצללה מסוימת של ההוצים זה על זה.

6.3.3. אורך וצורת העלים בדקל וושינגטוניה

המערכת של דקלי הושינגטוניה לא סיפקה כמעט נתונים כמותיים על השפעת מרסני הצימוח. עם זאת, ניתן היה לראות בה השפעות חריגות על הצימוח. בדקלי הושינגטוניה תהליך צימוח הלולב דומה לזה של תמר, אולם הטרף הנו מניפה בקצה השדרה. במהלך הצימוח הטרף מקופל מעל השדרה, ולאחר יציאתו הוא נפתח כמניפה. בעוד שבזריעים ועצים בוגרים של תמר, הלולב התארך בקצב איטי, אך פרץ כלולב ישר בצורה נורמאלית, לולבי הושינגטוניה בעצים שטופלו במינון גבוה של מרסני הצימוח צמחו כשהם מופרדים ומעוותים וקצותיהם יבשים (תמונות 7ב, 7ג ו-7ה). בנוסף, כאשר המניפה (הטרף) נפתחה, היא הייתה מקומטת מאד, בצורה הדומה לאקורדיון (תמונה 7ג). לדעתנו, עיוותים אלה נוצרו מאחר ששדרות העלים בעצים המטופלים היו קצרות מאוד, כך שהלולבים העוקבים נפרדו אחד מהשני עוד לפני חשיפתם, מבלי ליצור את המבנה המקובץ השומר על הלולב עם היווצרותו. הקימוטים בלולבים של דקלי הושינגטוניה עשויים

להיות מוסברים בכך, שהחלק הראשון שפורץ החוצה הוא הטרף הלא מעוצה. בגלל הלחץ שהתהווה בשל הצפיפות באזור הכתר והעיכוב בהתארכות התאים בעצים המטופלים, נוצרו עיוותים וקימוטים בטרף, שלא קיבל תמיכה מהשדרה. מאחר שאין יצירה של רקמות משניות בדקלים, העלים נותרו בצורתם המקורית. לעומתם, בתמר העלעלים נותרו דבוקים לשדרת הלולב, וזו הכתיבה את צמיחת הלולב באופן זקוף כלפי מעלה.

6.4. אורך התאים בעלים של זריעי התמר

אורך שדרת העלה יכול להיקבע ע"י מספר התאים או אורך התאים המרכיבים אותה. מקובל שמרסני צימוח גורמים לעיכוב של התארכות התאים, אך מקטינים במידה מסוימת גם את מספר התאים הנוצרים (Rademacher 2000). כדי לבחון את ההשפעה על אורך התאים, נספרו התאים בשני חלקים של עלה מספר 6, בסיס העלה החשוף המתארך וחלקו העליון שסיים את התארכותו (תמונה 2). עלה זה התפתח והתארך כולו כאשר הזריעים המטופלים היו תחת השפעת מרסני הצימוח.

כלית נמצא, שהתאים של שדרות העלים של הזריעים המטופלים היו קצרים באופן מובהק מהתאים של עלי הביקורת בשני חלקי העלה, כשהעיכוב בהתארכות במינון הגבוה של שני מנסי הצימוח היה בולט יחסית (איור 6). התוצאות מראות שמתן מרסני הצימוח הקטין את התארכות התאים כתלות במינון של החומרים.

ג'יברלין, בדומה לאוקסין, מעודד התארכות תאים באמצעות שינויים בדופן התא. ברקמות רבות נמצא מתאם גבוה בין עידוד הצמיחה ע"י ג'יברלין לבין רמת האנזים קסילוגלוקאן אנדוטראנסגליקוזילאז (Xyloglucanendotransglycosylase) (Potter and Fry 1994, Smith et al. 1996). אנזים זה מבצע הידרוליזה פנימית של קסילוגלוקאן ומעביר אחד מקצותיו החתוכים אל קצה של מולקולת קסילוגלוקאן קולטת. כתוצאה מכך חל ארגון חדש של המבנה של דופן התא. מנגנון זה יכול לגרום להתארכות התא, ע"י מתן אפשרות להדירה של אקספנסנים (חלבונים המחלישים את קשרי המימן בין הרב-סוכרים בדופן התא וגורמים להתרופפותו בסביבה חומצית), בשילוב עם פעילות אוקסין המשרה פליטת פרוטונים, הגורמים להתרופפות של דופן התא, ובכך מאפשרים את התארכותו.

כאשר בוחנים בפרוטרוט את הירידה באורך התאים, ניתן למצוא ירידה של כ- 20% באורך התאים במינונים הנמוכים וכ- 30% במינונים הגבוהים של מרסני הצימוח (איור 6). לעומת זאת נמצא, ששדרות העלים ברוב הטיפולים התקצרו מעל ל- 60% (איור 4 תמונה 1). שדרות העלים בזריעים שטופלו במינון הגבוה של UNI התקצרו אף מעל ל- 70%. יתכן, שמדידת התאים נמוך יותר בבסיס העלים הייתה מראה הבדלים גדולים יותר באורך התאים, שהיו מסבירים טוב יותר את ההשפעה הגדולה יחסית על האורך הסופי של העלים. הסבר אחר לסתירה לכאורה בין התוצאות יכולה להיות האפשרות, שהירידה באורך של שדרות העלה לא חלה רק כתוצאה מהעיכוב בהתארכות התאים, אלא גם כתוצאה מהפחתה משמעותית במספר התאים הנוצרים. אם אמנם חלה ירידה כה משמעותית במספר התאים, יש חשש לפגיעה בהתפתחות התקינה של העץ.

ממה נובעת הירידה במספר התאים? לג'יברלין, אשר בעקבות פעולת מרסני הצימוח נעדר כנראה כמעט לחלוטין מהתאים של זריעי התמר, תפקיד ישיר ועקיף בעידוד חלוקת תאים (Taiz and Zeiger 2010).

ההשפעה העקיפה נובעת מהעובדה, שגודל התא מכתוב את תזמון חלוקתו, וכידוע הג'יברלין מכתוב את אורך התאים במריסטמת הביניים. (Sauter and Kende (1992) הראו באורז הגדל במים עמוקים, כי בהשפעת ג'יברלין גדל בתחילה שיעור התאים בשלב G1 (לאחר מיטוזה) וקטן שיעור התאים בשלבים G2 ו-S. לאחר מכן, גדל בהדרגה שיעור התאים בשלב S ולאחריו G2, ואילו שיעור התאים לאחר מיטוזה עולה. החוקרים הסיקו, שהג'יברלין משרה את התארכות התאים במריסטמת הביניים, ולאחר מכן חל עידוד של חלוקת DNA ובעקבותיו חלוקת תאים מואצת. גם בעבודה הנוכחית, מרסני הצימוח הקטינו את אורך התאים, וכנראה עיכבו גם את קצב חלוקתם.

לג'יברלין ישנה גם השפעה ישירה לעידוד חלוקת התאים, באמצעות עידוד הפעילות של האנזים פרוטאין קינאז תלוי-ציקלין (Cyclin-dependent protein kinase – CDC2), אנזים ייחודי לשלב המיטוזה המבקר מעברים במחזור התא. מדידה של ההתבטאות של שני עותקים של האנזים באורז הראתה, שרמתו של אחד מהם עלתה לאחר טיפול בג'יברלין (Sauter et al. 1995). ממצא זה אישש את ההשערה, כי ג'יברלין מגביר את קצב הכפלת התאים ע"י העלאת רמת ה-CDC2. אנזים נוסף המעודד ע"י ג'יברלין באורז, הנו הומולוג לאנזים המפעיל את CDC2-activating kinase (Cak) (Sauter 1997). מכאן שג'יברלין משפיע גם באופן ישיר על האצת חלוקת התאים, וחסרונו מקטין את קצב חלוקת תאים.

סביר להניח שהבדלים כה קיצוניים באורך העלים בזריעי התמר, עשויים היו לנבוע גם כתוצאה מעקה שנגרמה ע"י המחסור בג'יברלין, שפגעה בהתפתחות התקינה של הצמח. בעצים הבוגרים שטופלו במרסני הצימוח, נמצאה ירידה מתמשכת באורך העלים בשיעור קטן יחסית וללא נזק משמעותי נראה לעין. בעצים אלו, נמצאה ירידה של 10-20% בלבד באורך העלים, שיעור הדומה לירידה באורך התאים שנמצאה בזריעים הצעירים. עם זאת, בעבודה הנוכחית לא נלקחו דגימות לבחינת אורך התאים בעצים הבוגרים.

6.5. השפעת ריסון הצימוח על המבנה של "לב התמר"

6.5.1. יחס אורך-רוחב של העלים החבויים

בעת ניתוח הזריעים היה נראה שהמריסטמה הקדקודית בזריעים המטופלים הנה קצרה ופחוסה מזו של זריעי הביקורת (תמונה 5). ממצא זה חייב בחינה נוספת, מפני שהוא יכול היה להעיד על השפעת מרסני הצימוח עוד בשלב יצירת הפרימורדיות. ב"לב התמר" שנחשף נמדדו האורך והרוחב של כל עלה חבוי (תמונה 6), ונערכה השוואה בין עלים חבויים בני אותו מספר, כלומר באותו סדר היציאה מהמריסטמה (מריסטמה 0, פרימורדיות 1 ו-2 שמעליה, העלה החבוי מספר 3 שמכסה אותן וכך הלאה, תמונה 4). ההשוואה בין עלים מאותו סדר (מספר) הייתה קשה לביצוע ממספר סיבות:

1. נעשו חתכי אורך בעזרת מיקרוטום במרכז "לב התמר", בכדי לבחון במבט דו-ממדי כל עלה חבוי (תמונה 3) ולמדוד את אורכו ורוחבו וכן את ממדי המריסטמה הקדקודית. הסתבר שמחד קשה לבצע חתך במישור אנכי לחלוטין, ותמיד עלולה להתקבל סטייה בזווית מסוימת. מאידך, מאחר והעלים החבויים מסודרים בזווית של כ-137.5°, אין מישור אחד שיכול לאפשר קבלת תמונה מלאה שלהם בכדי למדוד במדויק את ממדיהם.

2. התחליף שנמצא היה חשיפה עדינה תחת בינקולאר וצילום של "לב התמר" בכל שלב של החשיפה לאחר הסרת כל עלה נוסף (תמונות 4 ו-5). גישה זו אפשרה הסתכלות ברורה על המריסטמה ועל כל עלה חבוי. עם זאת, זווית הצילום, שנעשה באמצעות מיקרוסקופ סטראוסקופי, עשויה הייתה להשפיע על התוצאות שהתקבלו.

3. כל עלה חבוי קטן בחצי עד שלישי מזה שמכסה אותו. כאשר הושוּו עלים בני אותו המספר, לא ניתן היה לוודא האם הם בדיוק באותה דרגת התפתחות. "קפיצה" של עלה קדימה או אחורה, משמעותה הבדל גדול באורך וברוחב של העלה הנמדד. שינוי במספר העלה עשוי להיגרם גם מפני שמספר העלים החבויים ב"לב התמר" (איור 9) בכל זריע איננו אחיד. יתר על כן מספר העלים החבויים במינון הגבוה של PBZ היה נמוך בצורה מובהקת ממספרם בשאר הטיפולים.

כדי להתגבר על קשיים אלו נבחרו תמונות ברורות של השלבים השונים של חשיפת "לב התמר", שצולמו מאותה זווית. העלים הקטנים ביותר, שתמונותיהם לא היו ברורות, והמבוגרים שהיו לפני הפריצה לא נכללו בתוצאות. גם המינון הגבוה של PBZ, שמספר העלים החבויים בו היה נמוך משמעותית משאר הטיפולים, לא נכלל בתוצאות, מפני שלא ניתן היה להשוות את העלים בו לעלים מקבילים בטיפולים האחרים.

כדי לערוך השוואה מדויקת יותר בין העלים, התבססנו על היחס אורך/רוחב של העלים השונים (איור 8). הדבר מנע אי דיוקים כתוצאה מאי התאמה בין גודל העלה למספרו. ואכן, בבחינה של היחס אורך/רוחב התקבל הבדל משמעותי בין המינון הגבוה של UNI לבין זריעי הביקורת והמינון הנמוך של UNI. העלים שנבחנו, שמספרם היה 5-20, נוצרו והתפתחו במהלך המחקר תחת השפעה הולכת ונחלשת של מרסני הצימוח. זוהי אולי הסיבה להבדלים בין שני המינונים השונים של UNI. תוצאות דומות התקבלו לגבי אורך העלים החשופים וקצב התארכות הלולב, שהחלשות ההשפעה של מרסני הצימוח עם הזמן הביאה למיתון בהשפעה המרסנת שלהם כשנה וחצי לאחר מתן הטיפולים. בתוצאות אלה איננו רואים את ההשפעה המקסימאלית של מרסני הצימוח, כפי שניתן היה לקבל אילו ניתוח הזריעים היה מתבצע מוקדם יותר, כשנה לאחר יישום מרסני הצימוח.

במחקר שנעשה ב- *Festuca arundinacea* (Skinner and Nelson 1990), נמצא קשר בין קצב הצימוח לפילוכרון (הרווחים בין הופעת עלים עוקבים). קצב הצימוח השפיע על הופעת העלים, אך לא בהכרח על יצירת הפרימורדיות. במצב כזה עשויות להצטבר פרימורדיות הנשארות חבויות ו"מחכות לתורן לפרוץ". פרימורדיות שהצטברו ב"לב התמר" של זריעי התמר שטופלו ב- UNI, גרמו לו להיות רחב ופחוס יותר, משמע בעל יחס אורך-רוחב קטן יותר. מספר העלים החבויים בלב התמר של הזריעים שטופלו ב- UNI, היה אכן גבוה יותר מזה שבשאר הטיפולים.

6.5.2. סידור העלים

בחשיפה של "לב התמר" שנעשתה תחת בינקולאר (תמונה 4), נמצא אותו סידור עלים של סיבוב כרונולוגי המתואר ע"י Ferry (1998), שאפיין את הפילוטקסיס בדקלי תמר (ראה איור 1 מתוך ברנשטיין 2004). סידור העלים בלב התמר מתאים גם לממצאים של מחקר שנעשה לאחרונה בדקל אסאי (*Eutperpe oleracea*)

(Mart, המתאר את התפתחות הפרימורדיות של העלים, כשכל אחת מקיפה את הצעירה ממנה Barabe et al. 2010). במחקר זה נמצא גם סדר כרונולוגי של העלים וסיבוב באותו כיוון של הפרימורדיות סביב הציר המרכזי. הטיפולים במרסני הצימוח בעבודה הנוכחית לא השפיעו על סידור זה, לא גרמו לשינוי בכיוון של דילוג על מקום או כל שינוי אחר, שעשוי היה להיגרם כתוצאה מהשפעה בולטת על הצימוח של זריעי התמר. גם במערכות של עצי התמר הבוגרים ודקלי הווינגטוניה, לא נמצא שינוי בסידור כריכות העלים כתוצאה מריסון הצימוח. עם זאת, עקב ציפוף העלים, זווית הכריכות השתנתה, מפני שרוחב הגזע נשאר כשהיה.

6.6. צמצום הצימוח לגובה

המטרה המעשית העיקרית של העבודה הייתה לפתח שיטה לצמצום הצימוח לגובה, ההיתמרות של דקלי תמר, באמצעות מרסני צימוח. בחינת ההיתמרות נעשתה בדקלי התמר הבוגרים. בתחום זה נתקבלה התוצאה הרצויה באופן משמעותי. מרסני הצימוח גרמו לצמצום משמעותי במרחק האנכי בין עלי התמר. המדידה הייתה פשוטה ונתנה תוצאה שהראתה באופן מובהק עיכוב בצימוח לגובה של עצי התמר הבוגרים (איור 14, תמונות 8 ו-9). בשנה הראשונה לאחר יישום מרסני הצימוח, הצימוח לגובה של העצים שטופלו משני הזנים עוכב באופן חד מאד, בשיעור של 50%-65%. הבדל זה הנו סופי, מאחר והגזע באזור הזה סיים את התפתחותו. בדורים העליונים התוצאות לגבי עיכוב הצימוח אינן סופיות, מאחר שבאזור הזה הגזע המשיך להתפתחותו.

כפי שצוין לעיל, מחקר לבחינת ריסון צימוח בעצי תמר בעזרת מרסני צימוח נעשה בעבר בלוב (El-Hodairi et al. 1998). בשונה מהמחקר שלנו, החומרים יושמו ישירות על הלולב בדקלים בגיל צעיר ביותר. צמצום הצימוח לגובה היה פחות משמעותי מאשר במחקר הנוכחי, כ-30% בטיפול הבולט ביותר לעומת מעל ל-50% במחקר שלנו (איור 14). חשוב לצין שבמחקר שנערך בלוב, העיכוב שצוין לעיל בצימוח לגובה הושג לאחר חמישה טיפולים עוקבים. יישום ישיר על הלולב מתאים אולי לעצי תמר צעירים, אך לא לעצים בגיל ובגודל בו רצוי לרסן את הצימוח בשיטת הגידול בישראל. עם זאת, התקבלו באותו מחקר תוצאות חיוביות אחרות שלא נמצאו במחקר הנוכחי:

1. עלייה בייצור חוטרם בשנה השנייה למחקר, שניתן להסבירה ע"י שינוי יחסי מקור מבלע בעקבות ריסון הצימוח, ובעקבותיו התפתחות פקעים חיקיים, אשר בעצים צעירים וקטנים מתפתחים לחוטרם. לעומת זאת, במחקר שלנו העצים הבוגרים שנבחנו עברו כבר את שלב ייצור החוטרם, ואילו זריעי התמר היו צעירים ורק החלו ביצירת חוטרם, כך שיתרון זה לא בא לידי ביטוי.
2. עליה בכמות התפרחות שנוצרו בשנה האחרונה של המחקר, ובעקבותיה עלייה ביבול. את העלייה ביבול החוקרים מסבירים בהפניית יותר מוטמעים לייצור פרי על חשבון צימוח וגטטיבי. תופעה דומה אובחנה בעבודה הנוכחית בזן 'זגלול' בשנה השנייה של הניסויים, אולם בשנה הראשונה והשלישית לא נמצא הבדל ברמת היבול בין הטיפולים השונים (איור 15). יתכן עם זאת, שהבדלים אלו לא באו לידי ביטוי בעקבות הדילול המסחרי שנעשה בחלקה. עצי תמר, בעיקר בשנותיהם הראשונות, נוטים לסירוגיות חזקה ביבולים, ולכן יש להיזהר מלהסיק מסקנות לגבי ההשפעה על היבול על סמך מספר קטן של עצים ושנה בודדת.

המשמעות המעשית של תוצאות המחקר הנוכחי היא הארכת משך הגידול המסחרי מכ- 30 עד למעל 50 שנה. בנוסף, צמצום ההיתרות יכול לאפשר יישום נוח של טיפולים אגרוטכניים וביצוע הגדיד באמצעות מנופים פחות גבוהים ויקרים ומסוכנים פחות. יישום תוצאות המחקר במטעים מסחריים דורש ניסויי שדה נוספים, לקביעת מינונים המתאימים לקרקעות שונות ולגילאים שונים של העצים.

6.7. השוואת הפעילות של שני מרסני הצימוח

שני מרסני הצימוח, PBZ ו-UNI, נבחנו בעבודה הנוכחית במינונים שונים, כשטווח המינונים על בסיס ח.פ. של PBZ היה גבוה פי חמש מזה של UNI. ההחלטה על קביעת המינונים של שני החומרים התבססה על ניסויים הקדמיים שנעשו ע"י הקבוצה לפני תחילת העבודה הנוכחית ועל מידע הקיים בספרות. בעבודות רבות נמצא, שהיעילות של UNI גבוהה פי 5 עד 10 מזו של PBZ. כך למשל, Hwang et al. (2008) הראו, שבייחורי ניצנית (*Kalanchoe blossfeldiana*) שטופלו בשני מרסני הצימוח, נדרש בזן אחד מינון של פי 5 ובזן אחר מינון של פי 10 PBZ על מנת לקבל השפעה דומה לזו שהושגה ע"י UNI. גם בעפריית (*Plumbago articulata*), היה צורך בריכוז גבוה פי 6 של PBZ הן בריסוס והן בהגמעה בכדי לקבל השפעה דומה לזו של UNI (Arnold et al. 2002). תוצאות העבודה הנוכחית תואמות את המידע הקיים בספרות. במרבית מדדי הצימוח שנבחנו, ההשפעה של UNI הייתה בולטת יותר מזו של PBZ, למרות שהמינון שניתן היה קטן פי 5 מזה של PBZ. לאור האמור לעיל, מפתיעות במידה רבה תוצאות העבודה של El-Hodairi et al. (1998), בה לא נמצא הבדל מובהק בהשפעה של שני מרסני הצימוח שיושמו בריכוזים זהים על אורך העלים והתארכות הגזע. לא ניתן ליחס את התוצאות שהתקבלו בעבודה זו לאופן היישום, ריסוס לעומת הגמעה בעבודה שלנו, מאחר וההבדל בפעילות של שני החומרים בעבודות שהוזכרו לעיל התקבל באופני יישום שונים.

לא מצאנו בספרות הסבר ליעילות הרבה יותר של UNI. בהתבסס על עבודות עם מעכבים אחרים קיימים מספר הסברים אפשריים ליעילות הגבוהה יחסית של מרסן זה: (א) אפיניות גדולה יותר לאנזים ציטוכרום P450 מונואוקסיגנאז; (ב) קליטה מוגברת ע"י מערכת השורשים או חדירה טובה יותר לצמח ביישום באמצעות ריסוס; (ג) יציבות רבה יותר ברקמות הצמח.

7. רשימת ספרות

- אבידוב, י. (1959). עלילות עירק. הוצאת עם עובד.
- אלוני, ד. ד., פומרנץ, ר., חזון, ה., קרפ, ח., סנדלהם, ד., גלבווע, א. וכהן, י. (2009). עיכוב היתמרות בתמר. עלון הנוטע, **63**: 22-27.
- אלוני, ד. ד., קרפ, ח., סנדלהם, ד., גלזנר, ב. וכהן, י. (2007). תמר: פיתוח מערכת לשליטה על היתמרות העץ לגובה. עלון הנוטע, **61**: 634-639.
- ברנשטיין, צ. (2004). התמר. המועצה ליצור ושיווק פירות.
- מאירי, א., ראובני, ע., סלומון, א., יששכר, צ. ורוזנר, מ. (1997). תגובת הצימוח והניבה ואיכות הפרי של תמר לעקות מלח ומים כבסיס להשקיה אופטימאלית במים שפירים ומליחים. דו"ח מחקר של המדען הראשי של משרד החקלאות.
- להב, נ., שנקר, מ. וחקן, י. (1999). יסודות מדע הקרקע. הפקולטה למדעי החקלאות, המזון ואיכות הסביבה, האוניברסיטה העברית בירושלים.
- סטולר, ש. (1977). גידול התמר בארץ ישראל. הוצאת הקיבוץ המאוחד.
- פאהן, א. (1962). אנטומיה של הצמח. הוצאת הקיבוץ המאוחד.
- Abdul Halim, H., Mohamad Ali, S., and Mohd Haniff, H. (1990). Plant growth regulators in oil palm. In: Proceedings of the International Congress of Plant Physiology, New Delhi, India, February 1988. **1**: 451-458.
- Adato, I. (1990). Effects of paclobutrazol on avocado (*Persea americana* Mill.) cv. 'Fuerte'. *Scientia Horticulturae* **45**:105-115.
- Al Kaabi, H. H., Zaid, A., and Ainsworth, C. (2007). Plant-off-types in tissue culture-derived date palm (*Phoenix dactylifera* L) plants. *Acta Horticulture* **736**:267-281.

- Arnold, M.A., McDonald, G.V. and Bryan, D.L. (2002). Paclobutrazol And Uniconazole Applications Improve The Quality Of Container-Grown Bush Morning Glory. *Plant Growth Regulator Society of America Quarterly* **30**:1-14.
- Barabé, D., Bourque, L., Yin, X., and Lacroix, C., (2010) Phyllotaxis of the palm *Euterpe oleracea* Mart. at the level of the shoot apical meristem. *Botany* **88**:528-536.
- Barritt, B. H., Konishi, B. S., and Dilley, M. A. (1997). Tree size, yield and biennial bearing relationship with 40 apple rootstocks and three scion cultivars. *Acta Horticulture* **451**:105-112.
- Barrow, S.C. (1998). A monograph of *Phoenix* L. (Palmae: Coryphoideae). *Kew Bulletin* **53**: 513-545.
- Berova, M. and Zlatko, Z., (2000). Physiological response and yield of paclobutrazol treated tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Plant Growth Regulation* **30**:117-123.
- Bouguedoura, N., (1974). Contribution a la connaissance du palmier dattier, *Phoenix dactylifer* L.; Etude des productions axillaires. These de Doctorat, University. d'Alger.
- Carvajal, E., Alvarado, A., Sterling, F., and Rodr'guez, J. (1998). The use of paclobutrazol in oil palm clones during the nursery stage. *ASD Oil Palm Papers*: **18**:29-33.
- Corley, R. H. V., Hardon, J. J., and Tan, G. Y. (1971). Analysis of growth of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) I. Estimation of growth parameters and application in breeding. *Euphytica* **20**:307-315.

- Costa, G., Andreotti, C., Bucchi, F., Sabatini, E., Bazzi, C., Malaguti, S., and Rademacher, W. (2001). Prohexadione-Ca (Apogee^(R)): growth regulation and reduced fire blight incidence in pear. *HortScience* **36**:931-933.
- Davis, T. D., Steffens G. L., and Sankhla N. (1988). Triazole plant growth regulators. *Horticultural Reviews*. **10**:63-105.
- El-Hodairi, M. H., Albahi, A., Ibrahim, S.B. and Hamza, M.A. (1998) Interaction effects of the sequential applications of some growth regulators on the growth of date palm trees (*Phoenix Dactylifera L.*) Proceedings of the First International Conference on Date Palms Al-Ain, UAE. pp. 78-84
- Erez, A., (1984). Growth control with paclobutrazol of peaches grown in a meadow orchard system. *Acta Horticulturae* **160**: 217-224.
- Espindula, M. C., Rocha, V. S.; Grossi, J. A. S., Souza, M. A., Souza, L. T., and Favarato, L. F. (2009). Use of growth retardants in wheat. *Planta Daninha* **27**: 379-387.
- Evans, J.R., Evans, R.R., Regusci, C.L., and Rademacher, W. (1999). Mode of action, metabolism, and uptake of BAS 125W, prohexadione-calcium. *HortScience* **34**: 1200-1201.
- Ferry, M. (1998). The phyllotaxis of the date palm (*Phoenix dactylifera L.*). In Proceedings of the First International. Conference on Date Palms, Al-Ain, UAE. pp. 559–571.
- Fletcher, R. A., Gilley, A., Sankhla, N., and Davis, T. D. (2000). Triazole as plant growth regulators and stress protectants. *Horticultural Reviews* **24**:55-138.
- Forshey, C. G. and Elfving, D. C. (1989). The relationship between vegetative growth and fruiting in apple trees. *Horticultural Reviews* **11**:229-289.

- Greene, D.W. (1986). Effect of paclobutrazol and analogs on growth, yield, fruit quality, and storage potential of 'Delicious' apples. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **111**:328-332.
- Gurevich, V., Lavi, U., and Cohen, Y. (2005). Genetic variation in date palms from offshoots and tissue culture. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **130**:46-53.
- Hardon, J. J., Corley, R. H. V., and Ool, S.C. (1972). Analysis of growth in the oil palm II. Estimation of genetic variances of growth parameters and yield of fruit bunches. *Euphytica* **21**:257-264.
- Hedden, P. (2003). The genes of the Green Revolution. *Trends in Genetics* **19**:5-9.
- Hedden, P., and Phillips, A. L. (2000). Gibberellin metabolism: new insights revealed by the genes. *Trends in Plant Science* **5**:523-560.
- Hensley, D. and Yogi, J. (1996). Growth regulation of some tropical species. *Journal of Arboriculture* **22**:244-247.
- Hilgeman R. H. (1951). The differentiation, growth and anatomy of the axis, leaf, axillary bud, inflorescences and offshoot in *Phoenix dactylifera*. Ph.D. Thesis, University of California, Los Angeles, CA.
- Hwang, S. J., Lee, M.Y., Sivanesan, I., and Jeong, B. R. (2008). Growth control of kalanchoe cultivars 'Rako' and 'Gold Strike' by application of paclobutrazol and uniconazole as soaking treatment of cuttings. *African Journal of Biotechnology* **7**:4212-4218.
- Izumi, K., Yamaguchi, I., Wada, A., Oshio, H., and Takahashi, N. (1984). Effects of a new plant growth retardant (*E*)-1-(4-chlorophenyl)-4,4-dimethyl-2-(1,2,4-triazol-1-yl)-penten-3-ol (S-3307) on the growth and gibberellin content of rice plants. *Plant and Cell Physiology* **25**:611-617.

- Kamenetsky, R. (1994). Life cycle, flower initiation and propagation of the desert geophyte *Allium rothii*. *International Journal of Plant Science* **155**:597-605.
- Kamiya, Y., Kobayashi, M., Fujioka, S., Yamane, H., Nakayama, I., and Sakurai, A. (1991). Effects of a plant growth regulator, prohexadione calcium (BX-112), on the elongation of rice shoots caused by exogenously applied gibberellins and helminthosporol, part II. *Plant and Cell Physiology* **32**:1205-1210.
- King, R. W., Blundell, C., Evans, L. T., Mander, L. N. and Wood, J. T. (1997). Modified gibberellins retarded growth of cool-season turf-grasses. *Crop Science* **37**:1878-1883.
- Luyindula, N., Corley, R. V., and Mantantu, N. (2005). A comparison of the 'Deli Dumpy' and 'Pobé' dwarf short stemmed oil palms and their outcrossed progenies. *Journal of Oil Palm Research* **17**:152-159.
- Mason, S. C. (1927). *Date Culture in Egypt and the Sudan*. USDA, Department. Bulletin No. 1457, Washington, D.C.
- Mepsted, R., Flood, J., and Cooper, R. M. (1995). Fusarium wilt of oil palm I. Possible causes of stunting. *Physiological and Molecular Plant Pathology* **46**:361-372.
- Milfont, M. L., Martins, J. M., Antonino, A. C., Gouveia, E. R., Netto, A. M., Guiné, V., Mas, H., and Betania Galvao dos Santos Freire, M. (2008) Reactivity of the plant growth regulator paclobutrazol (cultural) with two tropical soils of the northeast semiarid region of Brazil. *Journal of Environmental Quality* **37**:90-97.
- Miller, S.S. (1988). Plant bioregulators in apple and pear culture. *Horticultural Reviews* **10**:309-401.
- Miller, S. S. and Tworokoski, T. (2003). Regulating vegetative growth in deciduous fruit trees. *Plant Growth Regulator Society of America Quarterly* **31**:8-46.

- Nakayama, I., Miyazawa, T., Kobayashi, M., Kamiya, Y., Abe, H., and Sakurai, A. (1990). Effects of a new plant growth regulator prohexadione calcium (BX-112) on shoot elongation caused by exogenously applied gibberellins in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant and Cell Physiology* **31**:195-200.
- Olszewski, N., Sun, T., and F. Gubler (2002). Gibberellin signaling: biosynthesis, catabolism, and response pathways. *Plant Cell Supplement* 61-80.
- Owens, C.L. and Stover, E. (1999). Vegetative growth and flowering of young apple trees in response to prohexadione-calcium. *HortScience* **34**:1194-1196.
- Potter, I. and fry, S. C. (1994). Changes in xyloglucan endotransglycosylase (XET) activity during hormone-induced growth in lettuce and cucumber hypocotyls and spinach cell suspension cultures. *Journal of Experimental Botany* **45**:1703-1710.
- Rademacher, W. (2000). Growth retardants: effects on gibberellin biosynthesis and other metabolic pathways. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **51**:501-531.
- Rademacher, W. (2001). Chemical Regulation of shoot growth in fruit trees. *Acta Horticulturae* **653**:29-32.
- Rademacher, W., Pharis, R. P., and Mander, L. N. (1999). Agricultural use of new GA derivatives. *Japanese Journal of Crop Science* **68**:362–67.
- Rademacher, W., Temple-Smith, K.E., Griggs, D.L. and Hedden, P. (1992). The mode of action of acylcyclohexanediones – a new type of growth regulator. In: Karssen, C.M., van Loon, L.C., and Vreugdenhil, Eds. *Progress in Plant Growth Regulation*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp. 571-577.

- Reuveni, O. and Golubowicz, S. (1993). Response of *in vitro* banana plantlets to plant growth retardants. In: Valmayor, R. V., Hwang, S. C., Ploetz, R., and Roa, N.V., Eds. Proceedings of the International Symposium on Recent Development in Banana Cultivation Technology, Pintung, Taiwan, December 1992.
- Sauter, M. (1997). Differential expression of a CAK (cdc2-activating kinase)-like protein kinase, cyclins and *cdc2* genes from rice during the cell cycle and in response to gibberellin. *The Plant Journal*. **11**:181-190.
- Sauter, M. and Kende, H. (1992). Gibberellin-induced growth and regulation of division cycle in deepwater rice. *Planta* **188**:362-368.
- Sauter, M., Mekhedov, S. L. and Kende H. (1995). Gibberellin promotes histone H1 kinase activity and the expression of *cdc2* and cyclin genes during the induction of rapid growth in deepwater rice internodes. *The Plant Journal* **7**:623-632.
- Skinner R. H. and Nelson C. J. (1990). Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Science* **35**:4-10.
- Smith, R. C., Matthews, P. R., Schunmann, P. H. D., and Chandler, P. M. (1996). The regulation of leaf elongation and xyloglucan endotransglycosylase by gibberellin in 'Himalaya' barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Botany* **47**:1395-1404.
- Symons P. R. R., Hofman P. J. and Wolstenholme B. N. (1989). Responses to paclobutrazol of potted 'Hass' Avocado trees. *Acta Horticulturae* **275**:193-198.
- Taiz L. and Zeiger E. 2010 *Plant Physiology* 5th edn. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, MA.
- Tomlinson P. B. (1990). *The Structural Biology of Palms*. Oxford University Press, New York, N.Y.

- Tukey, L. D. (1983). Vegetative control and fruiting on mature apple trees treated with PP333. *Acta Horticulturae* **137**:103-109.
- Unrath, C. R. (1999). Prohexadione-Ca: a promising chemical for controlling vegetative growth of apples. *HortScience* **34**:1197-1200.
- Van Der Meid, P. W. (1946). Removal of tall date palms. *Date Growers Institute* **23**:24.
- Williams, M. W. and Edgerton, L. J. (1983). Vegetative growth control of apple and pear trees with ICI PP333 (paclobutrazol) a chemical analog of Bayleton. *Acta Horticulturae* **137**:111-116.
- Witchard, M. (1997). Paclobutrazol is phloem mobile in castor oil plant. *Journal of Plant Growth Regulation* **16**:215-217.
- Wolstenholme, B. N., Whiley, A. W. and Saranah, J. B. (1990). Manipulating vegetative reproductive growth in avocado (*Persea americana* Mill.) with paclobutrazol. *Scientia Horticulturae* **41**:315-327.

Abstract

Date (*Phoenix dactylifera* L.) palms are high growing trees, reaching heights of up to 25 meters. The height of most cultivars increases in a rate of 30-70 cm a year. Some date cultivars have a tendency to grow faster, while others are growing in a smaller rate. The practice of palm cultivation requires workers to climb up the trees and reach the crown several times a year. Working in these heights is extremely dangerous. In Israel, climbing up these high trees is only performed by special cranes, which are very expensive. The palm intensive growth shortens the commercial duration of the orchards and requires uprooting the tall trees and replacing them with young ones.

Growth retardants, which inhibit gibberellin biosynthesis, are used for restraining the vegetative growth of dicots (including trees). These growth retardants have also been found to be useful in restraining vegetative growth in monocots, mainly cereals and grasses. The aim of this study was to examine the use of growth retardants for controlling excessive vegetative growth of date palms. The effects of the growth retardants on the generation, development and elongation of vegetative organs of date palms and *Washingtonia* (*Washingtonia robusta* Wendel.) palms was studied by employing physiological, morphological, and microscopic characterizations.

The effects of two growth retardants, paclobutrazol (PBZ) and uniconazole-P (UNI), applied as soil drench, were examined in three experimental systems: a model of young date seedlings, *Washingtonia* palm trees planted along an avenue, and mature fruit bearing date palm trees from two elite cultivars, 'Zagloul' and 'Madjhol'.

The rate of spear leaf growth of young date seedlings was very significantly reduced following application of very high doses of the growth retardants. A similar reduction occurred in the newly developing leaves in the treated trees. The length of the cells in the leaf rachis of treated trees was smaller than that in control trees. The reduction in the size of the cells was more prominent when higher dosages of retardants were applied.

In the treated *Washingtonia* palms, extreme responses were detected. The crowns of some of the treated trees were flattened, and their spear leaves became distorted, following shortening of the leafstalks.

In the adult date palms, a significant reduction in the spear leaf growth rate and a certain reduction in the leaf length were detected. The trunk elongation in the treated trees was reduced by more than 50% compared to control trees, without any

significant effect on the overall fruit yield and quality. No residues of the applied growth retardants were detected in the ripened fruit.

In both the date seedlings and the mature date palms, the effect of the growth retardants lasted for a long period, more than 2.5 to 3 years.

The present study demonstrated the possible use of growth retardants to restrain excessive trunk growth in mature date palm trees without a significant effect on the fruit yield. However, there is a need to calibrate the dosage of the growth retardants and the frequency of application for each date cultivar, tree age, soil type, and environmental conditions before utilizing this approach for commercial purposes.

The work was carried out under the supervision of:

Dr. Yuval Cohen

Institute of Plant Sciences

Agricultural Research Organization

The Volcani Center

Prof. Joseph Riov

The Robert H. Smith of Plant Sciences

and Genetics in Agriculture

The Robert H. Smith Faculty of Agriculture,

Food and Environment

The Hebrew University of Jerusalem

Growth Inhibition in Date Palm

(Phoenix dactylifera L.)

Thesis Submitted to the Robert H. Smith
Faculty of Agriculture, Food and Environment,
The Hebrew University of Jerusalem
For the degree of "Master of Science"

By

Dagan Aloni

March 2011

Rehovot