

היבטים מורפולוגיים בפיקוס התאנה (*Ficus carica*):

מבנה והתפתחות הפרח ואפיון הורשת תכונות

מורפולוגיות בהכלאות תוך- ובין-מיניות

עבודת-גמר

מוגשת לפקולטה לחקלאות, מזון וסביבה על שם רוברט ה. סמית

של האוניברסיטה העברית בירושלים

לשם קבלת תואר 'מוסמך למדעי החקלאות'

על ידי

יצחק קמארה

מרץ 2013

היבטים מורפולוגיים בפיקוס התאנה (*Ficus carica*):

מבנה והתפתחות הפרח ואפיון הורשת תכונות

מורפולוגיות בהכלאות תוך- ובין-מיניות

עבודת-גמר

מוגשת לפקולטה לחקלאות, מזון וסביבה על שם רוברט ה. סמית

של האוניברסיטה העברית בירושלים

לשם קבלת תואר 'מוסמך למדעי החקלאות'

על ידי

יצחק קמארה

מרץ 2013

עבודה זו נעשתה בהדרכתו של:

ד"ר משה פליישמן

המכון למדעי הצמח

המחלקה למטעים

מינהל המחקר החקלאי, מכון וולקני, בית דגן

מוקדש למשפחתי...

תודות

- תודה לד"ר משה פליישמן על ההנחייה במחקר ובכתיבת התזה.
- תודה לפרופ' רינה קמינצקי וצוות מעבדתה ביעוץ ולמידת התחום ההיסטולוגי והמורפולוגי של הצמח.
- תודה לצוות המעבדה של ד"ר משה פליישמן ובמיוחד לגב' זהר פריימן בהדרכה ויעוץ במחקר.
- תודה לגב' חני צמח על הדרכה בתחום המחקר ההיסטולוגי.
- תודה לד"ר נעם לויתן בעזרה בארגון וסידור התזה.
- תודה רבה להוריי, משפחתי וחבריי בתמיכה המורלית עד לסיום כתיבת עבודה זו.

תקציר

הסוג פיקוס מונה כ-750 מינים, רובם ירוקי עד, הנפוצים ברחבי אסיה, אוסטרליה ואפריקה. אחד המינים הנשירים הבודדים בסוג פיקוס הוא התאנה התרבותית (*Ficus carica*). תירבות התאנה מהווה מהלך חשוב בתזונת האדם והתהליך החל באזור אסיה הקטנה לפני כ-8000 שנה. כיום, טורקיה הינה המובילה בגידול התאנים בעולם, היא לבדה מחזיקה ב-25% מהשוק העולמי. בשל חיי מדף קצרים של הפרי הטרי רוב היצוא הינו של דבלים, הן התאנים המיובשות.

הפגה, פרי התאנה, הינה תפוחת סגורה של פרחים צינוריים. הפגה היא פרי מדומה, כאשר הפרי האמיתי מתאנה הינו האגוזית. התאנה התרבותית היא דו-ביתית וחד-זוויגים בעלת שני טיפוסים עצים. האחד, עץ נקבי שבו בפגה ישנם פרחים נקביים ארוכי עמוד עלי. טיפוס שני, עץ קפריפיקוס - בפגה ישנם שני טיפוסים פרחים. האחד, פרחים נקביים קצרי עמוד עלי. והטיפוס השני, פרחים זכרים הנושאים אבקנים. בתאנה, כמו בשאר מיני הפיקוסים, התפתחה במהלך האבולוציה סימביוזה בין העץ לצרעה המאביקה אותו. כיום, כתוצאה מתהליכי התירבות, כל עצי התאנה למאכל הינם עצים נקביים. מתאנה התרבותית ישנם שלושה טיפוסים זנים: 'common fig', 'סן-פדרו' ו'סמירנה'. רק הטיפוס הראשון הוא בעל יכולת להניב את כל יבוליו במהלך השנה ללא צורך בהפריה, כלומר יבול פרתנוקרפי. בטיפוסים 'סן-פדרו' ו'סמירנה' נדרשת הפריה על ידי הצרעה בכדי לקבל פרי ביבול אחד לפחות במהלך עונת הניבה.

אפיונים היסטולוגיים ומורפולוגיים של פקעים בפיקוס התאנה נעשו כבר באמצע המאה הקודמת. בחיק כל עלה מתפתחים שלושה פקעים, שניים רפרודוקטיביים וביניהם פקע ווגטטיבי. עתידו של אחד מהפקעים הרפרודוקטיביים הוא להתנוון. הגדילה הווגטטיבית וההתפתחות הרפרודוקטיבית תלויה ברובה בתנאי האקלים. באופן כללי תנאי יובש וחום הינם התנאים האופטימליים להתפתחות וגדילת העץ. כך, העץ מצוי בתרדמה ובשלכת בעונות הסתיו והחורף בישראל.

במחקר זה, תעדנו את ההתפתחות המורפולוגית של מחזור חיי הצמח במהלך השנה על ידי בחינה מורפולוגית והיסטולוגית של התפתחות הפקעים הטרמינליים לאורך שנה. אנו מביאים לראשונה עדויות לכך שלאורך כל עונת הצימוח והתרדמה של העץ ניתן למצוא פקעים רפרודוקטיביים חבויים באזור הטרמינלי. תגלית זו אוששה במספר זני תאנה.

בנוסף לכך, לראשונה אמדנו את מהלך היצירה וההתמיינות של פרימורדיות רפרודוקטיביות באמצעות שני טיפולי הורטיקולטוריים: גיזום וקיטום. שני הטיפולים גרמו להתעוררות והתמיינות חדשה ('de novo') של הפקע הרפרודוקטיבי. מצאנו כי ההתמיינות מהירה ביותר ואינה מושפעת מתנאי הסביבה השונים. בשני הטיפולים לאחר כ-55 ימים מיום הטיפול ניתן היה לזהות בתוך האזור הטרמינלי הייצרות פרימורדיה רפרודוקטיבית.

בנוסף, תעדנו את שלבי ההתפתחות של שלושת סוגי הפרחים הקיימים בתאנה: שני סוגי הפרחים הנקביים ארוכי עמוד העלי והפרחים הזכריים נושאי האבקה. תעדנו לראשונה ברמת הפרח הבודד לאחר ההפרייה את תהליך החנטה והתפתחות האגוזית עד להבשלת הפגה. עשינו זאת על ידי קיבוע וצילומים במיקרוסקופ אלקטרוני סורק וחתכים ידניים של שלבי ההתפתחות השונים של הפגה הפרתנוקרפית, פגת 'סן-פדרו' מופרית ופגת 'סן-פדרו' לא מופרית. בתוצאותינו ניתן לראות לראשונה את ההבדל בין פרי האגוזית המופרה המכיל עובר לעומת הפרי הפרתנוקרפי.

כמו כן, בחנו את השפעת עומס היבול, הטמפרטורה, הקיטום והגיזום על תהליכי תנובת העץ, התפתחות הפגות והתפתחות הפרחים בתוך הפגה. ממדידת קצב הצימוח הווגטטיבי, גודל ומשקל

הפגות נמצא כי עומס היבול גרם לעיכוב בהתפתחות הפגות. בדיקה במיקרוסקופ אלקטרוני סורק הראתה כי אין פגיעה בהתפתחות הפרחים בפגות אלו.

בדומה לשאר מיני הפיקוס, לפיקוס התאנה ישנה סימביוזה הדדית עם צרעת הפיקוס המאביקה אותו. מחקרים מולקולאריים מעידים כי סימביוזה זו היא בת כ-60 מליון שנה. בעת כניסת הצרעה מפתח האוסטיאול, כנפיה נושרת. כאשר הצרעה נכנסת לעץ נקבי היא מפרה את הפרחים הנקביים בתוך הפגה ומסיימת את מחזור חייה בתוכה. כאשר הצרעה נכנסת לפגת קפריפיקוס היא תטיל ביצים לתוך עמוד העלי הקצר של הפרחים הנקביים. לאחר בקיעת, הצרעות והצרעים, מתרחשת היזדווגות, לאחריה הצרעים חופרים תעלות יציאה מהפגה ומתים. הצרעות בעודן יוצאות מתעלות אלו, מתעטפות בגרגירי אבקה של התאנה וחוזר חלילה. לקראת החורף נוצרות פגות של קפריפיקוס. הצרעות נכנסות לפגות אלו ומטילות ביצים לתוך הפרחים הנקביים קצרי עמוד העלי. ביצי הצרעות נשמרות בתוך פגות הקפריפיקוס אשר מהוות להן הגנה מתנאי הסביבה בחורף.

ההנחה הקיימת היא שלכל מין פיקוס ישנו מין צרעה ספציפי ואובליגטורי לו אך למרות זאת ניתן למצוא עדויות בספרות המדעית על הכלאות בין מיני פיקוס שונים. בעבודה זו ערכנו מספר רב של הכלאות תוך-מיניות והכלאות בין-מיניות עם פיקוס התאנה. לראשונה הראנו, באמצעות הכלאות תוך-מיניות באמצעות האבקה ידנית של שני זני תאנה זכריים שנוצרו בישראל, את הפונקציונאליות של הפרחים הנקביים בפגת הקפריפיקוס. כמו כן, מצאנו כי בהכלאה זו רק כ-10% מהצאצאים שהתקבלו הם עצים נקביים. תוצאות אלו תומכות בתיאוריה על בקרת זיווג התאנה שהוצעה במאה הקודמת. לראשונה אנו מציגים את תוצאות ההכלאות הבין-מינית בין פיקוס התאנה למיני פיקוס אחרים: פיקוס רוקסבורגי (*F. auriculata*), בת שקמה (*F. palmata*) ופומילה (*F. pumilia*). ניתן להסיק מהפירות הפונקציונאליים שהתקבלו בהכלאות אלו כי המחוסם לקבלת צאצאים בני כלאיים בטבע נובע מההתאמה המלאה שנוצרה במהלך האבולוציה בין מין צרעה ספציפי למין פיקוס ספציפי. במקביל ביצענו מעקב אחר התורשתיות של תכונות מורפולוגיות בצאצאי ההכלאות. מהתוצאות שקבלנו אנו משערים שצבע קליפת הפגה הירוק הינו דומיננטי על האדום וצורת העלה המאובצע דומיננטית על זו של העלה התמים. ההכלאות הבין-מיניות בין פיקוס התאנה הנשיר לבין פיקוס פומילה ובין פיקוס רוקסבורגי שהם ירוקי עד אפשרו לנו לראשונה לבחון את התורשתיות של תכונות נשירת העלים. מצאנו כי תכונות הנשירות היא דומיננטית על פני ירוק עד. בנושא זה יש להמשיך ולעקוב אחר תוצאות ההכלאות ולבצע הכלאות מחזירות על מנת להגיע לתמונה מלאה של אופן הורשת התכונות הללו.

הכלאות אלו ואחרות יכולות להוות בסיס לתוכנית השבחת תאנים המבוצעת במנהל המחקר החקלאי. בעזרת ההכלאות הבין-מיניות ניתן יהיה להחדיר תכונות חדשות וייחודיות לתאנה: עמידות למחלות, צבע קליפה, טעם, גודל פרי ועוד. לימוד התורשתיות יאפשר בעתיד יצירת סמנים לייעול תוכנית ההשבחה. כמו כן, ניתן יהיה להשתמש בתוצאות אלו לבידוד גנים המבקרים תכונות מורפולוגיות בתאנה.

לסיכום, במחקר זה בחנו מספר היבטים מורפולוגיים בפיקוס התאנה. התוצאות שהתקבלו במחקר זה הרחיבו את המידע על הליכי הפריחה והחנטה בפיקוס התאנה. מידע זה חשוב לחקלאי ואף יכול לעזור לו בניהול מטע יעיל יותר. במחקר זה סללנו דרך חדשה להרחבת יכולות השבחת פרי התאנה והורשת תכונות פרי חדשות בין פיקוסים לפיקוס התאנה.

רשימת קיצורים

<i>Aft</i>	<i>Anthocyanin fruit</i>
FAA	Formaldehyde-Acetic acid Alcohol
GUS	β -Glucuronidase
PCR	Polymerase Chain Reaction
SEM	Scanning Electron Microscope

תוכן עניינים

1.....	מבוא	1
1.....	פיקוס התאנה כללי	1.1
1.....	טקסונומיה ומיני פיקוסים אחרים	1.1.1
1.....	תפוצה טבעית ואזורי גידול חקלאיים	1.1.2
2.....	מבנה הצמח ומחזור גידול שנתי של פיקוס התאנה	1.1.3
3.....	ארכיטקטורה והתפתחות של פיקוס התאנה	1.2
3.....	ארכיטקטורה עצים כללי	1.2.1
8.....	ארכיטקטורה של פיקוס התאנה	1.2.2
9.....	הכלאות תוך-מיניות ובין-מיניות בפיקוס התאנה	1.3
9.....	השבחה בתאנים	1.3.1
10.....	זני תאנים	1.3.2
10.....	הכלאות בין-מיניות עם פיקוס התאנה (<i>F. carica</i>)	1.3.3
12.....	מטרות העבודה	2
13.....	שיטות וחומרים	3
13.....	החומר הצמחי	3.1
13.....	מעקב מורפולוגי אחר שלבי ההתפתחות במהלך מחזור גידול	3.2
13.....	מיקרוסקופיה	3.2.1
15.....	השפעת טכניקת גיזום על ההתפתחות הווגטיבית והרפרודוקטיבית	3.3
15.....	השפעת עומס היבול על התפתחות פרי בתאנה הארגמנית	3.3.1
15.....	השפעת טכניקת הגיזום על קצב הצמיחה וההתמיינות הרפרודוקטיבית	3.3.2
16.....	ניתוח אופן הורשת תכונות בהכלאות מיניות ובין מיניות	3.4
16.....	אופן עריכת ההכלאה והפקת הזרעים	3.4.1
17.....	חיזוי צבע הפגות	3.4.2
17.....	ניתוח סטטיסטי	3.5
18.....	תוצאות	4
18.....	מורפולוגיה התפתחותית של פיקוס התאנה במהלך מחזור חיי הצמח	4.1
21.....	מהתמיינות (Differentiation) לאנתזיס (Anthesis) בתאנה	4.1.1
25.....	הפרי הפרתנוקרפי לעומת המופרה בזני תאנה סן פרדו ו-'common'	4.1.2
28.....	השפעת צורות הגיזום על התמיינות הפקע הרפרודוקטיבי	4.2
33.....	השפעת עומס היבול על התמיינות הפרח הנקבי בזן התאנה הארגמנית	4.2.1
33.....	אפיון וניתוח אופן הורשת תכונות מורפולוגיות בהכלאות תוך-מיניות ובין-מיניות	4.3
34.....	ניתוח הכלאת זן פנשה	4.3.1
34.....	ניתוח הכלאת קפריפיקוס X קפריפיקוס'	4.3.2
35.....	הכלאת פיקוס תאנה X פיקוס פומילה	4.3.3
39.....	הכלאת פיקוס בת שקמה X פיקוס התאנה	4.3.4
42.....	הכלאת פיקוס רוקסבורג X פיקוס התאנה	4.3.5
45.....	דיון	5
45.....	התפתחות הפקע הטרמינאלי	5.1

46.....	נשירות עלים ותרדמת העץ.....	5.2
46.....	הפגה - מהתמיינות לפריחה.....	5.3
47.....	השפעת הטיפול החקלאי על התפתחות הפגה.....	5.3.1
48.....	התפתחות הפגה הפרתנוקרפית.....	5.3.2
49.....	הורשת תכונות מורפולוגיות בפיקוס התאנה.....	5.4
49.....	הורשת תכונות הזן פנשה'.....	5.4.1
49.....	הורשת צבע קליפת הפגה.....	5.4.2
50.....	הורשת צורת צימוח וגודל העלה.....	5.4.3
51.....	הסימביוזה בין הפיקוס לצרעה.....	5.4.4
53.....	נספח.....	6
55.....	ביבליוגרפיה.....	7

1 מבוא

1.1 פיקוס התאנה כללי

1.1.1 טקסונומיה ומיני פיקוסים אחרים

הסוג פיקוס (*Ficus spp.*) מסדרת הורדניאיים (Rosaceae), משפחת התותיים (Moraceae), מונה כ-750 מיני צמחים, לרוב מעוצים, מינים אלו נפוצים ברחבי העולם באזורים הטרופיים והסבטרופיים (Weiblen, 2000). המגוון הגדול ביותר של פיקוסים נמצא באזור האסייתי-אוסטרלי, לעומת מגוון מצומצם יותר של מיני הפיקוס המצויים ביבשת אפריקה (Ronsted *et al.*, 2008). מעט מפירות מיני הפיקוסים הרבים ניתנים למאכל על ידי האדם (Condit, 1969). עם זאת, האדם מצא לפיקוסים שימושים נוספים מעבר לאכילת פרותיהם, כגון: מקור לעץ בנייה, הפקת גומי, הצללה ונוי (Galil and Eisikowitch, 1968; Jona and Gribaudo, 1991). בישראל מצויים, בתפוצתם הטבעית, שני מיני פיקוסים: פיקוס התאנה (*F. carica L.*) ופיקוס בת-שקמה (*F. palmata Forssk.*). בנוסף, מצוי בנוף פיקוס השקמה (*F. sycomorus L.*) אשר מקורו מאפריקה ואינו יכול להעמיד זרעים בארץ (Feinbrum-Dothan and Danin, 1998). תירבותו של פיקוס התאנה, שהחל באזור אסיה הקטנה לפני כ-8,000 שנה, מהווה מהלך חשוב בתזונת האדם במהלך ההיסטוריה. העץ הוא אחד משבעת המינים, והוא מלווה את האדם עוד מתקופת המקרא "ותפקחנה עיני שניהם וידעו כי ערומים הם ויתפרו עלה תאנה ויעשו להם חגורות" (בראשית ג' ז'). כמו כן, במיתולוגיה הרומאית הזאבה אשר טיפלה ברומאולוס ורמוס, מייסדי רומא, נחה תחת עץ תאנה. במשחקים האולימפיים הקדומים, היה נהוג להעניק למנצח בתחרות כתר עשוי דבלים ובנוסף האכילו אותו תאנים (Ferguson *et al.*, 1990). בתהליך תירבות התאנה, התרחשו שני השינויים מהותיים בתאנת הבר: אחד, יצירת פרחים ארוכי עמוד עלי והעצמת הבשרניות של הפגה, ושני, דיכוי יצירת הפרחים הזכריים, דבר הגורם לכך שכל עצי התאנה למאכל הם עצי נקבה (Storey, 1975).

1.1.2 תפוצה טבעית ואזורי גידול חקלאיים

כיום, תפוצת עצי התאנים הטבעית היא מאזור טורקיה האסייתית ועד צפון הודו. הארצות המובילות בגידול תאנים הן: טורקיה, מצרים, איראן, יוון, אלג'יריה, מרוקו, ארצות הברית, סוריה וספרד. מבין אלו המגדלת העיקרית של התאנים היא טורקיה, המפיקה כ-25% אחוז מכלל התוצרת החקלאית העולמית. כמו כן, טורקיה, איראן ויוון מהוות את שלושת המדינות העיקריות אשר מייצאות תאנים בעולם. אומנם, רוב הייצוא כיום הוא בתוצרת יבשה, דבלים, עקב חיי המדף הקצרים של הפרי הטרי ובעקבות כך אובדן תוצרת רבה במהלך שינוע התוצרת הטרייה ברחבי העולם (Flaishman *et al.*, 2008; Vaughan and Geissler, 2009; Stover and Aradhya, 2007).

1.1.3 מבנה הצמח ומחזור גידול שנתי של פיקוס התאנה

1.1.3.1 מבנה פרחי התאנה וחלוקתם בפגות

פרי התאנה, הנקרא פגה (*Syconium*), נחשב מבחינה ביולוגית לפרי מדומה. זאת כיוון שהפרי הינו תפרכת סגורה, המכילה מאות פרחים צינוריים בתוכה. כל הפרחים מחוברים למצעית אחת, כאשר האחרונה מהווה את רוב המסה של הפגה. הפרי האמיתי הינו אגוזית, בעת אכילה דבלה, ניתן להרגיש את קשיות האגוזיות המצויות בה (Ne'eman, 1982).

לתאנה יש שלושה סוגי פרחים: הראשון, פרח נקבי ארוך עלי וצלקתו מפוצלת לשניים. פרח זה מצוי בתוך הפגה הנקבית האכילה. הסוג השני, פרחים נקביים קצרי עלי בעלי צלקת דמוית משפך. פרחים אלו מצויים על גבי פנים הפגה הזכרית. הסוג השלישי, הינו הפרח הזכרי, קרי, פרחים נושאי אבקנים אשר מצויים אך ורק מסביב לאוסטיאול בתוך הפגה הזכרית (Ne'eman, 1982).

1.1.3.2 מחזור היבול השנתי של פיקוס התאנה

לפיקוס התאנה יש שני טיפוסים עצים: עץ נקבי ועץ זכרי (*קפריפיקוס-Caprificus*). לעצי *קפריפיקוס* ישנם שלושה סוגי יבול. יבול אביבי, *פרופיכי (Profichi)*, מייצר את כמות האבקה הגדולה ביותר, בה מואבקות פגות זני *הסן פדרו' והסימרנה*, זאת על ידי יציאת הצרעות המופרות מפגות ה*פרופיכי*. היבול הסתווי, *מאמוני (Mammoni)*, מועט בפגות ביחס ליבול הקודם. ההבדל בין היבול החורפי, *מאממא (Mamme)*, לקודמו, הוא שלרעות הצרעה נכנסות בתוכו לתרדמה, עקב הגעתו של הקור בחודשי החורף, דצמבר עד פברואר, פגות העץ בחודשים אלו מתאבנות ומתקשות, פן יאכלו אותן. בעקבות כך, עם ההתחממות בחודש מרץ יוצאות מהפגות צרעות בוגרות, ועוברת ליבול האביב וחוזר חלילה (Galil and Ne'eman, 1977; Ne'eman, 1982).

1.1.3.3 הסימביוזה בין הצרעה המאביקה (*Blastophaga psenes*) ובין פיקוס התאנה

בדומה לשאר מיני הפיקוס, פיקוס התאנה מקיים סימביוזה הדדית (Mutualism) עם צרעת הפיקוס המאביקה שלו (*Blastophaga psenes*). מחקרים מולקולאריים מעידים כי סימביוזה זו היא בת כ-60 מליון שנה (Ronsted et al., 2005). הפיקוס מקנה לצרעה בית גידול ומזון ובתמורה הצרעה משמשת לו כווקטור להאבקה. סימביוזה זו הינה ספציפית, כך שלכל מין פיקוס ישנו מין אובליגטורי של צרעה המאביק אותו. פיקוס התאנה מוגדר כ *gynodioecious*, קרי, הפיקוס הוא בעל שני טיפוסים זווניים. האחד, פגה בעלת פרחים ארוכי עלי בלבד - עץ נקבי. השני, פגה בעלת פרחים נקביים קצרי עלי ופרחים נושאי אבקנים - עץ חד-ביתי דו-זוויגי. האחרון מהווה בית גידול לצרעה ומכונה *קפריפיקוס* - פרותיו הם בעלי מרקם ספוגי ואינם מתוקים, לכן אינם נאכלים על ידי האדם או על ידי בעלי חיים מפיצי זרעים כגון עטלפים וציפורים. כאשר צרעה בוגרת נכנסת לפגה דרך פתח האוסטיאול (Ostiole), כנפיה נושרת, והיא מטילה את ביציה על גבי עמוד העלי של הפרח הנקבי קצר העלי. למרות היותם פרחים

נקביים פונקציונליים, הפרחים הנקביים נהרסים כתוצאה מהטלת ביצי הצרעה ועיכול רקמת הפרח על ידי לרוות הצרעה. בקיעת הצרעות והצרעים מתואמת עם בגרות אבקני הפגה, כך שלאחר זיווג בין שני זווגי הצרעה, גופה של הצרעה מתמלא באבקה של תאנה. הצרעים חסרי הכנפיים, חופרים מחילות מתוך הפגה אל מחוצה לה, דרך המצעית ומתים בה. הצרעות המופרות יוצאות מהפגה דרך המחילות שחפרו הזכרים ונכנסות לאחד משני טיפוסי העץ, הראשון, לפגה נקבית, בה תתרחש האבקה של התאנה על ידי האבקה שהצרעה נשאה על גבי גופה. עקב חוסר התאמה בין צינור ההטלה של הצרעה ובין אורך הפרחים הנקביים ארוכי העלי תמות הצרעה בתוך הפגה ללא הטלת ביצים בתוכה. צרעות אחרות מגיעות אל הטיפוס השני, ה'קפריפיקוס', ממנו הן מגיעות, שם הן תטילנה את ביציהן וכך חוזר חלילה (Galil and Ne'eman, 1977; Ne'eman, 1982; Condit, 1947, 1932).

1.2 ארכיטקטורה והתפתחות של פיקוס התאנה

1.2.1 ארכיטקטורה עצים כללי

בשני העשורים האחרונים, ניתוח ארכיטקטורת הצמח הובילה לפיתוח של גישות חקלאיות חדשות. מידע זה תרם רבות על הבנת מבנה הצמח, שכן הוא משפיע על התאמת הצמח לטיפוח ולגידול מסחרי. אחת מההצלחות הגדולות של "המהפכה הירוקה" אשר הובילה לעלייה משמעותית ביבול של גידולים חקלאיים התבססה על שינוי ארכיטקטורת הצמח, לדוגמה טיפוח מיני מיטה עם גבעולים קצרים וחזקים יותר המסוגלים לשאת משקל רב יותר ועדיין לשרוד נזקי רוח וגשם (Peng *et al.*, 1999; Reinhardt and Kuhlemeier, 2002).

בנוסף לכך, הבנת ארכיטקטורת העץ תורמת מידע על התפתחות העץ הבודד ועל בסיסו אפשר לייעל את ניהול המטע כולו. הניתוח התבצע על העץ השלם תוך התמקדות על דינאמיקת ההתפתחות שלו. ניתוח הארכיטקטורה מתמקד בשני היבטים עיקריים: הראשון, התארגנות איברים, הכוללת התארגנות איברים ווגטיביים ואיברים רפרודוקטיביים והאיזון בניהם בעץ, השני, התנהגות ענפי פרי (Fruiting branches) והעץ השלם. שני שלבים אלו מהווים מסגרת יישומית המשמשת לבחינת השפעות הפרקטיקה החקלאית על העץ והמטע כולו (Costes *et al.*, 2006; Millet *et al.*, 1999).

הארכיטקטורה של העץ, המכונה גם התארגנות מבנית של הצמח, נובעת מפעילות המריסטמות. מקור כל איבר בצמח הוא ממקור מריסטמי. תחילתו של כל עץ, ללא קשר לגודלו הסופי, מתחיל מלפחות שתי מריסטמות, האחת המריסטמה הקודקודית של הנצר, תיצור את נוף הצמח, והשנייה המריסטמה הקודקודית של השורש, תפתח את שורשיו. כמו כן, ישנן מריסטמות משניות, האחראיות להתעבות המשנית של העץ, כגון רקמת הקמביום (Costes *et al.*, 2006).

בכדי לנתח את הארכיטקטורה של עצים בכלל ועצי פרי בפרט, נדרש זיהוי וסיווג מורפולוגי של סוגי הענפים על גבי העץ. עצי הפרי, לרוב, בעלי התפתחות פולימורפית של החיק (Axial). ענפים צדדיים בצמח נוצרים מפקעים חיקיים בבסיסי העלים. על כן, צורת ההסתעפות משקפת את צורת הסינדר וההתעוררות הסלקטיבית של הפקעים על גזע העץ. ברוב הצמחים, גדילת המריסטמות החיקיות מדוכאת על ידי הקדקוד האמירי, תופעה המוכרת כשלטון קדקודי (Davis, 1995).

אין זה נדיר למצוא בחיק העלה יותר מפקע אחד, אך לרוב, רק הפקע הראשי יהיה הראשון או היחידי להתפתח בצורה מלאה. פקעים משניים יכולים להערך בטור או בשורה בחיק העלה. לרוב ישנה היררכיה בין פקעי המשנה, המתבטאת בגודל שונה ובסדר ההתעוררות והפריצה של כל אחד מהפקעים (Bell, 1993). בנוסף לכך, במחקר שנעשה על אגוז המלך (*Juglans regia*) נראה הבדל בין הפקעים הצדדים ובין הפקע הקודקודי בקוטר ובאורך הפקע, ההבדל מתבטא בכך שהפקע הקודקודי גדול יותר בקוטרו ובאורכו מזה הצדדי. תופעה דומה נראתה גם בפיקוס התאנה (*F. carica*) ובאגס אירופאי (*Pyrus communis*). בהמשך מחקר זה, נראה כי תכולתו ועתידו של הפקע משתנה בהתאם למיקום הפקע על גבי הענף. פקע קודקודי מכיל בממוצע שלוש פרימורדיות עלים יותר מאשר אלו המצויות בפקע הצדדי. יחד עם זאת, אחד הפקעים הצדדים בחלקו האמצעי של הענף גדול יחסית לשאר הפקעים הצדדיים ומכיל מספר פרימורדיות עלים זהה לזה שבפקע הקודקודי ופקע זה עתיד להתפתח לענף צדדי בעונה הקרבה (Sabatier and Barthelemy, 2001; Rivals, 1965).

במקרים מסוימים, כל הפקעים יתפתחו יחד ליצירת ענף, דוגמא לכך נמצאת במספר סוגי איקליפטוס (*Eucalyptus* spp.): בחיק העלה, ישנם שלושה פקעים, אשר רק אחד מתפתח לענף. כאשר העץ נפגע משרפה או מעקת קור, שני פקעי המשנה, האחד ממוקם מעל הפקע הראשי והשני מתחתיו, פורצים כך שמכל אחד יוצא ענף חלופי (Bell, 1993).

בעצים, ישנה לרוב חלוקה לשני סוגי ענפים, ענף ארוך (דוליכובלסט) וענף קצר (ברכיבלסט). הענף הקצר מוגדר כבעל מספר מוגבל של איברים, אורך חיים ואורך ענף קצרים יותר מהענפים הארוכים. ישנם כינויים שונים לענפים הקצרים בחקלאות, בתת משפחת התפוחיים (Maloideae) ענף קצר ווגטיבי מכונה 'דרד' (Dard) ואילו ענף קצר רפרודוקטיבי מכונה 'דורבן' (Spur). לעומת זאת בפירות בית גלעין המושגים הם שונים 'Bouquets de mai' לענף קצר ווגטיבי ו 'Clusters' לענף קצר רפרודוקטיבי (Costes et al., 2006).

ישן שתי צורות צימוח קודקודי בעצים: הראשונה, צימוח חד-צירי (Monoaxial) המורכב ממריסטמה קודקודית אחת, השנייה, צימוח רב-צירי (Polyaxial) המורכב ממספר מריסטמות. את האחרונה ניתן לחלק לשלושה טיפוסים: ראשון - טיפוס בו כל המריסטמות יתפתחו לאותו סוג רקמה, שני - לכל מריסטמה ישנו פוטנציאל התפתחותי שונה שיצור ניצן שונה, וטיפוס שלישי - מריסטמות המשנות את פוטנציאל ההתפתחות שלהן בהתאם לגיל העץ. כלומר, בטיפוס זה, ניצן מחלקו התחתון של העץ יתמיין באופן שונה מניצן בחלקו העליון (Costes et al., 2006; Barthelemy and Caraglio, 2007).

מעבר לפריחה משפיע על ארכיטקטורת הצמח בדרכים רבות. למשל, בצמחים עם פילוטקסיס מוצלב (כמו למשללוע הארי - *antirrhinum*) הפריחה גורמת למעבר לפילוטקסיס ספירלי (Carpenter et al., 1995). כמו כן, המעבר לפריחה משפיע על ייעוד וזהות המריסטמות. בצמחים רבים, המריסטמה האמירית של הגבעול המרכזי אינה מסיימת ונשארת פעילה לאורך כל חיי הצמח. במקרה זה צורת הגדילה היא מונופודיאלית. לעומת זאת, המריסטמה האפיקלית של צמחים ממשפחת הסולניים (כגון עגבנייה) היא מסיימת, כלומר לאחר התפתחות ווגטיבית היא מתמיינת לפריחה המסתיימת בפרח יחיד, והגידול ממשיך ממריסטמות צדדיות. צורת גידול זאת נקראת סימפודיאלית.

ההתפתחות הרפרודוקטיבית כוללת חמישה שלבים (Flaishman and Kamenetsky, 2006; Le) : (Nard and De Hertogh, 1993)

- אינדוקציה (Induction) - השלב בו הצמח קולט את האותות המאפשרים התמיינות לפריחה. אות זה יכול להיות אנדוגני או אקסוגני.

- איניציאציה (Initiation) - השלב בו תאים של המריסטמה הקדקודית מתחילים להתחלק באופן נמרץ ולהתמייין לרקמה רפרודוקטיבית, צורת הקדקוד משתנה וחל מעבר של המריסטמה משלב ווגטיבי לשלב רפרודוקטיבי.

- התמיינות (Differentiation) – יצירת תפרחת, פרחים ואברי הפרח.

- התארכות (Elongation) - גדילה והתארכות של גבעולי הפריחה ואברי הפרח.

- מימוש הפריחה (Anthesis) - פתיחת הפרחים והפיכת הצלקות לרצפטיביות.

תהליכי הפריחה נקבעים על-ידי שילוב ההשפעות של גורמים אנדוגניים ואקסוגניים רבים המכוונים את התפתחות הצמח לצימוח וגטיבי או רפרודוקטיבי, להתפתחות פריחה וייצור הזרעים. בצמחי מודל אחדים הוגדרו מספר מסלולים המובילים לפריחה (Boss *et al.*, 2004; Tremblay and Colasanti, 2006), ואלה משמשים ללימוד התפתחות הפריחה במינים אחרים. בארבידופסיס, נמצאו מספר מסלולי התפתחות המסתיימים בפריחה המושפעים על ידי אותות חיצוניים ופנימיים. ככל הידוע, מסלולי הפריחה מכוונים ליצירת מספר פקטורי שעתוק המניעים את התהליכים. האותות הסביבתיים המשפיעים על המעבר לפריחה הם: וורנליזציה, פוטופיריודה, איכות האור, הורמונים צמחיים וטמפרטורות גבוהות (Boss *et al.*, 2004).

א. מסלול אוטונומי - הפריחה חלה ללא תלות בגורמים חיצוניים. מסלול זה הוצע לאחר שנמצאו

מוטנטים של ארבידופסיס בעלי פריחה מאוחרת בכל תנאי אורך יום (Martinez-Zapater and Somerville, 1990; Mouradov *et al.*, 2002). לדוגמה, הצמח *Euphorbia pulcherrima* יפרח ללא תלות בתנאי סביבה אינדוקטיביים מגיל מסוים ואילך (Erwin, 2007).

ב. וורנליזציה (קיוט) - צמחים רבים יגיבו לתקופת קור בפריחה, ו/או בהתפתחות מיטבית של התפרחת (Bernier *et al.*, 1981; Streck, 2003). תגובת הצמחים לקור מושפעת על-ידי שלושה גורמים:

1. טמפרטורה.

2. משך החשיפה לטמפרטורה נמוכה.

3. גילו הפיסיולוגי של הצמח.

משך הוורנליזציה וטווח הטמפרטורות האפקטיביות שונים בין מין למין. בנוסף ישנה תלות גבוהה בגיל הצמח. בד"כ, בצמחים רב שנתיים מאזורים קרים, דרושה חשיפה של 1-3 חודשים לטמפרטורה נמוכה. לעומת זאת, בצמחים בעלי דרישות וורנליזציה נמוכות, טיפולי צינון של בין מספר ימים ועד שבועיים עשויים להספיק. צמחים מסוימים, כגון *Apium graveolens* ו-*Anthriscus cerefolius*, הינם יוצאי דופן ובהם עידוד משמעותי של הפריחה נצפה לאחר יום-יומיים בלבד של טיפול בטמפ' נמוכה (Bernier *et al.*, 1981).

בצמחים דורשי קור, ישנם מינים עם דרישה אבסולוטית (אובליגטורית), כגון *Campanula persicifolia*, או כמותית (פקולטיבית), כגון *Campanula glomerata*, לטיפול קור (Cameron et al., 2007). ככלל, צמחים עשבונניים עם דרישה פקולטיבית יכולים לעבור וורנליזציה גם בשלב הזרע, בעוד אלו עם דרישה אובליגטורית חייבים להגיע לגודל מסוים על מנת לחוש את הסיגנל. באופן כללי לצמחים דו- ורב-שנתיים ישנן דרישות אובליגטוריות, בעוד צמחים חד-שנתיים הינם בעלי דרישות פקולטיביות (Bernier et al., 1981).

לאחר השלמת הקיט, תנאי סביבה סוב-אופטימאליים (טמפרטורות גבוהות מידי, עוצמות אור נמוכות או יום קצר) עשויים לגרום להיפוך תהליך הקיט (דה-וורנליזציה) (Thomas and Vince-Prue, 1997).

חמשת הימים הראשונים לאחר טיפול הקיט הינם התקופה הקריטית להתרחשות תהליך הדה-וורנליזציה (Erwin, 2007).

ג. אורך היום - חשיפת הצמח במהלך התפתחותו לאורך יום מתאים (קצר או ארוך) מעודדת מעבר מצימוח וגטטיבי לרפרודוקטיבי, ו/או משפיעה על המעבר מצימוח נמרץ לשלב האגירה והתרדמה או ההתעוררות (Levy et al., 1979; Searle and Coupland, 2004) מערכת התגובה לאורך היום מבוססת על שני מרכיבים:

1. אות פוטופריודי המשפיע (מעודד או מדכא) על הפריחה.
2. המרכיב המחזורי (צירקדי) המווסת את התגובה ההתפתחותית וקובע את התגובה לאור. בתגובות לאורך היום, ישנם צמחים עם דרישה אובליגטורית ואחרים עם תגובה פקולטיבית. לכן, צמחים בעלי דרישה אובליגטורית ליום קצר או ארוך מאופיינים ע"י שינוי חד בהתפתחות, לדוגמה *Coreopsis grandiflora*, *Gaura lindheimeri*, *Sedum* יום קצר/ארוך כמותיים (פקולטיביים) הפרחים מתמיינים לפריחה ללא תלות באורך היום, אך הפריחה חלה מוקדם יותר ביום קצר או ארוך לפי דרישותיהם. צמחים אלו אינם בהכרח בעלי אורך יום קריטי מסוים, לדוגמה *Penstemon* (Cameron et al., 2007). אורך היום הקריטי יכול להשתנות באופן משמעותי ע"י תנאים שונים כמו הזנה, טמפ', עוצמת האור, גיל הצמח וכו' (Erwin, 2007). בצמחים רבים, אינדוקציה אופטימלית, בהשוואה לאינדוקציה מינימלית, מביאה ליצירת מספר רב יותר של פרחים או תפרחות וכן גורמת להאצה בקצב ההתפתחות של אברים אלו. ב-*Lolium temulentum*, אורך הקדקוד, המשמש להערכת קצב התפתחות התפרחת, עולה ביחס ישר למספר הימים הארוכים שחלפו (Bernier et al., 1981). בצמחים רבים, חשיפה משולבת לשני גורמי סביבה עיקריים – טמפרטורה ואורך יום - עשויה להשרות פריחה. כך שילוב של אורך יום קצר (9-12 שעות) וטמפרטורות נמוכות (5-12 מ"צ) משרה פריחה בצמחי *A. fistulosum* (Nakamura, 1985). במקרים מסוימים, לדוגמה, *Coreopsis grandiflora*, קיט יכול להחליף יום קצר לחלוטין. קיים גם מקרה הפוך, בו יום ארוך משלים טיפול וורנליזציה לצורך התמיינות לפריחה ב-*Lilium longiflorum* ומינים אחרים (Erwin, 2007). הדרישה של אורך היום עשויה להיות מוחלפת לחלוטין גם ע"י טמפרטורה, לדוגמה בצמחי יום ארוך מהסוגים *Silene*, *Blitum*, *Anagalis* (Bernier et al., 1981; Thomas and Vince-Prue, 1997).

ד. גייברלין - הורמון זה עשוי להשרות פריחה ולעודד את התפתחות הפרח בסוגים ובמינים שונים של צמחים גם בתנאים סביבתיים שאינם אינדוקטיביים לפריחה (Wittwer and Bukovac, 1957; Davis, 2009). השפעת תנאי הסביבה (בעיקר קור) על השינויים בהורמונים האנדוגניים, ובמיוחד השינויים הכמותיים והאיכותיים של גייברלינים, בשילוב עם השינויים ההתפתחותיים של הפרח נחקרו רבות (Blázquez et al., 1998). נמצא שרמת הגייברלין האנדוגני משפיעה על המעבר לפריחה במגוון צמחים. לדוגמה, מוטנט של ארבידופסיס שאינו מייצר גייברלין, לא פרח בתנאים של יום קצר (Wilson et al., 1992).

טיפול בגייברלין בצמחים בעלי מסלול אוטונומי לפריחה מזרז את הפריחה (Blázquez et al., 1998), ובמינים בהם הפריחה מושרית מיום ארוך, גייברלין משרה את הפריחה גם ביום קצר (Bernier et al., 1981). בצמחים הרגישים לגייברלין, השימוש במעכבי גייברלין עשוי לעכב את הפריחה או למונעה (Singh et al., 2002; Mouradov et al., 2002).

טיפול בגייברלין יכול לשמש תחליף חלקי או מלא להשראת הפריחה ע"י קור או אורך יום במיני צמחים שונים (Levy and Dean, 1998). טיפול בגייברלין בקלה (*Zantedeschia spp.*) גרם להתמיינות של התפרחת (Naor et al., 2004). בצמחי נץ חלב (*Ornithogalum dubium*) גייברלין זרז את ההתארכות של גבעולי הפריחה ואת הופעת הפריחה (צמח וקמנצקי, 2006). תגובות הפריחה הללו מושפעות על-ידי השונות הגנטית בתוך ובין המינים.

ה. אור - איכות, עוצמה, משך וכיוון האור משפיעים על תהליכים רפרודוקטיביים. מערכת מורכבת של קולטני אור בצמח (פיטוכרומים, קריפטוכרומים ופוטורופינים) קולטת שינויים באור ומסוגלת להפעיל מערכות גנטיות ופיזיולוגיות ולגרום לשינויים מורפולוגיים בצמח, למשל אינדוקציה ואיניציאציה של הפריחה (Orzek, 2010). באופן כללי, עליה ברמת הקרינה מקצרת את התקופה היובינילית במיני צמחים רבים. לעומת זאת, רמת קרינה נמוכה עשויה להאריך את התקופה היובינילית במינים מסוימים (Erwin, 2007). בנוסף לאורך היום, קרינה עשויה להשפיע על הקדמת הפריחה של מינים רבים כגון *Lavatera*, *Salvia*, *Lobelia*, *Statice*, *Achillea milleforlium* (Erwin, 2007).

ו. טמפרטורה גבוהה - ישנה טמפרטורה אופטימלית להתפתחות פריחה התלויה בקור, פוטופיריודה ורמת הקרינה. טמפרטורה גבוהה יחסית (ambient) עשויה להשפיע על השלבים המאוחרים יותר של האיניציאציה או על הפלת הפרח עצמו (Boss et al., 2004; Erwin, 2007). לדוגמה, ב- *Lycopersicon esculentum*, מספר הפרקים בו מופיע הפרח הראשון עולה בצורה ניכרת ב-27 מ"צ לעומת 10-16 מ"צ (Erwin, 2007).

1.2.2 ארכיטקטורה של פיקוס התאנה

האפיון ההיסטולוגי והמורפולוגי הבסיסי של פקעים בפיקוס התאנה נעשה באמצע המאה הקודמת. בחיק העלה, מתפתחים שלושה פקעים, שניים רפרודוקטיביים אשר ביניהם ישנו פקע ווגטיבי. בחלק מזני התאנה, אחד מבין שני הפקעים הרפרודוקטיביים יתנוון ולא יתפתח לפרי (Condit, 1947). בחתכים היסטולוגיים שנעשו בפקעים טרמינלים נראו פרימורדיות עלים, אשר בחיקם ניתן היה לראות פרימורדיות אשר מהן עתידים להתפתח שלושת הפקעים הללו. בשלב ההתחלתי של התפתחות הפקע הרפרודוקטיבי, לא ניכר הבדל מורפולוגי חיצוני בינו לבין הפקע הווגטיבי, אבל בשלב ההתפתחותי הבא, הפקע הרפרודוקטיבי מתארך ומתרחב לעומת הפקע הווגטיבי. כמו כן, בתוך הפקע, נוצרות פרימורדיות הפרחים ובד בבד נוצרים קשקשי האוסטיאול (Flaishman et al., 2008; Petrucci and Crane, 1950).

בדומה להרבה עצי פרי אחרים, התפתחות פרי התאנה מורכבת משלושה שלבים:

שלב 1- מאופיין בגדילה מהירה בקוטר הפגה, יחס קבוע של משקל רטוב-יבש וכושר צבירת סוכר קבוע.

שלב 2- מאופיין בחוסר שינוי בקוטר הפגה, יחס קבוע של משקל רטוב-יבש וכושר צבירת סוכר קבוע.

שלב 3- מאופיין בעלייה חדה בקוטר הפרי, בצבירת סוכר, במשקל היבש והרטוב. שלב זה מאופיין

גם בשבירת פיגמנט הפגה ובהתרככותה (Crane and Baker, 1953; Crane and Brown, 1950).

מתאנה, הגדילה הווגטיבית וההתפתחות הרפרודוקטיבית תלויה ברובה בתנאי מזג האוויר. בכלליות, תנאי יובש וחום, כמו אלה המצויים במזרח התיכון, הינם התנאים האידיאלים להתפתחות וגדילת עץ זה. עץ התאנה דורש רק כמות קטנה של מנות קור, והשלת העלים ואורך התרדמה שלו תלויים במזג האוויר המקומי, ככל שתקופת הקור ארוכה יותר, כך התרדמה מתארכת בהתאמה. עם זאת, בתנאי מזג אוויר המצויים בבקעת ים-המלח, 5 מעלות צלסיוס בלילה ו-17 מעלות צלסיוס במהלך היום, עצי תאנה מזן 'אדגמנית' הגדלים בבתי רשת מראים תנאי צמיחה ווגטיבית והתפתחות פירות לאורך כל הסתיו-חורף (חודשי נובמבר-מאי). בנוסף, בחלקים אחדים בברזיל, ניתן למצוא עצי תאנה ירוקי עד, כתוצאה ממזג אוויר חם במהלך השנה, דבר המונע נשירת עלים (Flaishman and Al Hadi, 2002; Flaishman et al., 2008).

כאמור, לרוב, העץ מצוי בתרדמה ובשלכת בעונות הסתיו והחורף. ניתן לחלק את התרדמה לשלושה שלבים: תחילת התרדמה, תרדמה עמוקה ותחילת הצמיחה האקטיבית. לאחר קיטום, ענפים יפרצו, גם אם הם מצויים בשלב של תרדמה עמוקה. על ידי טיפול זה, ניתן להניב יבול נוסף בשנה. אם כן, באם הקיטום נעשה בתנאי קור, זה עלול לגרום לנזק הן לצמיחה והן לתנובת העץ ולעיתים אף למותו (Flaishman et al., 2008).

1.3 הכלאות תוך-מיניות ובין-מיניות בפיקוס התאנה

1.3.1 השבחה בתאנים

עקב פעילות האדם, ישנם היום מאות זני תאנה. הדבר אפשר את הרחבת תפוצת מין זה מעבר לגבולות תפוצתו הטבעית. רבים תיארו את טכניקת ההשבחה הקלאסית בתאנים: Condit, 1947; Storey, 1975; Ne'eman and Galil, 1978.

מחקרים בנושא הביולוגיה ההתפתחותית של פרחי התאנה יחד עם הבנת מערכת היחסים עם הצרעה המאביקה, נתנו כלים לייסד את הטכניקה המסורתית של ההשבחה. כבר בשנת 1975 נמצא כי קיצור התקופה היובנילית מתאפשר על ידי הרכבת רוכב שתיל צעיר על כנה בוגרת או על ידי חיגור השתילים בשלב התפתחותי מוקדם שהביא גם לזירוז הצמיחה לגובה של השתילים (Storey, 1975). יישום שיטה זו בתנאי טמפרטורה חמה, כמו בישראל, מאפשר יכול רפרודוקטיבי תוך שנה מזריעת העץ (Flaishman et al., 2008).

חלק ניכר מהתוצרת העולמית מנוטת לתוצרת פרי יבש, דבלים (Condit, 1947). ישנם חמישה יעדים בהכלאה: עומס יבול, עמידות לפתוגנים, ערך תזונתי גבוה, אורך חיי מדף, פרתנוקרפיה והבשלת פירות מתמשכת על גבי הענפים (Flaishman et al., 2008). כיום ישנן שלוש שיטות עיקריות להשבחת תאנים:

- **השבחה קלאסית** – ההשבחה הקלאסית מסתמכת על המגוון הפנוטיפי העשיר הקיים בעצי המכלואים, על ידי סלקציה המכוונת לצרכי הצרכנים, ניתן לנווט ליצירת זן חדש. כבר במחקרים משנות ה-70 של המאה הקודמת, נתגלה כי התאנה היא בעלת 26 זוגות כרומוזומים ($n=26$). כמו כן, הועלתה ההיפותזה, שהורשת הזוויג בפיקוס התאנה מועברת על ידי שני גנים הנמצאים בתאחיזה. האחד אחראי לקביעת אורך עמוד העלי וצורת הצלקת (G- עמוד עלי קצר, g- עמוד עלי ארוך) ואילו הגן השני, אחראי להימצאות פרחים זכריים (A) – הימצאות פרחים זכריים, a- העדר פרחים זכריים). לפי היפותזה זו, עצי תאנה נקביים, הם כהגדרה הומוזיגוטיים רציסיביים (ga/ga). על ידי הבנת מערכת הסימביוזה הקו-אבולוציונית בין התאנה לבין הצרעה המאביקה אותה, ניתן היום לערוך הכלאות בין זנים נבחרים וכך להגדיל את מגוון הפנוטיפי הקיים בשוק (Story, 1955; Condit, 1964).
- **מוטגנזה** – ניתן לגרום למוטגנזה הן באמצעות טיפולים כימיים ופיזיקליים והן בעזרת תרביות רקמה. בתאנה, הקרנת קרינת גמא על זרעים ואבקה גרמה בעיקר לננסיות העצים ועלייה ביבול. כמו כן, מוטגנזה יכולה להתרחש בצורה ספונטנית על גבי העץ עצמו במטע. דוגמה למוטגנזה ספונטנית היא הזן 'קדוטה אדומה' בישראל, אשר חלה בזן 'קדוטה'. ההבדל בין שני הזנים הוא בצבע ציפת הפרי בעת ההבשלה. בנוסף, פותחו פרוטוקולים לתרביות רקמה בתאנים, אבל עד כה לא בודדו מוטציות בשיטה זו (Mars, 2003; Flaishman et al., 2007).

• **השבחה מולקולרית** – השימוש בטכניקת ההנדסה הגנטית של עצים, ועצי פרי בפרט, הינו בחיתוליו ביחס לצמחים עשבוניים. בעזרת שיטה זו ניתן להחדיר גנים ממקור חיצוני למיקרואורגניזמים ולצמחים ובכך לאשש את תפקיד הגן, כגון: עמידות לטפילים ומחלות, עמידות לעקות מים, עמידות לעקות מלח וכו' (Sharma et al., 2002). למרות ההתנגדות לשיטה זו בקרב חלק מהמדינות בעולם, היתרון הכלכלי למשק החקלאי גרם לביסוס השיטה בעיקר בצפון ובדרום יבשת אמריקה. בפיקוס התאנה, פורסמה כבר ב-2003 מערכת טרנספורמציה המתבססת על רגנרציה בתרביות רקמה של ענפי התאנה ובנוסף פורסם על אינדוקציה של התמיינות צמחוניים מעלי תאנה (Yakushiji et al., 2003), אם כי מערכת זו אינה בעלת יעילות רבה. כיום ישנם צמחי תאנה מזני קדוטה, 'ארגמנית' וסמרנאית' טרנסגניים, המאוששים על ידי בדיקת PCR וצביעות GUS (Flaishman, M. et al.) (unpubl).

1.3.2 זני תאנים

מבחינה חקלאית, ניתן לחלק את הזוויג הנקבי לשלושה טיפוסים זנים עיקריים הנבדלים זה מזה במאפייני היבול ובהאבקתם: הראשון, טיפוסים המכונים 'common fig' (זני 'Brown Turkey', 'Mission', and 'Adriatic'). טיפוס זה הינו פרתנוקרפי, מניב שני מחזורי יבול עיקריים בשנה ובעל יכולת להניב בכורות, אשר גם הן פרתנוקרפיות. פירות טיפוס זה הם גדולים יחסית, הם מתאפיינים בשינוי צבע הקליפה והציפה של הפגה, הם בעלי נטייה לסדקים בקליפה והם עשירי טעם (Condit, 1947). טיפוס שני, מכונה סן פדרו (זני 'Dauphine', 'King', and 'San Pedro'), מניב יבול בכורות פרתנוקרפי, אך היבול העיקרי מצריך האבקה, אחרת הפגות נושרות טרם הבשלתן. טיפוס שלישי, המכונה סמירנה (זני 'Sarilop', 'Marabout', and 'Zidi'), מניב רק יבול אחד, יבול זה מצריך האבקה (Flaishman et al., 2008).

1.3.3 הכלאות בין-מיניות עם פיקוס התאנה (*F. carica*)

מתחילת המאה הקודמת החלו להופיע פרסומים בנוגע ליצירת מינים היברידיים בין מין פיקוס אחד למשנהו. יש כמה יתרונות בולטים בהכלאות בין-מיניות. לאור העובדה שרוב מיני הפיקוס האחרים לא עברו השבחה, רובם עדיין נושאים עמידות טובה לפתוגנים ומחלות, זאת בנוסף למגוון הרב של צורת צימוח, צורת פרי, גודל הפרי, צבע הפרי וכו' הקיימים במינים אלו. כך יהיה ניתן, לדוגמא, לשבח זן תאני העמיד טבעית לפתוגנים ובעל צבע פרי שאינו נמצא היום במגוון הגנטי של פיקוס התאנה. אחת ההכלאות הראשונות שפורסמו בנושא זה, הינה ההכלאה בין פיקוס בת-שקמה (*F. palamata*) X פיקוס התאנה. מהכלאה זו, דווח כי התקבלו פירות בעלי צבע וגודל המתאימים למסחר וטעימים למאכל (Condit, 1928). בנוסף, כיום, מצוי פרט, אשר הינו צאצא של הכלאה דומה. פרט זה הינו עץ זכר, עמיד לוורוס הפסיפס (Mosaic virus) וטעים למאכל. מהכלאה בין צאצא זה לעץ פיקוס תאנה, התקבל צאצא אשר גם הוא עמיד לוורוס הפסיפס וטעים למאכל, זהו זן 'אלמה' ('Alma') (<http://forums.gardenweb.com/forums/load/fig/msg0506523722967.html?9=>).

בנוסף, בשנת 1948 פורסמו תוצרי ההכלאה בין פיקוס פומילה (*F. pumila*) X פיקוס התאנה. זאת על אף שישנו שוני מובהק בין צורת הצימוח של פיקוס פומילה אשר הינו מטפס ירוק עד, לעומת עץ פיקוס התאנה. פרסום זה תיאר שני צאצאים פוריים, אשר דומים בצורת הצימוח וגודל הפרי לפומילה, והם בעלי יבול מועט. כמו כן, בהכלאות שנבדקו על צאצאים אלו, נתגלה כי צאצאים אלו הינם פוריים ומניבים זרעים חיוניים (Condit, 1948).

הבנת מנגוני פריחה וחנטה יתן בסיס למחקר מעמיק בפיתוח של סמנים מולקולאריים להכוונת פריחה ויבול בתאנה ויפתחו דרך חדשה להשבחת זנים חדשים ואיכותיים בתאנה.

2 מטרות העבודה

- אפיון מורפולוגיה התפתחותית של פיקוס התאנה במהלך מחזור חיים שנתי של הצמח.
- בחינת השפעת צורות הגיזום על התמיינות הפקע הרפרודוקטיבי בפיקוס התאנה.
- אפיון וניתוח אופן הורשת תכונות מורפולוגיות בהכלאות תוך-מיניות ובין-מיניות בפיקוס התאנה.

3 שיטות וחומרים

3.1 החומר הצמחי

פיקוס התאנה

עצי תאנה מזן *ארגמנית* מטיפוס *סן פדרו* ומטיפוס הזכרי *קפריפיקוס* אשר גדלים במטע אוסף התאנים במכון וולקני, בית דגן. כמו כן, נלקחו דגימות של פגות *תאנה* אשר עצרו את התפתחותן בעצי זן *ארגמנית* ממטעו של מר משה פויז, בכרמי יוסף.

פיקוס בת-שקמה (*F. palmata* Forsk.)

עצי *פיקוס בת-שקמה* כבני שנתיים, הגדלים כחלק מאוסף מיני פיקוסים של דר' משה פליישמן, מטע גדול, במכון וולקני, בית דגן.

פיקוס פומילה (*F. pumila* L.)

בחודש מאי בשנת 2008 נגזמו ענפים לטובת עשית ייחורים מ*פיקוס פומילה* נקבי המצוי בפקולטה לחקלאות, רחובות. בדומה לכך נגזמו במאי 2009 ענפים מ*פיקוס פומילה* זכרי הגדל בהרצליה. הייחורים הושרשו בחדר ערפול (95%-98% לחות), עד להופעת שורשים, לאחר מכן נשתלו בעציצים אשר כוסו במעטפת ניילון על מנת להקטין אידוי והושקו אחת ליומיים. לאחר שהחלה צמיחה אקטיבית מהייחורים, הם הועברו לבית רשת במכון וולקני.

פיקוס רוקסבורגי (*F. auriculata* Loureiro.)

עצי *פיקוס רוקסבורגי*, בני כשנה, גדלים כחלק מאוסף מיני הפיקוסים של דר' משה פליישמן, בבית רשת, במכון וולקני, בית דגן.

3.2 מעקב מורפולוגי אחר שלבי ההתפתחות במהלך מחזור גידול

3.2.1 מיקרוסקופיה

3.2.1.1 התפתחות הפקע הטרמינאלי במהלך מחזור גידול

במהלך כניסת העץ לתרדמה (נובמבר 2009) ועד לצאתו ממנה ותחילת הצמיחה האקטיבית (מאי 2010), נאספו פקעים טרמינאליים של עץ תאנה מזן *ארגמנית* הגדלים בבתי רשת ללא התערבות בממשק האור והטמפרטורה. הפקעים שנאספו נחשפו מתחת לבינוקולר. החשיפה התבצעה על ידי הסרת הקשקשים החפים וספירת העלים, עד למריסטמה הקודקודית. בכל עשרה ימים נאספו ונבדקו חמישה פקעים טרמינאליים.

3.2.1.2 מורפולוגיה התפתחותית של פרחי התאנה

על מנת לבחון את אופן התפתחות הפרחים הנקביים בתוך הפגה נאספו פגות בשלבי התפתחות שונים, שנקבעו לפי קוטר הפגה. הפגות נאספו במהלך היבול הקיצי, מזן *ארגמנית*, מאי-יוני 2008. לאחר חיתוך הפגה וחשיפת רקמת הפרחים, הרקמה הוכנסה לתמיסה משמרת (Ethanol 70%, FAA, Acetic acid 90%, Formaldehyde 35% ביחס 5:5:90, בהתאמה) בתנאי ואקום כדי להגביר את ספיגת התמיסה המשמרת ברקמה. בהמשך, התבצעה דהידרציה על ידי ריכוזים עולים של אתנול, מ-50% אתנול עד 100% אתנול. בשלב הבא, הדוגמאות הובאו לפקולטה לחקלאות, מזון וסביבה ע"ש רוברט ה. סמית, הדוגמאות הועברו דהידרציה בריכוזים עולים של אצטון 35, 70, 90, 100 אחוז למשך כ-15 דקות ואחריהן במכשיר (Biorad 750, U.K) Critical Point Dryer באמצעות פחמן דו-חמצני (CO₂). הדוגמאות היבשות הודבקו על דסקיות מתכת, צופו בזהב בשכבה שעובייה 10 mm ואלה נבחנו בעזרת מיקרוסקופ אלקטרוני סורק (JCM-35C, Joel, Japan). באותו האופן, נאספו פגות, *מקפריפיקוס*, עץ זכרי. הפגות נחתכו בקרבת עוקץ הפגה, על מנת לבדוק את אופן התפתחות הפרחים הנקביים, כמו כן, נאספו פרחים מאזור האוסטיאול, על מנת לעקוב אחר התפתחות האבקנים.

3.2.1.3 ייצור והתפתחות הפרי

בכל עשרה ימים, בבית רשת 4 במכוון הוולקני בבית-דגן, נדגם הפקע הווגטיבי הראשון מתחת למקום הגיזום/קטום, ופקעים המקבילים במיקומם מעצי הביקורת. כל פקעי הדיגום הוכנסו לקיבוע והשרייה בתמיסת משמרת FAA בתנאי ואקום. לאחר החדרת התמיסה לרקמה, התבצעה דהידרציה על ידי ריכוזים עולים של אתנול, מ-50% אתנול עד ל-100% אתנול. בשלב הבא, הרקמה הושרתה בפרפין תוך מעבר בריכוזים עולים של פרפין עד לפרפין נקי, בשלב זה נקבעה הרקמה (כבלוק פרפין) על גבי לוחית עץ. הבלוקים נחתכו לאורך בעובי של בין 12-15 μm באמצעות מכשיר מיקרוטום סיבובי (LEICA RM2245). לאחר החיתוך, החתכים הונחו על גבי זכוכית נושאת, והונחו על גבי פלטה חמה (23 C°) על מנת לייבשם במהלך הלילה. לאחר ייבושם, נעשתה צביעה היסטולוגית בצבעים Green (צובע בירוק: תאית וציטופלזמה) ו-Safranin (צובע אדום: ליגנין, גרעין, שעם ודופן תא). החתכים הצבועים נבחנו וצולמו במיקרוסקופ (Ruzin, 1999).

בהמשך לכך, בצעתי אותו מהלך ניסוי, אך הפעם במהלך תקופת ההתעוררות הטבעית של עצי התאנה, חודשים פברואר-מרץ. בניסוי זה מדדתי אחת לשבוע.

על מנת לעמוד על אופן התפתחות הפרי הביולוגי של עץ התאנה, נעשתה האבקה (ראה סעיף 3.4.1). ההאבקה נעשתה על יבול קיצי בשני טיפוסים עצי תאנה נקביים, האחד זן *ארגמנית* בעל יכולת להניב פגות פרתנוקרפיות. והשני, טיפוס *סן פדרו*, אשר ביבול זה, באם אין ההאבקה, הפגה תנשור ללא הבשלה. מקור האבקה הינו *קפריפיקוס* מזן '7.40'. לאחר ההאבקה, הפגות כוסו בשקיות רשת צפופה, כך שהצרעה המאביקה לא תוכל לחדור אל הפגה. בנוסף, כוסו בשקיות רשת פגות באותו הגודל אך ללא האבקה. דוגמאות נאספו ביום האבקה, לאחר ארבעה ימים, שניים עשר יום, שלושים

יום וחמישים ושישה יום. הדוגמאות הוכנסו מייד לאחר הדיגום לחומר משמר FAA וצולמו במיקרוסקופ אלקטרוני סורק לפי הפרוטוקול (ראה סעיף 3.2.1.2).

3.3 השפעת טכניקת גיזום על ההתפתחות הווגטיבית והרפרודוקטיבית

3.3.1 השפעת עומס היבול על התפתחות פרי בתאנה הארגמנית.

מחקרים בודדים בחנו עד כה את אופן הגדילה וההתמיינות הווגטיבית והרפרודוקטיבית ב**פיקוס התאנה**. כלל הניסיונות בעבודה זו, נבדקו על **פיקוס התאנה** מזן **ארגמנית** ('*Brown Turkey*') הגדל במטע המחקרי של מכון וולקני בבית-דגן.

בניסוי זה נבחן האם חוסר יצירת הפרי הסתווי בזן **ארגמנית** נובע ממגבלת נשיאת פירות. לשם כך יצרנו במטע כפר שמואל עצים בעלי כושר נשיאת פרי סתווי שונה. עצים נגזמו בחודש אפריל 2008 לקבלת 30, 50, 60 ו-100 ענפי פרי ואופן התמיינות הפקעים החיקיים בענפי הצימוח השונים נבחן. לכל סוג טיפול נבדק: ממוצע מספר הפירות לענף, אחוז הפירות המתפתחים ואחוז הפקעים שלא התמיינו.

במטע תאנים מסחרי בישוב כרמי יוסף, נצפו עצי תאנה מזן **ארגמנית** הגדלים בבתי רשת, אשר חלק מענפיהם אינו מניב תנובת פרי מלאה, במקום שמכל חיק עלה תהיה התפתחות פקע רפרודוקטיבי, נצפו חיקי עלים שהפקע הרפרודוקטיבי שלהם לא התפתח או התפתח ולא השלים את התפתחותו. נשאלה השאלה, מה הם הגורמים אשר מבקרים את התפתחותם וגדילתם של הפקעים הרפרודוקטיבים?

מעצי פרי מזן **ארגמנית** במטע מסחרי בכרמי יוסף, נאספו פגות במאי 2008 אשר עצרו את התפתחותן. קוטרן של פגות אלו נמדד, לאחר מכן הן נחתכו והוכנסו לתמיסה משמרת FAA. גם, פגות בעלות התפתחות תקינה ובעלות אותו קוטר, נלקחו מאותם עצים, נחתכו והוכנסו לתמיסה המשמרת. כל זאת נעשה על מנת לצלם את פרחיהן במיקרוסקופ אלקטרוני סורק (ראה סעיף 3.2.1.2) ולבדוק באם ניתן למצוא הבדל בהתפתחות הפרחים בין פגות אשר עצרו את התפתחותן לבין פגות בעלות התפתחות תקינה.

3.3.2 השפעת טכניקת הגיזום על קצב הצמיחה וההתמיינות הרפרודוקטיבית

עצים מהזן **ארגמנית** גודלו בחממה 228 במכון וולקני בבית דגן. העצים גודלו בטמפרטורה של כ- 28 מעלות צלסיוס במהלך היום וכ-15 מעלות צלסיוס במהלך הלילה, בחודשי נובמבר-2009-ינואר 2010. ממשק האור ועוצמתו נקבעו על ידי הממשק והעוצמה הטבעית של ימי הניסוי, ללא התערבות ושימוש באמצעים מלאכותיים.

בהמשך העצים חולקו לשלוש קבוצות: הראשונה נגזמה בצורת *Pruning*, זמירה קצרה, קרי, גיזום עד לענפים דו-שנתיים, כך שהפקע הווגטיבי שצפוי להפרוץ, יהיה פקע דו-שנתי. קבוצה גיזום שנייה נגזמה בצורת *Nipping*, קיטום אמירי, כך שהפקעים הווגטיביים הצפויים להפרוץ, הינם פקעים מענפים חד-שנתיים. קבוצה שלישית, הינה קבוצת הביקורת, בקבוצה זו לא בוצע גיזום כלל. כל

העצים שהיו בני אותו הגיל, הועברו לאותה חממה, עם אותם תנאים אביוטיים, בנוסף לכך הוסרו עלי העץ, בכדי לעודד צמיחה אקטיבית של העץ.

את אורך שלושת הפקעים/ הענפים הראשונים לאחר הגיזום/ קיטום, בחמישה ענפים מסומנים. בנוסף לכך, במהלך עונת היבול מדדתי את קוטרם ומשקלם של הפירות הבשלים המצויים בכל אחד מענפי הניסוי. חישוב מימוש פוטנציאל תנובת הפרי לכל ענף בעץ התבצע על ידי הנוסחה הבאה,
$$100 \times \frac{\text{מספר הפירות בענף}}{\text{מספר חייקי עלים בענף}} = \text{פוטנציאל תנובת הפרי.}$$
 חישוב זה נעשה לכל אחד מחמשת הענפים, לאחר מכן חושב ממוצע, כך שהתקבל נתון כללי לכל אחד מעצי הניסוי.

3.4 ניתוח אופן הורשת תכונות בהכלאות מיניות ובין מיניות

3.4.1 אופן עריכת ההכלאה והפקת הזרעים

ההכלאות בוצעו על ידי איסוף אבקה של עצי פיקוס התאנה מטיפוס קפריפיקוס' מזני 7.40', 8.30' ו 5.29'. מובחרים, קרי, עצים בעלי פגות בגודל ובצבע אטרקטיביים. כמו כן, נאספה אבקה מפיקוס פומילה זכרי מהרצליה בחודשים אפריל-מאי בשנת 2009.

איסוף האבקה התבצע על ידי חציית הפגה לאורך, וניעור האבקנים בעזרת מכחול דק על גבי צלחת פטרי. לאחר איסוף האבקה, היא נשמרה במקפוא בטמפרטורה של 20- מעלות צלסיוס. לקראת ההכלאה, הוצא כלי אחסון האבקה על מנת להפשירה. בהמשך, הוכנה תמיסה של 2% סוכרוז, אשר לתוכו הוכנסה האבקה (2-3 גר'). לאחר ערבוב, נפח של 0.10-0.15 מ"ל הוזרק בעזרת מזרק 1 מ"ל עם מחט דרך האוסטיאול, אל תוך פגה בקוטר 1 ס"מ. לאחר מכן, הפגה נעטפה בשקיות רשת צפופה, זאת בכדי לוודא שהזרעים שיווצרו בפגה זו הם מההכלאה הרצויה ולא כתוצאה מכניסת צרעות ובנוסף, כדי למנוע נזק מפתוגנים (Ne'eman and Galil, 1978).

לאחר הבשלת הפירות, חוצים אותם לאורכם, ותחת זרם מים, ממוללים את תוך הפגה לכלי קיבול. בשלב זה כל חלקי הפרי וזרעים לא חיוניים צפים על פני המים בכלי, לעומת הזרעים החיוניים אשר שוקעים לקרקעיתו. לאחר ייבוש הזרעים החיוניים על גבי נייר סופג באוויר הפתוח, מאחסנים אותם בכלי מאוורר במקום חשוך עד לשלב הזריעה, על גבי מצע וורמיקוליט מס' 3.

לפי פרוטוקול זה בצעתי מספר הכלאות. הכלאות תוך-מיניות בין הזן 'פנשה' והזכר 7.40' והכלאות בין שני עצי קפריפיקוס', הכלאה זו בשימוש טכניקה שפותחה על ידי נאמן וגליל (Ne'eman and Galil, 1978). בהמשך לכך, בצעתי שלוש הכלאות בין-מיניות. שתי הכלאות היוו חזרה על הכלאה המתוארות בספרות: בין פיקוס התאנה לפיקוס פומילה (Condit, 1950), ובין תאנה לפיקוס בת - שקמה (Condit, 1928). בנוסף ביצעתי לראשונה הכלאה בין פיקוס התאנה לפיקוס רוקסבורגי. בכל ההכלאות הללו נבדקו מספר תכונות פיזיולוגיות של דור הצאצאים כגון: גודל הפרי, צבע הפרי, גודל וצורת העלים, שעירות ואופן צימוח.

3.4.2 חיזוי צבע הפגות

במעקב אחר התפלגות צבע הפגה ניתן כבר בתקופה היובנילית של העץ לחזות את צבעה. חיזוי הצבע נעשה ע"י הסתכלות על איברים ווגטיביים של העץ כגון: פטוטרית העלה וצבע הקשקשים החפים בפקע הטרמינלי. בעזרת שיטה זו, יכולתי להתייחס להתפלגות צבע הפגה האדום בצאצאי ההכלאות השונות (מר זאב יבלוביץ, מידע אישי).

3.5 ניתוח סטטיסטי

חישובי ממוצעים ושגיאות תקן נערכו בעזרת תוכנת 'Excel 07' מבית 'Microsoft'.

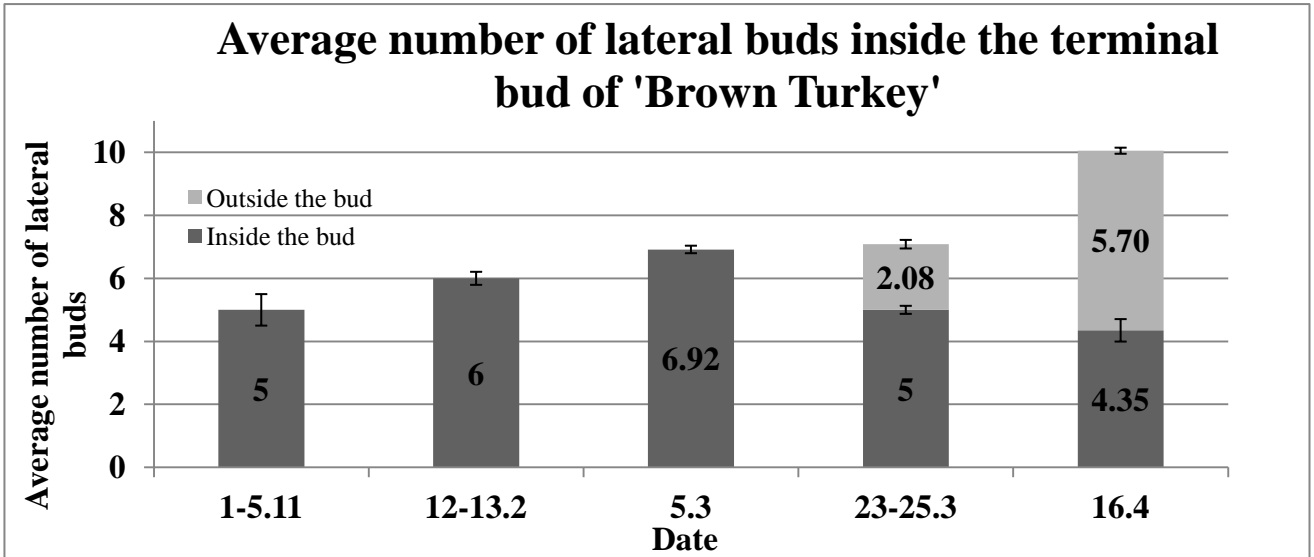
4 תוצאות

4.1 מורפולוגיה התפתחותית של פיקוס התאנה במהלך מחזור חיי הצמח

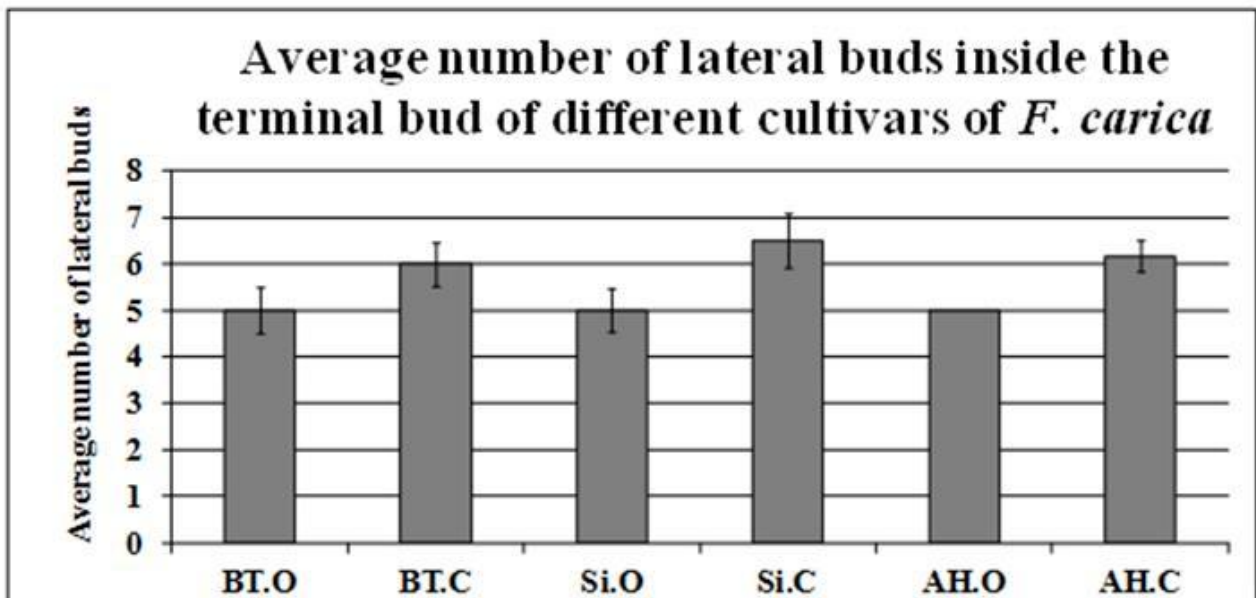
בהתבוננות מורפולוגית לאורך עונת הגדילה ובבחינת אופן ההתמיינות של הפקעים הרפרודוקטיבים בעץ התאנה מזן 'ארגמנית', נראה כי התפתחות הפקעים הווגטיביים והרפרודוקטיביים הינה התפתחות באזלית, קרי ככל שנרד במורד הענף ונתרחק מהמריסטמה הקודקודית, הפקע הלטרנלי יהיה מפותח יותר (תמונה 1).

בנוסף, בחנו כיצד פעולות הורטיקולטוריות מקובלות במטע, כמו גיזום וקיטום, השפיעו על קצב יצירתם והתמיינותם של הפקעים הרפרודוקטיביים בתוך הפקע הטרמינלי. יש לציין כי קיים הבדל נראה לעין בגודל הפקעים בשני הטיפולים. התבוננות היסטולוגית של מהלך התפתחות הרקמה הרפרודוקטיבית בשני הטיפולים מראה כי אין הבדל מובהק בקצב התמיינות הפקע הרפרודוקטיבי. הן בגיזום (תמונה 2) והן בקיטום (תמונה 3), ניתן להבחין בפקע רפרודוקטיבי לאחר כ-55 יום מהטיפול. כמו כן, בדיקה היסטולוגית מראה לראשונה כי הפקעים הרפרודוקטיביים עוברים את שלבי האינדוקציה והאיניציאציה בתוך הפקע הטרמינאלי.

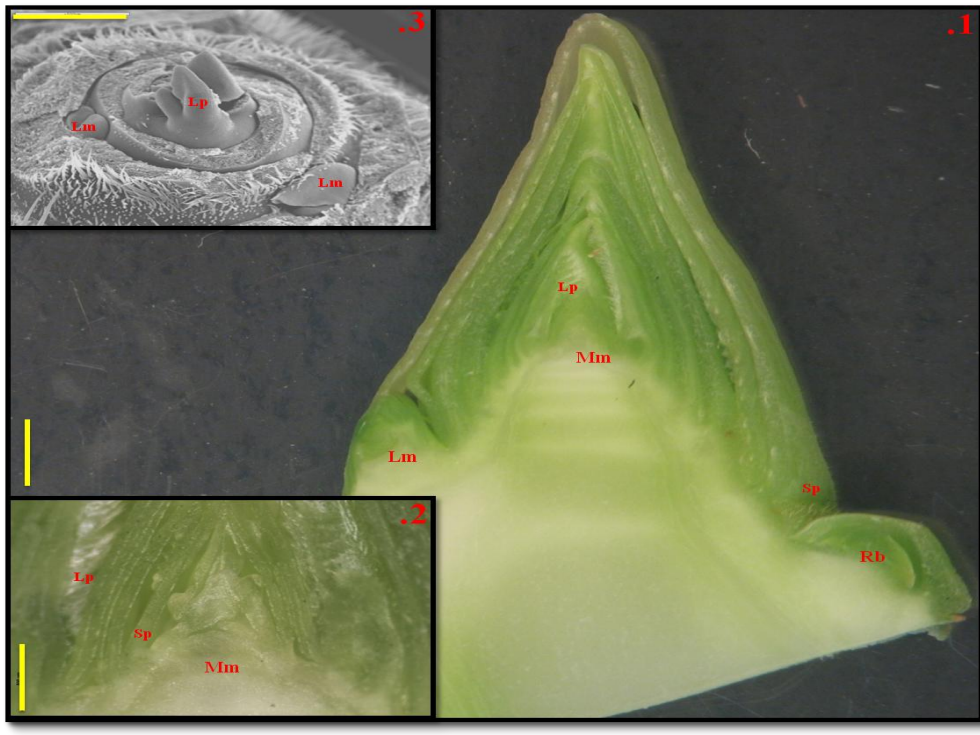
בהמשך, בחנו האם הליכים אלו ממשיכים להתרחש גם במהלך התרדמה החורפית, על ידי בדיקת מופע התפתחות הפקעים הלטרנליים בתוך הפקע הטרמינאלי במהלך התרדמה במספר זני תאנה. נמצא כי בזן התאנה הארגמנית נמשכת במהלך החורף הגדילה וההתמיינות של הפקע הרפרודוקטיבי (גרף 1). בהמשך בחנו את התופעה בזנים נוספים (ארגמנית, סיראה' וסתוויות הדבש') ונראה כי גם בהם במהלך התרדמה יש גדילה בפקעים הטרמינאליים (גרף 2).



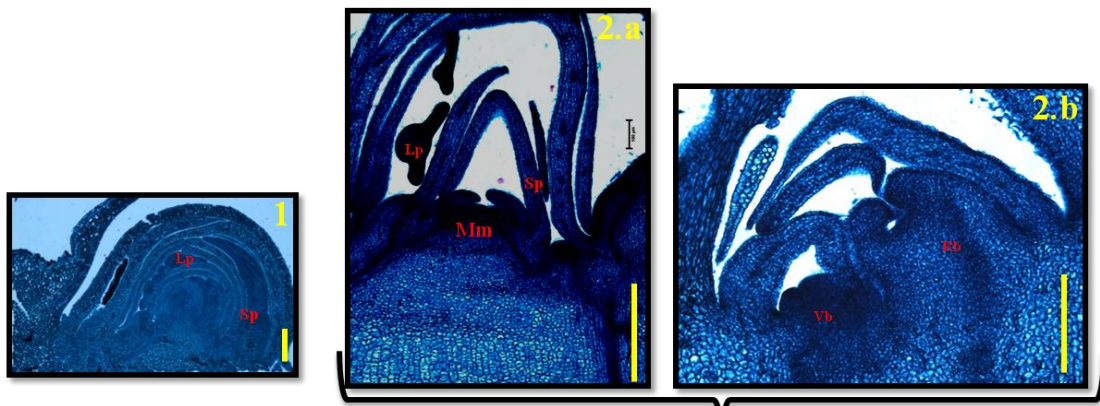
גרף 1 - ספירת הפקעים הלטרנליים שנחשפו מתוך הפקע הטורמינלי בזן התאנה 'ארמנית', במהלך תרדמת העץ (מתחילת נובמבר עד תחילת מרץ) ובמהלך תחילת הצמיחה האקטיבית של העץ (מסוף מרץ ועד תחילת אפריל). ניתן להבחין שבעת תרדמת העץ, עדין מתרחשת גדילה בתוך הפקע הטורמינלי במספר הפקעים הלטרנליים שבו. לעומת זאת, בעת הצמיחה האקטיבית של העץ, ניתן להבחין במגמת ירידה במספר הפקעים הלטרנליים המצויים בו (עמודות כחולות). במקביל, מספר הפקעים הלטרנליים המצויים מחוץ לפקע גדל ככל שמתקדמים בצמיחה האקטיבית (עמודות אדומות). (n=25).



גרף 2 - הפקעים הלטרנליים המצויים בתוך הפקע הטורמינלי של פיקוס התאנה (*F. carica*) בעת שלכת (O) ובעת ליבול (C). זאת בשלושה זנים: 'ארמנית' (BT), 'סיראה' (Si), ו'סתוויות הדבש' (AH). מתוצאות אלו ניתן להסיק כי בכל רגע נתון אשר נחשוף את הפקע הטורמינלי נמצא בחוץ 5-6 פקעים לטרנליים. (n=5).



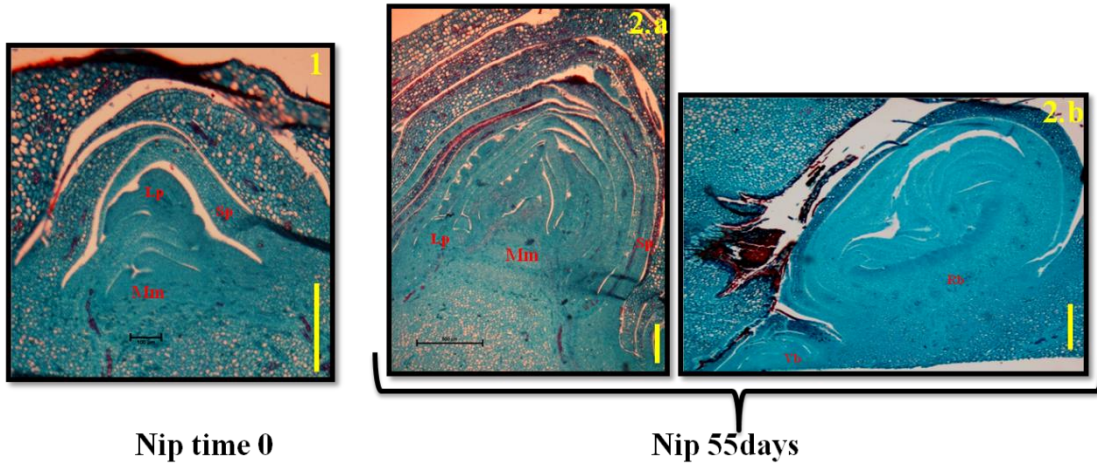
תמונה 1 – בתמונה 1.1 ובתמונה 1.2 ניתן לראות חתך אורך ידני של פקע טרמינלי של עץ תאנה מזן 'ארגמנית'. בחתך ניתן להבחין בפרימורדית קשקשים חפים (Sp), פרימורדית עלים (Lp), מריסטמה קודקודית (Mm), מריסטמה לטראלית (Lm) ופקע לטארלי רפרודוקטיבי (Rb). כמו כן, בתמונה 1.3, ניתן לראות צילום על ידי מיקרוסקופ אלקטרוני סורק של הפקע הטרמינלי של עץ תאנה מזן 'ארגמנית', ניתן להבחין בפרימורדית עלה (Lp) ובשני פקעים לטראליים, משלושת תמונות אלו ניתן להסיק שישנה התפתחות בזלית של הפקעים הלטראליים בתוך הפקע הטרמינלי. כמו כן, האינדוקציה והאיניציאציה מתרחשות, גם הן, בתוך הפקע הטרמינלי (Bar=0.2 cm).



Pru time 0

Pru 55 days

תמונה 2 – חתכי אורך של הפקע המחליף בענף דו שנתי לאחר גיזום (Pru). בתמונה 2.1 ניתן לראות חתך של הפקע בזמן 0 בו ניתן לזהות פרימורדיות קשקשים חפים (Sp) ופרימורדיות עלים (Lp) (250 μm Bar=). בתמונה 2.2.a ובתמונה 2.2.b ניתן לראות כי לאחר 55 יום מיום הגיזום, בנוסף למריסטמה הקודקודית (Mm) ולפרימורדיות הקשקשים והעלים, קיימת בתוך הפקע הטרמינלי התמיינות לפקע רפרודוקטיבי (Rb) לצד הפקע הווגטיבי (Vb) (200 μm Bar=).



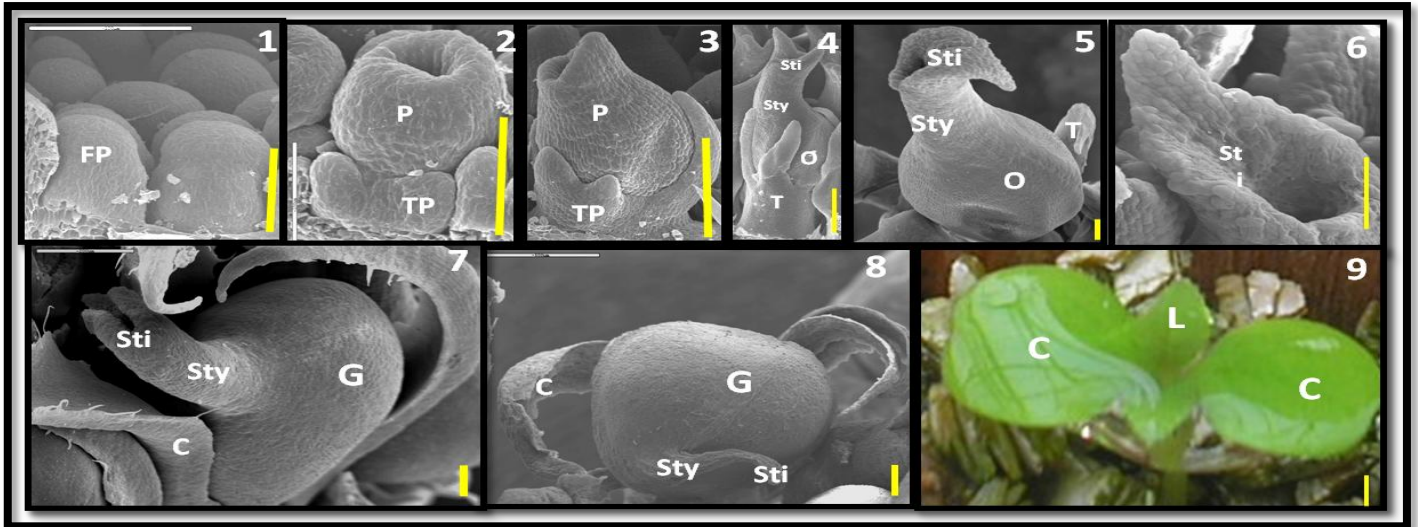
תמונה 3 – חתכי אורך של הפקע המחליף בענף חד-שנתי לאחר קיטום (Nip). בתמונה 1 ניתן לראות חתך אורך של הפקע בזמן 0 המכיל פרימורדיות קשקים חפים (Sp), פרימורדיות עלים (Lp) ומריסטמה קודקודית (Mm). בתמונה 3.2.a ובתמונה 3.2.b ניתן לראות כי לאחר 55 יום מהגיזום קיימת בתוך הפקע הטרמנלי התמיינות לפקע רפרודוקטיבי (Rb) לצד הפקע הווגטיבי (Vb) (Bar= 250 μm).

4.1.1 מהתמיינות (Differentiation) לאנתזיס (Anthesis) מתאנה

עד היום, בסוג פיקוס נערכו מחקרים בודדים על אופן התמיינות הפרחים בפגה. בעזרת טכנולוגית מיקרוסקופ אלקטרוני סורק (SEM) מוצג אופן התמיינותם של כל אחד משלושת סוגי הפרחים המצויים בפיקוס התאנה, פרח נקבי קצר עמוד עלי והפרחים הזכריים נושאי האבקנים המצויים בפגה הזכרית ופרח נקבי ארוך עמוד עלי בפגה הנקבית. בנוסף, בחנו לראשונה בעזרת צילומים ומבחני נביטה, את ההבדל בין פגת יבול פרופיכי (יבול בכורות של הקפריפיקוס!) לעומת פגת יבול המאמוני (יבול קיצי של הקפריפיקוס!).

4.1.1.1 סרגל התפתחותי של הפרחים הנקביים בפגה הזכרית

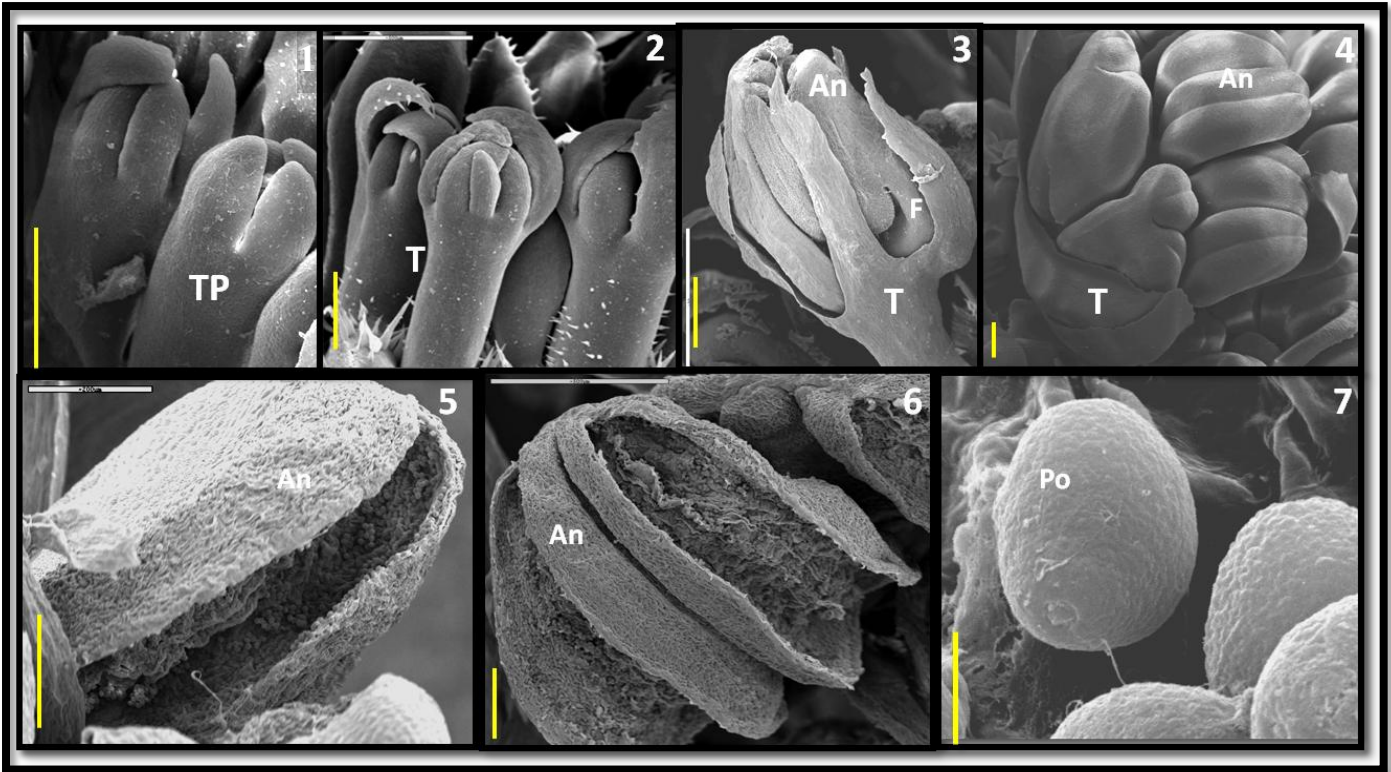
בהסתכלות על צילומי התפתחות הפרח הנקבי קצר עמוד עלי, ניתן לראות את פרימורדיות הפרחים (תמונה 4.1). בשלב הבא (תמונה 4.2) ניתן לראות התפצלות והפרדה בין הפרח הנקבי לעלי העטיף. לאחר מכן, כבר ניתן לראות התארכות וההתפצלות בעלי העטיף לשניים ואת גדילתו של הפרח הנקבי (תמונה 4.3). בשלב הבא, כבר ניתן להבחין באברי הפרח הנקבי הבוגר: צלקת, עמוד עלי, שחלה ובעלי העטיף באורכם הסופי (תמונות 4.4-4.6). לאחר מכן, ניתן להבחין בהתנפחות אזור השחלה, כתוצאה מיצירת עפץ הצרעה או הפריית הפרח (תמונה 4.7-4.8). על מנת לבדוק האם פרחים יכולים לשמש פונקציונאלית כפרחים נקביים? הם הופרו והזרעים אשר התקבלו נזרעו ונבטו (תמונה 4.9).



תמונה 4 – צילומי המיקרוסקופ האלקטרוני הסורק שנעשו על רקמות הפרחים הנקביים בפגה ה'זכרית' אשר נדגמו משלבי התפתחות שונים של הפגה. בתמונה 4.1 ניתן להבחין בפרמורדית הפרחים (FP). בתמונה 4.2 ניתן כבר להבחין בהתפתחות פרימורדית עלי העטיף סביב לפרח הנקבי. בנוסף ניתן לראות את תחילת היווצרות ה'שסע' בקצה הפרח הנקבי, העתיד להתפתח לצלקת. בתמונה 4.3 ניתן להבחין בהתפצלות החלה בכל אחד מעלי העטיף, דבר המוביל לשישה עלי עטיף בסך הכל. בנוסף ניתן להבחין בהתארכות אשר חלה ב'שסע' בקצה הפרח. בתמונות 4.4-4.6 ניתן להבחין בפרח מוכן, כאשר ניתן להבחין בעלי העטיף, בשחלה, עמוד העלי ובצלקת דמוית ה'משפך'. בתמונות 4.7-4.8 ניתן להבחין בהתפתחות העפץ אשר נוצר כתוצאה מצרעת הפיקוס, ניתן להבחין בגדילת אזור השחלה וניוון אזור עמוד העלי והצלקת. בתמונה 4.9 ניתן לראות את אחד מהנבטים אשר נבטו כתוצאה מהאבקת הפרח הנקבי בפגה ה'זכרית', דבר אשר מאשש את היות הפרחים פוריים ובעלי יכולת ליצור זרעים חיוניים. – פרימורדית פרח. P - פרח נקבי, TP - פרימורדית עלי עטיף, Sti - צלקת, Sty - עמוד עלי, O - שחלה, G - עפץ, C - פסיגים, L - עלה (Bar=100 μ m).

4.1.1.2 סרגל התפתחותי של הפרחים הזכריים בפגה ה'זכרית'.

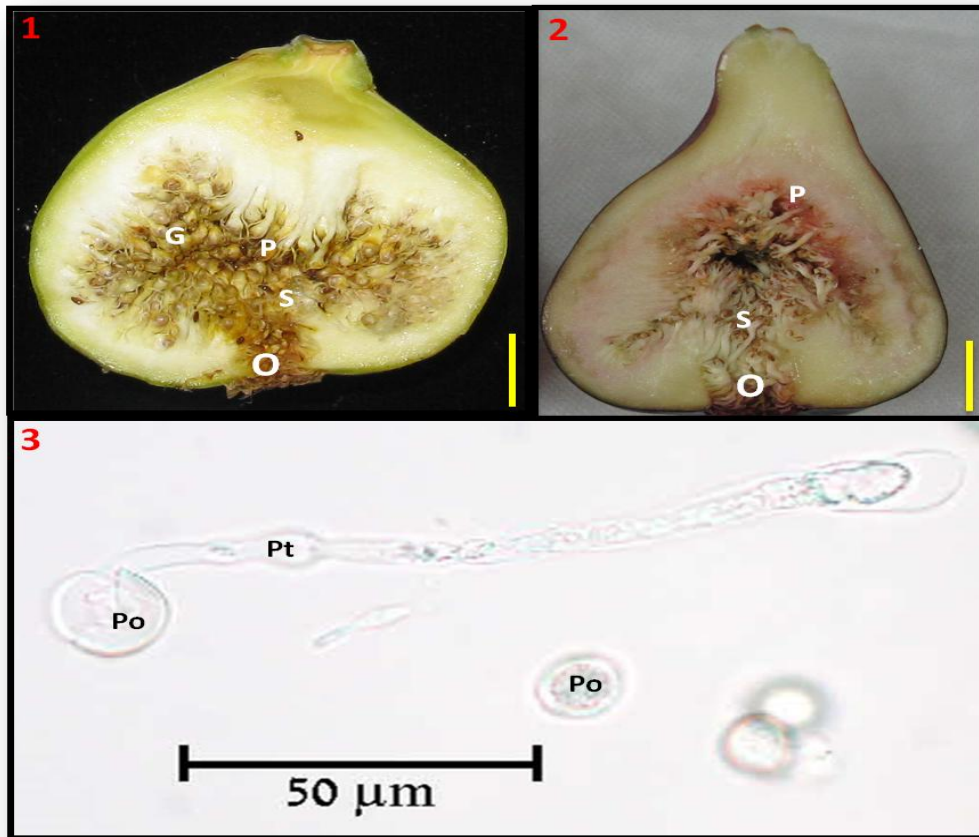
בהסתכלות על תמונות ה SEM של שלבי ההתפתחות של הפרחים הזכריים, ניתן להבחין בחיפוי עלי העטיף עוד בשלב ראשוני על פרימורדיית הפרח הזכרי (תמונות 5.1-5.2). בשלב הבא, כבר ניתן לראות את הזיר והמאביקים (תמונות 5.3-5.4) אשר נפתחים עם הבשלת הפגה (תמונות 5.5-5.6) ומשחררים את גרגירי האבקה (תמונה 5.7).



תמונה 5: צילומי המיקרוסקופ האלקטרוני הסורק שנעשו על רקמות הפרחים הזכריים בפגה ה'זכרית' אשר נדגמו משלבי התפתחות שונים של הפגה. בתמונות 5.1-5.2 ניתן להבחין בפרימורדיות עלי העטיף המתפתחים (Tp) החפים על פרימורדית הפרח. בתמונות 5.3-5.4 כבר ניתן להבחין בעלי העטיף המפותחים (T), בזיר (F) ובמאבק (An). בהמשך לכך, בתמונות 5.5-5.7 ניתן לראות את פתיחת המאבק הבשל ושחרור גרגרי האבקה (Po). (Bar- pic 5.1-5.6= 200 μ m, pic 5.7= 5 μ m).

4.1.1.3 השוואת פוריות גרגרי אבקה של יבול אביבי לעומת יבול קייצי

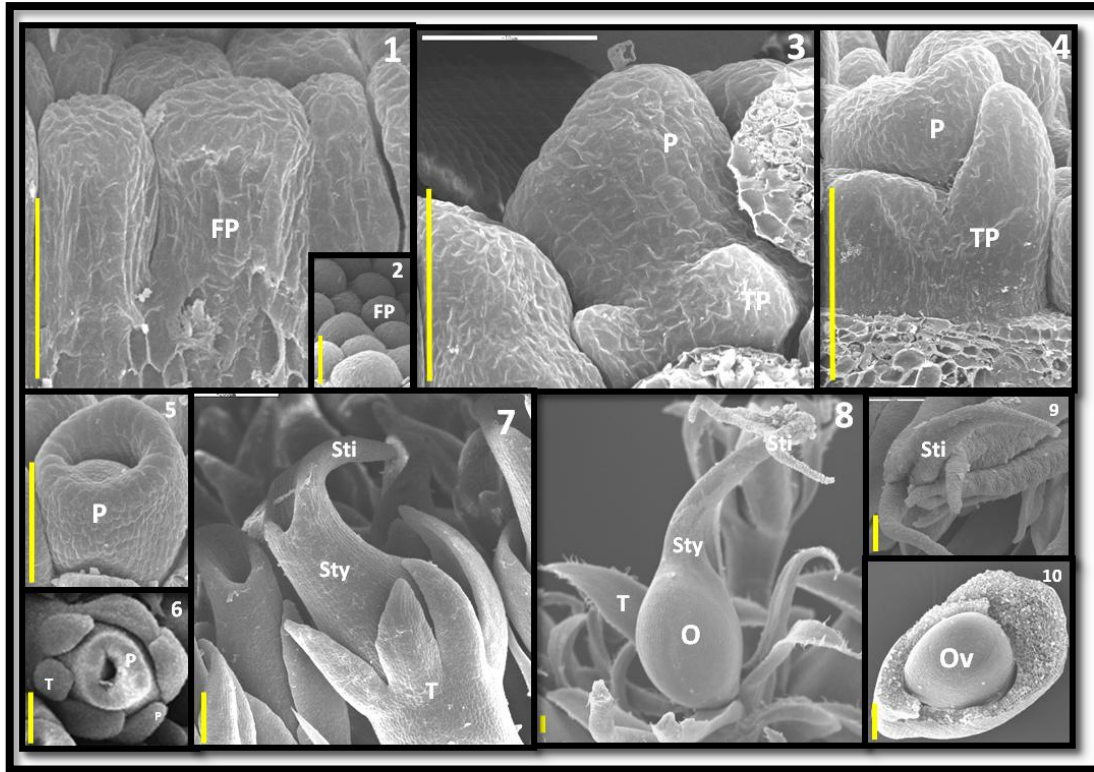
בהשוואה בין פגת יבול פרופיכי לפגת יבול מאמוני, ניתן לראות כי בפגת הפרופיכי (תמונה 6.2) מספר האבקנים גדול יותר והם גדולים מאלו המצויים ביבול המאמוני (תמונה 6.1). כמו כן, בהשוואת חיוניות האבקה של כל אחד מיבולים אלו, נראה כי האבקה ביבול הפרופיכי הינה חיונית (תמונה 6.3) יותר מזו של המאמוני.



תמונה 6 – ההבדל המורפולוגי בין יבולו הסתוי של הזכר, ה'מאמוני' (תמונה 6.1) ובין יבולו האביבי של עץ הזכר, ה'פרופיכי' (תמונה 6.2). שני הצילומים צולמו מאותו העץ, זן 7.40', בזמני היבול השונים. בתמונות ניתן להבחין באוסטיאול (O), בפרח הנקבי (P), עפץ הצרעה (G) ובאבקנים (S). כפי שניתן לראות, כמותם וגודלם של האבקנים גדול ביבול הפרופיכי לעומת ביבול המאמוני (Bar=1 cm). כמו כן, בבדיקת חיוניות אבקה, נמצא כי האבקה ביבול המאמוני אינה חיונית, לעומת זו של הפרופיכי שנבטה (תמונה 6.3). ניתן לראות בברור את גרגר האבקה (Po) ואת נחשון הנביטה (Pt) (Bar= 50μm).

4.1.1.4 סרגל התפתחותי של הפרחים הנקביים בפה ה'נקבית'

בהסתכלות על צילומי התפתחות הפרח הנקבי ארוך עמוד העלי, ניתן לראות את פרימורדיות הפרחים (תמונה 7.1-7.2). בשלב הבא (תמונה 7.3), ניתן לראות את תחילת הנצת פרימורדיות עלי העטיף, התפצלותם והתארכותם (תמונה 7.4) עד להשלמת שישה עלי עטיף (תמונה 7.6). בהמשך לכך, ניתן לראות את התארכות עמוד העלי (תמונות 7.5-7.6) ותחילת התפצלות הצלקת לשניים. זאת עד להשלמת התפתחות הפרח למופע הבוגר (תמונה 7.8), בו ניתן להבחין בכל אברי הפרח הנקבי: עטיף, שחלה, ביצית (תמונה 7.10), עמוד עלי וצלקת מפוצלת (תמונה 7.9).

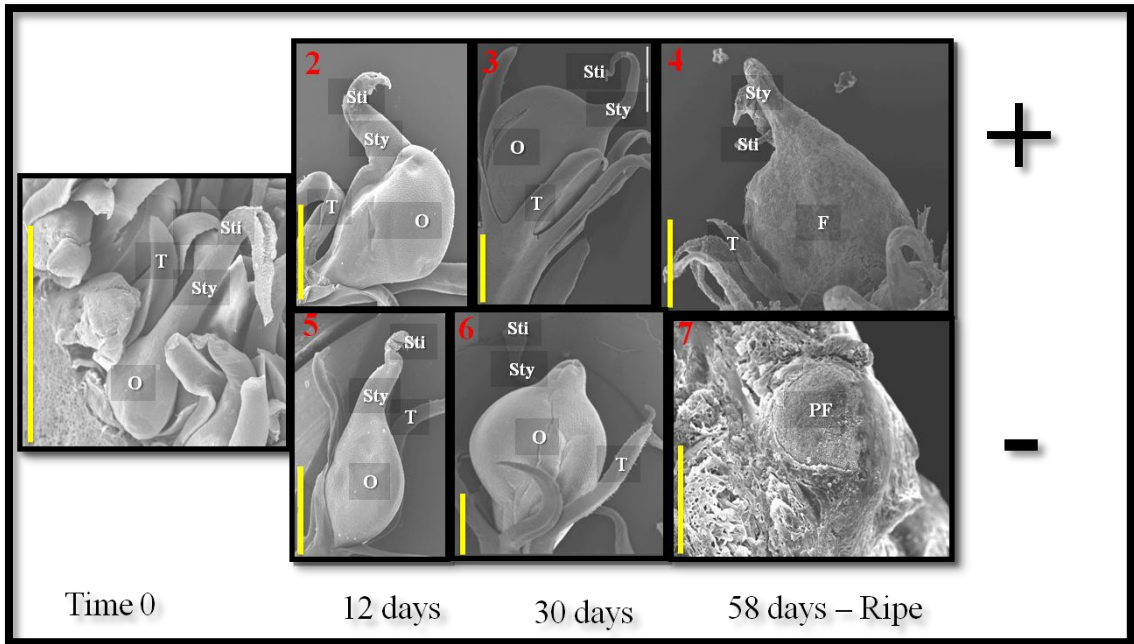


תמונה 7 : צילומי המיקרוסקופ האלקטרוני הסורק שנעשו על רקמות הפרחים הנקביים בפה ה'נקבית' אשר נדגמו משלבי התפתחות שונים של הפגה. בתמונות 7.1-7.2 ניתן לראות את פרימורדית הפרח הנקבי (FP). בשלב הבא, בתמונה 7.3 ניתן להבחין בהנצת פרימורדיות על העטיף (Tp) ופרימורדית האיבר הנקבי (P). בהמשך לכך, בתמונות 7.4-7.7 ניתן להבחין בהתארכות עמוד העלי (Sty), התפצלות הצלקת (Sti) ובהתארכות ששת עלי העטיף העוטפים את הפרח הנקבי. בתמונות 7.8-7.10 ניתן להבחין בפרח הנקבי הבוגר בעל שחלה מופתחת (O) עם ביצית בתוכה (Ov), עמוד עלי ארוך וצלקת מפוצלת (Bar=200µm).

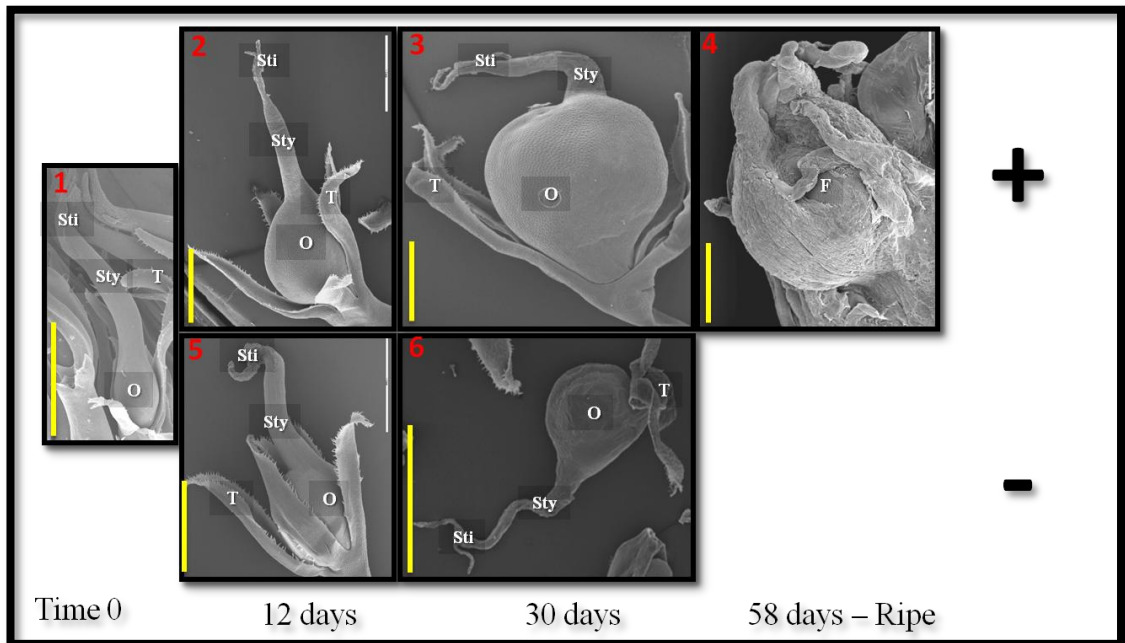
4.1.2 הפרי הפרתנוקרפי לעומת המופרה בזני תאנה 'סן פדרו' ו-'common'

בפרק זה אציג לראשונה תמונות מיקרוסקופ אלקטרוני סורק (SEM) המראות את אופן התפתחות הפרח המופרה לעומת הפרח הלא מופרה (פרי פרטנוקרפי). זאת בדקתי בשני זני תאנה: האחד, 'ארגמנית' (טיפוס 'common') בעל יכולת להניב יבול פרטנוקרפי והשני, הזן '1008' (מטיפוס 'סן פדרו') החייב בהפרייה על מנת להניב את יבולו העיקרי.

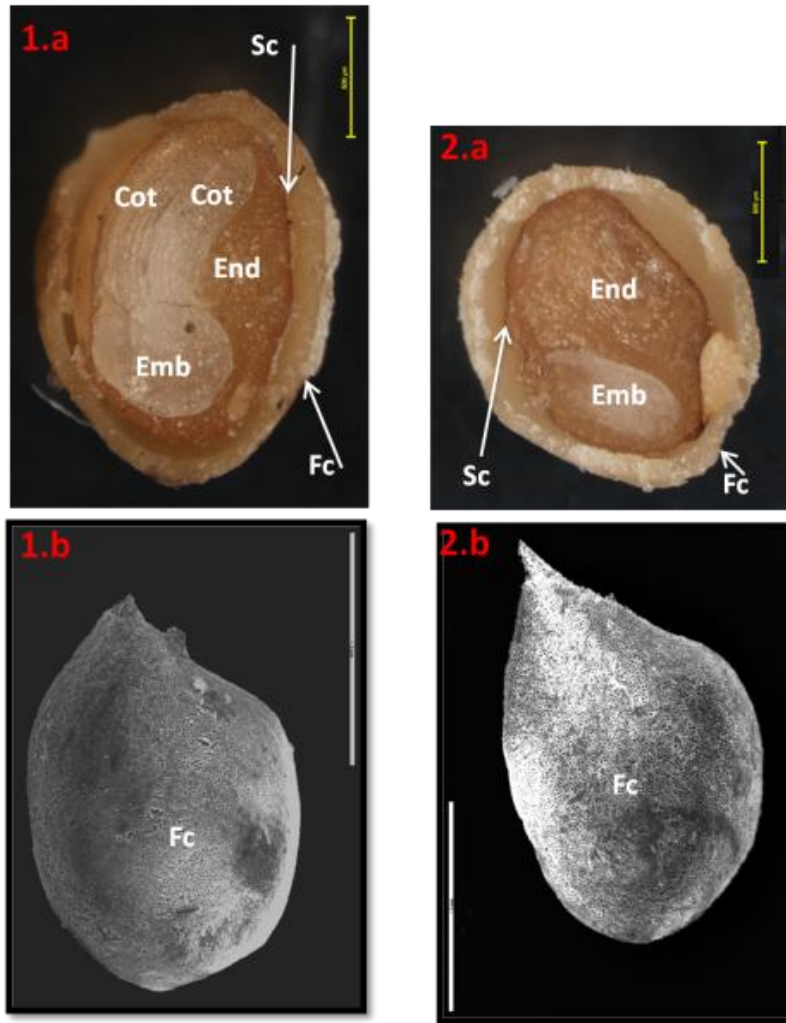
בהשוואת שלבי ההתפתחות של הפרי הפרתנוקרפי לעומת אלו של הפרי המופרה בזן 'ארגמנית', לא נראה הבדל בין שני שלבי ההתפתחות. ניתן לראות כי בשני סוגי ההתפתחות של הפרי, זמן 0 הינו זהה (תמונה 8.1) לאחר מכן, ישנה התנפחות של אזור השחלה לאחר כ-12 יום ממועד ההפרייה עד אשר הפרי מסיים את החנטה (תמונות 8.1-8.7). כמו כן, לא נראה הבדל במבנה קליפת הפרי בין פרי מופרה לעומת פרי פרטנוקרפי (תמונה 10).



תמונה 8: השוואה בהתפתחות הפרח המופרה והפרח הלא מופרה בזן 'common'. בזמן 0 (תמונה 8.1) ניתן לראות כי שלבי ההתפתחות של שני הפירות, המופרה (תמונות 8.2-8.4) והפרי הפרתנוקרפי (תמונות 8.5-8.7) הינם זהים ולא נראה הבדל מורפולוגי מובהק בין השניים. (Bar=100 μ m).



תמונה 9: השוואה בהתפתחות הפרח המופרה והפרח הלא מופרה בזן סן פדרו. בזמן 0 (1) ניתן לראות כי הפרח בוגר בעל צלקת (Sti), עמוד עלי (Sty), שחלה (O) ועלי עטיף (T) מפותחים. לאחר 12 יום לא נראה הבדל מורפולוגי בין הפרח שעבר הפריה (תמונה 2) לבין הפרח שלא עבר הפריה (5). לאחר 30 יום מעת הפריה, ניתן לראות כי השחלה של הפרח המופרה התנפחה (3), לעומת הפרח שלא הופרה (6) אשר נראה מיובש ונבול. בנוסף לכך, לאחר 58 יום מעת הפריה, ניתן לראות כבר את הפרי (F) בפגה הבשלה (4) ואילו הפגה שלא הופרתה נשרה מן העץ ולא הבשילה (6). (Bar=100 μ m).

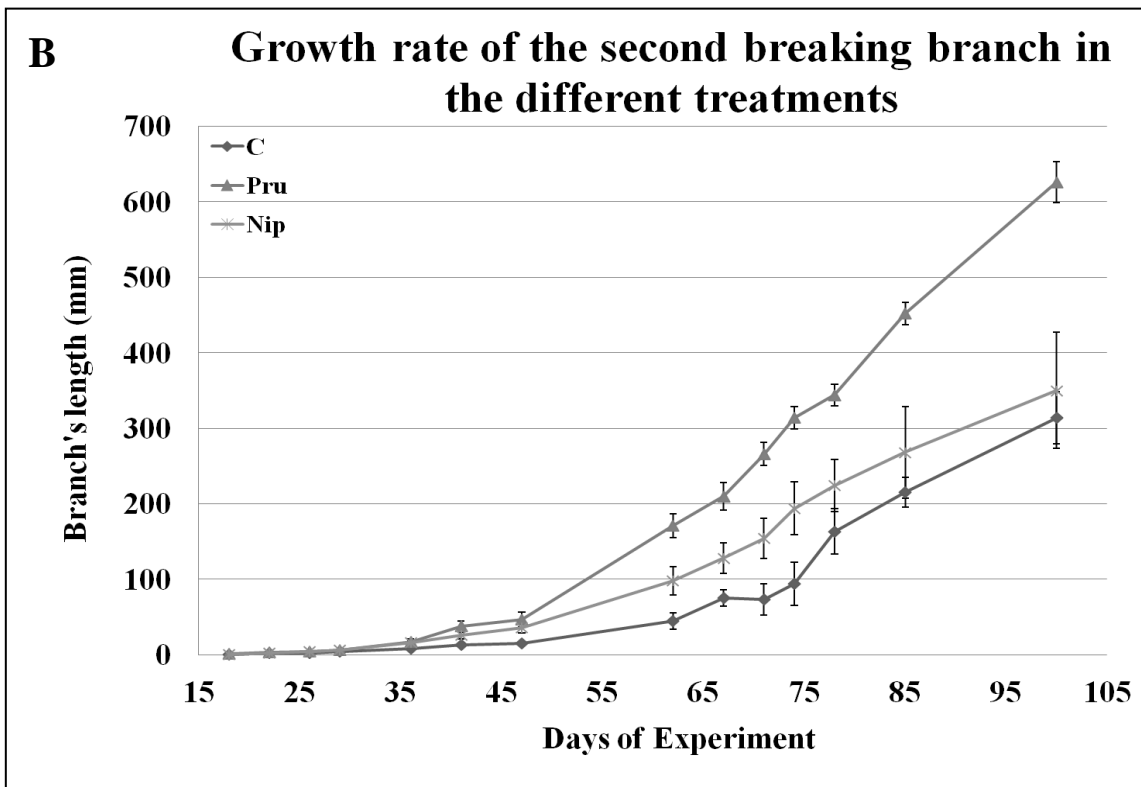
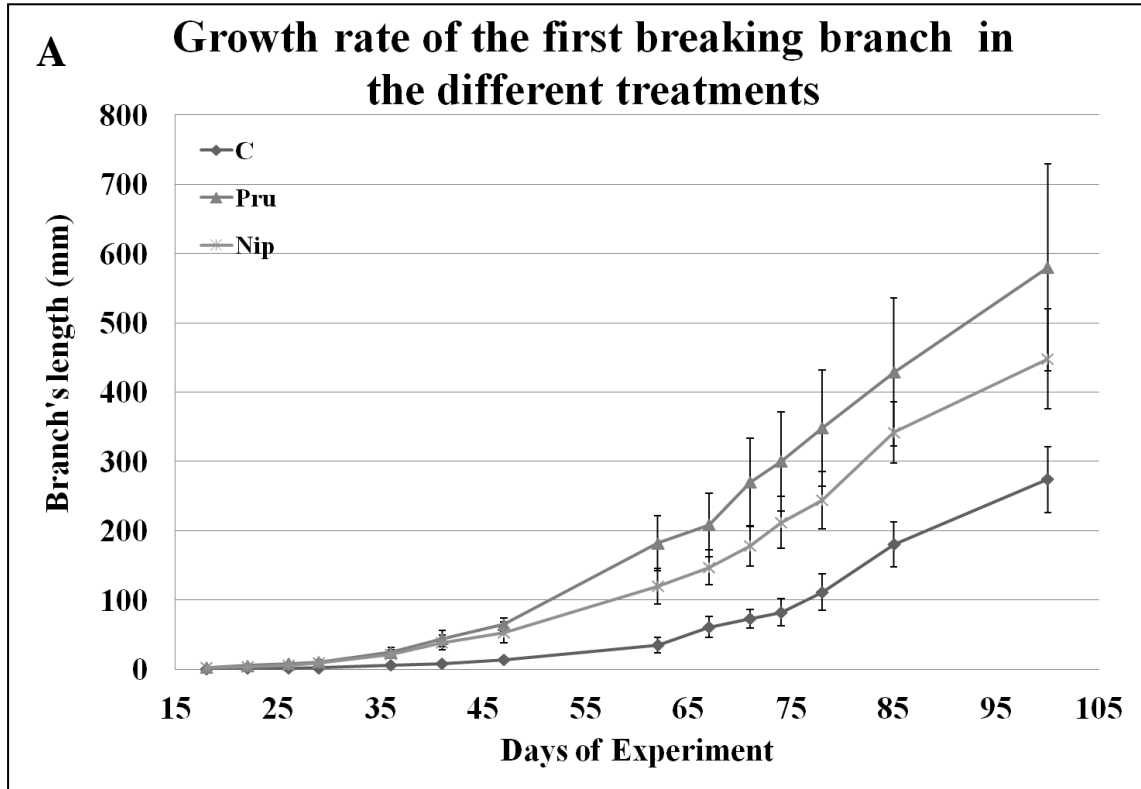


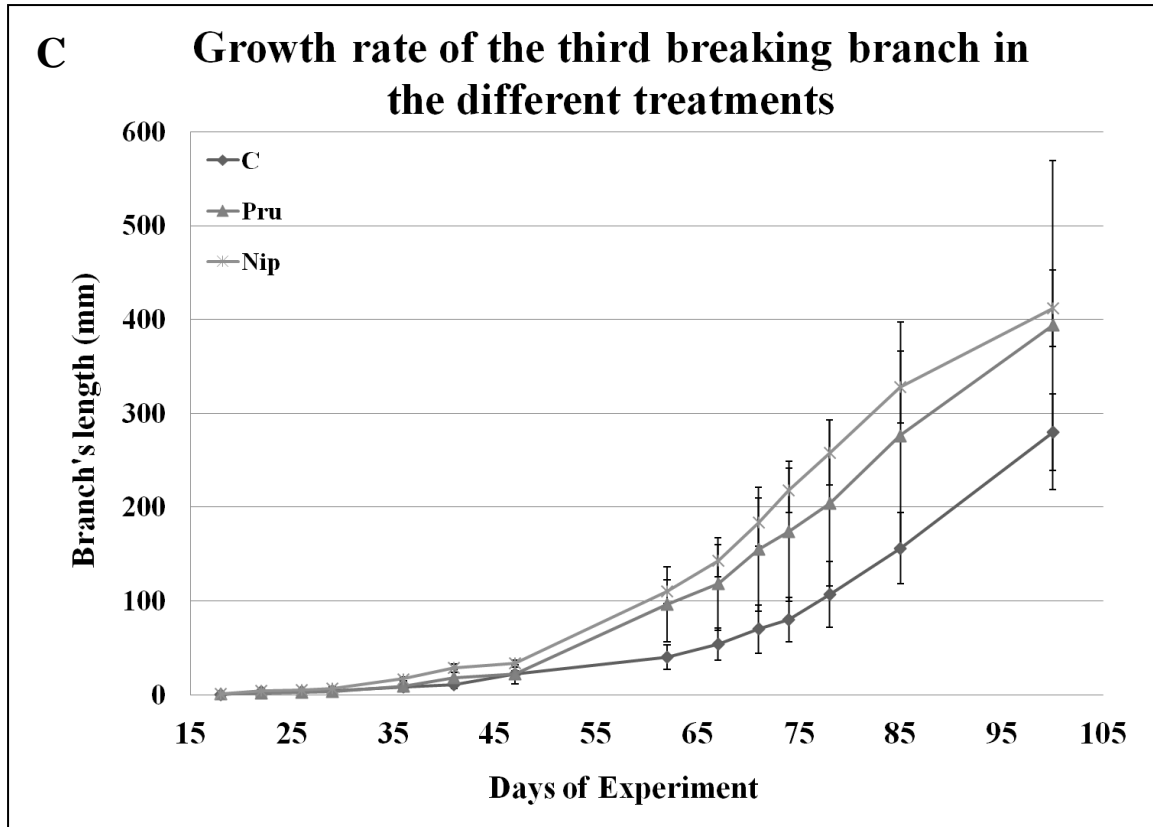
תמונה 10: השוואה בין מבנה פרי מופרה ובין מבנה פרי פרתנוקרפי. בצילום על ידי מיקרוסקופ אלקטרוני סורק (SEM) של פני הפרי, לא ניתן לראות הבדל בין קליפת הפרי (Fc) הפרתנוקרפי (10.2.b) ובין קליפת הפרי המופרה (10.1.b). לעומת זאת, בצילומי חתכי אורך ידניים ניתן להבחין כי הפרי הפרתנוקרפי (10.2.a) מכיל את רקמת האנדוספרם (End), אך אזור העובר (Emb) אינו מפותח. לעומת הפרי המופרה (10.2.b), בו ניתן להבחין בעובר המפותח המכיל פסיגים (Cot). Sc – קליפת הזרע (Bar= 500µm).

בהשוואת התפתחות פרי לא מופרה לעומת פרי מופרה מהזן *סן פדרי* ניתן לראות כי גם פה, זמן 0 היינו זהה בין הפרי המופרה לפרי הלא מופרה, וכי לאחר 12 יום נראית התנפחות קלה באזור השחלה. לאחר 30 יום מזמן ההפרייה, הפרח ללא הפרייה (תמונות 9.5-9.6) קמל. לעומת פרח אשר עבר הפרייה, בו ניתן להבחין באזור השחלה המנופח והמפותח עד לסיום חנטת הפרי (תמונות 9.2-9.4). בהמשך לכך, בעריכת חתכי אורך ידניים בפרי מופרה לעומת פרי פרתנוקרפי, ניתן לראות כי ישנו הבדל מובהק בין השניים, בפרי המופרה ניתן לראות בברור את מבנה העובר בזרע (תמונה 10.1.a) ובפרי הפרתנוקרפי ניתן להבחין בעובר מנוון חסר פסיגים (תמונה 10.2.a).

4.2 השפעת צורות הגיזום על התמיינות הפקע הרפרודוקטיבי

מחקרים בודדים הראו קשר בין תנאי גידול וטיפולים הורטוקולטורים לבין קצב צמיחה ווגטיבית והתמיינות רפרודוקטיבית בעצי התאנה.





גרף 3 : קצב התארכות שלושת הענפים המחליפים הראשונים לאחר הקיטום/גזום.

גרף 3.A מראה את קצב התארכות הענף הראשון.

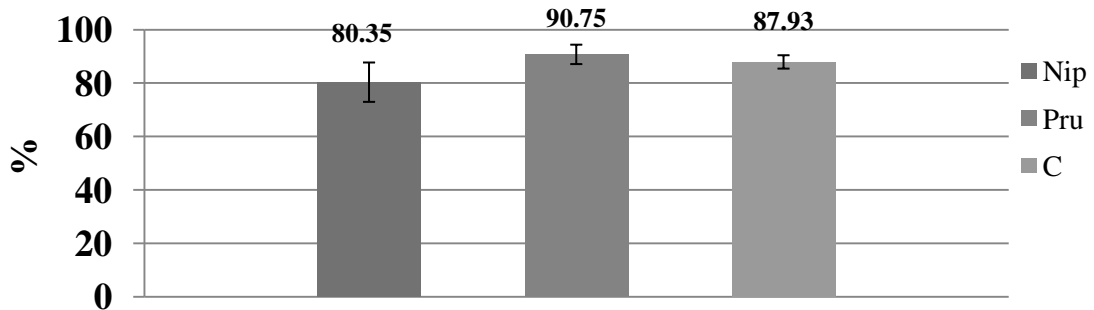
גרף 3.B קצב התארכות הענף המחליף השני.

גרף 3.C קצב התארכות הענף המחליף השלישי. בגרף 3.B ניתן לראות כי קיים הבדל מובהק בקצב ההתארכות של הענף המחליף השני לאחר הגזום לעומת הענף המקביל לאחר קיטום ובצמח הביקורת (קיטום – Pru, גזום – Nip, ביקורת – C).

בפרק זה אציג כיצד השפיעו טיפולי הגזום והקיטום על קצב צמיחה וגטטיבית בעץ התאנה מזן 'אדגמנית' בהשוואה לטיפול הביקורת. על ידי מדידת קצב התארכות של שלושת הענפים הראשונים אשר פרצו לאחר הקיטום/גזום. נמצא כי ישנו הבדל מובהק בקצב הצימוח של הענף פורץ הראשון בין הקיטום והגזום ובין הביקורת (גרף 3.A). כמו כן, נראה כי בענף הפורץ השני נמצא הבדל מובהק בין הגזום ובין הקיטום והביקורת (גרף 3.B). לעומת זאת, בענף הפורץ השלישי, לא נראה כל הבדל בין שני הטיפולים והביקורת (גרף 3.C).

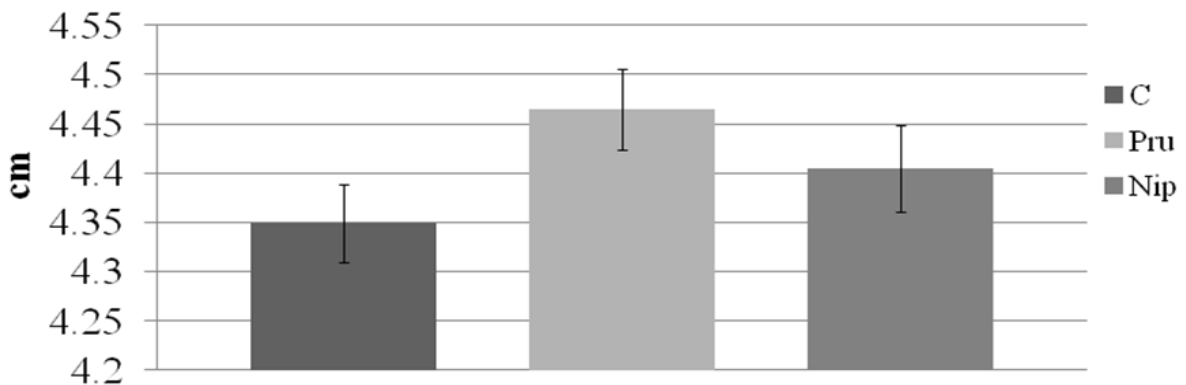
בהמשך לכך, נבדק האם הגזום ו/או הקיטום משפיעים על תנובת, קוטר ומשקל הפגות לעומת עצי הביקורת. בבדיקת אחוז תנובת הפרי בענף הפורץ הראשון לאחר 100 יום, נמצא כי ישנה מגמתיות לטובת שני הטיפולים, הקיטום והגזום (גרף 4) אך ההבדל אינו מובהק.

Average percentage of fruit yield in the first breaking branch after 100 days in the different treatments

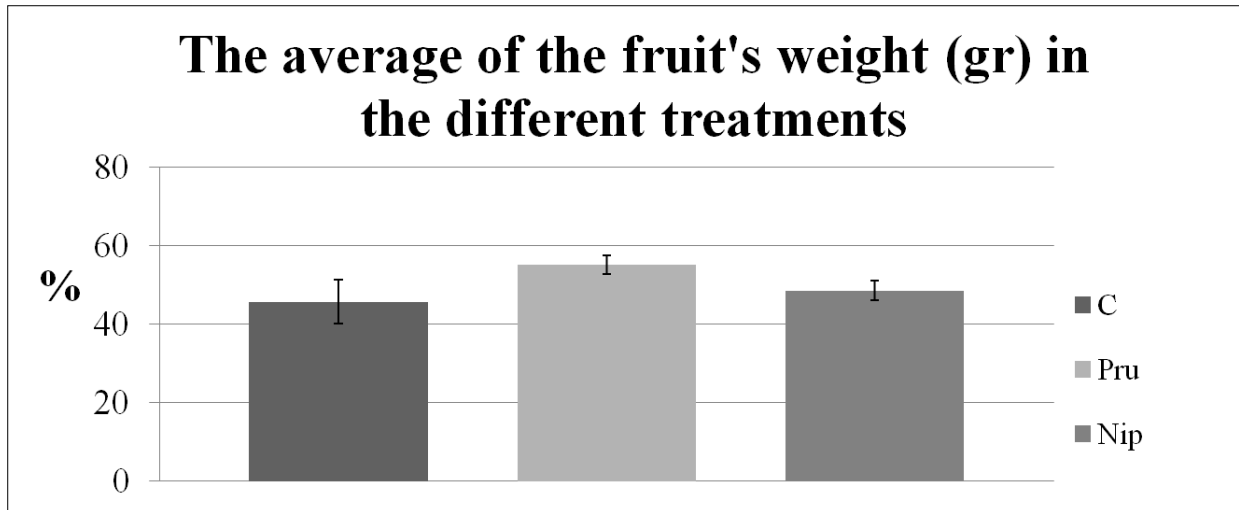


גרף 4: אחוז תנובת הפגות מענף מחליף ראשון לאחר 100 יום בכל טיפול: גיזום (Pru), קיטום (Nip) וביקורת (C). נראה כי ישנה מגמתיות כי הקיטום והגיזום אכן הניבו יותר פגות מעצי הביקורת, אך הבדל זה אינו מובהק.

The average of the fruit's diameter (cm) in the different treatments



גרף 5: ממוצע קוטר הפגות שנקטפו מהענף המחליף הראשון בכל טיפול: גיזום (Pru), קיטום (Nip) וביקורת (C). למרות ההבדל המובהק בקוטר הפרי בין הגיזום ובין הביקורת, הבדל זה אינו משמעותי מבחינה חקלאית. בשלושת הטיפולים קוטר הפגה נע בין 4.3-4.5 ס"מ.

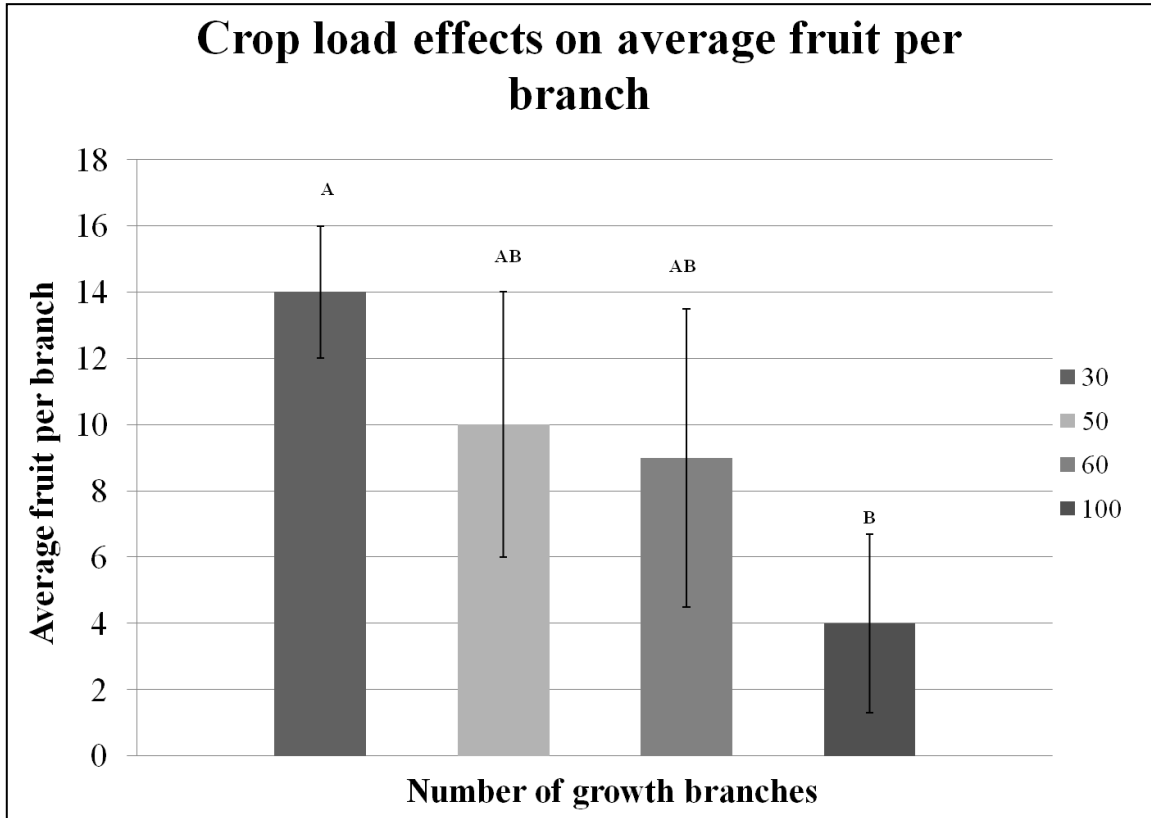


גרף 6: ממוצע משקל הפגות שנקטפו מענף מחליף ראשון בכל טיפול: גיזום (Pru), קיטום (Nip) וביקורת (C). לא נמצא הבדל מובהק בין הטיפולים השונים. משקל הפגות בכלל הטיפולים נע בין 40-58 גר'.

בבדיקת ממוצע קוטר הפרי בענף זה נמצא הבדל מובהק בין הגיזום לביקורת (גרף 5). לעומת זאת, בבדיקת ממוצע משקל הפרי בענף זה נראה כי ישנה מגמתיות כי בגיזום משקל הפגות גדל לעומת הקיטום והביקורת, אך הבדל זה אינו מובהק (גרף 6).

בבדיקה האם עומס יבול משפיע על ממוצע פרי פר ענף בזן 'אדמנית', נראה כי ישנה קורלציה שלילית בין עומס יבול ובין מספר הפירות לענף (גרף 7). בנוסף לכך, ניתן לראות כי ישנו הבדל מובהק בין עץ בעל 30 ענפים אשר בו התקבלו 14 פירות בממוצע לענף לעומת עץ בעל 100 ענפים בו התקבלו רק 4 פירות לענף בממוצע.

כמו כן, ניתן לראות כי עומס היבול משפיע גם על מספר הפירות שאינם מתפתחים (טבלה 1). ככל שמספר הענפים לכל עץ קטן יותר ניתן לראות כי אחוז הפירות המתפתחים לענף גדל.



גרף 7: השפעת עומס היבול על ממוצע פגות לענף בעצי 'ארגמנית'. ניתן לראות כי קיים יחס הפוך בין עומס היבול לממוצע פגות לענף. קרי, שככל שעומס היבול גדול יותר, מספר הפגות לענף קטן.

	30 branches	50 branches	60 branches	100 branches
The percentage of developed fruits per branch	85	70	67	45

טבלה 1: השפעת עומס היבול על אחוז הפירות המתפתחים לטיפול. ניתן לראות כי ישנה קורלציה הפוכה בין עומס היבול ובין אחוז הפירות המתפתחים בענף. זאת אומרת, ככל שמספר הענפים בעץ גדול יותר, כך אחוז הפגות המתפתחות לענף קטן.

4.2.1 השפעת עומס היבול על התמיינות הפרח הנקבי בזן התאנה ה'ארגמנית'

בהשוואת התפתחות הפרחים ביבול קיצי להתפתחות הפרחים בעומס יבול קיצי, לא נמצא שוני מובהק (טבלה 2) הן בגודל הפרח המתפתח והן במספר האיברים הממוינים בכל שלב (טבלה 2 – תמונות 1-4).

התפתחות הפרחים ביבול קיצי

איבר / קוטר פגה	פרח נקבי	צלקת	אורך שחלה	רוחב שחלה
	μm	μm	μm	μm
3mm	324±15			
8mm	1493±198	65±496	440±71	363±52



התפתחות הפרחים בעומס יבול קיצי

איבר / קוטר פגה	פרח נקבי	צלקת	אורך שחלה	רוחב שחלה
	μm	μm	μm	μm
3mm	312±25			
8mm	1218±148	550±26	437±46	308±29



טבלה 2: השוואה בשלבי התפתחות הפרח הנקבי בין יבול קיצי ובין עומס יבול קיצי. ההשוואה נערכה בין פגות בקוטר של 3mm (תמונה 1 לעומת תמונה 3) ובפגות בעלות קוטר 8mm (תמונה 2 לעומת תמונה 4) לפי השוואה זו, לא נראה הבדל מובהק בין שני היבולים. קצב התמיינות הפרחים היה זהה בן שני היבולים. T - עלי עטיף, P – האיבר הנקבי, Sti - צלקת, Sty - עמוד עלי, O - שחלה (Bar=100 μm).

4.3 אפיון וניתוח אופן הורשת תכונות מורפולוגיות בהכלאות תוך-מיניות ובין-מיניות

הכלאות תוך-מיניות ובין-מיניות נעשו בעבר ב*פיקוס התאנה*, בפרק זה אציג לראשונה תוצאות הכלאות שכאלו ברזלוציה ובפירוט שלא הוצגו עד היום. מטרת הכלאות אלו היא הגדלת השונות הגנטית בצאצאים ולהשתמש בכך לאמוד את מגוון התכונות המורפולוגיות הרב הקיים בתוך הסוג *פיקוס*. בחינת שונות זו תהווה בסיס חדש ליעול השבחת *התאנה*. כמו כן, בחינה זו תסלול את הדרך ללמידת אופן הורשת התכונות בתאנה ואת הדרך לפיתוח זני *תאנה* חדשים בעלי תכונות כגון: עמידות לאילוח ומזיקים, הארכת חיי מדף, ספקטרום צבע קליפת פגה רחב וכו'.

4.3.1 ניתוח הכלאת זן פנשה

בהסתכלות על התפלגות תכונות באוסף של 133 צאצאי הכלאה תוך-מינית 'פנשה' X 'נצרת', לאחר שנה מנביטתם, ניתן לראות כי רק 11.3% מהעצים הניבו פגות וכי 4.5% היו בעלי פגה אדומה. כמו כן, ישנם 18% צאצאים יובנליים בעלי פטוטרט אדומה. אף אחד מהעצים לא מראה את הפנוטיפים המאפיינים את הזן 'פנשה' (טבלה 3).

בהמשך לכך, בהסתכלות על התפלגות 21 צאצאי ההכלאה התוך מינית 'פנשה' X '7.40' לאחר שנה מנביטתם, ניתן לראות כי 19% מהצאצאים הניבו פגות, 14.3% מהעצים היו בעלי פגה אדומה ו-28.6% עצים יובנליים עם פטוטרט אדומה, אף אחד מהצאצאים לא הראה את מהפנוטיפים המאפיינים את הזן 'פנשה' (טבלה 3).

<u>'panache' cross type</u>	<u>F1 trees number</u>	<u>% of trees with syconium</u>	<u>% of trees with red syconium</u>	<u>% of trees with red petiole</u>	<u>% of trees with 'panache' phenotype</u>
'panache' X 'natzrati'	133	11.3%	4.5%	18%	0%
'panache' X '7.40'	21	19%	14.3%	28.6%	0%

טבלה 3: אופן התפלגות התכונות של צאצאי שתי הכלאות שנעשו בין זן 'פנשה' וזן 'natzrati' ועם הזן '7.40'. ניתן לראות כי בשתי ההכלאות לאחר שנה מנביטה מרבית העצים הינם יובנליים עדיין. כמו כן, לפי בחינת התפלגות צבע הפגות האדומות והתפלגות צבע הפטוטרות בעצים היובנליים, ניתן לראות כי בהכלאת 'natzrati' צפויים כ-23% אחוז פגות אדומות לעומת כ-33% בהכלאה עם '7.40'. בנוסף, אף אחד מצאצאי הכלאות אלו לא הראה את הפנוטיפ המאפיין את זן ה'פנשה'.

4.3.2 ניתוח הכלאת קפריפיקוס X קפריפיקוס'

בהסתכלות על התפלגות תכונות 12 צאצאי ההכלאה התוך-מינית בין שני זני הקפריפיקוס '8.30 X '1.5' לאחר שנה מנביטתם, ניתן לראות כי 41.6% מהעצים הניבו פגות. 33.2% מהצאצאים בעלי פגות אדומות ו-41.6% עצים יובנליים בעלי פטוטרט אדומה (טבלה 4).

בהמשך לכך, ניתן לראות כי גם בהסתכלות על התפלגות תכונות 50 צאצאי ההכלאה השנייה בין שני זני הקפריפיקוס '5.29 X '1.5', 42.1% מהעצים הניבו פגות לאחר שנה מנביטתם 26.7% מהצאצאים בעלי פגות אדומות ו-35.5% עצים יובנליים בעלי פטוטרט אדומה (טבלה 4). כמו כן, ניתן לראות כי בשתי ההכלאות מרבית הצאצאים הם בעלי זוויג הקפריפיקוס', בהכלאה עם '8.30' התקבלו 83.33% ובהכלאה עם '5.29' התקבלו 66%.

<u>'caprifig' X 'caprifig'</u> <u>cross type</u>	<u>F1 trees</u> <u>number</u>	<u>% of trees</u> <u>with</u> <u>syconium</u>	<u>% of</u> <u>trees with</u> <u>red</u> <u>syconium</u>	<u>% of trees</u> <u>with red</u> <u>petiole</u>	<u>% of 'caprifig'</u>
'1.5' X '8.30'	12	41.6%	33.2%	41.6%	'caprifig' – 83.33% Juvenal e– 16.67%
'1.5' X '5.29'	50	68%	26.7%	35.5%	'caprifig' – 66% Female – 8% Juvenal e– 26%

טבלה 4: התפלגות התכונות המורפולוגיות של צאצאי ההכלאות בין 'זכר' X 'זכר'. ההכלאות נעשו בין הזן '1.5' ששימש כעץ 'נקבי' לזן '8.30' ולזן '5.29'. ניתן לראות כי בשתי ההכלאות מעל מ 40% אחוז מהצאצאים הניבו פגות לאחר כשנה מנביטה. כמו כן, מתוך צאצאים אלו כ 30% הניבו פגות אדומות עוד כ 38% מהצאצאים היו בעלי פטוטורת אדומה, דבר היכול להעיד כי תנובת פרי אדום הינה דומיננטית. כמו כן, ניתן לראות כי בשתי ההכלאות מרבית הצאצאים הינם 'קפריפיקוס', גם כאן, נראה כי זוויג זה הינו דומיננטי לזוויג הנקבי.

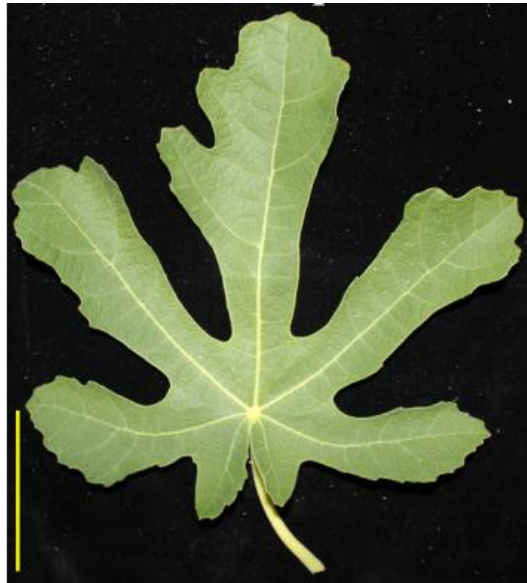
4.3.3 הכלאת פיקוס תאנה X פיקוס פומילה

<u>Cross type</u>	<u>F1 trees</u> <u>number</u>	<u>% of growth</u> <u>form</u> <u>phenotype</u>	<u>% of leaf form</u> <u>phenotype</u>	<u>% of</u> <u>deciduous/ever</u> <u>green phenotype</u>	<u>% of mature</u> <u>F1 trees</u>
F. carica X F. pumila	260	Climbers– 86% Trees – 14%	F. carica's phenotype – 71% F. pumila's phenotype – 29%	Deciduous – 19% Ever green – 81% (February 2011) Deciduous – 77% Ever green – 23% (February 2012)	Mature – 13% Juvenal e– 87% (2 years from germination)
F. palmata X F. carica	74	Trees – 100%	F. carica's phenotype – 100%	Ever green – 100% (February 2011) Deciduous – 100% (February 2012)	Mature - 100% (3 years from germination)
F. auriculata X F. carica	28	Trees – 100%	F. carica's phenotype – 100%	Deciduous – 100% (February 2012)	Mature – 11% Juvenal e– 89% (1 years from germination)

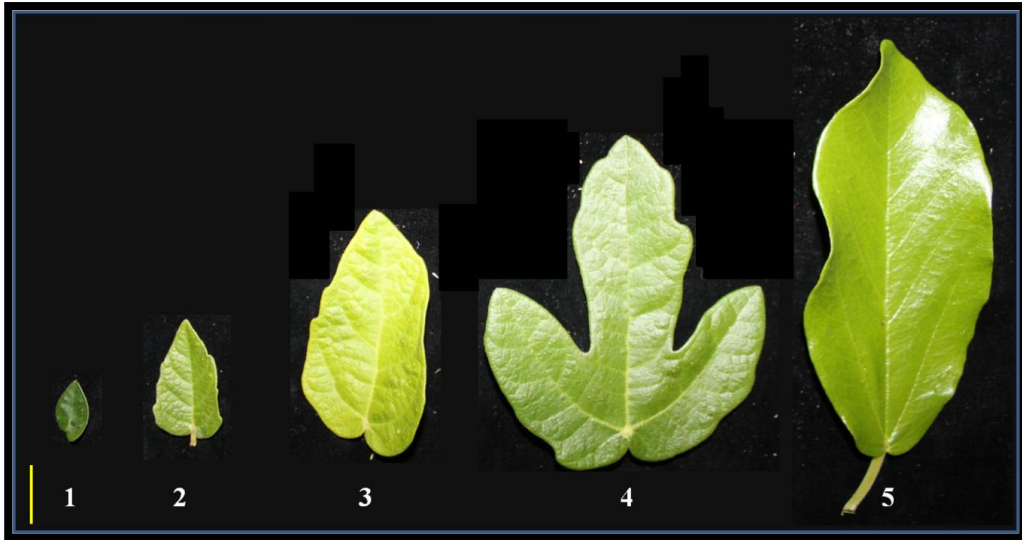
טבלה 5: אופן התפלגות התכונות המורפולוגיות השונות בשלושת ההכלאות הבין מיניות שנערכו בין פיקוס התאנה לפיקוס פומילה, פיקוס בת השקמה ופיקוס דוקסבורגי. ניתן להסיק כי צורת הצימוח המטפס הינה דומיננטית על אופן הצימוח המעוצה. כמו כן, צורת העלה המאוצבעת, הינה דומיננטית בשלושת ההכלאות שנעשו. לגבי הכניסה לשלכת, ניתן לראות כי בשתי ההכלאות שנערכו עם פיקוס פומילה ופיקוס בת שקמה בחורף 2011 מופע ירוק העד הינו דומיננטי. בחורף העוקב לכך, בשנת 2012, נראה כי גם בשתי הכלאות אלו וגם בהכלאה עם פיקוס דוקסבורגי, מופע השלת העלים הינו דומיננטי. כמו כן, ניתן לראות כי אחרי שנתיים מנביטה, 13% מצאצאי הכלאת פיקוס פומילה הניבו פרי, 100% מצאצאי הכלאת פיקוס בת השקמה הניבו פרי ו11% מצאצאי מהכלאת פיקוס דוקסבורגי הניבו פרי.

בבחינת התפלגות התכונות המורפולוגיות של 260 צאצאי ההכלאה *F. carica* cv. *Brown Turkey* X *F. pumila* ניתן לראות כי 86% הינם מטפסים כמו *פיקוס פומילה* (טבלה 5 ותמונה 13). כמו כן, נראה כי כל הצאצאים בעלי מופע צימוח תאני, מניבים פגות הדומות חיצונית לאלו של התאנה (תמונה 14), בהתאמה לכך, הצאצאים בעלי מופע צימוח כמו זה של *הפומילה*, מניבים פגות הדומות חיצונית לאלו של *הפומילה* (תמונה 14). בנייתוח גודל העלה וצורתו, כל העצים בעלי מופע צימוח מעוצה קבלו גם את צורת וגודל העלה הזוהה לזה הקיים ב*פיקוס התאנה* (תמונה 11). בצאצאים המטפסים ניתן לראות כי למרות שרובם בעל צורת עלה מאוצבעת, קיים מגוון גדול הן בצורת העלה (תמונה 12) והן בגודלו. 70% מהם בעלי גודל עלה המשתנה בין 7-9 ס"מ ו 30% בעלי גודל עלה המשתנה בין 4-6 ס"מ (גרף 8).

בנוסף לצורת הצימוח בחנו את אופן התמודדות צאצאי ההכלאה בעונת החורף, האם הם נכנסים לשלכת כמו *פיקוס התאנה* או שהם ירוקי עד כמו *פיקוס פומילה*. ניתן לראות כי מתרחש שינוי עם הזמן. בחורף 2011 מרביתם היו ירוקי עד (81%), לעומת זאת בחורף 2012, מרביתם הגדול השיר את עליו (77%) (טבלה 5 ותמונה 15). כמו כן, מרבית המכלואים טרם יצאו מהשלב היובינילי (87%). ניתן לראות כי ישנן שתי צורות עיקריות למופעי הפגות של המכלואים, האחד דומה יותר לפגת *התאנה* והשני, דומה יותר לפגת *הפומילה*. כמו כן, ניתן לראות כי בשני צאצאי ההכלאה, קרתה הפרייה טבעית של הפגות (תמונה 14).



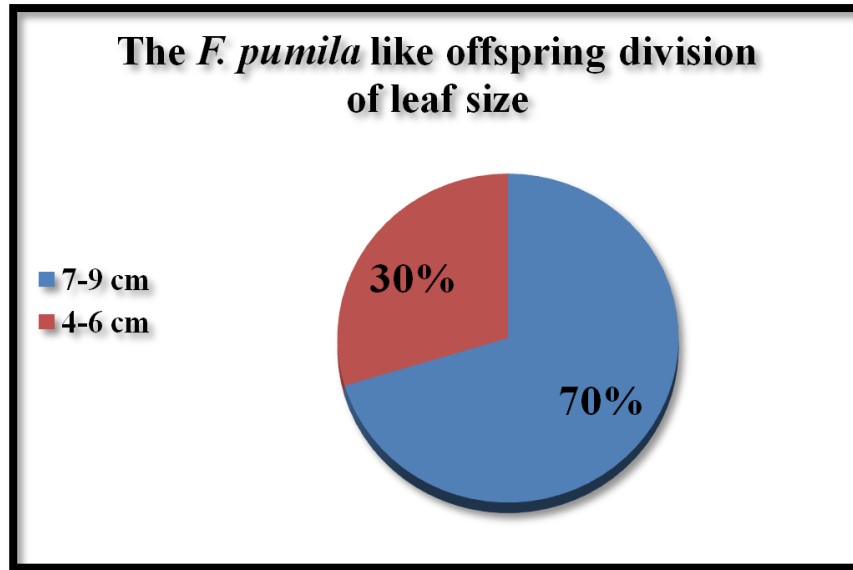
תמונה 11: דוגמה לעלה המכלוא בין *F. carica* cv. 7.40 X *F. pumila*. הדומה באופן הצימוח לתאנה. ניתן לראות כי צורת העלה מאוצבעת כמו זו הקיימת ב*תאנה* (Bar= 5cm).



תמונה 12: מגוון הגדלים וצורת העלים של צאצאי ההכלאה בין פיקוס התאנה X פיקוס הפומילה (2-4) לעומת גודל וצורת העלה של פיקוס פומילה בצורתו היובינלית (1) ובצורתו הבוגרת (5). כל העלים הם העלה השלישי מקצה הענף. (Bar=1.5 cm).



תמונה 13: מגוון מופעי הצאצאים השונים אשר התקבלו מהכלאת *F. carica* X *F. pumila* 29% מהצאצאים בעלי צורת צימוח וצורת עלה הדומה לזו של הפומילה (13.A.2-13.A.1), 57% בעלי צורת צימוח של הפומילה אך צורת העלה דומה יותר לזו של התאנה (13.B.2-13.B.1) ו14% בעלי צורת צימוח וצורת עלה דומה לזו של התאנה (13.C.1). כמו כן, חלק מהאחרונים החלו בתנובת פרי שנה לאחר זריעה (13.C.2).



גרף 8: התפלגות תכונת גודל העלים בצאצאים דמויי הפיקוס פומילה מהכלאת פיקוס פומילה X פיקוס תאנה. נראה כי 70% מהצאצאים בעלי גודל עלים של 7-9 ס"מ ו 30% מהם בעלי גודל עלים של 4-6 ס"מ.



תמונה 14: פגה בוסר (A) ופגה בשלה ומופרית (B) של פיקוס הפומילה (Bar=5cm). כמו כן, ניתן לראות שני מופעים שונים של פירות צאצאי הכלאת פיקוס התאנה X פיקוס פומילה, האחד פגה בשלה ומופרית של צאצא מטפס דמוי פומילה (C) (Bar=4cm), השני פגה בשלה ומופרית של צאצא מעוצה דמוי תאנה (D) (Bar=3cm).



תמונה 15: מבט כללי על מצב העלווה של צאצאי הכלאת פיקוס התאנה X פיקוס פומילה בשתי עונות חורף עוקבות. ניתן לראות כי הצאצאים דמויי הפומילה (תמונות A.2011 ו A.2012) ממופע ירוקי עד בחורף 2011 הפכו לנשירים בחורף 2012. לעומת זאת, הצאצאים דמויי התאנה, בשני החורפים האלו השירו את עליהם (תמונות B. 2011 ו B.2012).

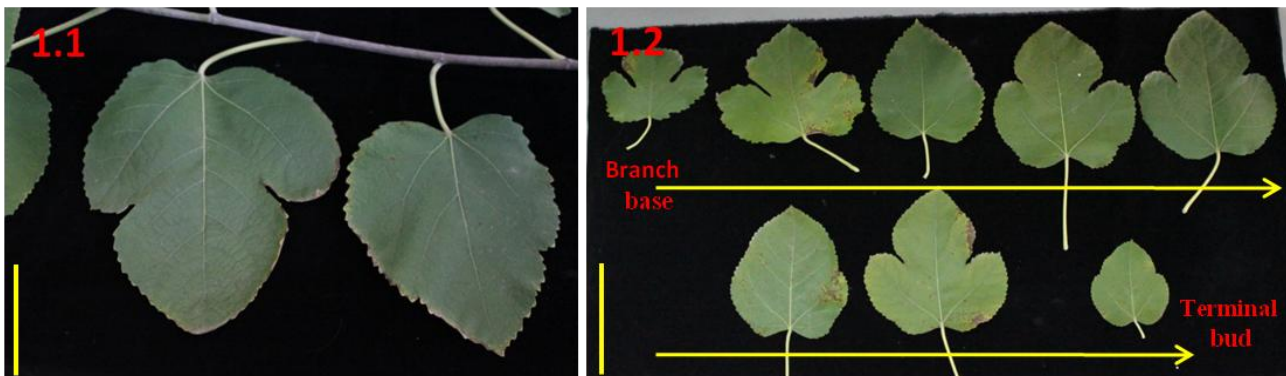
4.3.4 הכלאת פיקוס בת שקמה X פיקוס התאנה

בבחינת התפלגות תכונות 74 צאצאי הכלאת *F. palmata* X *F. carica* ניתן לראות כי כל הצאצאים בעלי מופע צימוח מעוצה (טבלה 5 ותמונה 16). בנוסף לכך, כאשר נבדקה צורת עלוות מכלואים אלו, נראה כי כולם בעלי תכונות העלה המאובצע כמו זה הקיים בתאנה. אומנם, נתגלה דבר מעניין וייחודי, בחלק מהענפים ניתן לראות כי ישנה השתנות ממופע של עלה מאובצע למופע של עלה תמים וחוזר חלילה על גבי אותו הענף (תמונה 17).

בהמשך לכך, מעקב עונתי אחר מופע העלווה של המכלואים הראה כי בחורף הראשון (2011) כל העצים נשארו עם עלוותם, לעומת זאת, בחורף העוקב (2012) כל העצים השירו את עלוותם (תמונה 20).



תמונה 16: צאצא מייצג את מופע הצימוח של כל צאצאי ההכלאה *F. carica* X *F. palmata*. ניתן לראות כי הצאצא בעל מופע צימוח של עץ, כמו שני הוריו. צורת עליו השלטת היא כמו זו הקיימת ב*פיקוס התאנה*. (Bar= 1m)

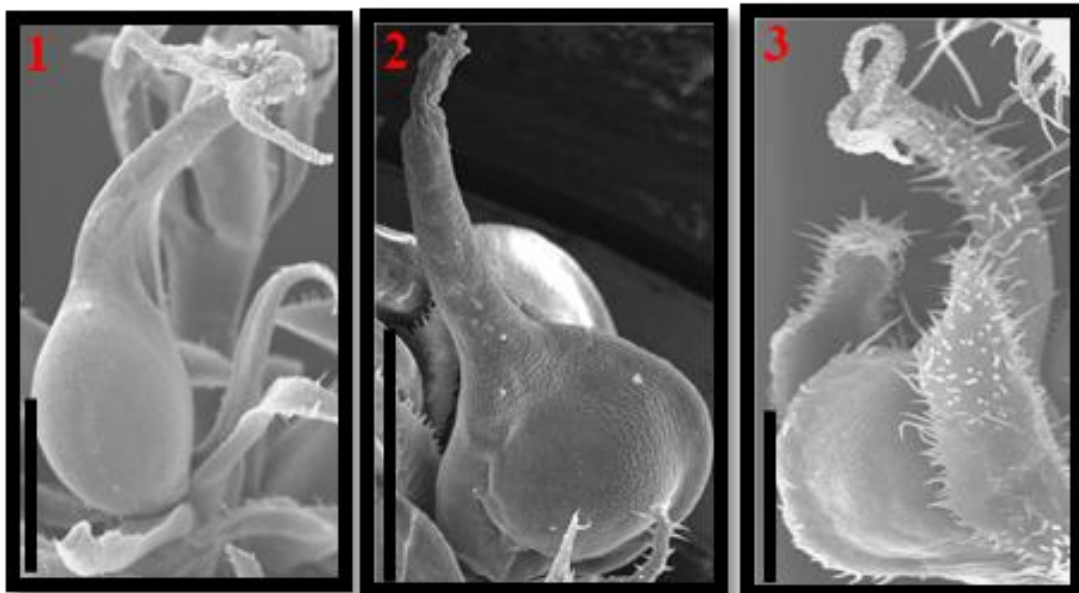


תמונה 17: בתמונה זו ניתן לראות כי על אותו ענף מצאצא הכלאת *פיקוס התאנה* X *פיקוס בת-שקמה* קיים פולימורפיזם בצורת העלה (תמונה 1.1). כמו כן, ניתן לראות צילום של כל עלי הענף מהעלה הנמצא בבסיס הענף עד לעלה הקרוב לפקע הטרמינלי (תמונה 1.2).



תמונה 18: דוגמה לפגת צאצא הכלאת *F. palmata X F. carica*. ניתן להבחין כי על גבי קליפת הפגה ישנן שערות רבות, דבר המאפיין את פגות פיקוס בת השקמה.

בהסתכלות על מופע פגות המכלואים, ניתן להבחין כי את קליפת הפגה מכסות שערות רבות (תמונה 18), דבר המקנה לפגה מגע קטיפתי. בנוסף לכך, בצילומי מיקרוסקופ אלקטרוני סורק ניתן לראות כי שערות זו מופיעה בצורה חלקית גם על גבי הפרחים הנקביים עצמם (תמונה 19).



תמונה 19: השוואה בין הפרח הנקבי בפיקוס התאנה (תמונה 1), בפיקוס בת השקמה (תמונה 3) ובמכלוא בין שני מינים אלו (תמונה 2). ניתן לראות כי ישנן מספר שערות בודדות על גבי הפרח של המכלוא, זאת בניגוד לתאנה אשר היא חסרת שערות כלל ובניגוד לבת שקמה אשר היא כולה מכוסה בשערות אלו. (Bar=200µm)



F. palmata X *F. carica*

F. palmata

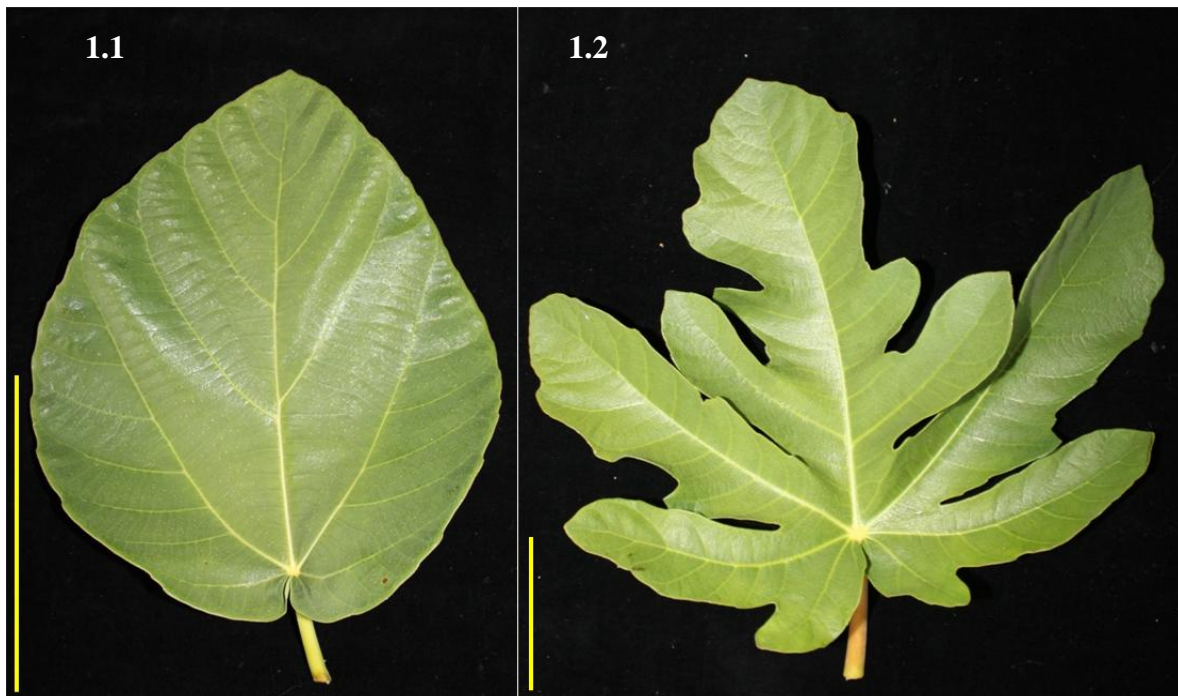
תמונה 20: מבט כללי על מצב העלווה של פיקוס בת השקמה ושל צאצאי הכלאת פיקוס בת השקמה X פיקוס תאנה בשתי עונות חורף עוקבות. ניתן לראות כי בשנת 2011 גם בת השקמה וגם הצאצאים השאירו את עלוותם לאורך כל העונה. בחורף 2012 עצי הצאצאים השילו את עלוותם ולעומתם עצי בת השקמה אשר נשארו ירוקים גם בעונה זו.

4.3.5 הכלאת פיקוס רוקסבורגי X פיקוס התאנה

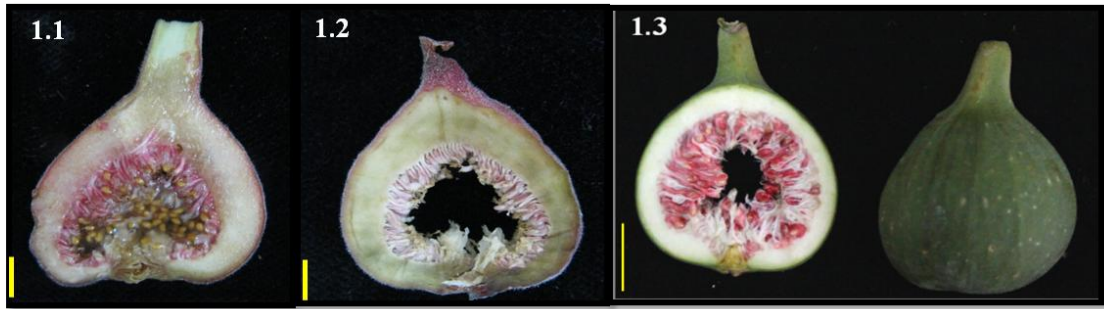
בבחינת התפלגות התכונות של 28 צאצאי הכלאת *F. auriculata* X *F. carica*. ניתן לראות כי כל המכלואים בעלי מופע צימוח עצי, מופע העלים מאוצבע (תמונה 22) והם נכנסים לשלכת בחורף (טבלה 5 ותמונה 21). בנוסף, 11% מהמכלואים יצא מהיובנליות והחלו להניב פגות, אשר דומות לאלו של התאנה (טבלה 5 ותמונה 23). כמו כן, ניתן לראות פרט אשר מניב את פגותיו הן לפי דרכו של פיקוס רוקסבורגי והן לפי דרכו של פיקוס התאנה (תמונה 24).



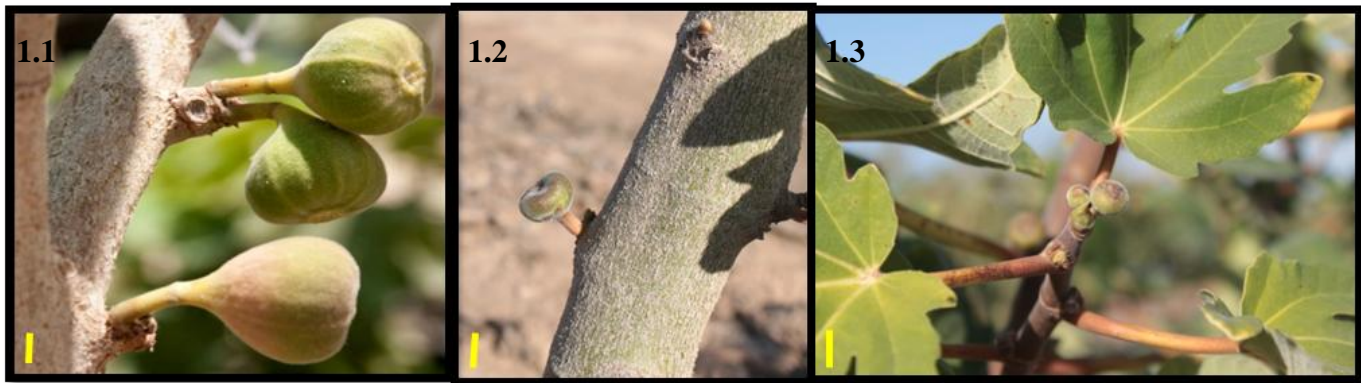
תמונה 21: מצב העלווה של צאצאי ההכלאה *F. auriculata* X *F. carica* בחורף של 2012. ניתן לראות שכל העצים השירו את עליהם.



תמונה 22: דוגמה לעלה עץ האם (תמונה 1.1) (Bar= 15cm) ועלה עץ צאצא (תמונה 1.2) מהכלאת *F. auriculata* X *F. carica* (Bar= 5cm).



תמונה 23: חתך אורך של פגה בלתי מופרית (תמונה 1.2) ופגה בשלה ומופרית של *F. auriculata* (תמונה 1.1). בנוסף, ניתן לראות חתך אורך של פגה בוסר של צאצא ההכלאה *F. auriculata* X *F. carica* (תמונה 1.3). (Bar= 2cm)



תמונה 24: בתמונה זו ניתן לראות כיצד ב *F. auriculata* הפגות יוצאות לאורך גזע העץ (תמונה 1.1). כמו כן, ניתן לראות כי בצאצא מהכלאת *F. auriculata* X *F. carica* קיימים שני מיקומים לפגות, בחיק העלה (תמונה 1.3) ולאורך הגזע (תמונה 1.2). (Bar= 2cm)

5.1 התפתחות הפקע הטרמינאלי

בפרק זה במחקר בחנו את מבנה הפקע הטרמינלי בתאנה מזן 'ארגמנית'. בחינה זו נעשתה בשני שלבים: במהלך תרדמת העץ ובמהלך היציאה ממנה, באמצעות חשיפת הפקעים הטרמינאליים וספירה ובחינה של הפקעים הצדדיים המצויים בהם. מחקרים קודמים בתאנה אבל בזמנים אחרים הראו כי התפתחותם של הפקעים הצדדיים בתוך הפקע הטרמינלי הינה התפתחות אקרופטלית וכי האינדוקציה לפריחה והאיניציאציה מתרחשות לפני יציאתם מהפקע הטרמינאלי (Petrucci and Crane, 1950).

תוצאותינו תואמות את מחקרים של Petrucci and Crane (1950) (תמונה 1). בנוסף לכך, המחקר הנוכחי מראה לראשונה כי בעת התרדמה ובעת צמיחה אקטיבית בשלושה זנים שונים: 'סיראה', 'סתווית הדבש' ו'ארגמנית' ניתן להבחין בפקעים לטראליים בתוך הפקע הטרמינלי (גרף 2). זאת ועוד, בזן 'ארגמנית' נתגלה כי למרות שהעץ מצוי בתרדמה, מספר הפקעים הלטראליים הממוצע המצויים בו עלה מחמישה פקעים בתחילת התרדמה (חודש נובמבר) לכשבעה פקעים בסופה (חודש מרץ) (גרף 1). תוצאות אלו מצביעות על כך כי ישנה דיפרנציאציה של הפקעים הלטראליים גם בעת התרדמה של העץ. בספרות המדעית ידועים שלושה סוגי תרדמה עיקרים. הראשון, פארדורמנסי (Paradormancy) תרדמה זו נועדה לאפשר לצמח לאגור חומרי תשמורת ולפקח על הצימוח הווגטטיבי והרפרודוקטיבי, לרוב תרדמה זו מבוקרת על ידי ההורמון אוקסין. השני, תרדמה אנדודורמנסי (Endodormancy), תרדמה המושפעת משינויים פיזיולוגיים פנימיים בתוך הפקע. על ידי תרדמה זו נמנעת צמיחה בעונות אשר עלולות לפגוע בצמיחה התקינה של הצמח. והאחרון, אקודורמנסי (Ecodormancy) תרדמה זו מושפעת ממצבי עקה חיצוניים כגון בצורת וקור אשר מבקרים סיגנלים המונעים המשך צמיחה של הפקע (Horvath et al., 2003). למרות שזהו אינו נושא המרכזי של מחקרנו, תוצאותינו מרמזות כי התאנה היא בעלת פארדורמנסי. כך, במהלך התרדמה הצמח ממשיך את התפתחותם והתמיינותם של הפקעים הלטראליים. בנוסף, במקומות בהן עונת החורף אינה קרה דיה, כגון בבקעת הירדן (Flaishman et al, 2008), דווח כי עצי התאנה אינם נשירים במהלך החורף. עובדה זו מחזקת את השערתנו לגבי סוג התרדמה מתאנה, עקב היכולת של העץ להטמיע גם במהלך התרדמה ובכך לאגור אנרגיה לעונת הצימוח בה הצמח מציג יכולת לבלוב מהירה של הפקעים הרפרודוקטיביים לקליטת הצרעות המאביקות (Galil and Neeman, 1977).

במסגרת הכלאה שנעשתה בין פיקוס רוקסבורגי X פיקוס התאנה ניתן לראות כי נכון לרגע סגירת כתיבת עבודה זו, ישנו פרט אחד בעל שתי תצורות הנבת פגות (תמונה 24). האחת, כמו התאנה יצירת פגות בחיק העלה. תצורה שניה, כמו בפיקוס רוקסבורגי, הנבת פגות לאורך גזע העץ. על ידי המשך מעקב ותיעוד התופעה בשנים הבאות, ניתן יהיה לבחון את המנגנון הגנטי המבקר אותה ולבודד את הגנים הקשורים למנגנון זה.

5.2 נשירות עלים ותרדמת העץ

נשירות העלים *בתאנה*, בניגוד לשאר מיני *פיקוס*, הינה נשירות מותנית טמפרטורה (Flaishman *et al.*, 2008). כפי שצוין כבר, ישנם עדויות לעצי תאנה ירוקי-עד באזורים בהם הטמפרטורה אינה נמוכה דיה בעונת החורף. במחקר זה אנו מאששים טענה זו ואף מרחיבים את בחינתה. לפי תוצאות ההכלאה עם *פיקוס פומילה* ניתן לראות כי בשתי עונות החורף העוקבות של שנת 2011 ו-2012 כל צאצאי דמוי *תאנה* היו נשירים כמו שאר עצי התאנה במטע (תמונה 15). תופעה מעניינת נצפתה בצאצאי דמוי *הפומילה* בה ציפינו למופע ירוק עד כמו *הפומילה* עצמה. אומנם, ניתן לראות כי בחורף 2011, שבסתיו שקדם לו (2010) ממוצע הטמפרטורה היה גבוה מזה של סתיו 2011 (נספח-טבלה 1), מרבית צאצאי דמוי *הפומילה* שמרו על עלוותם כל השנה. ובחורף שנת 2012 קרתה התופעה ההפוכה, בה מרביתם של הצאצאים השירו את עליהם (תמונה 15). חשוב לציין כי בשתי עונות אלו *פיקוס הפומילה* בבית-דגן, נשאר ירוק-עד. תופעה זו אוששה גם בצאצאי הכלאת *פיקוס התאנה X פיקוס בת-שקמה* (תמונה 20) תוצאות אלו פותחות צוהר להבנת הורשת העמידות לקור וסוללת את הדרך להשבחת זן *תאנה* בעל טווח רחב יותר של טמפרטורות גידול.

בנוסף לכך, כל צאצאי הכלאת *פיקוס רוקסבורג X פיקוס התאנה* השירו את עלוותם בחורף 2012 (תמונה 21). תוצאה זו מראה כי גם במקרה זה תכונות הנשירות עברה מ*פיקוס התאנה* באורח דומיננטי. בהמשך לתוצאות אלו יש להמשיך ולעקוב אחר תופעה זו בשנים הבאות.

5.3 הפגה - מהתמיינות לפריחה

במחקרנו בחנו את אופן התפתחות הפרחים הנקביים בפגת 'ארגמנית' ופרחים נקביים וזכריים ב*קפריפיקוס* 'מזן 7.40'. מחקרים קודמים הראו כי כבר בהגעתה של הפגה לקוטר של כ-1 סנטימטר, היא מכילה פרח נקבי בוגר ומוכן להפרייה ו/או אחסון לרוות הצרעה (Beck and Lord, 1988a). ממצאי מחקרנו תואמים את מחקר זה (תמונה 7).

בפגה הזכרית ישנם שני סוגי פרחים, פרח נקבי קצר עלי ופרח נושא אבקן (תמונות 4-5). תפקידו של הפרח הנקבי בפגה הוא לשמש בית גידול ומצע מזון לצרעה המאביקה (Ne'eman, 1982). נשאלת השאלה האם פרח זה יכול לשמש כפרח גם נקבי פונקציונאלי ולייצר זרעים חיוניים?

מחקרים קודמים הראו כי ניתן לבצע הכלאות בין *קפריפיקוס לקפריפיקוס* ואף לקבל זרעים חיוניים. Storey (1975) ערך מספר רב של הכלאות בין *קפריפיקוס לבין קפריפיקוס* ובין עץ נקבי לבין *קפריפיקוס*, זאת על מנת לקבוע את צורת הורשת זוויג העץ *בתאנה*. על ידי שרשרת הכלאות אלו, הוא קבע כי ישנם שני גנים, כל אחד עם שני אללים, הקרובים אחד לשני על גבי הכרומוזום. האחד במופעו הדומיננטי מקודד את הופעתם של הפרחים הנקביים קצרי עמוד העלי (G) לעומת מופעו הרצסיבי, בו יופיעו פרחים נקביים ארוכי עמוד עלי (g). השני, במופעו הדומיננטי מקודד להופעתם של האבקנים (A), לעומת מופעו הרצסיבי בו אין אבקנים כלל (a) (Galil and Beck and Lord, 1988b; ; Storey, 1975; Ne'eman, 1977).

במסגרת סידרת ההכלאות שנעשו במחקרנו, ניתן אכן לראות כי הפרח הנקבי קצר עמוד עלי הינו פרח נקבי פונקציונאלי, בעל היכולת להעמיד צאצאים פוריים (תמונה 4). יחד עם זאת, בהסתכלות על

התפלגות הזוויגים בצאצאים אלו, ניתן לראות כי מרביתם בעלי זוויג זכרי (טבלה 4). שתי תוצאות מרכזיות אלו מאששות את אשר ידוע בספרות (Galil and Ne'eman, 1977; Storey, 1975). מחקרם של Beck and Lord (1988a) מסביר כי בעבר התאנה הייתה gynomonocious, בעלת סוג פגה יחיד המכיל פרחים נקביים בחלקה העליון של הפגה ופרחים דו-זוויגיים בחלקה התחתון. כך שהשלב בו היא נמצאת היום הינו שלב ביניים בדרך להפיכתה של התאנה לדו-ביתית קלאסית (dioecious). במצב זה לתאנה תהיה פגה שכולה מכילה פרחים נקביים על גבי עץ אחד ופגה נוספת שכולה מכילה פרחים זכריים על גבי עץ שני. בעקבות כך, הנוכחות של הפרחים הנקביים קצרי עמוד העלי עתידה להעלם.

לפי דעתנו, תיאוריה זו בלתי סבירה מכיוון שקיים קשר הדוק בין הצרעה המאביקה לבין התאנה. הן התאנה והן הצרעה מותאמות מבחינה פיזיולוגית וביוכימית אחת לשנייה (Ne'eman, 1982). הפסקת סימביוזה זו תגרום לתאנה "לחפש" מאביק אחר, יחולו שינויים רבים במבנה הפגה, מבנה הפרחים בה, תזמון זמני פריחה וכו'. לכן, כל עוד סימביוזה זו ממשיכה להתקיים היא יוצרת לחץ אבולוציוני להמשך קיומה ולא סביר שיהיה שינוי מהותי כפי ש- Beck and Lord (1988a) מציעים. כמו כן, ממצאנו הראו לראשונה כי תחילת התפתחות והתמיינות הפרחים הזכריים מתחילה מאוחר יותר מזו של הפרחים הנקביים בפגת הקפריפיקוס' (תמונה 5). זאת ניתן להסביר על ידי התאמות זמני ההתפתחות של הפרחים הזכריים להבשלת הפגה. תפקידם של הפרחים הזכריים הוא לשחרר את האבקה בעת מוכנות הפגה הזכרית ויציאת הצרעות. לכן התפתחות מוקדמת מדי של פרחים אלו תפגע בסנכרון עם מחזור חייה של הצרעה המאביקה והפריית התאנה תמנע (Galil and Ne'eman, 1977; Beck and Lord, 1988a).

בהמשך, בדקנו את ההבדל בין מופע האבקנים וחיוניות האבקה של שני יבולים שונים באותו העץ. האחד מיבול האביבי – הפרופיכי' והשני מיבול סתוי המאמוני'. תוצאותינו מראות כי היבול האביבי הוא בעל מספר אבקנים רב מזה הקיים ביבול הסתוי (תמונה 6). בנוסף, כמותה וחיוניותה של האבקה מהיבול האביבי גבוהות לעומת אלו של היבול הסתוי אשר כמעט ולא מניב אבקה שכלל לא נבטה (תמונה 6). השערתנו היא כי בדרך זו העץ חוסך באנרגיה ובמשאבים בעת שאין צורך בהאבקה והפגה משמשת רק כבית גידול לצרעה שבתרדמת חורף. תוצאות אלו תואמות מחקרים קודמים (Storey, 1975). על מנת לקבל תמונה ברורה יותר של ההבדל בין היבול הפרופיכי' ובין יבול המאמוני' יש לבחון את הבדל בשלבי ההתפתחות בין כל אחד מהשבלים מהיבולים הללו, דבר שיוביל לבדיקת השוני ברמת ביטוי הגנים הקשורים להתפתחות הפרחים בפגה בין היבולים.

5.3.1 השפעת הטיפול החקלאי על התפתחות הפגה

מחקרים קודמים, הראו קשר בין קצב צמיחה ווגטיבית ובין הרפרודוקטיביות על גבי הענף הצומח (Wertheim, 2005). Koopman (1896, מתוך Fumey, 2011) קבע את חוק הגיזום, בו נקבע שככל שקצב הצמיחה רב יותר כך הרפרודוקטיביות בענף זה פחותה. ממצאנו סותרים טענה זו. למרות שעצי הגיזום הראו צמיחה מהירה יותר וענפים ארוכים יותר ביחס לקיטום ולביקורת (גרף 3), ניתן לראות כי הענף המחליף בעצים לא ירד בתנובת הפרי שלו ביחס לקיטום ולביקורת (גרף 4). בנוסף, ניתן לראות כי למרות הבדל מובהק בין הגיזום לעצי הביקורת בקוטר הפגות (גרף 5), הבדל זה אינו

משמעותי מבחינה חקלאית. תוצאותינו מקבלות אישוש ממחקר שנעשה בשלושה זני תאנה שונים בדרום אפריקה, 'Noire de Caromb' ו'Col de Damme Noire', 'Bourjasotte Noire', נמצא שגם במקרה זה אין קורלציה מובהקת בין אורך הענף הגזום ובין אורך הענפים המחליפים. בנוסף, לכך לא נמצאה התאמה בין אורך הענף המחליף ועומס תנובת הפרי (גרף 6). לאור תוצאות מחקר זה ותוצאותינו ניתן להסיק כי אין הבדל מובהק בין קיטום לגיזום בנוגע לממשק תנובת הפרי בעץ התאנה וכי הגיזום עדיף מבחינת הנמכת נוף העץ והקלה בקטיף הפגות. כאשר בדקנו האם קיים קשר מספר ענפי הצימוח ובין עומס פרי, נמצא כי אכן אי דילול של פקעים ווגטטיבים משפיע על מספר הפירות לענף (גרף 7). ניתן לראות כי קיים הבדל מובהק בין תנובת פרי בעץ בעל 30 ענפים לעומת עץ בעל 100 ענפים (טבלה 1). כאשר בחנו את ההבדל ההתפתחותי של פגות מעצים בעלי עומס יכול גבוה לעומת עצי ביקורת, נראה כי אין הבדל התפתחותי בפגות בין שני הטיפולים. עם זאת, הפגות מעצי עומס יכול גדול עצרו את התפתחותן ולא הגיעו לבשלות, חלקן נשרו וחלקן נשארו על העץ במהלך התרדמה ופרצו כבכורות בתחילת עונת הצימוח הבאה (טבלה 2). תופעה זו גורמת לפגיעה כלכלית קשה לחקלאי, לכן תוצאות אלו בעלות חשיבות רבה מבחינה חקלאית. בכדי לקבל את התנובה המרבית של פרי לעץ, החקלאי חייב לדלל ענפים בתחילת עונת הצימוח, למנוע עומס יכול גדול מידי ופגיעה בהתפתחות ובגדילה התקינה של הפגות. בהמשך לכך, בחנו האם קיים הבדל בקצב התמיינות הפקעים הרפרודוקטיבים בתוך הפקע הטרמינאלי כתלות בסוג הטיפול החקלאי. בחנו זאת בעת גיזום העץ לעומת קיטומו. תוצאותינו הראו כי למרות שיש הבדל בגיל כל אחד מהפקעים הפורצים, לא נמצא הבדל מובהק בין שני טיפולים אלו וכי לאחר כ 55 ימים כבר ניתן לזהות פקע רפרודוקטיבי ממוין בשני הטיפולים (תמונה 2-3).

5.3.2 התפתחות הפגה הפרתנוקרפית

בעבר פורסמו מספר עבודות אשר חקרו את ההבדל בין התפתחות הפרי המופרה לעומת הפרי הפרתנוקרפי (Crane, 1969). בתאנה בפרט, Crane and Blondeau (1949) פרסמו כי בזן ממשפחת זני הסמידנה, אשר זקוקים להפריה, הצליחו ליצור יכול פרתנוקרפי על ידי ריסוס נגזרות שונות של ההורמון אוקסין אל תוך פגה צעירה דרך פתח האוסטיאול. לפי פרסום זה, היכול הפרתנוקרפי אף היה מובחר יותר מהפגות המופרות של אותו הזן מבחינת גודל הפגה ומרקמה. עד כה לא נבדק האם קיים הבדל מורפולוגי בהתפתחות הפגה הפרתנוקרפית לעומת התפתחות הפגה המופרית. במחקרנו ערכנו מספר צילומי SEM משלבי התפתחות שונים של פרחים מופרים ופרחים לא מופרים, על מנת לאמוד על ההבדל בין ההתפתחות הפרתנוקרפית ובין התפתחות הפגה המופרית. בתמונה 7 ניתן לראות כי בזן מטיפוס 'common fig' לא נראה הבדל בשלבי ההתפתחות בין שתי צורות ההתפתחות. בעת עריכת חתך אורך בפרי הביולוגי (אגוזית), ניתן לראות כי העובר בתוך הזרע הפרתנוקרפי אינו מפותח דיו כפי שניתן לראות ביכול המופרה (תמונה 10). לעומת זאת, בזן 'סן פדרי' ניתן לראות כי פגת היכול שלא הופרה נשרה לאחר כ-30 יום מתחילת הניסוי והפרח הנקבי בה נבל ולא התפתח ואילו הפרח המופרה התפתח בדומה לזה ב-'common fig' (תמונה 9). תוצאות אלו יחד עם תוצאות המחקרים הקודמים פותחות את הדלת להבנת תופעת הפרתנוקרפיה בתאנה ותחילת המחקר לאיתור ההבדל המולקולארי ההתפתחותי בין יכול מופרה לפרתנוקרפי ובידוד הגנים הקשורים להליך זה.

5.4 הורשת תכונות מורפולוגיות בפיקוס התאנה

במחקר זה, נערכו מספר רב של הכלאות תוך ובין מיניות בפיקוס התאנה. בכל אחת מהכלאות ישנן תכונות אופייניות לסוג ההכלאה בה עקבנו אחריהן ובדקנו את התפלגותן.

5.4.1 הורשת תכונות הזן 'פנשה'

הזן 'פנשה' מאופיין על ידי מספר מאפיינים פנוטיפיים יחודיים, האחד - גיוון על גבי ענף חד-שנתי והשני - גיוון על גבי קליפת הפגה בצבע ירוק-צהבהב. במקרה זה רצינו לבדוק האם ניתן להעביר את התכונות המיוחדות הללו לצאצאים במסגרת השבחת התאנה. כבר בתחילת המאה הקודמת פורסם על הכלאה תוך-מינית בתאנה עם זן 'פנשה', הצאצאים לא הניבו פרי בשנה הראשונה, ולאחריה הראו התפתחות פרי פרתנוקרפית ושיפור בגודלן ומרקמן של הפגות לאור ההכלאה (Condit, 1928). במחקר המוקדם ההוא לא צוינו אחוזי התפלגות של כל אחת מהתכונות הללו. בנוסף לכך, ואולי החשוב ביותר, לא הייתה כל התייחסות להופעתם או חוסר הופעתם של הפנוטיפים המאפיינים זן זה. במחקרנו, אנו מציגים לראשונה התפלגות מספר תכונות משתי הכלאות עם זן 'פנשה' (טבלה 3). ראשית, ניתן לראות כי לעומת מחקרו של Condit (1928) יותר מ-10% מכל אחת מהכלאות הראו תנובת פרי לאחר שנה מנביטתם. בהמשך לכך, אף אחד מצאצאי שתי הכלאות אלו לא הראה בשלב היובנלי ו/או הרפרודוקטיבי שלו את פנוטיפ הגיוון המאפיין של זן 'פנשה'. תופעת הגיוון בפרי אינה אופיינית אך ורק לתאנה. תופעה זו של גיוון על גבי קליפת הפרי נמצאה גם במיני מניהוט (*Manihot spp.*). במקרה זה, תופעת הגיוון הופיעה בצאצאים כתוצאה מהכלאות בין מיניות בסוג זה, כך שניתן לשער כי התכונה תורשתית (Nassar et al., 1996). בניגוד לממצאים במניהוט, מהתוצאות שלנו ניתן להסיק כי תכונות הגיוון בזן 'פנשה' נובעת כנראה ממוטציה סומטית או מגן רציסיבי ולכן היא אינה יכולה לעבור בהכלאות לצאצאים.

5.4.2 הורשת צבע קליפת הפגה

מחקרים אחרונים בחנו את מרכיבי צבע קליפת הפגה מתאנה. בבדיקת מספר רב של זני תאנה נמצא כי החומרים שמרכיבים את מרבית חומרי הצבע בקליפת הפגה הינם האנטוציאנידים (Anthocyanidins). בהמשך לכך, נמצא כי הזן 'מישון' ('Mission'), בעל פגה סגולה כהה, הוא בעל כמות האנטוציאנידים הגבוהה ביותר. לעומתן, הזן 'קתודה' ('Kadota') בעל פגה ירוקה-צהובה, הוא בעל כמות האנטוציאנידים הנמוכה ביותר (Solomon et al., 2006).

בסוג עגבנייה (*Lycopersicon*), כבר בשנות השבעים של המאה הקודמת נעשה מחקר שקבע כי הצבע הסגול בעגבנייה נובע מאנטוציאנין. כמו כן, הועלתה ההשערה כי סינתוז האנטוציאנין מבוקר על ידי גן דומיננטי יחיד בשם *(Aft) Anthocyanin fruit* (Giorgiev, 1972). השערה זו אוששה שלושים שנה מאוחר יותר על ידי מספר הכלאות בין קווים שונים של עגבנייה ובחינת התפלגות פנוטיפית בצאצאים (Jones et al., 2003).

במשפחת הפיקוסים בכלל ובפיקוס התאנה בפרט לא ידוע רבות בספרות על אופן הורשת צבע קליפת הפגה. Condit (1928) ציין כי צבע אדום/שחור בתאנה היינו רציסיבי לצבע הירוק/צהוב,

בעקבות קבלת עצים בעלי פגה אדומה וירוקה מעץ בעל פגה ירוקה. במחקר לא צוינו אופן ההתפלגות וגודל המדגם אשר נבדק.

במחקר זה אמדנו לראשונה את התפלגותם של הצאצאים בעלי מופע פגה אדומה ו/או צאצאים יובנילים בעלי פטוטרט אדומה, דבר המעיד על התפתחות פגה אדומה בעתיד. זאת עשינו על ידי שתי סדרות הכלאות האחת עם זן *פנשה* (טבלה 3) והשנייה עם זן *קפריפיקוס 1.5* (טבלה 4). ניתן לראות כי בשתי הכלאות שנעשו בין הורה אדום לבין הורה ירוק יחס התפלגות הצאצאים, בקירוב, בין פגות אדומות לירוקות היינו 1:3 בהתאמה. לעומת זאת, כאשר נעשתה הכלאה בין הורה ירוק עם הורה ירוק היחס היה 1:5 לפנוטיפ הירוק בקירוב ובין הורה אדום להורה אדום היחס היה 1:1 בקירוב. כיוון שבכל הכלאות שנעשו, גם אם הן היו בין שני פנוטיפים ירוקים, התקבל מספר מועט של פגות אדומות ניתן לשער כי הפנוטיפ האדום רצסיבי לפנוטיפ הירוק. על פי ההתפלגויות השונות לא סביר כי מדובר בגן אחד כמו במקרה של העגבנייה (Jones et al., 2003; Giorgiev, 1972). כמו כן, לפי Solomon (2006) גם בין הזנים האדומים בתאנה ישנן רמות שנות של אנטוציאנינים בקליפת הפגה. למרות שמחקרנו מאשש את ממצאי Condit (1928), לא התייחסנו לרמת הצבע בקליפה בין הצאצאים, אלא רק להופעה או אי הופעת צבע. במחקרים עתידיים חשוב יהיה לבחון גם את הרמות השונות של הופעת צבע הקליפה הן בדור ההורים והן בדור הצאצאים ואת אופן התפלגותן על מנת לקבוע בצורה וודאית יותר את פרטי מנגנון תורשת צבע הקליפה.

5.4.3 הורשת צורת צימוח וגודל העלה

במהלך המאה הקודמת דווח בספרות המדעית על שתי הכלאות בין מיניות בין *פיקוס התאנה* לשני מיני *פיקוס* אחרים. האחת עם *פיקוס פומילה* והשנייה עם *פיקוס בת-השקמה*. המידע על תוצאות התפלגות התכונות המורפולוגיות של צאצאי ההכלאה עם *פיקוס בת-השקמה* לא פורסם. לעומת זאת, בהכלאה עם *פיקוס פומילה* נכתב כי אף צאצא לא היה בעל צורת צימוח של עץ וכי הצאצאים היו דומים יותר בתכונותיהם המורפולוגיות לאלו של *הפומילה*, אך לא הוצגה התפלגות התכונות השונות (Condit, 1950). בעבודה זו, אנו מציגים את התפלגות התכונות של הכלאות אלו שבוצעו בשנית על ידינו ולראשונה את התפלגות התכונות של ההכלאה בין *פיקוס בת-שקמה* ו*פיקוס רוקסבורגי לפיקוס התאנה*. בטבלה 5 ניתן לראות כי מבחינת צורת צימוח בהכלאה עם *הרוקסבורגי* ועם *בת-השקמה* כל הצאצאים בעלי מופע צימוח עצי כמו של הוריהם. לעומת זאת, בהכלאה עם *הפומילה* מרבית הצאצאים שהתקבלו הינם מטפסים, אך 14% מהצאצאים הם בעלי צימוח עצי כמו של *התאנה*. ממצאינו אינם זהים לאלה שהתקבלו במחקרו של Condit (1950), אשר במחקרו קיבל 100% צאצאים מטפסים. על פי תוצאות מחקרנו ומחקרו של Condit (1950) ניתן להסיק כי צורת הצימוח המטפסת הינה דומיננטית על זו המעוצה. על מנת לאשש היפותזה זו, יש לערוך הכלאות המשך בתוך דור F1 ולבחון את התפלגות דור F2 בהתאם למופע ההורים השונה.

בהמשך לכך, בבחינת צורת וגודל העלה, ניתן לראות כי בהכלאות עם *רוקסבורגי* ו*בת-השקמה* כל הצאצאים הם בעלי מופע עלה מאוצבע כמו זה של *התאנה* (טבלה 5 ותמונות 17 ו 22). בחלק מצאצאי ההכלאה עם *בת-השקמה* נתגלתה תופעה מעניינת שעד היום לא פורסמה. בחלק מהעצים, על גבי אותו הענף ניתן למצוא צורת עלה מאוצבע, עלה תמים וצורות ביניים. ישנם מספר גורמים היכולים

להשפיע על צורת העלה: גנים ממשפחת *KNOX* וממשק ההורמון אוקסין המופרש מהמריסטמה הקודקודית (Tsukaya, 2006). במחקר זה לא בחנו לעומק את הגורם לתופעה, אך במחקרים עתידיים יש לבדוק מה הגורם לשוני מופע העלים על גבי אותו הענף ולנסות ולבחון את אופן ההורשה של תכונה זו. בהמשך לכך, בצאצאי ההכלאה עם *הפומילה* שערכנו, התקבל כי מרבית הצאצאים הם בעלי מופע של עלים מאוצבעים, למרות שישנו הבדל בין עלה מאוצבע של צאצא מטפס וזה של צאצא מעוצה, אנו התייחסנו לשניהם כמאוצבעים (תמונות 11-12). תוצאה זו שונה ממחקרו של Condit (1950) בו פרסם כי כל צאצאי ההכלאה היו בעלי עלים גדולים ומאוצבעים. למרות ניגוד זה, ניתן להסיק משני המחקרים כי המופע הדומיננטי של העלה הינו המופע המאוצבע. על מנת לאשש טענה זו יש להמשיך ולערוך הכלאות המשך בדור F1 ולבחון את אופן והתפלגות הורשת צורת העלה בצאצאים.

בנוסף, כשבחנו את התפלגות גודל העלה היובנילי בצאצאים דמוי *הפומילה*, גודלם התחלק לשתי קבוצות, האחת בעלי גודל עלה בין 7-9 ס"מ. השנייה, בעלי גודל עלה בין 4-6 ס"מ (גרף 8, תמונה 12). על פי הספרות גודלו של עלה *פיקוס פומילה* יובנילי הינו בין 0.9-2.2 ס"מ, לעומת עלה בוגר אשר גודלו משתנה בין 2.2-4.8 ס"מ (Burrows and Burrows, 2003). מתוצאות אלו, ניתן להסיק כי ישנו הבדל מובהק בגודל העלה בין צאצאי F1 דמויי *הפומילה* לבין *פיקוס פומילה* הבר. הבדל זה בא לידי ביטוי הן במצבו היובנילי של העלה והן במצבו הבוגר. בעזרת המשך מעקב אחר התפתחות העלים היובנילים והבוגרים של צאצאים אלו ניתן יהיה לבחון את ההבדל המולקולארי בין כל אחת משתי הקבוצות. תוצאות הכלאות נוספות יכולות להוביל לבידוד הגן/גנים האחראים והמבקרים את גודל העלה היובנילי והבוגר.

5.4.4 הסימביוזה בין הפיקוס לצרעה

לראשונה, ניתן לראות בתוצאותינו עדויות לכך שצאצאי הכלאת *פיקוס התאנה X פיקוס פומילה* עברו הפריה טבעית על ידי צרעה. תופעה זו נצפתה הן בצאצאים דמוי *הפומילה* והן בצאצאים דמוי *פיקוס התאנה* (תמונה 14). זאת הפעם הראשונה שישנו תיעוד לתופעה זו. מכיוון שהיחסים בין *הפיקוס* ובין הצרעה הינם אובליגטורים, ההנחה היא שלכל מין *פיקוס* יש מין צרעה מאביקה ספציפית לו (Ne'eman, 1982). כיוון שצרעת *פיקוס הפומילה* אינה מצויה בישראל, ניתן לשער כי צאצאי ההכלאה הופרו על ידי צרעת *פיקוס התאנה*. על ידי המשך מעקב ותיעוד מדויק של יתר צאצאי הכלאה זו יהיה ניתן לאפיין ולבודד את הגנים הקשורים לקשר בין הצרעה המאביקה ובין *הפיקוס*.

Average min/max temperature (°C) in Bet-Dagan in autumn						
	Oct-10	Oct-11	Nov-10	Nov-11	Dec-10	Dec-11
max	30.80	28.40	27.57	21.93	23.07	20.37
min	20.30	18.07	14.73	11.57	10.57	8.77
STDEV max	2.35	1.71	1.33	1.96	2.40	1.43
STDEV min	0.56	1.40	2.37	2.40	0.32	1.21

טבלה 1: ממוצע הטמפרטורות בבית-דגן בעונת הסתיו 2011 היה נמוך מהממוצע בשנת 2010 (חודשי אוקטובר, נובמבר ודצמבר). הנתונים לקוחים ממסד הנתונים של השירות המטאורולוגי (http://www.ims.gov.il/ims/all_tahazit)

- צמח, ח., קמנצקי, ר. 2007. התפתחות תפוחת בנץ חלב דוביום *Ornithogalum dubium* ולימוד השפעת תנאי אחסון וג'יברלין על תהליכי פריחה. *עולם הפרח*, פברואר-מרץ, עמ' 58-61.
- Barthe'le'my D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.
- Beck, N. G., Lord, E. M. 1988a. Breeding system in *Ficus carica*, the 'common' fig. I. Floral diversity. *American Journal of Botany* 75: 1904-1912.
- Beck, N. G., Lord, E. M. 1988b. Breeding system in *Ficus carica*, the 'common' fig. II. Pollination events. *American Journal of Botany* 75: 1913-1922
- Bell, A.D. 1993. Plant form: An illustrated guide to flowering plant morphology. 2th edition. Oxford University Press. Hong Kong.
- Bernier, G., Kinet, J.N., Sachs, R.M. 1981. The Physiology of Flowering, Vol I. Third Edition. CRC Press Inc, Boca Raton, FL.
- Blázquez, M.A., Green, R., Nilsson, O., Sussman, M.R., Weigel, D. 1998. Gibberellins promote flowering of Arabidopsis by activating the LEAFY promoter. *Plant Cell* 10: 791-800.
- Boss, P.K., Bastow, R.M., Mylne, J.S., Dean, C. 2004. Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting, and resetting. *Plant Cell* 16(suppl 1): S18-S31.
- Burrows, S., Burrows, J. 2003. Figs of Southern and South-Central Africa. Umdaus Press. South Africa.
- Cameron, A.C., Padhye, S.R., Whitman, C.M. 2007. The control of flowering in herbaceous perennials. *Acta Horticulturae* 755: 113-120.
- Carpenter R., Copsey L., Vincent C., Doyle S., Magrath R., Cohen E. 1995. Control of flower development and phyllotaxy by meristem identity genes in *Antirrhinum*. *Plant Cell* 7: 2001-2011.
- Condit, I. 1928. Fig breeding. *Heredity* 19: 417-424.
- Condit, I. 1948. An interspecific hybrid in ficus. *Heredity* 41: 165-168.
- Condit, I.J. 1932. The structure and development of flowers in *Ficus carica* L. *Hilgardia* 6: 443-481.
- Condit, I.J. 1947. The fig. Massachusetts: Chronica Botanica Waltham, MA.
- Condit, I.J. 1950. An Interspecific Hybrid in Ficus. *Heredity* 634: 165-168.

- Condit, I.J. 1964. Cytological studies in the genus *Ficus* III. Chromosome numbers in sixtytwo species. *Madrono* 17: 153-154.
- Condit, I.J. 1969. *Ficus: The exotic species*. University of California, Division of Agricultural Sciences, Berkeley.
- Costes, E., Lauri, P., Regnard, L. 2006. Analyzing Fruit Tree Architecture: Implications for Tree Management and Fruit Production. *Horticultural Reviews* 32: 1-57.
- Crane, J. C. 1969. The role of hormones in fruit set and development. *HortScience* 4: 1969-1970.
- Crane, J.C., Baker, R.E. 1953. Growth comparisons of the fruits and fruitlets of figs and strawberries. *Proceedings of the American Society of Horticultural Science* 62: 142-153.
- Crane, J.C., Blondeau, R. 1949. The use of growth-regulating chemicals to induce parthenocarpic fruit in the *Calimyrna* fig. *Plant Physiology* 24: 44-54.
- Crane, J.C., Brown, J.B. 1950. Growth of the fig fruit, *Ficus carica* var. Mission. *Proceedings of the American Society of Horticultural Science* 56: 93-97.
- Davies, P.J. 1995. The plant hormones: Their nature, occurrence, and functions. In: Davies P.J. (ed.). *Plant hormones – Physiology, biochemistry and molecular biology*, Kluwer, Boston.
- Davis, P.J. 2009. Integrating hormones into the floral-transition pathway of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell and Environment* 32: 1201-1210.
- Ditta G, Borghi L, Kooiker M, Battaglia R, Pinyopich A, Favaro R, Yanofsky MF, Kater MM, Colombo L. 2003. MADS-box protein complexes control carpel and ovule development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 15: 2603-2611.
- Erwin, J. 2007. Factors affecting flowering in ornamental plants. In: Anderson N.O (ed.) *Flower Breeding and Genetics*, Springer Publishing, Dordrecht, The Netherlands.
- Feinbrum-Dothan, N., Danin, A. 1998. *Analytical flora of Eretz-Israel*. 2nd edition. CANA publishing House Ltd., Israel.
- Ferguson, L., T.J. Michailides, and H. Shorey. 1990. The California fig industry. *Horticultural Reviews* 12: 409-490.
- Flaishman, M.A., Al Hadi, F.A. 2002. Fig growth in Israel. *Alon Hanotea* 56: 56-57 (in Hebrew).
- Flaishman M. and Kamenetsky R. 2006. Florogenesis in flower bulbs: classical and molecular approaches. In: J.A. Teixeira da Silva, (ed.) *Floriculture, Ornamental*

- and Plant Biotechnology, Volume I, Global Science Books Press, Kagawa University, Japan. pp. 33-43
- Flaishman M.A., Z. Yablowich, S. Golobowich, A. Solomon, Y. Cohen, A. Perl, S.D. Yancheva, Z. Kerem, and E. Haklay. 2007. Molecular breeding in Fig (*Ficus carica* L.) by the use of genetic transformation. *Acta Horticulturae* 798:151-158.
- Flaishman, M., Rodov, V., Stover, E. 2008. The Fig: Botany, Horticulture and Breeding. *Horticultural Reviews* 34: 113-196.
- Fumey, D., Lauri, P.É., Guédon, Y., Godin, C., Costes, E. 2011. How young trees cope with removal of whole or parts of shoots: An analysis of local and distant responses to pruning in 1-year-old apple (*Malus× domestica*; Rosaceae) trees. *American Journal of Botany* 98: 1737-1751.
- Galil, J., Eisikowitch, D. 1968. Flowering Cycles and Fruit Types of *Ficus sycomorus* in Israel. *New Phytologist* 67: 745-758.
- Galil, J., Ne'eman, G. 1977. Pollen transfer and pollination in the 'common' fig (*Ficus carica*). *New Phytologist* 79: 163-171.
- Gerber, H.J. 2010. Tree training and managing complexity and yield in fig (*Ficus carica* L.). Thesis submitted for the degree "Master of Science", University of Stellenbosch, Stellenbosch, South Africa.
- Giorgiev, C. 1972. Anthocyanin fruit tomato. *Report of the Tomato Genetics Cooperative* 22: 10.
- Giovannoni, J. *et al.* 2002. A MADS-Box Gene Necessary for Fruit Ripening at the Tomato Ripening-Inhibitor (*Rin*) Locus. *Science* 12: 343-346.
- Horvath, D.P., Anderson, J.V., Chao, W.S., Foley, M.E. 2003. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. *Trends in Plant Science* 8: 534-540.
- Inaba, A., Owino, W. O., Manabe, Y., Mathooko, F. M., Kubo, Y. 2006. Regulatory mechanisms of ethylene biosynthesis in response to various stimuli during maturation and ripening in fig fruit (*Ficus carica* L.). *Plant Physiology and Biochemistry* 44: 335-342.
- Jona, R., & Gribaudo, I. 1991. 1.5 *Ficus* spp. *Trees* III, 3: 76-93.
- Jones, C. M., Mes, P., Myers, J. R. 2003. Characterization and inheritance of the Anthocyanin fruit (Aft) tomato. *Heredity* 94: 449-456.
- Kim, J., Kim, Y., Ryu, H., Kwak, S., Lee, J., Kang, H. 2003. Isolation of Stress-Related Genes of Rubber Particles and Latex in Fig Tree (*Ficus carica*) and their

- Expressions by Abiotic Stress or Plant Hormone Treatments. *Plant Cell Physiology* 44: 412-414.
- Koopmann K. 1896. Grundlehren des Obstbaumschnittes : nach vergleichenden Versuchs-Kulturen ausgeführt in der Königl. Gärtner-Lehranstalt zu Potsdam. Parey, Berlin, Germany.
- Laux T, Jurgens G, Bohnert A, Lenhard M. 2001. Termination of stem cell maintenance in *Arabidopsis* floral meristems by interactions between WUSCHEL and AGAMOUS. *Cell* 105: 805-814.
- Le Nard M., De Hertogh, A.A. 1993. Bulb growth and development and flowering. In: De Hertogh A.A., Le Nard, M. (eds.) *The Physiology of Flowering Bulbs*. Elsevier, Amsterdam, 29-43.
- Levy, D., Goldschmidt, E.E., Kedar N. 1979. Bulbing of onions (*Allium cepa* L.): the role of endogenous ethylene. *Plant Cell and Environment* 2 :155-158.
- Levy, Y.Y., Dean, C. 1998. The transition to flowering. *Plant Cell* 10: 1973-1989.
- Mars, M. 2003. Fig (*Ficus carica* L.) genetic resources and breeding. *Acta Horticulturae* 605: 19-27.
- Martinez-Zapater J.M. and Somerville C.R. 1990. Effect of light quality and vernalization on late-flowering mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology* 92: 770-776.
- Mayer K.F.X, Schoof H, Heacher A, Lenhard M, Jurgens G and Laux T. 1998. Role of WUSCHEL in regulating stem cell fate in *Arabidopsis* shoot meristem. *Cell* 95: 805-815.
- Millet, J., Bouchard, A., Edelin, C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* 6: 187-203.
- Mouradov A., Cremer F. and Coupland G. 2002. Control of flowering time: Interacting pathways as a basis for diversity. *Plant Cell* 14: 111-130.
- Nakamura, E. 1985. *Allium* - minor vegetables. In: Halevy, A.H. (ed.), *Handbook of Flowering*. CRC Press, Boca Raton, Fl.
- Naor, V., Kigel, J., Ziv, M. 2004. Hormonal control of inflorescence development in plantlets of Calla Lily (*Zantedeschia* spp.) grown in vitro. *Plant Growth Regulation* 42: 7-14.
- Nassar, N.M., Carvalho, C.G., & Vieira, C. 1996. Overcoming crossing barriers between cassava, *Manihot esculenta* Crantz and a wild relative, *M. pohlii* Warwa. *Brazilian Journal of Genetics* 19: 617-620.

- Ne'eman, G. 1982. The Symbiosis between the Fig *Ficus carica* L. and the Pollinating Wasp *Blastophaga psenes* L.. Thesis submitted for the degree "Doctor of Philosophy", University of Tel-Aviv. Tel-Aviv, Israel (In Hebrew).
- Ne'eman, G., Galil, J. 1978. Seed Set in the 'Male Syconia' of the 'common' Fig *Ficus carica* L. (Caprificus). *New Phytologist* 81: 375-380.
- Orzek, S. 2010. Floral induction and initiation in *Ptilotus nobilis*: The effect of light intensity, temperature and daylength on floral evocation and development. Ph.D. thesis, School of Land, Crop and Food Sciences, Centre for Native Floriculture, The University of Queensland.
- Peng, J., Richards, D.E., Hartley, N.M., Murphy, G.P., Devos, K.M., Flintham, J.E., Beales, J., Fish, L.J., Worland, A.J., Pelica, F., Sudhakar, D., Christou, P., Snape, J.W., Gale, M.D., Harberd, N.P. 1999. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* 400: 256-261.
- Petrucci, V., Crane, J. 1950. Fruit Bud Initiation and Differentiation in the Fig. *American Society for Horticultural Science* 56: 86-92.
- Reinhardt, D., Kuhlemeier, C. 2001. Phyllotaxis in higher plants. In: McManus, M., Veit B. (eds.) *Meristematic Tissues in Plant Growth and Development*, Sheffield Academic Press, Cambridge, UK.
- Rivals, P. 1965. Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systemes de floraison (Application aux especes fruitieres). *Journal d'Agronomie Tropicale Botanique Appliquee* 12: 655-686.
- Ronsted, N. 2008. Reconstructing the Phylogeny of Figs (Ficus, Moraceae) to Revel the History of the Fig Pollination Mutualism. *symbiosis* 45: 45-56.
- Ronsted, N., Weiblen, G., Cook, J., Salamin, N., Machado, C., Savolainen, V. 2005. 60 million years of co-divergence in the fig-wasp symbiosis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 272: 2593-2599.
- Ruzin, S. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford university press, New York.
- Sabatier, S., Barthelemy, D. 2001. Bud Structure in Relation to Shoot Morphology and Position on the Vegetative Annual Shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Annals of Botany* 87: 117-123.
- Searle, I., Coupland, G. 2004. Induction of flowering by seasonal changes in photoperiod. *EMBO Journal* 23: 1217-1222.

- Singh, B. B., Ehlers, J. D., Sharma, B., Filho, F. F. 2000. Recent progress in cowpea breeding. Challenges and opportunities for enhancing sustainable cowpea production Kano: IITA annual report, 22-40.
- Singh, D.P., Jermakow, A.M., Swain, S.M. 2002. Gibberellins are required for seed development and pollen tube growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 14: 3133-3147.
- Shanhua, L., Xiaoqiu, D., Wenliang, L., Kang, C., Zheng, M. 2007. Two AGAMOUS-like MADS-box genes from *Taihangia rupestris* (Rosaceae) reveal independent trajectories in the evolution of class C and class D floral homeotic functions. *Evolution & Development* 9: 92-104.
- Solomon, A., Golubowicz, S., Yablowicz, Z., Grossman, S., Bergman, M., Gottlieb, H. E., Altman, A., Kerem, Z., Flaishman, M. A. 2006. Antioxidant activities and anthocyanin content of fresh fruits of 'common' fig (*Ficus carica* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54: 7717-7723.
- Storey, W.B. 1955. Sex inheritance in figs. California Fig Institute. *Proceedings of the Annual Research Conference* 9: 15-17.
- Storey, W.B. 1975. Figs, pp. 568–589. In: J. Janick and J. N. Moore (eds.), *Advances in fruit breeding*. Purdue Univ. Press, West Lafayette, IN.
- Stover, E., Aradhya, M. 2007. The Fig: Overview of an Ancient Fruit. *HortScience* 42: 1083-1087.
- Streck, N.A. 2003. A vernalization model in onion (*Allium cepa* L.). *Revista Brasileira de Agrociência* 9: 99-105.
- Thomas, B., Vince-Prue, D. 1997. *Photoperiodism in Plants*, Second Edition. Academic Press, New York, N.Y.
- Tremblay R. and Colasanti C. 2006. Floral induction. In: Ainsworth C. (ed.) *Flowering and Its Manipulation*. Annual Plant Reviews, volume 20. Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK. 28-34.
- Van der Linden C.G, Vosman B, Smulders M.J.M. 2002. Cloning and characterization of four apple MADS box genes isolated from vegetative tissue. *Journal of Experimental Botany* 53: 1025-1036.
- Vaughan, J., Geissler, C. 2009. *The New Oxford Book of Food Plants*. 2nd edition. Oxford University Press, USA.
- Weiblen, G. 2000. Phylogenetic Relationships of Functionally Dioecious Ficus (Moraceae) Based on Ribosomal DNA Sequences and Morphology. *American Journal of Botany* 87: 1342-1357.

- Wertheim, S. J. 2005. Pruning, pp. 176–189. *In* Tromp J., A. D. Webster and S. J. Wertheim (eds.), *Fundamentals of temperate zone tree fruit production*. Backhuys, Leiden, Netherlands.
- Wittwer, S.H., Bukovac, M.J. 1957. Gibberellin effects on temperature and photoperiodic requirements for flowering of some plants. *Science* 126: 30-31.
- Yakushiji, H., Mase, N., Sato, Y. 2003. Adventitious bud formation and plantlet regeneration from leaves of Fig (*Ficus carica* L.). *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 78: 874-878.
- Yao J.L, Dong Y.H, Kvarnheden A and Morris Bret. 1999. Seven MADS-box genes in apple are expressed in different parts of the fruit. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 124: 8-13.

study, we have conducted both intraspecies and interspecies breedings with *F. carica*. We have shown for the first time, by crossbreeding between two ‘*Caprificus*’, that the ‘*Caprifig*’ female flowers are functional similarly to long-styled female flowers. This cross was made by hand pollination. We have also found that only 10% of the offspring produced from this cross are female trees. By doing so, we support the theory of sex determination in *F. carica* that had been postulated in the last century. We have shown for the first time the results of interspecies crossbreeding between *Ficus carica* and: *F.auriculata*, *F. palmata*, and *F. pumlia*. It is possible to conclude from the vital *syconia* that were produced by the offsprings that there is no biological barrier to interspecies breeding in the genus *Ficus*. The only natural barrier to prevent the creation of a hybrid offspring is the interaction between the *Ficus* and its wasps that developed during evolution.

In addition, we examined inheritance patterns of morphological characteristics in the crossbreeding performed. From our results, we postulate that the green *syconium* color is dominant over the red, and the lobed leaf shape is dominant over the elliptic shape. Interspecies crossing with *F.auriculata*, *F. palmata*, and *F. pumlia* which are evergreen have allowed us for the first time to examine the inheritance of leaf-shedding. We have found that the shedding leaf characteristic is dominant over the evergreen. In future research, there is a need to continue and track the results of these and perform backcrossing within these species for better understanding the inheritance in *F. carica*.

These crossings and others may serve as parental plant material for the fig breeding program that is taking place in Volcani Center in Bet Dagan. Through these interspecies crossings, it is possible to introduce new and unique characteristics into the fig progenies, such as resistance against diseases, fruit coloring, flavor, size, etc. By studying the inheritance we may identify molecular markers to make the breeding process more efficient. Furthermore, these results can be used to isolate genes that determine morphological characteristics in the fig.

In conclusion, in this research, we examined several morphological aspects of *F. carica*. Our results have widened the scope of information available regarding the flowering process and fruit development in this species. This information is essential to the fig growers and may help them in better management of the orchard. Furthermore, we have paved a new road for breeding new properties into *F. carica*.

dormancy, one can find reproductive buds inside the terminal bud. This was discovered by us in several fig cultivars.

In addition, we estimate for the first time the process of initiation and differentiation of the reproductive primordia by two horticultural treatments, nipping and pruning. The two horticultural treatments caused a new initiation (*de novo*) of the reproductive buds. We found that the process of initiation is fast - 55 days after the initial treatment one can identify reproductive primordia inside the terminal bud.

Further, we recorded the developmental phases of the three types of flowers in the fig: the two types of female flowers, both long and short-styled, and the male flowers. We also recorded for the first time the development of the flowers from pollination till the ripening of the fig. We achieved this by SEM (Scanning Electronic Microscopy) in addition to routine histology methods performed on different developmental phases of the parthenocarpic *syconium*, the pollinated 'San Pedro' fig, and the unpollinated 'San Pedro' *syconium*. Our results show for the first time the difference between fertilized and parthenocarpic nutlet.

Additionally, we examined the effect of crop loads, nipping and pruning treatments on: crop yield, development of the *syconium*, and the development of the flowers inside the *syconium*. By measuring vegetative growth rate, size and weight of the *syconia*, we found that the crop load has inhibited the *syconia* development. An examination using SEM has shown that there was no damage to the development of the flowers within these *syconia*.

Like other species in the genus *Ficus*, *F. carica* has a mutualistic symbiosis between the *Ficus* and a pollinating wasp. Molecular studies have shown that this symbiosis is about 60 million years old. When the female wasp enters the *syconium* through the ostiole, its wings fall off. If the wasp enters a female *syconium*, it will pollinate the female flowers, and end her life cycle inside the *syconium*. If the wasp enters a Caprifig, it will insert eggs to the short style of the female flowers. The male and female wasps breed inside the Caprifig and the male wasps dig exit tunnels from the *syconium* for the female wasps. The male wasps spend their whole life cycle inside the 'Caprifig'. Female wasps leave the Caprifig carrying the pollen produced by the male flowers. In preparation for winter, the wasps enter the 'Caprificus' figs, lay eggs inside the female flowers and enter dormancy till spring comes. In this way the eggs of the wasps are protected from the extreme weather conditions of winter.

It is assumed that for each *Ficus* species there is a specific wasp species, some evidence for interbreeding between two different species of *Ficus* can be found. In this

Abstract

The genus *Ficus* comprises about 750 species widespread in Australia, Asia, and Africa. Most species are evergreen while the common fig tree (*Ficus carica* L.) is one of the few species that shed their leaves within this genus. The cultivation of the fig plays an important role in human nutrition. Its cultivation started in Asia, about 8,000 years ago. Today, Turkey is the leading fig grower in the world; it alone produces 25% of the fig's market. Due to the short shelf life of fresh fig, most fruits are exported as dried fig product.

The *syconium*, the fruit of the fig, is an enclosed inflorescence formed by an enlarged, fleshy, hollow receptacle with multiple flowers on the inside surface. The *syconium* is a spurious fruit in which the drupelets (nutlets) are the botanical fruit.

The cultivated fig is gynodioecious, which means it has two types of trees: one, a female tree bearing fruits that contain long-styled female flowers, and the second type, the '*Caprificus*' (hermaphrodite) tree that bears fruits (Caprifig) with two sets of flowers: short-styled female flowers and male flowers that produce stamens. The fig, like other species of *Ficus*, has evolved a unique mutualistic symbiosis with its own species of pollinating wasps. Today, as a result of the tree cultivation, all the edible fig trees are female trees. Also as a result from cultivation some of the fig trees are parthenocarpic, they have the ability to produce crops without the need for pollination. In the cultivated fig there are three types of cultivars: the '*common fig*', '*San Pedro*', and the '*Smyrna*'. Only the first type has the ability to produce all of its crops parthenocarpically. In the '*San Pedro*' and '*Smyrna*' types at least one crop need pollination by wasps in order for the *syconium* to ripe.

Morphological and histological characteristics of the buds in the *F. carica* have been studied since the middle of the 20th century. In the axil of each leaf, three buds are developed. Two are reproductive buds, and between them there is one vegetative bud. In most cases, one of the reproductive buds will atrophy. The vegetative growth and the reproductive development of the fig tree depend mostly on climate conditions. In general, the optimum conditions for growth and development are warm and dry weather. In most parts of Israel, the tree will shed its leaves in autumn and winter, and will enter dormancy.

In this research, we recorded the morphological development of the plant during annual cycle, by histological and morphological examination of the terminal buds. We present for the first time evidence that over the course of the *F. carica*'s growth and its

**Morphological Aspects of *Ficus carica*:
Flower Development and Characterization of
Inheritance of Morphological Properties in
Intra- and Inter-Species Crossings**

M.Sc. Thesis

Submitted to the Robert H. Smith Faculty of Agricultural,
Food and Environment
The Hebrew University of Jerusalem

By

Itzhak Kamara

March 2013