

התפתחות ווגטטיבית ורפרודוקטיבית

בעירית

(Allium schoenoprasum L.)

עבודת גמר

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

על ידי
איתי רבינוביץ

דצמבר 2009

רחובות

טבת תש"ע

עבודה זו נעשתה בהדרכתם של:

ד"ר נתיב דודאי , היחידה לתר"ב, מינהל המחקר החקלאי , מרכז מחקר נווה יער.

פרופ' רינה קמינצקי , המחלקה לפרחים וצמחי נוי , מינהל המחקר החקלאי , מרכז מחקר וולקני.

פרופ' חיים ד . רבינוביץ, המכון למ דעי הצמח וגנטיקה בחקלאות , הפקולטה לחקלאות, מזון וסביבה ע"ש רוברט ה . סמית, ברחובות, האוניברסיטה העברית, ירושלים.

תודות

דף התודות בעבודת המוסמך הוא תירוץ טוב להודות בקצרה לכל מי שראוי לתודה ולא העזתי לומר זאת עד היום :

- למשפחתי- חוה ולאון הורים מדהימים ולא קונבנציונליים , לאחראיים על הדור הבא : טליה ויובל רטנר, שירי ואמיר רבינוביץ. ולדור הבא : גוני, איתמר, עמליה, עמית ורעות.
- לחברים מבית : יפעת, כפיר, עמית, אמיר, מאור, אלירן ושחר. לחגי שאולי לא ידע, אבל גם לו יש חלק בלימודי.
- לאנשים שבלעדיהם התואר הראשון היה רק תואר ראשון ושהפקולטה הייתה רק "הפקולטה לחקלאות, מזון וסביבה ברחובות, האוניברסיטה העברית, ירושלים": לטל ואנני שתרמו באופן ישיר לעבודה, לאורן, מיכל (ויסקי), רוני, יונתן, איתמר (מוח), הדס ותודה מיוחדת לרן שהיה זמין, קשוב ונתן מענה לכל בעיה והתלבטות.

לכולכם תודה- הרי לפניכם הסיבה להיעדרות בכל סופי השבוע. הבטחתי שיבוא היום ויהיה לי סוף שבוע פנוי, אני לא בטוח שהאמנתם לי אבל תרשמו בפניכם את סוף שבוע הבא, כי לכו תדעו מה יהיה עוד שבועיים...

- לצוות המחקר במחלקה לתר"ב, נווה יער : לדר' אלי פוטיבסקי, דויד חיימוביץ, דויה סעדי ודויד בחשיאן.
- לצוות המחקר במחלקה לפרחים, מכון וולקני : עינת שמש, חני צמח ומרינה בייזרמן
- לתלמידי המחקר בנווה יער : דרור קלדס, הילה תמיר ורועי חגי.

בזכות כולכם העבודה הייתה יותר מהנה.

תודה מיוחדת למנחי עבודה זו :

- לד"ר נתיב דודאי- על ההזדמנות שנתת לי, ועל פריצת המסגרות.
- לפרופ' רינה קמינצקי- על היחס האישי הדירבוני ועל שמירה על המסגרת.
- לפרופ' חיים רבינוביץ- על הסבלנות, ההערות, ההארות והקפדנות.

לשלושתכם תודה על השעות הלא קונבנציונליות, הידע שחילקתם, הכבוד לעבוד במחיצתכם ובמיוחד על הכלים הרבים שהענקתם לי להמשך דרכי.

תקציר

העירית (*Allium schoenoprasum* L.) - צמח תבלין נפוץ, מהווה מרכיב חשוב בסל התבלינים ליצוא מישראל. מוצאו בצפון אירופה וככזה הוא נהנה מתנאי סביבה אופייניים לצמחים מאזורים ממוזגים השונים מאלה השוררים בארץ. לכן אקלום הצמח כאן מחייב התאמה לתנאי הסביבה בישראל.

הפריחה של העירית אינה רצויה במעשה החקלאי המיועד ליצור עלים ירוקים. מאידך, הפריחה ויצור הזרעים הכרחיים לטיפוח הכולל החדרת תכונות עמידות וסבילות למחלות ומזיקים, ופיתוח ענף של יצור זרעי עירית בארץ.

מחקר זה נועד ללימוד הב יולוגיה ההתפתחותית של פריחת העירית והתמקד בהכרת האנטומיה והפיזיולוגיה של הפריחה, ובאפיון השפעותיהם של גורמי סביבה: טמפרטורה, אורך יום ועוצמת האור על תהליכי הפריחה.

החומר הצמחי ששימש בעבודה זו כלל זרעיים ופצלים שמקורם בקלונים מבוררים הנבדלים זה מזה בתגובת ה צמח להשפעות הסביבה. הצמחים גודלו בפיטוטרון ובבתי צמיחה (כולל: בית רשת, מנהרות, חממות, ותאי אחסון) ונלמדו השפעות הסביבה על ההתפתחות הווגטטיבית ותהליכי הפריחה באמצעים וכלים פיסיולוגיים שונים ובמיקרוסקופ אלקטרוניים סורק. בנוסף נבחנה ההשפעה של טיפולי גייברלין על תהליכי הפריחה.

השלטון הקודקודי החלש של צמח העירית מאפשר התפצלות רבתי עד שלמעשה נעדר ציר גדילה מרכזי. טמפרטורה גבוהה משמעותית מעודדת מאד את ההתפתחות הווגטטיבית, כולל: יצירת עלים חדשים והתארכותם, והתפצלויות עלים שמקורן בניצנים חיקיים. הגיל הפיזיולוגי המזערי לפריחה של צמחי עירית בני הזן "דנפלד פרגו משופר" הוא חמישה עלים (כולל ניצני עלים), ושתי הסתעפויות. הגנוטיפים האחרים נבדלו בתגובתם מזן זה ובינם לבין עצמם בתגובת הצמחים להשפעות הסביבה, בשלבי איניציאציה לפריחה ובהתארכות גבעול הפריחה.

תהליכי הפריחה מתחילים בחלוקה של הפרימורדיה הקדקודית לארבע טרם סגירת המתחל. התפרחת מתפתחת בהדרגה, מהמרכז החוצה, וההתמיינות לפרחים חלה במריסטמה קודקודית במקביל לתחילת התארכות הגבעול. הפרח הבודד של צמח העירית מתפתח באופן פרוטאנדרי (Protandry), כלומר המאבקים מתמיינים ראשונים ונפתח ים ביום האנתזיס לפני שהעלי הגיע לארכו הסופי והצלקת של אותו פרח השלימה את התפתחותה ומאפשרת נביטת האבקה.

הסביבה משפיעה הרבה על התפתחות התפרחת בעירית ורגישות הצמח להשפעות הסביבה משתנה במהלך ההתפתחות של התפרחת ועמה משתנה האופטימום להתפתחות התפרחת משלב אחד לבא אחריו. האינדוקציה, המעבר לשלב רפרודוקטיבי, וההתמיינות לפריחה חלים לאחר וורנליזציה של 4 עד 8 שבועות בטמפרטורה של 5 עד 13 מ"צ. הפריחה לא תתקיים בצמחים שגדלו בטמפרטורה ממוצעת גבוהה מ- 26 מ"צ ו המשאבים יופנו לגידול ווגטטיבי. התארכות גבעול פריחה מושפעת אף היא מתנאי הסביבה: ראינו כי צמחים שנחשפו טרם- ההתארכות לטמפרטורה ממוצעת של 14 מ"צ והועברו לאחר מכן לגידול בטמפרטורה של 26 מ"צ פיתחו גבעולי פריחה גבוהים מאלו שלא נחשפו לטמפרטורות אלו בשלבי ההתארכות.

הפוטופריודה ממלאת תפקיד חשוב בשלב האינדוקציה לפריחה : שיעורי הפריחה נמוכים (ועד 0% פריחה) נמדדו בצמחים שגדלו בפוטופריודה קצרה , והסף הקריטי להשראת האינדוקציה לפריחה נע בין 12 ל-16 שעות אור במשך שבועיים לפחות, ובצפיפות שטף קרינה של $0.502 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ויותר.

מספר עבודות הראו כי טיפול יחיד בג'יברלין מאיץ את התארכות גבעולי הפריחה של בצל ובצלצולית. צמחי העירית לא הגיבו באופן דומה ולא הצלחנו לזהות השפעה ברורה של טיפול אקסוגני בגיברלין על מספר התפרחות שפתחו הצמחים. עם זאת, מתן גיברלין בשלב התארכות הגבעולים, פגע בפריחה. מכאן הוסק כי לגיברלין תפקיד בהתארכות גבעול התפרחת של העירית. ניתן לשרטט קווים המבהירים את דרכי הכוונת ובקרת הפריחה בעירית על-ידי התייחסות פרטנית לשלבים ההתפתחותיים של הצמח וזיהוי תנאי הסביבה המשרים את האצת או האטת התהליכים ההתפתחותיים בכל שלב של הפריחה.

בעבודה זו הונח בסיס ליצירת מודל שיתאר את שלבי ההתפתחות של צמחי העירית בני גנוטיפים שונים והשפעת הסביבה על תהליכים אלה. מודל כזה יאפשר חיזוי על-סמך מדדים איכותיים וכמותיים להתנהגות הצמח. השימוש במידע הנלמד עשוי לסייע למגזר החקלאי בכלים נוספים להתמודדות עם עיכוב הפריחה בגידול הווגטטיבי מחד ועידוד פריחה לזרעים מאידך.

תוכן עניינים

4	תקציר
8	1. מבוא
9	2. סקירת ספרות
9	2.1 טקסונומיה
9	2.2 תפוצה ואברי אגירה של מיני שום
9	3.2 צורת חיים
10	4.2 מחזור החיים שהעירית
11	5.2 התפתחות הצמח
11	6.2 גיל פיסולוגי
12	7.2 התפתחות הפריחה
12	8.2 גורמים המשפיעים על מהלך הפריחה
14	9.2 מורפולוגיה התפתחותית של התפרחת בסוג שום
15	01.2 מנגנון עקרות זכרית
15	11.2 הרכב ואיכות שום העירית
16	21.2 אגרוטכניקה
16	31.2 גידול העירית כגידול תומך איכות סביבה
16	41.2 מטרות העבודה
17	3. חומרים ושיטות
17	1.3 מקור החומר הצמחי
17	2.3 תנאי הגידול
18	3.3 אתרי הניסוי
19	4.3 מורפולוגיה
19	1.4.3 השפעת הטמפרטורה ואורך היום על הצמיחה בשלב הגידול הוגטטיבי
19	2.4.3 המורפולוגיה ההתפתחותית של הפריחה
19	5.3 השפעת הגיל הפיזיולוגי, טמפרטורה, פוטופריודה, וטיפול גיברלין על השראת הפריחה
19	1.5.3 השפעת הגיל הפיזיולוגי על השראת הפריחה
20	2.5.3 השפעת הטמפרטורה על התפתחות הפריחה
21	3.5.3 השפעת משך החשיפה לפוטופריודה ארוכה על פריחת העירית
22	4.5.3 השפעת הטיפול בגיברלין על פריחת העירית
23	6.3 התגובה של 12 שושרות מבוררות (קלונים) לפוטופריודה ארוכה בתנאים מבוקרים

24	7.3	סטטיסטיקה
25	4	תוצאות
25	1.4	ארכיטקטורה
26	2.4	מורפולוגיה התפתחותית
26	1.2.4	התפתחות וגטיבית
27	2.2.4	תהליך רפרודוקטיבי
30	3.4	פיזיולוגיה של הפריחה
30	1.3.4	גורמים פנימיים
32	2.3.4	גורמי סביבה
41	3.3.4	השפעת השונות הגנטית על הבדלים בפריחה בתגובה להשפעת גורמים חיצוניים
46	5	דיון
47	1.5	התפתחות וגטיבית
48	2.5	השפעת תנאי הגידול על הארכיטקטורה של הצמח וקצב צמיחתו
49	3.5	גיל פיזיולוגי נעורים ומעבר לפריחה
49	4.5	שונות גנטית
49	5.5	מורפולוגיה התפתחותית והשוואתית של התפרחת והפרח
49	1.5.5	מעבר משלב וגטיבי לפרודוקטיבי
50	2.5.5	התפתחות התפרחת
50	3.5.5	התפתחות הפרח
51	4.5.5	פיזיולוגיה של הפריחה
51	5.5.5	השפעת הסביבה על האינדוקציה, האיניציאציה וההתמיינות של התפרחת
52	6.5.5	השפעת תנאי סביבה על ההתארכות גבעול פריחה
53	6.5	גיברלין
54	6	סיכום
55	7	רשימת מקורות
63		תקציר באנגלית

1. מבוא

מוצא העירית (*Allium schoenoprasum* L.) באזור הממוזג של צפון אירופה, Fritsch and Friesen (2002). הצמח הזה וחבריו בתת-סוג *Rhizirideum* נפוצים במרבית שטחי אירואסיה, ובעיקר מהאלפים והקווקז עד למזרח ארופה. תרבות הצמח החל באיטליה ככל הנראה סביב המאה ה-16, משם אוקלם בגרמניה וממנה נפוץ למרכז, לצפון ולמערב אירופה (Fritsch and Poulsen, 1990; Friesen, 2002).

דרישותיו האקולוגיות של הצמח הזה שונות מהתנאים הקיימים בארץ. באזור המוצא הצמחים גדלים לאט בחורף (Fritsch and Friesen, 2002), תקופת הנעורים (juvenile phase) שלהם נמשכת שנה עד שנתיים ואחריה יתמיינו אברי התפרחת בתוך הבצ (Kamenetsky, 2000), והפריחה תחול בקיץ (Fritsch and Friesen, 2002). התנאים האופטימאליים לגדילת עלי העירית מתקיימים כאשר הפוטופריודה מתארכת ובטווח טמפרטורות של 17-25 מ"צ (Poulsen, 1990).

אקלום העירית בישראל התאפשר הודות למחקר ולפיתוח המקומי (Dudai et al., 2001), ומאז, נמנה צמח העירית על גידולי התבלין החשובים, ומהווה מרכיב עיקרי וגדל בסל התבלינים לייצוא. המכירה בחו"ל מכניסה כ-25 מיליון דולר בשנה המהווים כ-17% מכלל יצוא התבלינים (היחידה לחקר שווקים משרד החקלאות ופיתוח הכפר, 2007; מועצת הצמחים, יולי 2006). נוסף לתרומה הישירה, מהווה הצמח הזה מנוף חשוב ליצוא של מיני תבלין אחרים, שרכישתם מותנית על-ידי הקונים בין היתר, בהספקה סדירה של העירית לרמיהו וחבריו (2005).

בארץ מגדלים זני עירית שפותחו באירופה, וריבויים מזרעים מיובאים בעלות משוערת של כמיליון דולר בשנה. הזנים הללו אינם מתאימים כהלכה לגידול בתנאי הארץ יתרה מכך, יצרני הזרעים שם אינם מקפידים על טוהר הזן ולכן נפְרַת שונות רבה בגדילה ובמראתבין הצמחים ובין השנים (דודאי וחבריו, 1999).

בשנים האחרונות הושקעו בישראל מאמצים ומשאבים לטיפול עירית, ובעיקר בבירור טיפוסים סבילים לחום הקיץ - גורם הסביבה העיקרי המגביל את הייצור בעונה זו (Dudai et al., 2001), יישום תוצאות הטיפול הזה משתהה בשל הקשי לכוון ולרכז פריחה ולייצר זרעים באקלים הישראלי. הקשי הזה נובע מניגוד עניינים בין המגדלים של המוצר הטרי כתבלין לבין יצרני הזרעים. הראשונים מעוניינים בצמחים שאינם פורחים או שפריחתם מעטה שכן זו פוגעת באיכות המוצר (Dudai et al., 2001). יצרני הזרעים לעומתם מעוניינים בפריחה מרובה ומרוכזת, ליעול ההאבקה באמצעות הדבורים, ולאסיף מרוכז של הזרעים. אסיף במועדו יצמצם הרבה את השפיכה של זרעים בשלים ויאפשר ייצור כלכלי של זרעי עירית בישראל.

בכוונה להשיא את היבול של עלים עתיראיכות מחז, ולאפשר טיפוח וייצור זרעים של קווים נבחרים המתאימים לגידול בארץ מאידך, נדרשים לימוד התנאים, המורפולוגיה והפיסיולוגיה של הפריחה מחקר זה נועד ללמוד ולהכיר את הגורמים המשפיעים על הפריחה והכוונתה, ואת הפיסיולוגיה והאנטומיה של התפתחות הפריחה של העירית בתנאים השוררים בישראל.

2. סקירת ספרות

2.1 טקסונומיה

המיון הקלאסי מיקם את צמחשום העירית (*Allium schoenoprasum* L.) (להלן: עירית), החד-פסיגי (Monocotyledones) בתוך על-סדרת השושניים (*Liliiflorae*), סדרת האספרגליים (*Asparagales*), משפחת השומיים (*Alliaceae*), שבט השומיים (*Allieae*), הסוג שום (*Allium*). סוג זה כולל כ-750 מיני בר ומספר רב של צמחי תרבות חשובים ובהם: בצל הגינה (*A. cepa* L.), כרתי (*A. ampeloprasum* L.), בצלצולית (*A. cepa Aggregatum Group*), שום הגינה (*A. sativum* L.), ורבים אחרים. המיון המודרני המבוסס על מידע ציטולוגי ומולקולארי, ופילוגנט, מיקם את העירית ומינים אחרים בתת-הסוג *Rhizirideum*, בקבוצת ה-*Cepa*. כל המינים בתת-הסוג הזה מכילים שמונה זוגות כרומוזומים מפתחים בד"כ קנה שרש או בצל-מדומה הבנוי מבסיסי עלים. אברים כאלה מצויים גם במינים בני תת-הסוג *Amerallium*. לעומתם, בני תת-הסוגים *Caloscordum* ו-*Melanocrommyum*, *Allium* מפתחים בצל אמיתי (Kamenetsky, 1992; Kamenetsky and Fritsch, 2002).

2.2 תפוצה ואברי אגירה של מיני שום

התפוצה הטבעית של השומיים רחבה מאוד, מהאזור התת-קוטבי ועד לאזורים תת-טרופים (Kamenetsky and Rabinowitch, 2006; Fritsch and Friesen, 2002). מרכז ההתהוות הראשוני והעיקרי של הסוג – במרכז ובמזרח אסיה ומרכז ההתהוות המשני משתרע מתורכיה ועד ארץ ישראל תפוצתם הגיאוגרפית הרחבה של מינים בסוג זה והחשיפה שלהם לשונות סביבתית רבה גרמו להתפתחותם של הבדלים גדולים במחזורי החיים בין תת-סוגים (Kamenetsky and Rabinowitch, 2006), במורפולוגיה (De Mason, 1990) ובפיסיולוגיה (Brewster, 1994) של צמחים אלה. עוד נמצאה שונות בגודל הגנום בין המינים בסוג (Ohri, et al., 1998) ובין הזנים בתוך המין מיני השום נחלקים לשתי צורות גאופיטיות עיקריות: צל וקנה שורשטיבו של האיבר הגיאופילי ותבנית הגדילה של הצמח קשורים ישירות לתנאי הסביבה באזור המוצא של תת-סוגים (Pastor and Valdes, 1985). (Kamenetsky, 1992).

3.2 צורת חיים

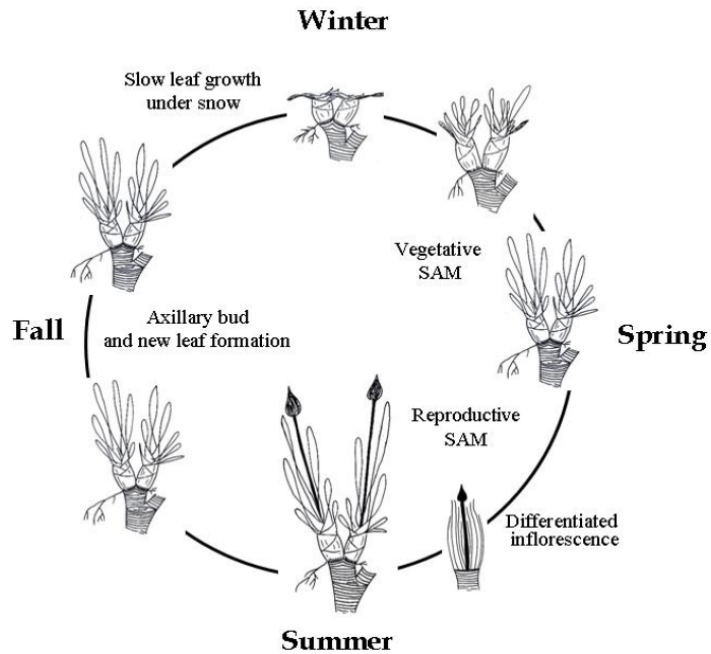
Christen C. Raunkiaer (1904) פיתח שיטה לסווג מיני צמחים על-פי אמת המידה של "צורות חיים". חלוקה זו מתבססת על מיקומו של קודקוד הצמיחה במהלך העונה בה שוררים תנאי סביבה קשים (העונה הקרה/יבשה/חמה/רטובה), והסביבה האקולוגית בה גדל הצמח (Smith, 1913).

לפי סיווג זה, מיני השום (*Allium*) שייכים לקבוצת הקריפטופיטים- המייצרים איברים רדומים מתחת לפני השטח (מים או קרקע). קדקוד הצמיחה של הצמחים בתת-הקבוצה: גאופיטים

(Geophytes) - תת קרקעי, ובתת קבוצה הידרופיט (Hydrophytes) - מתחת לפני המים. לעומתם, הקמיקריפטופיטים (Hemicriptophyte) גדלים בשכבת הקרקע העליונה, והתפשטות הצמח - רוחבית (Smith, 1913; Kamenetsky and Rabinowitch, 2006).

4.2 מחזור החיים של העירית

באזור המוצא, נובטים הזרעים באביב, הצמחים גדלים בקיץ, ובסתיו שוקעים בתרדמת- חורף במהלכה נצברות מנות קור המשרות פריחה הצמחים חוזרים ומלבלבים באביב של שנת הגידול השנייה ופורחים בקיץ (איור 1) (Poulsen, 1990; Kamenetsky and Rabinowitch, 2006). בארץ, מנביטים את הזרעים בסתיו, הצמחים מתפתחים לאיטם בחורף וממשיכים את הצמיחה לאורך השנה כולה ללא שלב תרדמה נראה לעין. באביב, הפוטופריודה מתארכת ומשרה התמיינות של קודקוד הצמיחה מווגטטיבי לפרודוקטיבי, וההתארכות והפריחה חלים בקיץ של שנת הגידול הראשונה (פויטבסקי ודודאי, 1992; Poulsen, 1990; Kamenetsky and Rabinowitch, 2006). בצמחים בני תת-הסוג *Rhizirideum*, אליה משתייכת העירית, הצמיחה נמשכת לאורך כל השנה אם זאת טמפרטורות חורף נמוכות מאטות את תהליך הצמיחה (Kamenetsky and Rabinowitch, 2006) ונראה כי הצמח נכנס לשלב מנוחה מוקדמת, בו אברי הצמח נמצאים במצב קדם תרדמה ("predormancy") - משלב זה רמת ההשפעה של תנאי הסביבה על הצמח תרד עם ירידת הטמפרטורות (Vegis, 1964).



איור 1: מחזור חיים של צמח בן תת-הסוג *Rhizirideum* באיזור המוצא של המין. Shoot Apical Meristem -SAM.

5.2 התפתחות הצמח

הזרע: לאחר ההפריה והחנטה, יתפתחו הזרעים בהלקטים, וכשישלימו את התפתחותם ויבשילו, תתקשה קליפת הזרע וצבעה ישתנה לשחור. קשוות ההלקטים תפתחנה בהדרגה, והזרעים ישפכו. בדנמרק ההבשלה חלה בתחילת יולי, ויבול הזרעים כ-300 ק"ג/הקטר (Poulsen, 1990).
נביטה והצצה: הזריעה בעומק של 5-10 מ"מ (Poulsen, 1990). לאחר הנביטה יגיח השרשון ויציץ הפסיג הכפוף, בדומה להצצה של מיני *Allium* האחרים (De Mason, 1990). כיפת הפסיג באזור הכפוף מצופה רקמה קשה המאפשרת פריצה של קרום הקרקע בלי שהרקמות הרכות תפגענה. הפסיג מוריק בחשיפה לאור ומתיישר כשקליפת הזרע והאנדוספרם שבתוכה נשארים מחוברים לקצה הדיסטאלי. לאחר מכן יגיחו העלים האמיתיים שכולם נבובים וגליליים העלה הראשון מגיח דרך חריר המצוי בחלקו הפנימי של נדן הפסיג והעלה הבא אחריו מגיח מחובו של העלה שקדם לו (De Mason 1990).

התבססות וגטיבית: החלוקה הראשונה של נצר צדדי חלה בבצלצולית לאחר שהתפתחו ארבעה עלים אמיתיים, וחלוקות נוספות יתקיימו כסדרן לאחר התפתחותם של שני עלים נוספים (Krontal et al., 1998). התפתחות העירית דומה לזו של הבצלצולית אך הצמח אינו מפתח בצל אלא בצלים מדומים ים המקובצים על קנה- שורש קטן. ההתפצלות הראשונה של העירית חלה לאחר שהתפתחו 2-3 עלים אמיתיים, ונמשכת בקצב קבוע. כך נוצר צבר של בצלים מדומים המחוברים זה לזה בריזום קצר (Brewster, 1994).

מבנה התפרחת: גבעול הפריחה מתארך כפרק אחד עד לגובה 60-70 ס"מ (Rabinowitch, 1990). סוכך התפרחת (umbel) מכיל פרחים רבים, כל אחד מחובר לעוקץ ארוך. אורך עלי העטיף נע בין 6 ל-15 מ"מ וצבעם סגול-לילכי, וורוד או לבן. הפרח מכיל ששה אבקנים המחוברים זה לזה ולעטיף עד חצי גובהם, וביניהם מצויה השחלה שסביבה צופנים. הפרחים נפתחים בדורים, מקודקוד הסוכך ובהדרגה עד לבסיסו. ההאבקה מתקיימת בעיקרה בין פרחים הגדלים על תפרחות שונות (האבקה זרה) ובין פרחים בתוך תפרחת אחת (האבקה עצמית), ונעזרת בחרקים שונים, ובעיקר דבורנים, (Poulsen, 1990).

הפריחה בארץ מתחילה במארס ונמשכת עד יוני, והזרעים שיתפתחו מכ ל פרח יבשילו כחודש לאחר האנתזיס. לפיכך, בכל עת מצויים גבעולי פריחה וזרעים בשלבים שונים של התפתחות: מחנטה ועד הבשלה. בהבשלה, נפתחות הקשוות והזרעים נושרים אל הקרקע, עובדה המקשה מאד על יצרני הזרעים ומהווה גורם מגביל עיקרי לגידול הזרעים של העירית בישראל. ייצור מקומי של זרעי עירית יתאפשר רק כאשר תפותח שיטה אמינה להשראת פריחה מרוכזת והבשלה אחידה, שתאפשר אסיף מרוכז של הזרעים.

6.2 גיל פיסיוולוגי

הגיל הפיסיוולוגי של צמחים בעלי ציר עיקרי נקבע על- פי מספר העלים וניצני עלים, ובצמחים מסתעפים - מתבססים על מספר העלים וצורתם, אופי בית השורשים, לבלוב של ענפים מסוימים, פריחה, שינוי ביחסים המספריים של פרחים בעלי מיניות שונה, ועוד (Gatsuk et al.,).

1980). המעבר משלב התפתחותי אחד לאחר מלווה לרוב בשינויים פיסיולוגיים - כמותיים ו/או איכותיים. כך המעבר מהשלב הווגטיבי לרפרודוקטיבי חל בצמחים רבים רק לאחר שבגרו והגיעו לגיל פיזיולוגי מתאים (post-juvenile phase) (Le Nard and De Hertogh, 1980; Gatsuk et al., 1993). בצל הגינה (*A. cepa*) למשל, יעבור משלב הנועורים לשלב של בגרות פיסיולוגית רק לאחר שיפתח מספר מינימאלי של 12-14 עלים ובתנאי שהצמח נחשף ל השראת הקור (Rabinowitch, 1990). כך גם גיאופיטים רבים אחרים הזקוקים להשראת הסביבתמפרטורה/אורך יום) לפריחה. אחרים יפרחו בכל תנאי לאחר שיגיעו לבגרות כלומר יצברו מסה קריטית שתאפשר תמיכה בפריחה ובהתפתחות הזרעים עד להבשלתם (Gatsuk et al., 1980).

השלטון הקוד קודי של צמחי העירית - חלש, ולכן ניצנים חיקיים רבים מבלבלים וצומחים במקביל לציר הראשי. ענפים צדדים אלה, אף הם בעלי שלטון קודקודי חלש, מתפצלים כבר לאחר התארכותם של שנים- שלושה העלים הראשונים של הנבט (Poulsen, 1990) ולפיכך קשה להגדיר את הגיל הפיסיולוגי של הצמח הזה על-פי מספרם.

7.2 התפתחות הפריחה

ההתפתחות הרפרודוקטיבית מתחלקת לחמישה שלבים רצופים (Le Nard and De Hertogh, 1993): אינדוקציה (Induction) - השלב בו קולט הצמח את האות /ות המכוונים התמיינות לפריחה. אות/ות זה/אלה יכול/ים להיות אנדוגני/ים ו/או אקסוגניים ויבואו לידי ביטוי בתנאי שהצמח סיים את גיל הנועורים.

איניציאציה (Initiation) - השלב בו תאים של המריסטמה הקודקודית מתחילים להתחלק במרץ ולהתמייין לרקמה רפרודוקטיבית, המעבר הזה בין השלב הווגטיבי לרפרודוקטיבי מלווה במיני שום בשינוי מבני של המריסטמה משטוחה לכיפתית (Kamenetsky and Rabinowitch, 2001). התמיינות (Differentiation) - תאי הקדקוד מתמיינים לרקמות מתמחות וניתן להבחין בבירור באברי התפרחת ובאברי הפרח.

התארכות (Elongation) - גדילה והתארכות של עמוד התפרחת והשלמת התפתחותם של אברי הפרח.

הפריחה (Anthesis) - פתיחת הפרחים, הבשלת האבקה ושחרורה ונכונות הצלקת. תגובת הצמחים להשפעת הסביבה, והתבטאות הפריחה, על כל שלביה, מושפעים מגנוטיפ הצמח ומתנאי הסביבה וניתן להשפיע ואו לכוון אחד מהתהליכים מקצתם, מרביתם או כולם על-ידי מתן חומרי צמיחה (Naamni et al, 1980; De Hertogh and Le Nard, 1993; Naor et al, 2004; Davis, 2009).

8.2 גורמים המשפיעים על מהלך הפריחה

תהליכי הפריחה נקבעים על-ידי שילוב ההשפעות של גורמים אנדוגניים ואקסוגניים רבים המכוונים את התפתחות הצמח, לצימוח וגטיבי או רפרודוקטיבי, להתפתחות פריחה וייצור הזרעים.

המורפולוגיה ופיסיולוגיה הפריחה של העירית מוכרים אך מעט (Poulsen, 1990) ואין בידע הקיים כדי לבסס שיטות אגרוטכניות למניעה או לצמצום הפריחה בשדות הייצור של ירקתבלין הזה, ואת הפגיעה באיכות המוצר. חסר גם ידע המאפשר ריכוז הפריחה בשדות ייצור הזרעים. עיקר הידע הקיים הוסק מתצפיות חקלאיות וממידע שהצטבר בלימוד הפריחה של מיני גיאופיטים אחרים, קרובים ורחוקים (Flaishman and Kamenetsky, 2006; Kamenetsky and Rabinowitch, 2002).

ארבידופסיס מהווה צמח מודל חשוב ללימוד הגנטיקה והפיסיולוגיה של תהליכים התפתחותיים בצמח. בצמח זה הוגדרו ארבעה שיערים להתחלת תהליך הפריחה (Tremblay and Colasanti, 2006) ואלה משמשים ללימוד ההתפתחות של הפריחה במינים אחרים:

א. וורנליזציה צמחים רבים יגיבו לקור בפריחה בהתפתחות מיטבית של התפרח (Streck, 2003). מינים רבים של שום ממרכז אסיה דורשים חשיפה ממושכת לקור להשראת הפריחה שתתקיים שם במאי-יוני. מאידך, שום אשרסון (*A. aschersonianum*) שמקורו במזרח התיכון, יפרח ללא השראת קור (Kamenetsky et al., 2006).

תגובת הצמחים לקור מושפעת על-ידי שלושה גורמים:

1. טמפרטורת החשיפה.

2. משך החשיפה לטמפרטורה נמוכה.

3. גילו הפיסיולוגי של הצמח.

רוב מיני השום למאכל מגיבים לקור בתחום מיטבי שנע בין 5 ל-12 מ"צ (Rabinowitch, 1985) אך שונים מאד במשך החשיפה הנדרש ובגיל הפיסיולוגי המוגדר כשלב-הנעורים.

ב. אורך יום - חשיפת הצמח במהלך התפתחותו לפוטופריודה מתאימה (קצרה/ארוכה) תדכא או תעודד מעבר מצימוח וגטטיבי לפרודוקטיבי, ו/או תשפיע על המעבר מצימוח נמרץ לשלב האגירה והתרדמה, או החזרה ממנו (Van Kampen, 1972; Levy et al., 1979).

מערכת התגובה לפוטופריודה 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 (Searle and Coupland, 2004).

ג. שילוב של שני גורמי הסביבה העיקריים: פוטופריודה וטמפרטורה.

החשיפה המשולבת לשני גורמי סביבה עיקריים אלה עשויה להשרות פריחה. כך שילוב של פוטופריודה קצרה (9-12 שעות) וטמפרטורות נמוכות (5-12 מעלות צלסיוס) משרה פריחה בצמחי *A. fistulosum* (Nakamura, 1985).

ד. מסלול אוטונומי הפריחה חלה ללא תלות באורך היום מסלול זה הוצע לאחר שנמצאו מוטנטים של ארבידופסיס בעלי פריחה מאוחרת בכל תנאי אורך ועם רגישות גבוהה לקור (Martinez-Zapatero et al., 1990; Mouradov et al., 2002 and Somerville).

ה. גיברלין- עשוי להשרות פריחה ולעודד את התפתחות התפרחת בסוגים ובמינים שונים של צמחים גם בתנאים סביבתיים שאינם אינדוקטיביים לפריחה (Wittwer, and Bukovac, 1957; Davis, 2009). טיפול בגיברלין בצמחים הפורחים מסלול האוטונומי מזרז את הפריחה (Blázquez, et al., 1998), ומעודדה במיני צמחים הפורחים בתגובה לפוטופריודה ארוכה גם בתנאים של פוטופריודה קצרה. במקרים כאלה עשוי השימוש במעכבי גיברלין לעכב את הפריחה או למנעה (Singh et al., 2002; Mouradov et al. 2002).

השפעת הסביבה(בעיקר קור) על השינויים האנדוגניים והאיכותיים של גיברלינים ועל השינויים ההתפתחותיים של התפרחת נחקרו הרבה (Blázquez, et al., 1998). חמרי צמיחה מקבוצת הגיברלינים מעודדים את התארכות גבעול הפריחה של הבצל (Naamni et al., 1980; Rabinowitch 1990; Redemacher, 1991), בצלים של בצל הגינה (*A. cepa*) צוברים גיברלין בהשפעת הקור (Isenberg and Thomas, 1970). בצמחים אלה ניתן להבחין בשני שיאים של גיברלין: הראשון קודם להתמיינות המריסטמה הקודקודית מוגטיבית לפרודוקטיבית הוצע כי שיא זה נובע מהקיוט ומשפיע על ההתמיינות המריסטמטית השיא השני נצפה בבצלים מלבליים, וכנראה קשור בעיקרו להתארכות גבעול הפריחה (Naamni et al., 1980; Rabinowitch, 1990). טיפול בגיברלין בראשית הפריחה של בצל הגינה ושל בצלצולית האיץ את התארכותם של עמודי הפריחה, אך לא החליף את השראתה (נאעמני, 1980; קרונטל 1998; Rabinowitch, 1985 1990). טיפול בגיברלין עשוי לשמש תחליף חלקי או מלא להשראת הפריחה על- ידי קור או פוטופריודה גם במיני צמחים אחרים (Levy and Dean, 1998). טבילה של צמח 'בת-קלה חבשית' (*Zantedeschia spp.*) בגיברלין האיצה את ההתמיינות של התפרחת (Naor et al., 2004) וריסוס צמחי נץ חלב דוביום (*Ornithogalum dubium*) בגיברלין זרז את התארכותו של גבעול הפריחה ואת הפריחה (צמח וקמינצקי, 2006). תגובות הפריחה שלעיל מושפעות על- ידי השונות הגנטית בתוך ובין המינים.

9.2 מורפולוגיה ההתפתחותית של התפרחת בסוג שום

Louis and Auguste Bravais (1887) (על פי: Mann, 1959), היו הראשונים שחקרו את מבנה התפרחת של מיני שום. הם תארו את התפרחת של *A. moly* (תת-סוג *Amerallium*) כמבנה המכיל שני צברי פרחים מסודרים באופן סימפודיאלי אחד על גבי השני. אחריהם תארה Weber (1929) את הפריחה של *A. odorum* (תת-סוג *Rhizirideum*) כתפרחת מסיימת עטופה במתחל, בה בבסיס כל פרח יתפתח פרח נוסף מניצן חיקי. הסתעפות דיכוטומית זו תמשיך ותאפשר התפתחות ניצני תפרחת צדדיים.

חקירת המורפולוגיה ההתפתחותית של התפרחות של שלושה מיני *Allium*: *A. altissimum*, *A. rothii* ו- *A. karataviense* (תת-סוג *Melanocromnyum*) במיקרוסקופ אלקטרוני סורק מלמדת כי בתחילה מתפתחת מריסטמה קדקודית מרכזת מתמיינת למספר כיפות

מריסטמטיות המהוות פרימורדיות של אשכולות פרחים (Kamenetsky and Japarova, 1997; Kamenetsky, 1994).

התפתחות התפ רחת של בצל הגינה (*A. cepa*) (תת-סוג *Rhizirideum*) תוארה בפרוט על ידי Jones and Emsweller (1936) ו-Hartsema (1961) כמבנה דמוי סוכך, המתמין מניצן אמירי של גבעול קרח חד פרקי. ההתפתחות הרפרודוקטיבית מתחילה בחלוקה של כיפת המריסטמה הקדקודית למספר רב של מרכזים, כל אחד יתפתח לאשכול פרחים במבנה סלילי. בסוף התהליך תכלול התפרחת 200-600 פרחים במספר רב של אשכולות. בתנאי הארץ התארכות התפרחת נמשכת 30 עד 40 יום. לפני הפריחה נפשק המתחל, והפרחים נפתחים בסרוגיות בתוך כל סוככון ובדורים (רבינוביץ, 1989). ההתפתחות של פרחי השום ותפרחותיו תוארו לאחרונה בסדרה של מאמרים.

01.2 מנגנון עקרות זכרית

בעירית מתקיימת עקרות זיכרית ציטופלסמטית (cytoplasmic male-sterile-CMS). עקרות זו נובעת מכישלון ביצור האבקה או בהפצתה כתוצאה מתורשה נקבית (אמהית) (Horn, 2006). בבצל הגינה קיים מנגנון עקרות זכרית המבוסס על מטען תורשתי בציטופלסמה עם פעולתם של גנים גרעיניים [מנגנון גני-ציטופלזמטי] (Jones and Emsweller 1936). Singh and Kobabe (1969) תארו את התפתחות האבקנים העקרים בעירית, לפני שפוענח המנגנון הגנטי של עקרות זיכרית בצמח זה (Engelke and Tatlioglu, 2000). מאז זהו בעירית חמישה סוגי ציטופלסמה: N1, N2 ו-N3 הנורמאליות, כלומר מאפשרות התפתחות אבקה פוריה ולצידן S1 ו-S2 שגורמות לביטוי עקרות בעירית בנוכחות אחד משלושה גנים גרעיניים: X - הגורם לעקרות בכל תנאי, T - הגורם לעקרות בטמפרטורות גבוהות, ו-a המונע ייצור אבקה אלא בצמחים מטופלים בטריציקלין (מעכב שיעתוק) (Engelke and Tatlioglu, 2004). הבנת מנגנון זה האינטראקציה מאפשרת לימוד יחסי הגומלין בין הגרעין לפלסמון במיטוכונדריה, וברמה החקלאית מהווה ה-CMS אמצעי ליצירת זרעי מכלוא בלי צורך בסירוס ידני, וכאסטרטגיה למניעת האבקה על-ידי צמחים טרנסגניים (Chase, 2007; Sandhu et al., 2007).

11.2 הרכב ואיכות שום העירית

העירית מכילה חומרי מוצא (precursor) לטעם ולניחוח המצויים בבצל (*A. cepa*), אך ריכוזיהם בעירית נמוכים (Leino, 1992). עלי העירית מכילים β -קרוטין וויטמין C בריכוזים גבוהים מאלה המצויים במינישום אחרים (Umehara et al., 2006). השמן הנדיף של העירית כולל כ-30 מרכיבים שחלקם (16.8%) מכילים גופרית, כגון: ipropyl disulfide, methyl pentyl disulfide, penthanethiol, ו-penthyll-hydrodisulfid ו-cis/trans-3,5-diethyl-1,2,4-trithiolane (Hashimoto et al., 1983).

בשנים האחרונות גובר העניין בהרכבן ובתפקודן של תרכובות כימיות מכילות גפרית בשל איכותן הבריאותית, ובעיקר במניעת סרטן (Sengupta et al., 2004).

21.2 אגרוטכניקה

זרעי העירית מיובאים לישראל מצפון אירופה , ומונבטים במשתלות מקצועיות במגשים המכילים 200-1000 תאי שתילה . בכל תא מנביטים 20-30 זרעים ושותלים בחלקת הייצור את השתילים בגיל 4-5 שבועות, במרווחים של 10 X 10 ס"מ. קציר ראשון מתבצע לאחר ארבעה – חמישה שבועות, ומהשני ואילך כל שלושה עד ארבעה שבועות בחורף , ושבועיים-שלושה בקיץ (מנור והלפרט, 2002).

העלויות הגבוהות של ייצור העירית נובעות מהעבודה הידנית הרבה המושקעת במיון העלון הקצורה ש <60% מהעלים בשל קצוות שרופים , צבע בהיר , כתמי כסף (נוקי תריפס : בן יקיר וחובריו, 2000) ואורך שאינו מתאים לדרישות הצרכנים . יבול ממוצע לדונם עירית בשנה עומד על כשני טון (מועצת הירקות, 2002).

הגנת הצומח : המזיק העיקרי של העירית בישראל הינו התריפס , שצלקות מציצותיו מותירות כתמים מוכספים על עלי העירית (בן יקיר וחובריו, 2000). הפטריות העיקריות הפוגעות בעירית הן: פיתיום-התוקפת את הנבטים במהלך ההצצה וגורמת לריקבון לח . סטמפיליום- תוקפת את העירית בעיקר לאחר קציר או פציעה וגורמת ליבוש גדמי העלים הקצורים ולהצהבתם

מחלות פיסיוגיות : עירית סובלת מטמפרטורות הקיץ הגבוהות ומניבה במהלכו כשליש מיבול האביב. מקובל שצמחי העירית רגישים מאד ליובש ולמליחות אך לא מוכרת לי עבודה לאפיון התגובה של עירית לעקות אלה. כל מרכיבי האיכות בעירית, כולל תופעת הקצוות היבשים, מושפעים מממשק הדישון, ולאחרונה נמצא קשר ישיר בין ריכוז גבוה <0.5 ח"מ של בורון בתמיסת הגידול לפחיתה ביבול ולייבוש קצות העלים (ירמיהו וחובריו, 2000 ; 2005 ; 2008).

31.2 גידול העירית כגידול תומך איכות סביבה

צמחי העירית מסוגלים לקלוט מתוך מצע הגידול ולצבור מתכות כבדות רעילות בריכוזים גבוהים. שילוב של תכונה זו עם צמיחה מהירה לאחר הקציר מאפשרים להשתמש בצמח זה לטיהור מים /קרקע מזוהמים . אך השימוש העיקרי בעירית הוא למאכל , וככזה יש לנקוט באמצעי הזהירות הראויים לפני השימוש בו כצמח מטהר (Barazani et al., 2004).

41.2 מטרות העבודה

מטרות מחקר זה הם לימוד הביולוגיה ההתפתחותית של העירית כולל הפיזיולוגיה והאנטומיה של הפריחה ואפיון השפעותיהם המשולבות של גורמי סביבה : טמפרטורה, אורך יום ועוצמת האור במהלך ההתפתחות של צמחי העירית על הפריחה.

3. חומרים ושיטות

1.3 מקור החומר הצמחי

צמחי עירית (*A. schoenoprasum*) בני הזן "דנפלד פרגו משופר" (מיובא מדנמרק על ידי חברת "אחים מילצ'ין"), שמשו בכל הניסויים למעט אלה העוסקים בשונות גנטית. חומר הריבוי כלל זרעים ופצלים (כמפורט בפרק התוצאות בכל ניסוי בנפרד). רוב הניסויים נערכו בזריעים, בכונה למנוע את השפעתה של היסטוריית הגידול על תגובת הצמחים המשתתפים בניסויים (קרונטל, 1998). הזרעים נלקחו מאריזה אחת של זרעים כדי לכלול בניסוי צמחים ממקור אחד, ככל שניתן; בניסויים בהם שמשו פצלים בני קלונים מ בוררים, נאסף חומר הריבוי באוגוסט 2005 מצמחים בוגרים שנשתלו בחממה בנווה יער ב ספטמבר 2004; קלונים אלה בוררו על-ידי ד"ר נתיב דודאי, נווה יער, למטרות שונות, כגון: עמידות לחום, טיפוס פריחה, בכירי או אפילי פריחה, דלי קצוות צרובים, וכו' (דודאי וחובריו, 2000).

2.3 תנאי הגידול

הזריעים גודלו במשתלת "חישתיל", כפר ידידיה, בתבניות דפוס מסוג "סופה RS" המכילה 400 תאים, שנפחם 12 סמ"ק האחד, זרע לתא. מצע השתילה מטיפוס "פרפורמה" מכיל דבק שתפקידו לסייע בע יצוב בית השורשים כצורת תא השתילה. השתילים בגיל פיזיולוגי של פסיג ועלה אמיתי אחד הועברו לנווה יער ושמשו שם לניסויים.

הזריעים נשתלו בעציצים שנפחם 0.25 או 0.5 ליטר ובהם מצע שתילה מסוג "דורון 3" מתוצרת "שחם- גבעת עדה" המורכב מ- 25% טוף 0.8, 25% טוף 4.8, 25% כבול, 25% גזם ירוק. למצע זה הוסף דשן "אוסמוקוט" מתוצרת "Scotts" המאופיין בשחרור איטי של מרכיביו: חנקן 15%, זרחן 8%, אשלגן 9% + מיקרואלמנטים בשיעור של 2 ק"ג/מ"ק.

בצלצולים של שושרות (קלונים) הטיפוח נשתלו בספטמבר 2004 בעציצים שנפחם 0.25 ליטר שהכילו מצע מנותק של טוף מדגם "M0-8" (קוטר החלקיקים > 8 מ"מ) תוצרת קיבוץ אלרום. העציצים הושמו בבית רשת 65% צל בנווה יער. הצמחים הודשו בטפטפות בספיקת של 2.5 ליטר/לשעה במשך 20 דקות ליום של תמיסה מימית המכילה 80-100 ח"מ חנקן שמקורו בדשן "שפר" (5-3-8 +NPK 6% מיקרואלמנטים) תוצרת "דשנים וחומרים כימיים בע"מ".

צמחי השושרות פוצלו, נשתלו מחדש באוגוסט 2005, והושמו בפיטוטרון הפקולטה לחקלאות ברחובות, ובהמשך על-פי הצורך – במנהרות עבירות בנווה יער.

3.3 אתרי הניסוי

טבלה 1: תיאור אתרי ניסוי.

תנאי גידול מבוה ומיקום	טמפי חדר חם	טמפי בניים	טמפי קר	הארכת פוטופריודה	לחות אויר	השקייה חדר חם	השקייה בניים	השקייה חדר קר		
פיטוטרון בית דגן		1 ± 23/17 מ"צ (לילה/יום, בהתאמה)		22:00-17:00 ל-16 שעות התקבלה על-ידי הארה בנורות להט המספקות שטף אור של $5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ בגובה הצמחים.	60-70%		אחת ליום במשך 10 דקות טפטפת בטפטוף עד רוויה, בספיקה של 2 ליטר/שעה.			
פיטוטרון רחובות	1 ± 28/22 מ"צ (לילה/יום, בהתאמה)	1 ± 22/16 מ"צ (לילה/יום, בהתאמה)	1 ± 16/10 מ"צ (לילה/יום, בהתאמה)	6:00-20:00-18:00 ל-16 שעות התקבלה על-ידי הארה בנורות להט המספקות שטף אור של $5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ בגובה הצמחים.	60-70%	כל יום במי ברז, עד רוויה.	כל שלושה ימים במי ברז, עד רוויה.	כל ארבעה ימים במי ברז, עד רוויה.		
תאי אחסון בית דגן	1 ± 12 מ"צ	1 ± 8 מ"צ	1 ± 5 מ"צ	ה-הצמחים הוצאו פעם ביומיים לאור שמש חלקי למשך שעותיים	70%	פעמיים בשבוע במי ברז	פעם בשבוע במי ברז	פעם בשבוע במי ברז		
מנהרה עבירה נווה יער- בחיפוי פוליאתילן IR (תוצרת גניגר), שמידודתיה 12 X 5 X 2 מ', אורך X רוחב X גובה, בהתאמה.				החדשייה בוצעה בטפטוף 3 פעמים ביום למשך 15 דקות בטפטפת מווסתת בהספק של 1 ליטר לשעה בדישון ב- 80-100 ח"מ חנקן 6% + 5-3-8				החדשייה בוצעה באמצעות טפטפת נעץ פעמים ביום למשך 10 דקות בטפטפת מווסתת בהספק של 1 ליטר לשעה בדישון ב- 80-100 ח"מ חנקן שמקורו דשן שפר (8-3-5 + 6%)		
לבנה נגד חרקים:				מיקרואלמונטים).						

4.3 מורפולוגיה

1.4.3 השפעת הטמפרטורה ואורך היום על הצמיחה בשלב הגידול הוגטיבי

המורפולוגיה ההתפתחותית של ה עירית נלמדה בצמחים שגודלו בפיטורון ברחובות בשלשה משטרי הטמפרטורה ובשני משטרי הפוטופריודה הקבועים במקום (טבלה 1). שש קבוצות של 25 צמחים לאחת, שמשו בניסוי. אחת לשבועיים, במשך חודשיים, נדגמו באקראי חמישה מכל קבוצה למדידת אורך העלים ומספרם, לקביעת מספר הפצלים, והיחס בין חומר טרי ליבש. מיד לאחר הדגימה, נשקלו הצמחים במאזנים אנליטיים ולאחר מכן יובשו בתנור מאוורר בחום של 70 מ"צ במשך 48 שעות. הדגימות נשקלו והוחזרו לתנור הייבוש ליממה נוספת שאחריה נשקלו שנית, וחוזר חלילה עד שהתקבלו ערכים זהים בשתי מדידות רצופות.

2.4.3 המורפולוגיה ההתפתחותית של הפריחה

50 צמחים גודלו במשך חמישה שבועות בפיטורון הפקולטה לחקלאות ברחובות בחדר בו שררו טמפרטורות של 22/16 מ"צ יום/לילה, בהתאמה ואורך יום של 16 שעות. במהלך הגידול צברו מסה ווגטיבית וחמרי תשמורת. בתום התקופה הועברו הצמחים לקור של 16/10 יום לילה, בהתאמה, ובפוטופריודה של 16 שעות למשך ארבעה שבועות, שאחריהם הוחזרו לגידול בחדר המקורי.

עם הופעתה של ה תפרחת הראשונה נדגמו 20 צמחים באקראי לבדיקות במעבדה. הצמחים הנותרים המשיכו לגדול בתנאי הפיטורון כעתודה, עד תום הניסוי. העלים והגלדים החיצוניים הוסרו מן הצמחים הנדגמים ונלמד המבנה המורפולוגי של קדקוד הצמיחה (Kamenetsky, 1994). בהמשך הוסרו הגלדים הפנימיים ונחשף הקדקוד, ובאלה שהתמינו לפריחה - הוסר המתחל. הדגימות נשמרו בתמיסה של Ethanol 70%, Acetic acid 35%, Formaldehyde 90%, ביחס 5:5:90, בהתאמה, עד לבדיקה המיקרוסקופית. סמוך לבדיקה המיקרוסקופית יובשו הדוגמאות על-ידי השרייה ב ריכוזים עולים של תמיסות מימיות של אצטון של 35, 70, 90, 100 ו-100%, למשך 15 דקות ואחריהן במכשיר Critical Point Drier (Biorad 750, U.K) המכיל פחמן דו חמצני (CO₂) נוזלי. הדוגמאות היבשות הודבקו על דסקיות מתכת, צופו זהב בשכבה שעובייה 10nm, ואלה נלמדו בעזרת מיקרוסקופ אלקטרוני סורק, JCM-35C, תוצרת JEOL, יפן, בפוטנציאל תאוצה של 15 Kv.

5.3 השפעת הגיל הפיסיולוגי, טמפרטורה, פוטופריודה, וטיפול ג'יברלין על השראת הפריחה

1.5.3 השפעת הגיל הפיסיולוגי על השראת הפריחה

הניסוי נערך בין מאי לאוגוסט 2007 וכלל 300 זריעים שגודלו בפיטורון בבית דגן בחדר טמפרטורה של 23/17 מ"צ לילה/יום בהתאמה ובפוטופריודה ארוכה של 16 שעות אור. הגיל הפיסיולוגי נקבע על פי מספר העלים אמיתיים שהתפתחו על הציר הראשי בדומה לבצלולית ולבצל (Rabinowitch, 1990; Krontal et al., 2000). העלים של 25 צמחים שנדגמו באקראי

נספרו פעם בשבועיים. דגימה אקראית של 25 צמחים טופלה בקור של 5 מ"צ בתא אחסון במשך ששה שבועות שאחריהם הועברו בהדרגה דגימות נוספות ודומות של הזריעים לתא האחסון, כל עת שנוסף עלה אמיתי. קבוצת הטיפול האחרונה כללה 25 צמחים בעלי פסיגו-12 עלים ואלה הועברו לתא האחסון ב-21.6.2007. פעם ביומיים נחשפו הצמחים לקרינת שמש לא ישירה במשך שעתיים. מתוך כל אצווה של 25 צמחים נבחרו באקראי חמישה צמחים לקביעת שיעור החומר היבש: לפני טיפול הקור, באמצע טיפול הקור, או בסיומו. בתום טיפול הקור הוחזרו הצמחים להמשך הגידול בחדר המקורי בפיטוטרון למשך חדשיים שאחריהם הופסק הניסוי. מספר הבצלולים לצמח נקבע לפני טיפול הקור ואחריו.

2.5.3 השפעת הטמפרטורה על התפתחות הפריחה

נערכה סדרת ניסויים לבחינת השפעת הטמפרטורה על בקרת הפריחה, כדלקמן:

1.2.5.3 בחינת השפעת שינויים בטמפרטורה ב מהלך ההתפתחות של צמח העירית על התפתחות הפריחה

הניסוי נערך בפיטוטרון הפקולטה לחקלאות, ברחובות. הזריעה בוצעה ב-28.8.06 וב-20.9.08 ו-220 הצמחים נשתלו במיכלי גידול בנפח 0.25 ליטר.

Trt	T C(°)	Plant development (weeks)		
		0-7	8-12	13-untill flowering
1	28			
	22			
	16			
2	28			
	22			
	16			
3	28			
	22			
	16			
4	28			
	22			
	16			
5	28			
	22			
	16			
6	28			
	22			
	16			
7	28			
	22			
	16			
8	28			
	22			
	16			
9	28			
	22			
	16			
10	28			
	22			
	16			
11	28			
	22			
	16			

תושים 1: תיאור סכמטי של מערך טיפולי הטמפרטורה לבירור השפעת הסביבה על ההתפתחות של צמחי העירית מהצצה ועד הפריחה. חלוקת העציצים בפיטוטרון לחדרי טמפרטורה שונים (יום/לילה בהתאמה) 22/28, 22/16, 16/10.

אלה חולקו ל-11 קבוצות טיפול, 20 עציצים האחת (איור 1). הביקורות בניסוי זה היו טיפולים 9, 10, ו-11 שנשארו בתנאים קבועים מתחילת הניסוי ועד סופו.

2.2.5.3 השפעת תנאי הגידול בבית רשת וחממה על הפריחה של שושרות (קלוניס) נבחרות ושלאוכלוסיית זריעים של עירית

הניסוי נערך בבית "ס" "ניר העמק" (עפולה) בחדשים ינואר ליוני 2005 וכלל שלוש שושרות עירית: 3-ד', 16-ד' ו-19-ד' שבוררו בנווה יער, וזריעים של הזן המסחרי "דנפלד פרגו משופר". הצמחים גודלו בעציצים שנפחם 0.5 ליטר, צמח לעציץ. הניסוי הוצב במתכונת דו-גורמית במבנה "חלקות מפוצלות" (בית רשת וחממה) ב-15 חזרות (עציצים) באקראיות גמורה. נתונים כמותיים של הפריחה נאספו אחת לשבוע.

3.2.5.3 השפעת הקיוט (וורנליזציה) על הפריחה

ניסוי שנועד לבחון את השפעת הקיוט על הפריחה נערך בתקופה ספטמבר 2006 - פברואר 2007. 200 זריעים, גודלו כמפורט בסעיף 3.2, חולקו ל-10 קבוצות בנות 20 צמחים האחת. הצמחים בגיל פיסיולוגי של 7-8 עלים נחשפו לטמפרטורה של 5, 8, או 12 מ"צ במשך 4, 6 או 8 שבועות. קבוצת הביקורת גודלה בפיטורון, במכון וולקני, בתנאים מיטביים של 23/17 מ"צ (לילה/יום, בהתאמה) במשטר יום ארוך (פוטייבסקי וחובריו, 1989). במהלך הטיפול בקור נחשפו הצמחים פעם ביומיים לשעתיים של קרינת שמש לא ישירה. בתום טיפולי הקור הועברו הצמחים לפיטורון לחדר בו שהתה קבוצת הביקורת. ספירת גבעולי התפרחת החלה עם הופעת הגבעולים הראשונים ונמשכה בימים ה-132, 137, 153, 160, וה-167 מזריעה.

3.5.3 השפעת משך החשיפה לפוטופריודה ארוכה על פריחת העירית

1.3.5.3 השפעת משך הארה רצופה על הפריחה של עירית

הניסוי נערך בין ספטמבר לדצמבר 2005 בנווה יער. פצלי צמחים בוגרים, בני חמישה עלים, של שושרת שבוררה מתוך הזן "דנפלד פרגו משופר" נשתלו ב-60 עציצים שנפחם 0.5 ליטר, 5 צמחים למיכל. 50 עציצים חולקו באקראי לחמש קבוצות שהונחו בחממה ונחשפו שם לפוטופריודה של 24 שעות אור, למשך 7, 14, 21 או 28 ימים, תוספת האור נתנה על-ידי נורת להט (Philips 100w), בודדת שהוצבה בגובה של 1.5 מטר מעל הצמחים, צפיפות שטף הקרינה בגובה הצמחים הייתה $1.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. 10 עציצים ששמשו בקורת גודלו בחממה בתנאי יום טבעי קצר. בתום כל טיפול פוטופריודי הוחזרו קבוצות הצמחים לחממה למשטר אורך היום הטבעי ואחת הושארה חשופה ליום הארוך של 24 שעות הארה רצופה עד תום הניסוי. במהלך הניסוי נספרו התפרחות בכל הצמחים.

2.3.5.3 השפעת מספר שעות האור ביום על הפריחה

הניסוי, נערך בין ספטמבר לדצמבר 2005. ההכנה זהה לזו שתוארה בסעיף 3.5.3.1. פרט למיקום: הצמחים גודלו במנהרות עבירות בנווה יער, בהן נחשפו ל-12, 16 או 24 שעות אור על ידי נורת להט (Philips 100w) בודדת, צפיפות שטף הקרינה בגובה הצמחים היה 1.4

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. צמחים חשופים לאורך היום הטבעי שמשו בקורת. במהלך הניסוי נספרו התפרחות בכל הצמחים.

3.3.5.3 השפעת עוצמת האור על הפריחה של אוכלוסיית זריעי עירית

מיכלי פוליסטירן מוקצף ששטח פניהם 1 מ"ר ועומקם 40 ס"מ, מולאו בטוף 0.8 והונחו בארבע שורות, שמונה לערוגה. בכל מיכל נשתלו זריעי עירית שגילם הפיסיולוגי פסיג ועלה אמיתי אחד, בשש שורות, 10 שתילים למטר שורה ובסה"כ 60 צמחים למיכל, 240 לערוגה/חזרה. היום הטבעי הוארך ל-16 שעות אור על הארה בנורת להט בודדת (100w Philips) שהותקנה מעל הצמחים בראש הערוגה כך שנוצר מפל רצף (gradient) של עוצמת האור על פי המרחק בין הצמחים ממקור האור (טבלה 1). עוצמת האור נמדדה במד-אור Li - 188B Integrating Quantum Radiometer Photometer. תוצרת "LI-COR Biosciences", במהלך הניסוי נספרו התפרחות בכל הצמחים.

טבלה 2: עוצמת האור בחלקות התצפית ומרחקן ממקור האור.

מספר חלקה	מרחק ממקור האור (מ')	צפיפות שטף קרינה ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
1	1.3	1.38
2	2.6	0.502
3	3.9	0.129
4	5.2	0.115
5	6.5	0.083
6	7.8	0.061
7	9.1	0.039
8	10.4	0.028

4.5.3 השפעת הטיפול בג'יברלין על פריחת העירית

הניסויים נערכו בפיטוטרון הפקולטה לחקלאות, ברחובות, שם טופלו הצמחים בתמיסות גיברלין בריכוז 50 ח"מ שהוכנו מתכשיר "גיברלון" (GA3 בריכוז של 0.25% חומר פעיל; תוצרת "Fine" אנגליה, מיובא על ידי חברת "פדרמן ובניו אחזקות בע"מ", ומשווק על ידי חברת "אחים מילצין בע"מ), בתוספת 0.05% "שטח 90 Alkyl phenol ethylene oxide condensate" ("מכתשים מפעלים כימיים בע"מ"). הטיפול היחיד בגיברלין נתן לצמחים בגיל פיסיולוגי של 7-8 באמצעות מרסס פניאומאטי ידני בנפח 1.5 ליטר, תוצרת STAR.

1.4.5.3 השפעת ריכוז הג'יברלין על פריחת העירית

זריעי עירית בעציצים חולקו ל שש קבוצות בנות 25 צמחים האחת וגודלו כמתואר בסעיף 3.2, במשך חמישה שבועות, בטמפרטורה של 22/16 לילה/יום, בהתאמה, בפוטופריודה של 16 שעות אור בפיטוטרון הפקולטה לחקלאות. בסיומם הועברו הצמחים לחדר הקר (16/10 לילה/יום, בהתאמה) שם שהו בפוטופריודה של 16 שעות אור למשך ארבעה שבועות, שאחריהם הוחזרו לחדרים המקוריים, עד לפריחה. טיפול יחיד של ג'יברלין ניתן במועד ההגחה של התפרחת הראשונה בכל קבוצת טיפול. הצמחים רוססו עד נגירה בתמיסה מימית של ג'יברלין (ראה סעיף 3.5.4) באחד הריכוזים שלהלן:

1. 25 ח"מ; 2. 50 ח"מ; 3. 75 ח"מ; 4. 100 ח"מ; 5. ביקורת - מי ברו; 6. ביקורת - מי ברו בשילוב שטח 90 בריכוז 0.05%.

2.4.5.3 השפעת מועד הטיפול בג'יברלין על הפריחה של העירית

הניסוי נועד לבחון את מועד הטיפול המיטבי של הג'יברלין והשפעתו על הפריחה. 200 זריעי עירית בעציצים גודלו כמתואר בסעיף 3.5.4.1, חולקו לחמש קבוצות, שכולן טופלו בתמיסה מימית של ג'יברלין (ראה סעיף 3.5.4) בריכוז 50 ח"מ, באחד המועדים שלהלן: 1. מיד לפני צינון; 2. שבועיים מתחילת הצינון; 3. לאחר שבועיים של צינון שאחרי הועברו הצמחים המטופלים לחדר טמפ' 22/16 ופוטופריודה של 16 שעות אור; 4. מיד לאחר צינון, לפני ההעברה לטמפרטורה של 22/16 לילה/יום, בהתאמה, בפוטופריודה של 16 שעות אור; 5. עם הגחת ניצן פריחה ראשון. לכל קבוצה נוספה ביקורת של חמישה עציצים שרוססו במים וחמישה עציצים שרוססו בתמיסה מימית של משטח.

6.3 התגובה של 12 שושרות מבוררות (קלונים) לפוטופריודה ארוכה בתנאים מבוקרים

במהלך השנים 2003-2005, בנווה יער, נרשם מועד הפריחה של 12 שושרות שגודלו בבית רשת, חשופים לטמפרטורת הסביבה ולאורך יום משתנה (טבלה 3). ב-2006, נשתלו עשרה פצלים/שושרת בשני עציצים (חמישה פצלים לעציץ) שנפחם 0.5 ליטר ומכילים מצע שתילה תוצרת חברת שחם-גבעת עדה. העציצים הושמו בפיטוטרון בפקולטה לחקלאות ברחובות בחדר בו שררו טמפרטורות של 22/16 מ"צ (לילה/יום, בהתאמה) ופוטופריודה של 10 או 16 שעות. עם פתיחת המתחל נספרו התפרחות בכל עציץ, ונמדד אורך הגבעול.

טבלה 3: ראשית הפריחה של 12 שושרות שנבחרו לניסוי, לתצפית בשנים 2003-2005.

מועד הפריחה			קבוצה
2005	2004	2003	
16/6/05	24/6/04	3/6/03	הרדוף 2
10/4/05	20/4/04	13/4/03	הרדוף 4
9/5/05	24/6/04	8/5/03	טיפוסי פריחה 18
17/4/05	20/4/04	24/4/03	טיפוסי פריחה 19
14/4/05	20/4/04	27/4/03	טיפוסי פריחה 16
16/6/05	3/6/04	8/6/03	טיפוסי פריחה 9
28/4/05	29/4/04	8/5/03	חופשיות 16
20/4/05	20/4/04	27/4/03	מבודד 16
25/4/05	29/4/04	11/5/03	גניגר פרגו
5/5/05	2/5/04	4/5/03	גניגר ד-19
5/5/05	10/5/04	14/5/03	גניגר ד-16
5/5/05	2/5/04	4/5/03	גניגר ד-3

7.3 סטטיסטיקה

הניתוחים הסטטיסטיים בוצעו באמצעות תוכנת JMP 4 (חברת SAS 2001).

המודל הבסיסי ששימש אותנו בניתוח הניסויים היה מבנה רב גורמי בבלוקים באקראי.

$$X_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + \delta_k + e_{ijk}$$

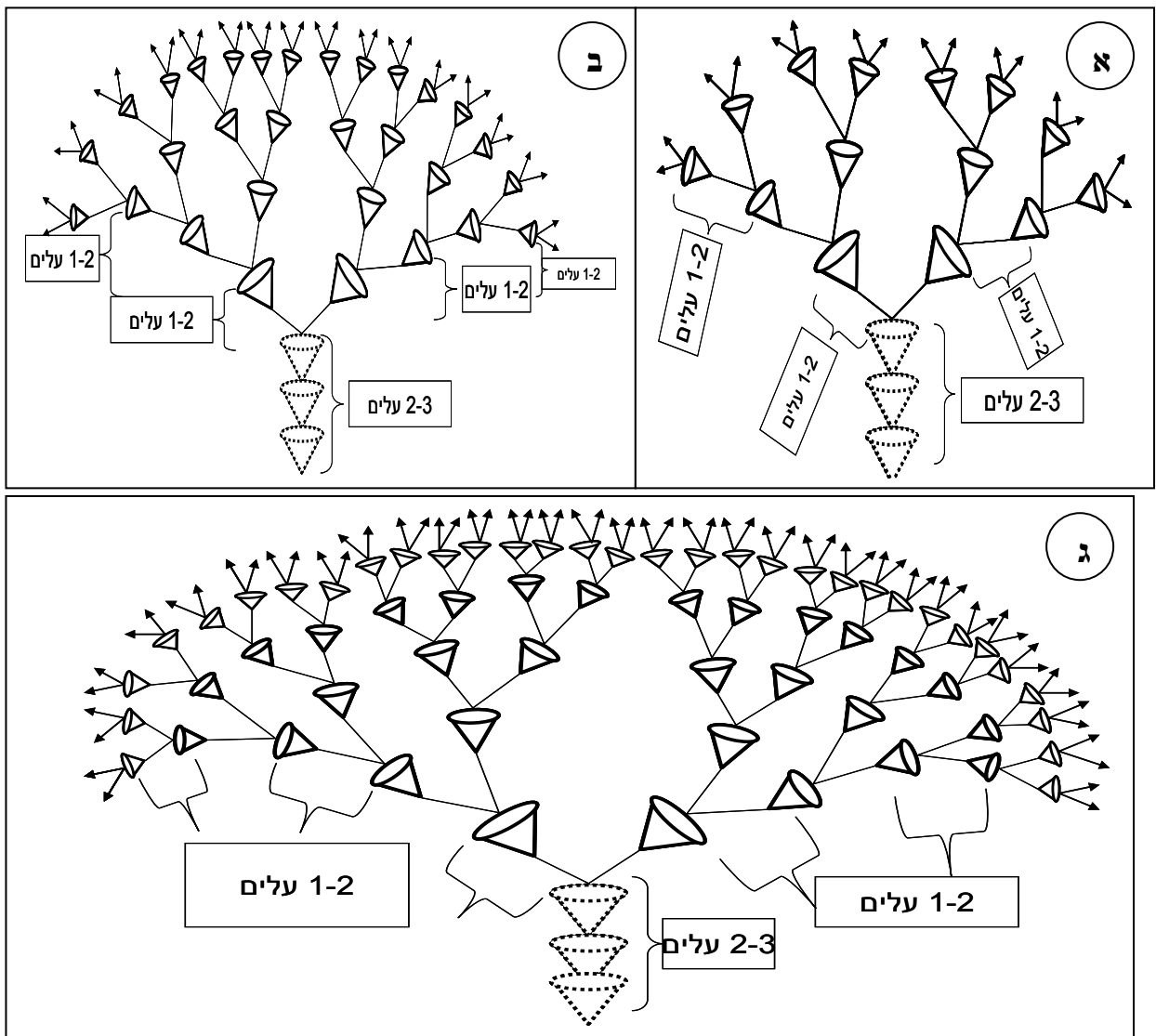
ממוצע הניסוי = μ ; אפקט גורם ראשון = α_i ; אפקט גורם שני = β_j ;

שגיאה = e_{ijk} ; אפקט הבלוק = δ_k ; השפעת גומלין = $\alpha\beta_{ij}$.

4. תוצאות

1.4 ארכיטקטורה

צמח העירית מתפצל הרבה ומפתח בצל (ים) מדומה/ים המורכב/ים מגלדים. ההתפצלות מתחילה כבר בעלה האמיתי השני או השלישי ובהמשך חלה אחת לעלה או שנים. קצב הצמיחה מושפע ישירות מטמפרטורת הסביבה (איור 1) ומבוטא במספר העלים והפצלים שהתפתחו בתקופה מוגדרת. צמחים שגודלו בטמפרטורה של 16/10, 22/16 או 28/22 מ"צ (לילה/יום בהתאמה) פתחו שלושה פצלים ו-17 עלים (איור 1.א), ארבעה פצלים ו-33 עלים (איור 1.ב) או חמישה פצלים ו-65 עלים (איור 1.ג). בהתאמה. מספר הפצלים גדל עם התפתחות הצמח, עד לשלב בו כל פצל יתפתח לצמח עצמאי שימשיך את ריבוי הווגטיבי ללא קשר עם צמח האם. כך נוצר צבר שמקורו מזרע יחיד. צבר זה מכיל עשרות פצלים (תמונה 1).



איור 1: הצגה סכמטית של המורפולוגיה של צמח העירית בשלב הווגטיבי שלה תפתחותו. הצמחים גודלו בפיטורון הפקולטה לחקלאות ברחובות בתנאי יום ארוך ובשלושה משטרי טמפרטורה: א- 16/10 מ"צ (לילה/יום בהתאמה), ב- 22/16 מ"צ (לילה/יום בהתאמה) ו-ג- 28/22 מ"צ (לילה/יום בהתאמה). כפי שנצפו ביום ה-72 מהצצה. מקרא: ∇ - עלה יבש, ∇ - עלה ו \uparrow קודקוד ווגטיבי.

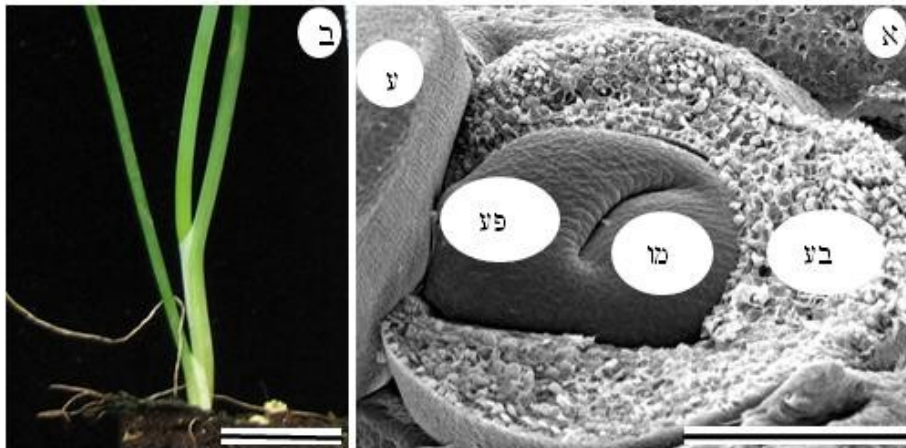


תמונה 1: צבר צמחים שמקורו בזר יע יחיד, שגודל בחממה בה נשמרה טמפרטורת מינימום של 18 מ"צ. התמונה צולמה כאשר הצבר היה בן ארבעה חודשים.

2.4 מורפולוגיה התפתחותית

1.2.4 התפתחות וגטיבית

חלוקת תאי המריסטמה של העלה חלה מתוך פרימורדיית העלה שהתמייין קודם לכן (תמונה 2.א), עם התארכותו מגיח העלה מחריר שמצוי בחלקו התחתון של קודמו (תמונה 2.ב). ושניהם יצרו פצל שייפרד ויהפוך עצמאי. לבלוב של ניצנים צדדים מתחיל כבר בצמחים צעירים.

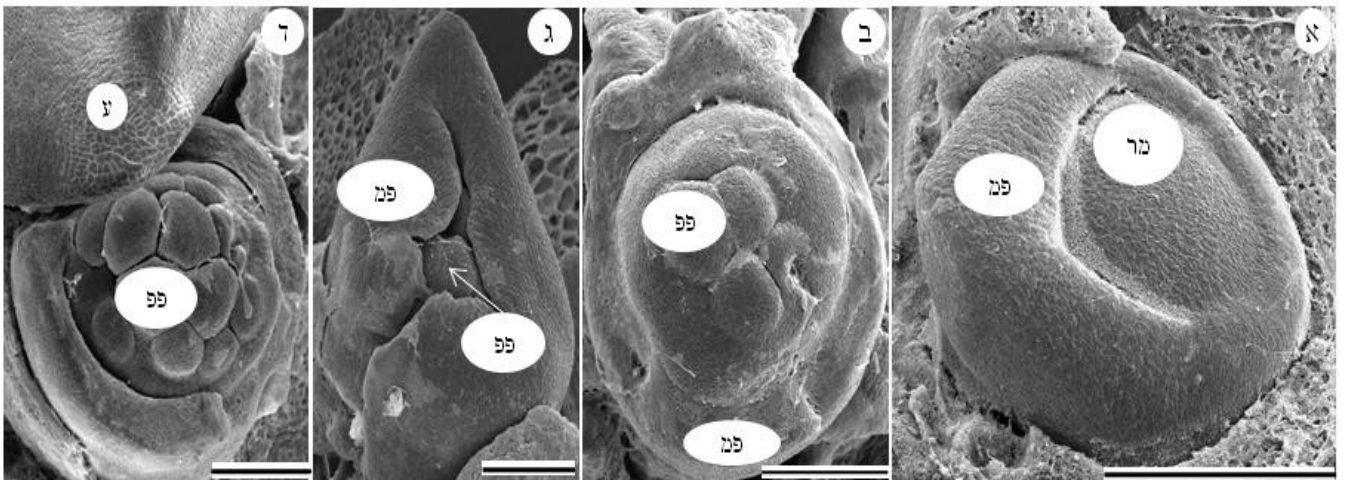


תמונה 2: קדקוד הצמיחה הווגטיבי של עירית לפני ואחרי שלב ההתארכות.
 א: קדקוד הצמיחה הווגטיבי טרם התארכות: המריסטמה הווגטיבית (מ.ו.) נראית כחצי עיגול הגדל בחיק קודמו המהווה פרימורדיית העלה (פ.ע.), שניהם מוקפים בבסיס עלה (בע) בוגר, אשר מחיקו מתפצל עלה בוגר (ע) נוסף. סרגל קנה מידה = 250 μm.
 ב: קדקוד הצמיחה הווגטיבי אחרי שלב ההתארכות: עלה צעיר מגיח מתוך הנדן של עלה בוגר ממנו ושניהם מגיחים מחיק עלה בוגר יותר. סרגל קנה מידה = 1 ס"מ.

2.2.4 תהליך רפרודוקטיבי

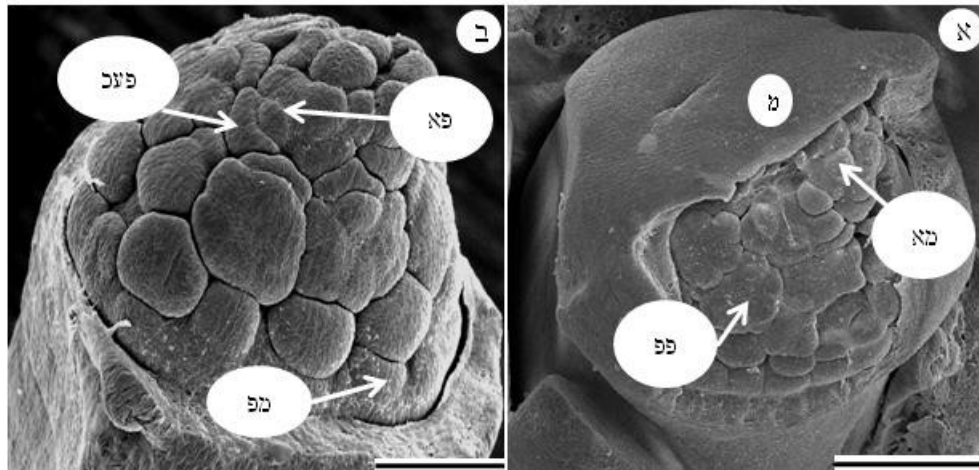
1.2.2.4 התפתחות התפרחת

ההתמיינות של התפרחת הראשונה בזרעיים החלה לאחר שהצמח פיתח חמישה עלים אמיתיים וצבר מסה ווגטיבית ממוצעת של 1.115 גרם משקל טרי ו- 0.042 גרם משקל יבש. התפתחות התפרחת נלמדה החל מהתמיינות הקדקוד ועד הפריחה. המריסטמה וניצני התפרחת המתפתחים צולמו במיקרוסקופ אלקטרוני כמתואר בפרק 3.4.2. השוואה חזותית בין המריסטמה הווגטיבית לרפרודוקטיבית מעלה כי הראשונה נראית כצבעוני עיגול המתפתח בבסיסו של קודמו הרחב ממנו (תמונה 2.א). האחרונה מתחילה את התפתחותה בגידול מרחבי של המריסטמה ויצירת כיפה תפוחה מוקפת טבעת מעובה: המתחל (תמונה 3.א). ראשית מבחינים בהתפתחות המתחל הטבעתי סביב המריסטמה הרפרודוקטיבית, ובארבעה מרכזי ההתמיינות לפריחה (תמונה 3.ב). המשך ההתפתחות בהתארכות תאי המתחל ופלישה שלהם אל פני המריסטמה הרפרודוקטיבית (תמונה 3.ג). במקביל מתפתחת מריסטמת התפרחת וסגירת המתחל חלה רק בשלבים בהם מצויות פרימורדיות של פרחים (תמונה 3.ד).



תמונה 3: התפתחות המריסטמה הרפרודוקטיבית והמתחל העוטף את תפרחת העירית.
א: התפתחות של פרימורדית המתחל (פמ) ושל המריסטמה הרפרודוקטיבית (מר) המהווה פרימורדית התפרחת.
ב: פרימורדית מתחל (פמ) מקיפה כטבעת את פרימורדיות התפרחת ומקבצי הפרחים בתוכה (פפ).
ג: פרימורדית המתחל (פמ) מתארכת ועוטפת את פרימורדיות הפרחים (פפ).
ד: פרימורדיות פרחים (פפ) בניצן התפרחת, סביבן שרידי מתחל שהוסר, בחיק עלה (ע).
סרגל קנה מידה = 500 μm .

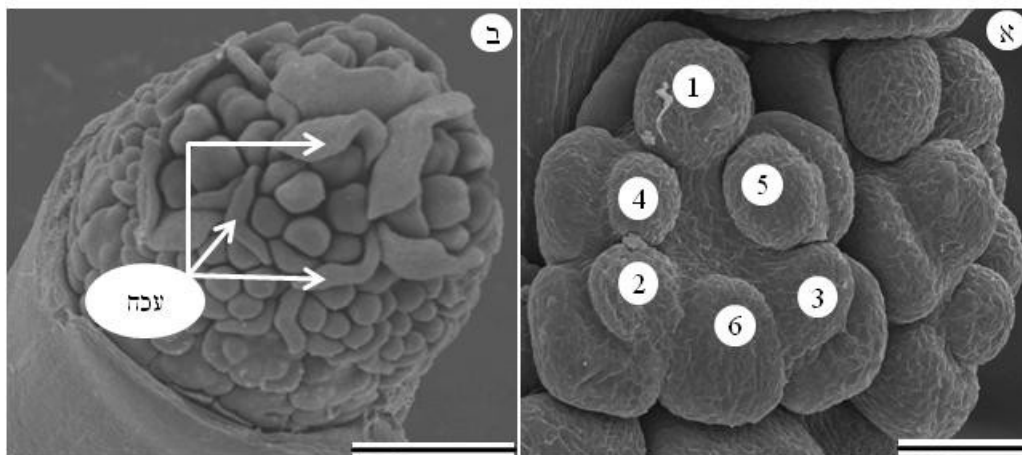
המתחל השלם מכסה את מריסטמות הפרחים המצויות בשלבים שונים של התפתחות. סגירת המתחל תושלם עם ראשית התמיינות האבקנים (תמונה 4.א). הפרחים בתפרחת מתפתחים בהדרגה מהקדקוד לבסיס התפרחת, וכך ניתן לראות פרחים בשלבים שונים של התפתחות, החל בניצנים שהשלימו את התפתחותם וכלה ב מריסטמות בשלב חלוקת התאים המצויות בבסיס התפרחת.



תמונה 4: סגירת המתחל והתפתחות הדרגתית של התפרחת.
 א: ניצן תפרחת לאחר הסרה של כ-50% מהמתחל (מ) וחשיפת פרימורדיות פרחים (פפ).
 ב: ניצן תפרחת לאחר הסרה של המתחל וחשיפת פרימורדיות פרחים (פפ). בפרימורדית פרח עליון של התפרחת ניתן להבחין בפרימורדית אבקן (פ.א) בתוך פרימורדיית פרח. בתוך התפרחת מצויות פרימורדיות ומריסטמות פרחים (מפ) בשלבים שונים של התפתחות, ובהם פרימורדיות אבקנים (פא) ועלי כותרת (פעכ) סרגל קנה מידה = 500 μm .

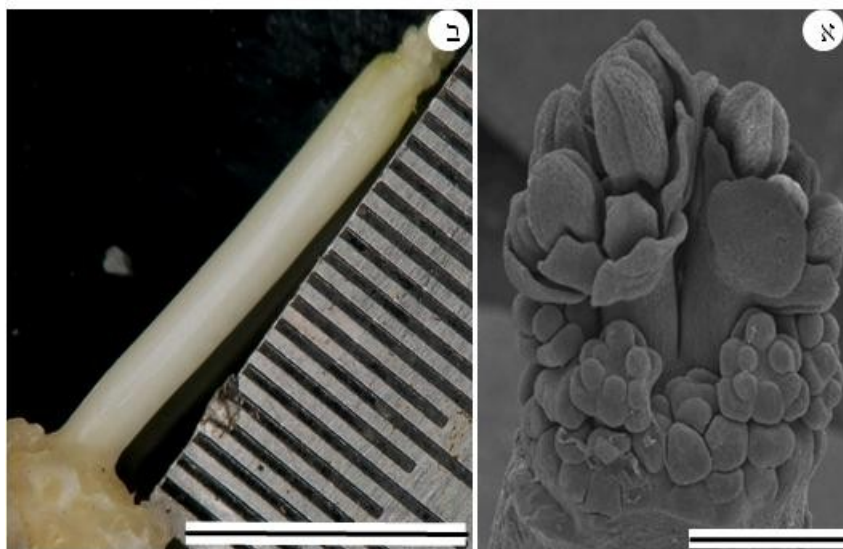
2.2.2.4 התפתחות הפרח הבודד

אברי הפרח מתפתחים בהדרגה ובדורים. ההתפתחות מתחילה במריסטמה משותפת לכל אברי הפרח (תמונה 4. ב.), ובמהלכה מתקדמת בהדרגה התמיינות ראשונית של שלוש מריסטמות – משנה, המהוות את הדור החיצוני, כל אחת מתמיינת לאבקן ולעלה כותרת. עלי הכותרת הם הראשונים להתאריך, ובהמשך יתמייין ויתפתח בהדרגה הדור השני (תמונה 5).



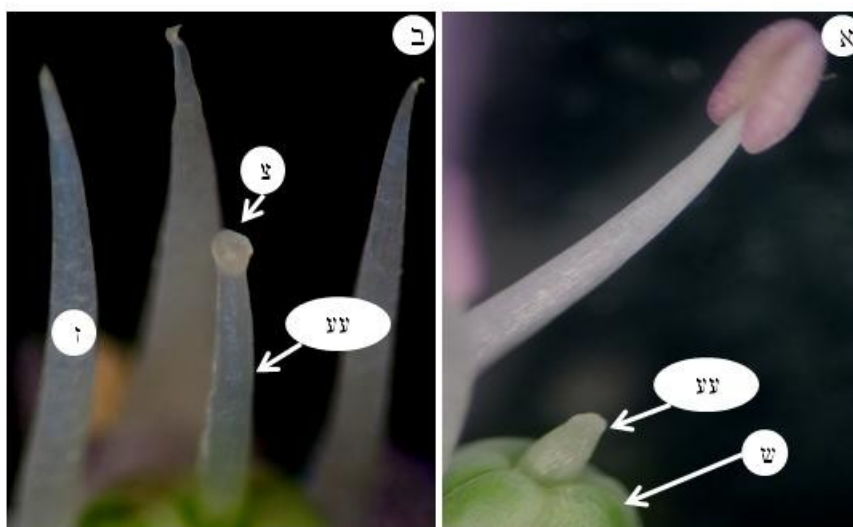
תמונה 5: התפתחות הדרגתיות של המריסטמה של הפרח הבודד.
 א: התפתחות הדרגתית בשלב ההתמיינות. הדור החיצוני, המסומן במספרים 1-3, סיים את ההתמיינות לאבקנים ולעלי כותרת. הדור השני, המסומן בספרות 4-6, מצוי בשלבי התמיינות שונים. המריסטמה המצויינת בספרה 6 משותפת לאבקן ולעלה כותרת. סרגל קנה מידה = 100 μm .
 ב: התארכות הדרגתית של התפרחת. עלי הכותרת של הדור החיצוני (ע.כ.ח) הם הראשונים להתאריך. סרגל קנה מידה = 500 μm .

עם סיום התמיינות של ששה עלי הכותרת והאבקנים תתחיל התמיינות העוקץ (תמונה 6.א).
 בשלב זה ארכו של עמוד התפרחת קצר מ-10 מ"מ (תמונה 6.ב).



תמונה 6: שלבים בהתארכות העוקץ של פרח העירית.
 א: בבסיס התפרחת מצויים פרחי סממוינים בעלי אבקנים בולטים שעוקץ הפרח שלהם קצר ובקודקודה עוקץ הפרחים מפותח וארוך ועלי הכותרת כבר מכסים על האבקנים. סרגל קנה מידה = 1 mm.
 ב: אורך גבעול התפרחת מגיע ל-9 מ"מ. סרגל קנה מידה = 5 mm.

שחלת הפרח תתמין לאחר שהאבקנים יסיימו את התפתחותם בתוך ניצן הפרח. עמוד העלי ימשיך להתארך בימים שלאחר האנתזיס והצלקת תבשיל ותהיה נכונה רק כאשר האבקנים יתחילו לכמוש. בסיום התהליך תהיה השחלה מוכנה להפרייה וזה השלב האחרון של חיי הפרח.



תמונה 7: התפתחות האבקנים ועמוד העלי בפרח העירית.
 א: עמוד העלי (עע) מתארך והשחלה (ש) גדלה בנפחה במקביל למועד הבשלת האבקה.
 ב: לאחר הבשלת האבקנים וכשאלה נושרים מן הזיר, מתחיל שלב התארכות עמוד העלי (עע), התפתחות הצלקת (צ) ונכונותה, לאחר נשירת המאבקים מזיריהם (ז).

3.4 פיזיולוגיה של הפריחה

כמו צמחי ה-*Allium* האחרים גם זרעי העירית מתחילים את התפתחותם בתקופה יובנלית (גיל הנעורים) שרק בסיימה, ובתנאי שצברו מסה קריטית, יגיבו הצמחים לתנאים סביבתיים משרי פריחה.

בעבודה זו נבחנה התפתחות הפריחה על פי שני מדדים :

גורמים פנימיים : הגיל הפיסיולוגי בו חל המעבר משלב הנעורים (juvenile phase) לשלב בו יכולה להתפתח פריחה, והשונות הגנטית.

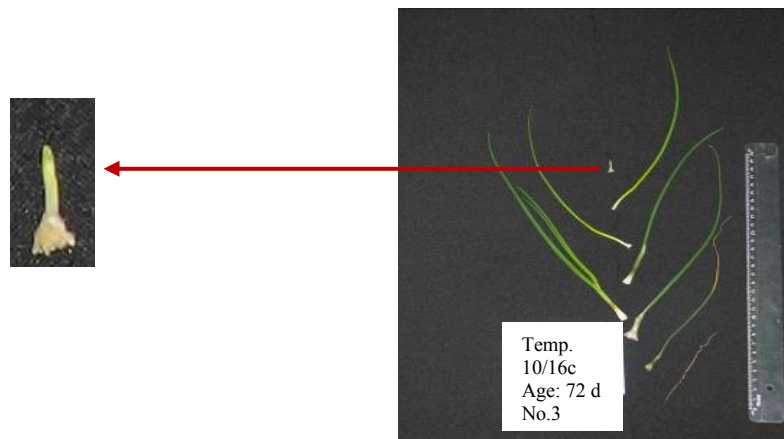
גורמים סביבתיים : השפעת הטמפרטורה במהלך הגידול, דרישת קיוט ואורך יום או טיפול בגייברלין.

1.3.4 גורמים פנימיים

1.1.3.4 גיל פיזיולוגי

נערכו ניסויים לקביעת הגיל הפיזיולוגי בו הצמח מסיים את שלב הנעורים ומסוגל לקלוט אותות סביבתיים ולהגיב במעבר משלב ווגטיבי לרפרודוקטיבי. צמחים נחשפו לקור כל עת בה נוסף עלה אמיתי ו לאחר מכן הועברו לתנאי- גידול מיטביים להתפתחות הצמח (פוטיבסקי וחובריו, 1989). מכאן ואילך נדגמו אחת לשבוע 10 צמחים לבדיקה מיקרוסקופית של המריסטמה הקדקודית: ווגטיבית או רפרודוקטיבית הבדיקות נמשכו חמישה שבועות אך לא נמצאו צמחים בעלי מריסטמות רפרודוקטיביות הניסוי הופסק בשלב זה שכן מספר הפצלים והעלים היה גדול מכדי שאפשר לקבוע את הגיל הפיזיולוגי של הצמחים המסועפים.

עם זאת, בניסוי שתואר בסעיף 4.2 (מורפולוגיה התפתחותית) נצפו שלבי מעבר ממריסטמה ווגטיבית לרפרודוקטיבית בצמחים שגודלו בטמפרטורות 16/10 מ"צ לילה/יום, בהתאמה, ובמשטר יום ארוך. צמחים אלה היו בגיל כרונולוגי של 72 יום והתמיינו לפריחה נצפתה במריסטמה קודקודית בצמחים בני חמישה עלים ושני פצלים (תמונה 8).



תמונה 8 : צמח עירית מפורק למרכיביו. הצמח בגיל כרונולוגי של 72 ימים גודל בתנאים של 16/10 מ"צ לילה/יום בהתאמה במשטר יום ארוך, מכיל ניצן פריחה מתארך. כל עלה בצד ימין הגיח מתוך החריר של העלה שמעליו, בצד שמאל מופיעים הפצלים שגדלו בחיק העלה שמתחתם.

2.1.3.4 שונות הגנטית

1.2.1.3.4 מדדי פריחה של שושרות (קלונים) לאחר גידול בבית רשת או בחממה

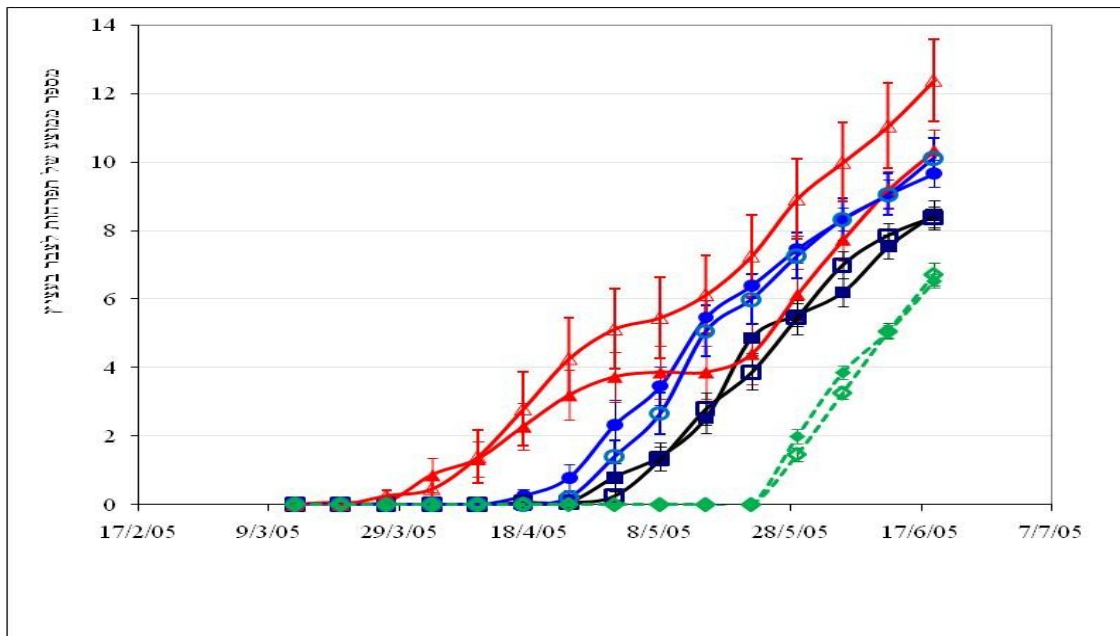
ההבדלים הפנוטיפיים בין שושרות (שמקורן בפצלי צמחים יחידים) השונים זה מזה בקצב הופעת הפרחים בצברים נלמדו ועמם הדינמיקה של הפריחה לאורך הגידול. הניסוי נערך בחממה ובבית רשת במקביל ונוסף לצמחים מריבוי וגטט יבי כלל זריעים של הזן 'דנפלד משופר' בכוונה להשוות את מהלך הפריחה של צמחים שהתפתחו מפצלים שמקורם בצמחים מבוגרים לזו של זריעים.

מטרות הניסוי:

1. לבחון הבדלים מורשיים במועד הפריחה ובקצבה.
2. לבחון השפעתם של תנאי גידול (חממה ובית רשת) על ההבדלים התפתחותיים בין גנוטיפים.
3. להשוות את התפתחות הצמחים שמקורם בפצלים לזו של זריעים.

השושרות נבדלו במועד ראשית הפריחה בכשבעים בין השושרת הבכירה #19 לאפילה #3 בבית הרשת. גבעולי פריחה בזריעים נצפו לראשונה רק כחדשים לאחר תחילת הפריחה בשושרת הבכירה. השושרות נבדלו גם בקצב גחתם של גבעולי הפריחה. בכולם צבירת התפרחות איטית בראשיתה ומהירותה גדלה עם הזמן, אך השושרות נבדלות זו מזו ו הצטברות הפריחה בשושרת #3 איטית מזו שבשושרת #16 (איור 2).

במחצית הראשונה של מאי חלה האטה רבתי בקצב יצירתן של תפרחות חדשות בשושרת #19 והתחדשה לאחר שבועיים לערך. האטה כזו לא נמדדה בשושרות האחרות, ולא נכרה השפעה של



איור 2: השוואה בין קצב התווספות תפרחות בשושרות עירית שריבויין מפצלים ובאוקלוסיית זריעים, בחממה ובבית רשת מאמצע פברואר ועד תחילת יולי. מקרא: חממה זריעים - ◆, בית רשת זריעים - ◇, חממה 3 - ■, בית רשת 3 - □, חממה 16 - ●, בית רשת 16 - ○, חממה 19 - ▲, בית רשת 19 - △.

בית בגידול על מועד וקצב התארכות התפרחת . השושרות נבדלו במספר הסופי של תפרחות . מספר התפרחות בשושרות 16 ו-19# בתום הניסוי היה גבוה מזה של שושרת 3# ובשושרת 19# נוצרו תפרחות רבות. בבית הרשת יותר מאשר בחממה (איור 2).

2.3.4 גורמי סביבה

1.2.3.4 השפעת טמפרטורת הגידול על הפריחה של צמחי עירית

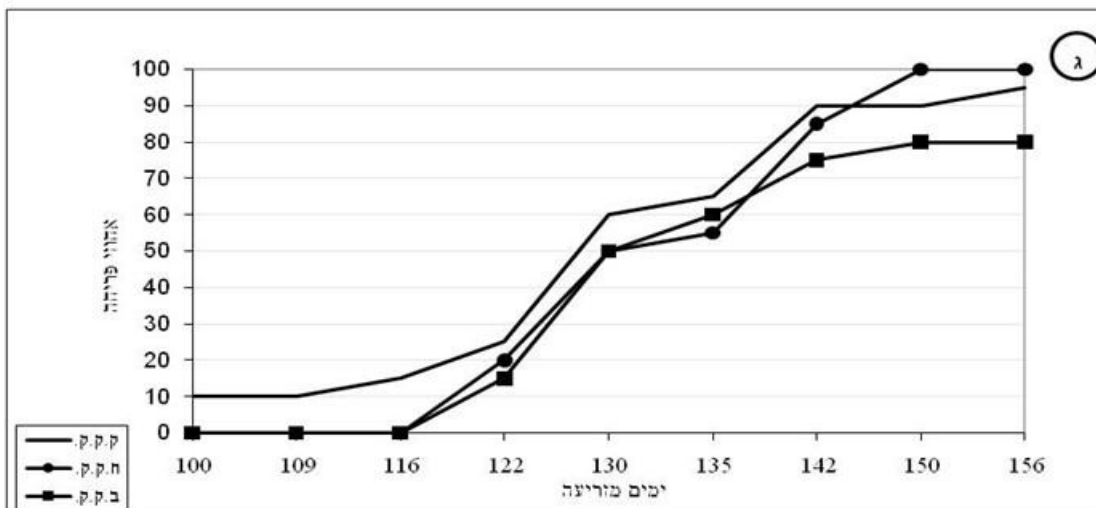
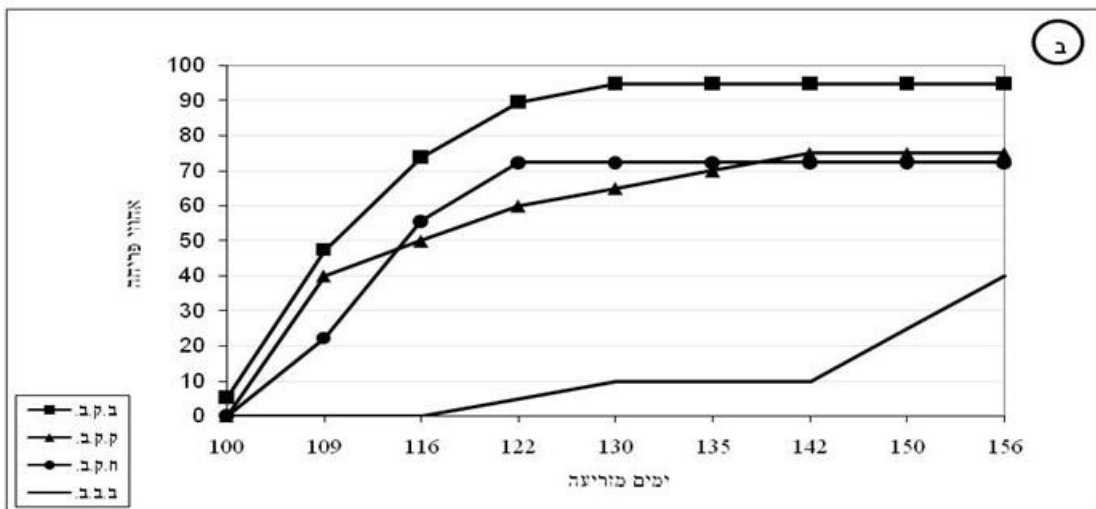
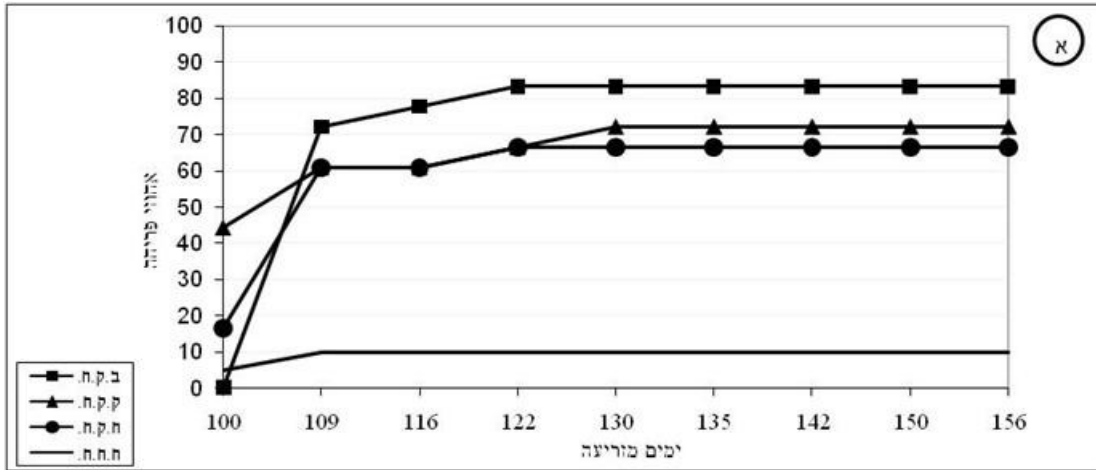
נבטים בני גיל כרונולוגי של שלושה שבועות ובגיל פיזיולוגי של פסיג ועלה אמיתי אחד גודלו במשך ארבעה שבועות ביום ארוך ובמשטרי טמפרטורה של : 28/22, 22/16 או 16/10 מ"צ, (לילה יום, בהתאמה), במהלכם צברו מסה וגטטיבית. לאחר מכן, הועברו למשטר של 16/10 מ"צ (יום/לילה, בהתאמה) למשך ארבעה שבועות לצבירת מנות קור ו אחריהם הועברו למשטרי גידול שונים כמתואר בתרשים 1. צמחי הביקורת נשארו בחדרי הגידול המקוריים.

הממצאים מעידים כי פריחה מיטבית של צמחי העירית מותנית בחשיפה לטמפרטורות נמוכות של 16/10 מ"צ, במשך 28 ימים ויותר. שיעור הפריחה המרבי בצמחי הביקורת, שנשמרו בטמפרטורות של 22/28 מ"צ, הגיע ל- 10% ביום ה-109 מהזריעה, ומאז לא התפתחו תפרחות חדשות עד תום הניסוי. קצב הופעת התפרחות עלה באופן ישר עם טמפרטורת הגידול לאחר החשיפה לקור. ניתן לראות כי 60-75% מהצמחים שהועברו לאחר הקירור ל טמפרטורת גידול של 22/28 מ"צ, החלו לפרוח לפני יו מס ה-109. בהשוואה, צמחים שהועברו לאחר הקירור למשטרי גידול של 16/22 ו10/16 מ"צ, פרחו בשיעורים דומים אך הפריחה החלה מאוחר יותר. עוד ראינו כי צמחים שבראשית הניסוי גודלו בטמפרטורות של 22/16 מ"צ, החלו לפרוח מאוחר מאלו שגודלו ב- 28/22 או 16/10 מ"צ, ומאיךד פריחתם של הראשונים שפעה יותר מאחרים. (איור 3. א.)

שיעור הפריחה של צמחים שהועברו לאחר טיפול הקור לגידול בטמפרטורה של 22/16 מ"צ היה 20-50% ביום ה-109 לגידול, ו- 65-95% ביום ה-130. נכרה השפעה ברורה של תנאי גידול הראשונים, שכן צמחים ששהו בשלב הראשו ן בטמפרטורה של 22/16 מ"צ פרחו בשיעורים גבוהים מאלה שבעת ההיא שהו במשטרי גידול של-28/22 או 16/10 מ"צ.

שיעורי הפריחה המרבית בצמחי הביקורת, שנשמרו בטמפרטורות של 22/16 מ"צ, הגיע ל- 10% ביום ה-130 ול- 40% ביום ה-156 של הגידול (איור 3. ב.).

קצב הופעת הפריחה בצמחי הביקורת שנשמרו בטמפרטורות של 16/10 מ"צ, היה איטי ומתון בהשוואה לטיפו לים האחרים, אך פרחו בשיעורים גבוהים של 80%-100% לאחר 150 ימי גידול (איור 3. ג.).



איור 3 : השפעת הטמפרטורה על הפריחה של צמחי עירית. המדד לפריחה הינו הופעת ניצני פריחה.
 א : צמחים ששהו הטיפול בשלב השלישי בחדר 28/22 מ"צ לילה/יום בהתאמה.
 ב : צמחים ששהו הטיפול בשלב השלישי בחדר 22/16 מ"צ לילה/יום בהתאמה.
 ג : צמחים ששהו הטיפול בשלב השלישי בחדר 16/10 מ"צ לילה/יום בהתאמה.
 מקרא : ח = חם 28/22 מ"צ לילה/יום בהתאמה, ב = בנוני 22/16 מ"צ לילה/יום בהתאמה,
 ק = קר 16/10 מ"צ לילה/יום בהתאמה.

בכל המקרים ספר נו את התפרחות ומדדנו את קוטרן ואת גובהם של הגבעולים, בעת בה רוב הפרחים בתפרחות פתוחים, ונמצא כי לטמפרטורת הגידול השפעה ניכרת על מדדים אלה (טבלה 2).

טבלה 3: השפעת הטמפרטורה על קוטר התפרחת, מספר התפרחות לצבר ואורך גבעול הפריחה.

מספר תפרחות		אורך גבעול (ס"מ)		קוטר תפרחת (ס"מ)		טיפול
A	7.5	D	28.05	A	3.8	ח.ק.ק.
AB	5.5	CD	29.38	ABC	3.36	ב.ק.ק.
ABC	5.1	AB	38.44	D	2.8	ב.ק.ב.
ABCD	4.7	D	27.74	AB	3.46	ק.ק.ק.
BCD	4.2	A	40.36	CD	2.9	ב.ק.ח.
BCD	3.1	ABC	34.79	CD	2.91	ח.ק.ב.
CDE	2.4	ABC	34.75	D	2.81	ק.ק.ב.
DE	2.1	A	41.08	CD	2.85	ח.ק.ח.
DE	2	BCD	30.75	ABCD	2.9	ב.ב.ב.
DE	1.9	A	41.36	CD	2.86	ק.ק.ח.
E	0.1	ABCD	39.5	BCD	2.85	ח.ח.ח.

ח = חם 28/22 מ"צ לילה/יום בהתאמה, ב = בנוי 22/16 מ"צ לילה/יום בהתאמה
ק = קר 16/10 מ"צ לילה/יום בהתאמה.

הממצאים מעידים כי מספר התפרחות לצבר גדל עם משך החשיפה לקור בשלב ההתארכות. צמחי הביקורת שלא נחשפו לקור של 16/10 מ"צ פרחו בשיעורים נמוכים (2-0.1 תפרחות לצמח), וכמותם אלה ששהו בחדר החם בשלב התארכות התפרחת (1.9 תפרחות לצמח). טמפרטורת הגידול השלישי לאחר הטיפול בקור השפיעה על אורכו הסופי של הגבעול: ככל שהטמפרטורות גבוהות כך ארכו של הגבעול רב. גידול בתנאי טמפרטורות נמוכות הניב תפרחות שקוטרו גדול מאלה של משטרי הגידול האחרים, אך לא נמצאה השפעה ברורה של טיפולי הטמפרטורה האחרים על קוטר התפרחת (טבלה 2).

2.2.3.4 וורנליזציה

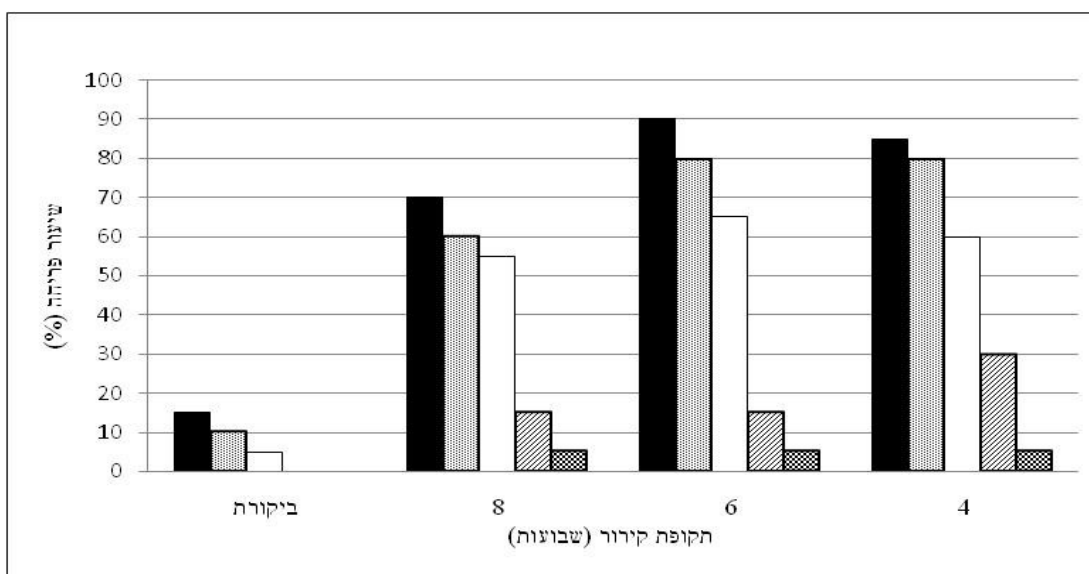
הניסוי נועד לקבוע את תגובת הצמח ל משך הטיפול בטמפרטורת נמוכות על הפריחה. השתילים נשתלו במיכלי גידול בחממה עד להתבססותם ולאחר שלושה שבועות טופלו בטמפרטורה של 5, 8, או 12 מ"צ למשך 4, 6 או 8 שבועות. צמחי הביקורת גודלו בפיטוטרון בתנאי 23/17 מ"צ (לילה/יום, בהתאמה) בפיטוטרון ארוכה. בתום טיפולי הקור הועברו הצמחים לחדר בו שהתה קבוצת הביקורת.

תוצאות הניסוי העלו כי חשיפת הצמחים לטמפרטורות נמוכות גרמה להקדמת הפריחה ב 16-21 יום ולעלייה של 75%-35 בשיעור הצמחים הפורחים בהשוואה לביקורת בה פרחו 15% מהצמחים. שיעורי הפריחה הגבוהים התקבלו בצמחים שנחשפו ל- 5 מ"צ במשך 6 שבועות, ל-8 או 12 מ"צ במשך 4 שבועות (איור 4).

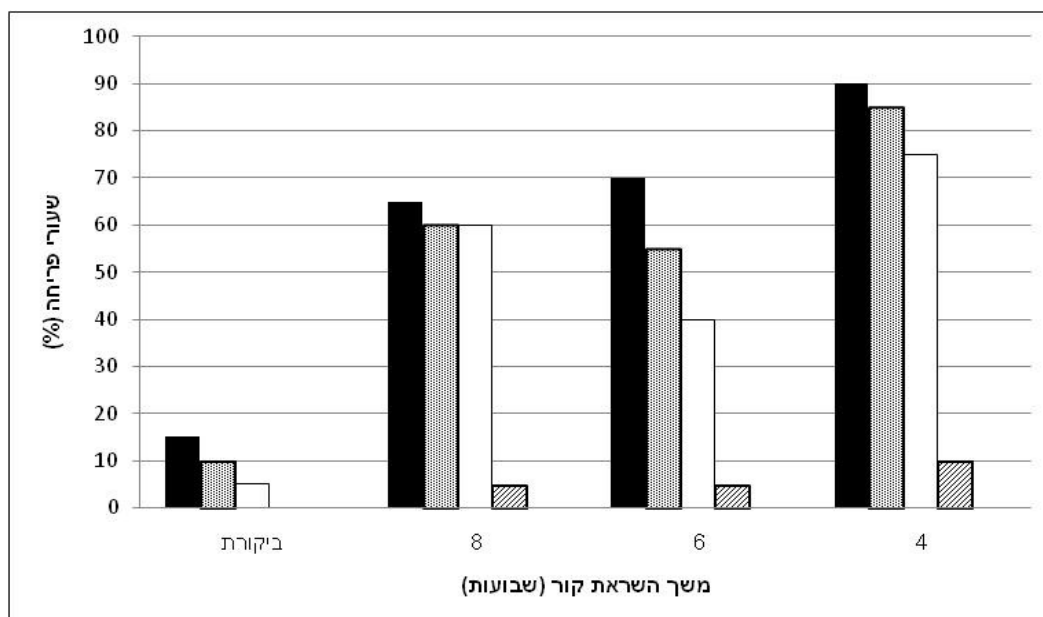
צמחים שנחשפו ל- 5 מ"צ הקדימו לפרח בכ- 20 יום בהשוואה לצמחי הביקורת, ולאחר 169 ימי גידול הגיעו שיעורי הפריחה ל- 70 עד 90%. חשיפת הצמחים ל- 5 מ"צ במשך 6 שבועות הייתה יעילה במונחים של שיעורי פריחה, יותר מחשיפה במשך 4 או 8 שבועות (איור 4.א).

צמחים שנחשפו ל- 8 מ"צ הקדימו לפרוח בכ- 16 יום בהשוואה לביקורת, ושיעורי הפריחה נעו בין 70 ל-90%. חשיפת הצמחים ל- 8 מ"צ לתקופה של 4 שבועות הייתה יעילה במונחים של שיעורי פריחה, יותר מחשיפה במשך 6 שבועות או 8 שבועות (איור 4.ב).

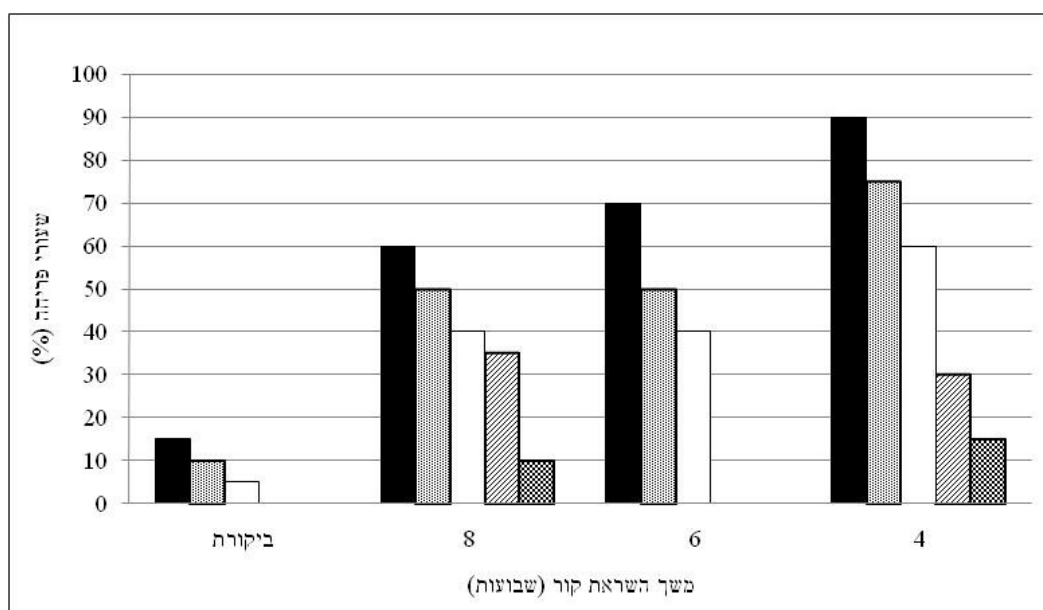
צמחים שטופלו ב- 12 מ"צ במשך 4 או 8 שבועות הקדימו לפרוח בכ- 20 יום בהשוואה לביקורת. אלה שנחשפו ל- 6 שבועות החלו לפרוח ביחד עם הביקורת. שיעורי הפריחה בצמחים שנחשפו ל- 12 מ"צ נעו בין 60 ל-90%. חשיפת הצמחים ל- 12 מ"צ לתקופה של 4 שבועות הייתה יעילה במונחים של שיעורי פריחה, יותר מחשיפה במשך 6 או 8 שבועות (איור 4.ג).



איור 4: השפעת וורנליזציה בטמפרטורה של 5 מ"צ לפרקי זמן של 4, 6 או 8 שבועות, על שיעור הפריחה. מקרא: ימים מזריעה: 132-137, 153, 160, 167 -



איור 5: השפעת וורנליזציה בטמפרטורה של 8 מ"צ לפרקי זמן של 4, 6 או 8 שבועות, על שיעור הפריחה. מקרא: ימים מזוריעה: 132- (◑), 137- (▨), 153- (□), 160- (◐), ו167- (●).



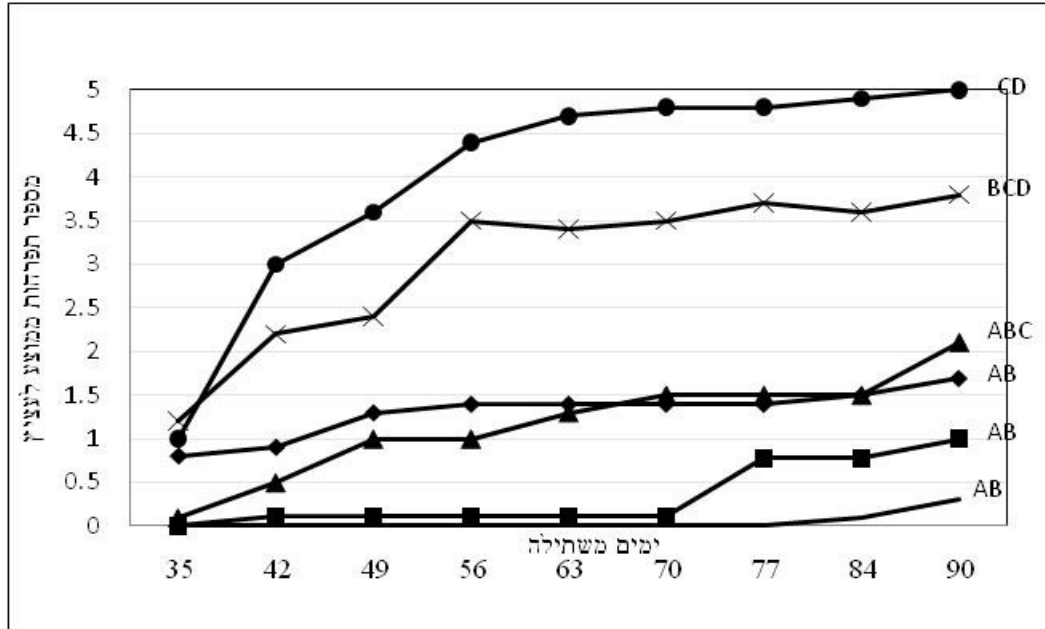
איור 6: השפעת וורנליזציה בטמפרטורה של 12 מ"צ לפרקי זמן של 4, 6 או 8 שבועות, על שיעור הפריחה. מקרא: ימים מזוריעה: 132- (◑), 137- (▨), 153- (□), 160- (◐), ו167- (●).

3.2.3.4 אורך היום

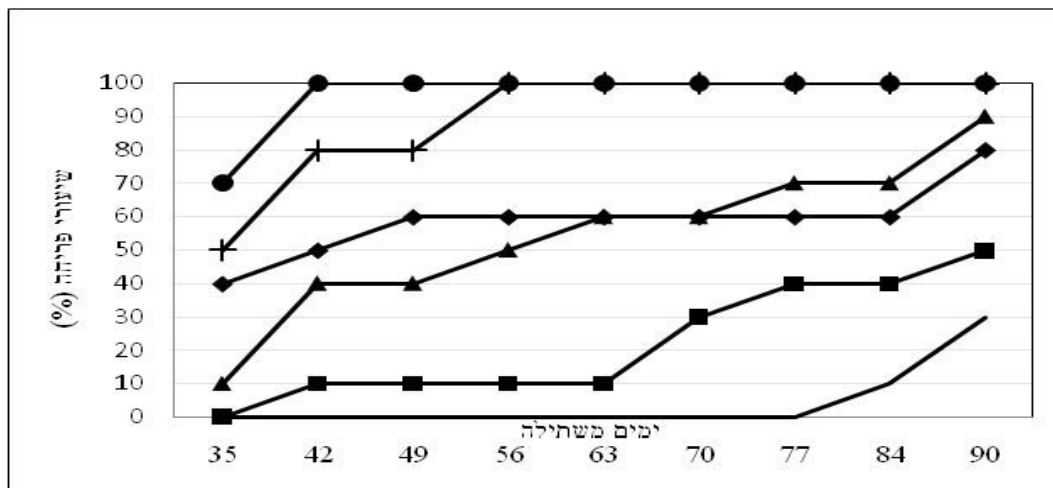
הניסויים לבירור השפעת אור היום על הפריחה נערכו בין דצמבר למרץ 2005/6 בנווה יער. מקור הצמחים היה פצלים בני שני עלים שנאספו מצמחים בוגרים של שושרת שנבררה מתוך הזן "דנפלד פרגו משופר". הצמחים גודלו בעציצים שנפחם 0.5 ליטר, 4 לעציץ, במנהרות גבוהות ונחשפו לתוספת פוטופריודית בתקופה בה היום הטבעי קצר. בתום הטיפול הוחזרו הצמחים לחממה למשטר אורך היום הטבעי (הקצר). בניסויים אלה בחנו את השפעת מספר הימים הארוכים, מספר שעות האור ביום, והשפעת עוצמת האור של הארכת הלילה, על הפריחה.

1.3.2.3.4 השפעת מספר הימים הארוכים על הפריחה

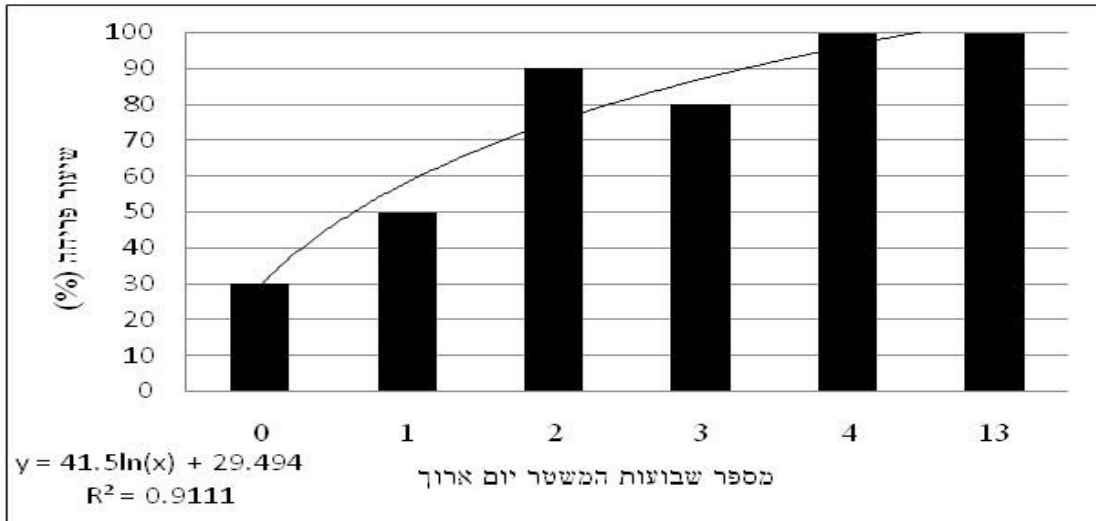
ביום ה-56 משתילה נספרו 4-5 התפרחות לעציץ בצמחים שנחשפו לפוטופריודה ארוכה ובביקורת הגיע מספרם ל-0.3 פרחים לעציץ רק לאחר 80 ימי גידול, כשאורך היום הטבעי הגיע לכ-11.5 שעות. נמצא מתאם חיובי בין מספר הימים הארוכים להם נחשפו הצמחים לבין קצב הופעת התפרחות ומספרן הסופי (איור 7).



איור 7: השפעת מספר הימים הארוכים על מספר התפרחות במהלך הגידול. מקרא: מספר השבועות ב 24 שעות אור: 0 - , -1, -2, -3, -4, -13. הניתוח הסטטיסטי נעשה על מספר הפרחים הסופי, הטיפולים המלווים באותיות זהות אינם נבדלים אלה מאלה $p \geq 0.05$.



איור 8: השפעת משך החשיפה לימים ארוכים על שיעור הפריחה בעציצים. מקרא: מספר השבועות ב 24 שעות אור: 0 - , -1, -2, -3, -4, -13. הניתוח הסטטיסטי נעשה על מספר הפרחים הסופי, הטיפולים המלווים באותיות זהות אינם נבדלים אלה מאלה $p \geq 0.05$. מתחילת החשיפה לפוטופריודה ארוכה. שבועיים לאחר מכן, פרחו כל הצמחים שנחשפו להארה רצופה במשך ארבעה שבועות. בטיפולים האחרים נמדדו שיעורי פריחה נמוכים מאלה בתום 90 ימי הניסוי (איור 8).

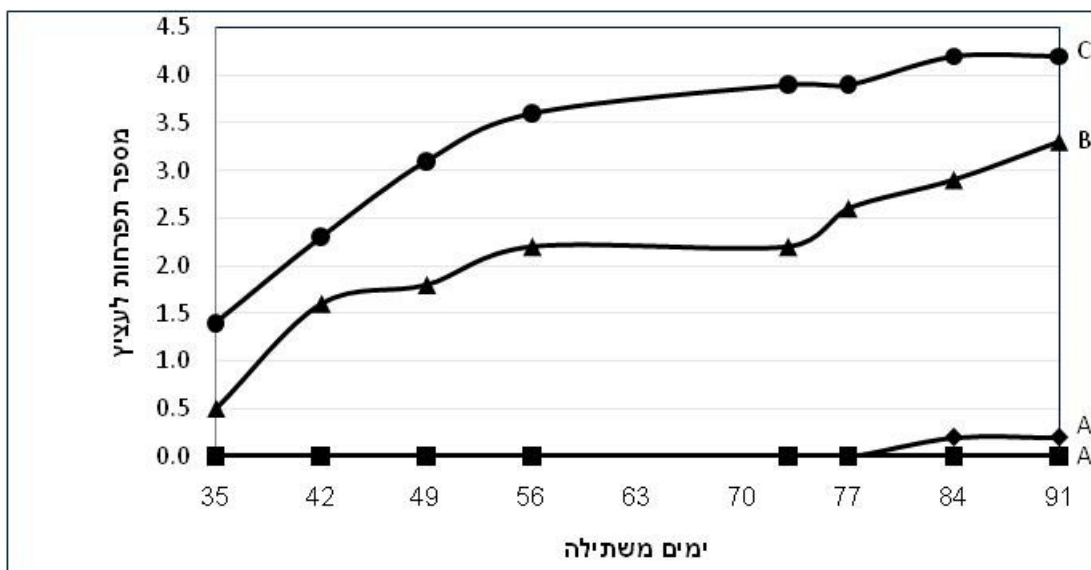


איור 9: השפעת משך החשיפה לפוטופריודה ארוכה על שיעור הפריחה בעציצים בטיפולים השונים. לאחר 90 ימי ניסוי.

בתום 90 ימי גידול נוכחנו בקיומו של קשר ישיר בין משך החשיפה לאור לשיעורי הפריחה, כלומר מדובר בתגובה כמותית למספר הימים הארוכים (איור 9).

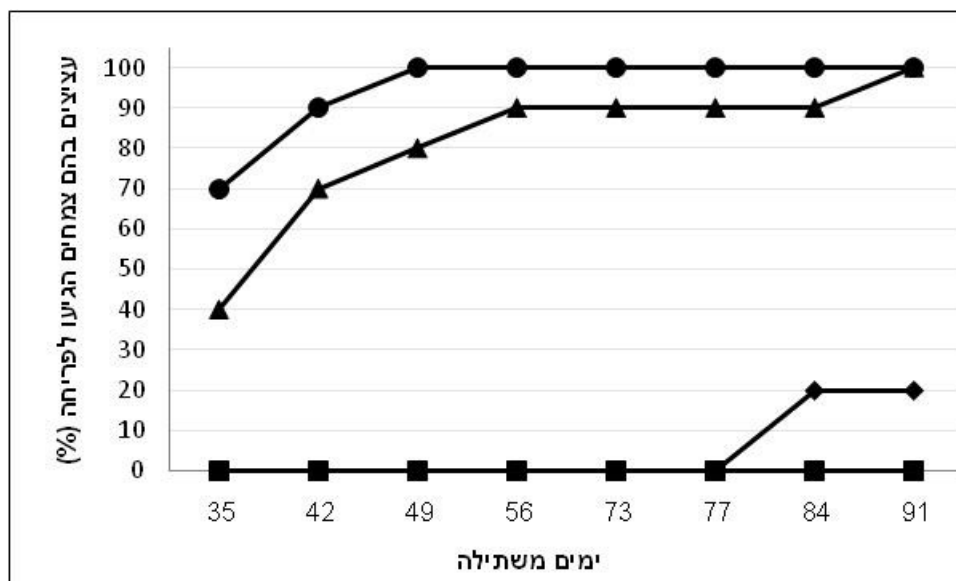
2.3.2.3.4 אורכה של הפוטופריודה והשפעתה על הפריחה

ניסוי זה בא לבחון את אורך היום הקריטי המשפיע על פריחת צמחי העירית בני הזן "דנפלד פרגו משופר". בכל עציץ היו חמישה צמחים. מספר התפרחות לעציץ בו גדלו צמחים שנחשפו לימים שאורכם 12 שעות ופחות היה >0.2 , ואלה שגדלו בתנאי פוטופריודה של 16 שעות הניבו 3.3-4.2 תפרחות לעציץ. עוד ראינו כי נוסף לדרישה לפוטופריודה ארוכה מעבר לסף הקריטי קיים אפקט כמותי, שכן צמחים שנחשפו להארה רצופה של 24 שעות הניבו יותר תפרחות מאלה ששהו בפוטופריודה של 16 שעות (איור 10).



איור 10: השפעת אורך היום על מספר המצטבר של תפרחות לעציץ . מקרא : מספר שעות אור אליהן חשוף הצמח : 10-◆, 12-■, 16-▲, ו 24-● . הטיפולים המלווים באותיות זהות אינם נבדלים אלה מאלה $p \geq 0.05$.

שיעורי הפריחה בעציצים שצמחיהם נחשפו לפוטופריודה של 16 שעות ומעלה הגיעו 40-70% כבר ביום ה- 32 מהשתילה. כל הצמחים שנחשפו ברציפות לאור פרחו כבר ביום ה- 49 מתחילת הטיפול של פוטופריודה ארוכה , וביום ה- 91 מהשתילה פרחו גם כל הצמחים שנחשפו לפוטופריודה של 16 שעות (איור 11).



איור 11: השפעת אורך היום על אחוזי העציצים בהם הצמחים הגיעו לפריחה . מקרא : מספר שעות אור אליהן חשוף הצמח : 10-◆, 12-■, 16-▲, ו 24-● .

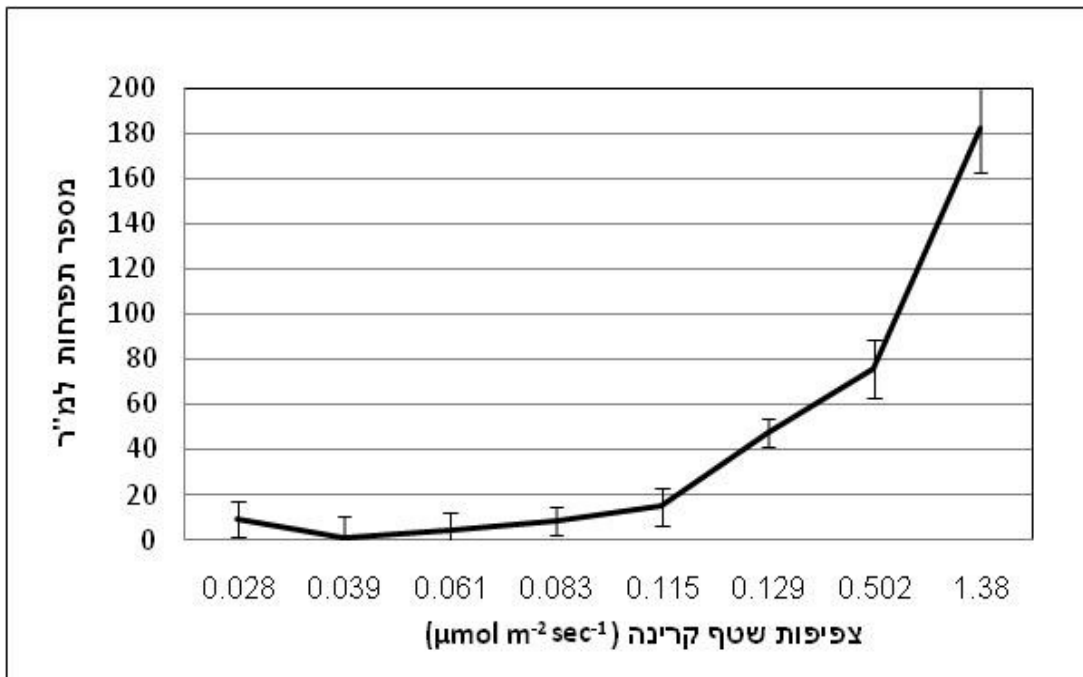
3.3.2.3.4 השפעת עוצמת האור של הארת הלילה

עוצמת האור של התוספת הפוטופריודית השפיעה הרבה על מספר התפרחות לצבר , עד שניתן היה להבחין בה במבט כללי על השטח (תמונה 9).



תמונה 9: השפעתה של עצמת האור בטיפול הפוטופריודה הארוכה על הפריחה של צמחי עירית בני הזן "דנפלד פרגו משופר". גרדיאנט של עוצמת האור התקבל על-יד הצבת מקור האור היחיד בראש המנהרה (מעל השלט הלבן בתחתית התמונה).

צמחים שנחשפו לצפיפות רצף קרינה של $0.115 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ופחות - כמעט ולא פרחו, ואלה שטופלו בפוטופריודה ארוכה ובאור שעוצמתו גבוהה מסף זה – פרחו, ומספר התפרחות ליחידת שטח עלה כפונקציה מעריכית (exponential) עם העלייה בצפיפות שטף הקרינה (איור 12).



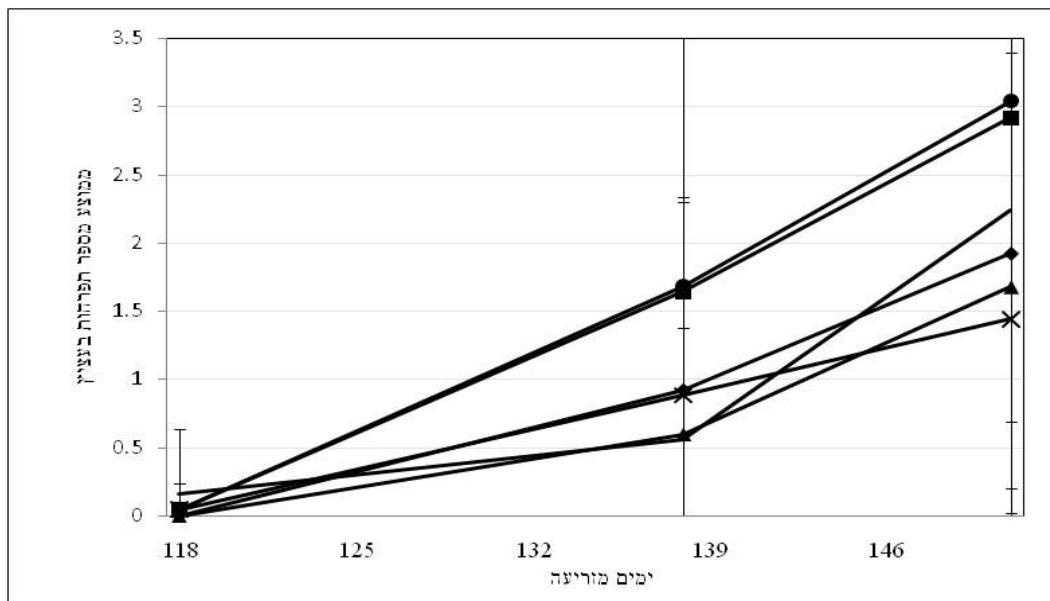
איור 12: השפעתה של צפיפות שטף הקרינה של הערכת היום במהלך הפריחה החשיפה לפוטופריודה ארוכה של 16 שעות.

4.2.3.4 ג'יברלין

בחנו את השפעת הג'יברלין על העירית: את המינון ומועד היישום המיטביים.

1.4.2.3.4 ריכוז ג'יברלין

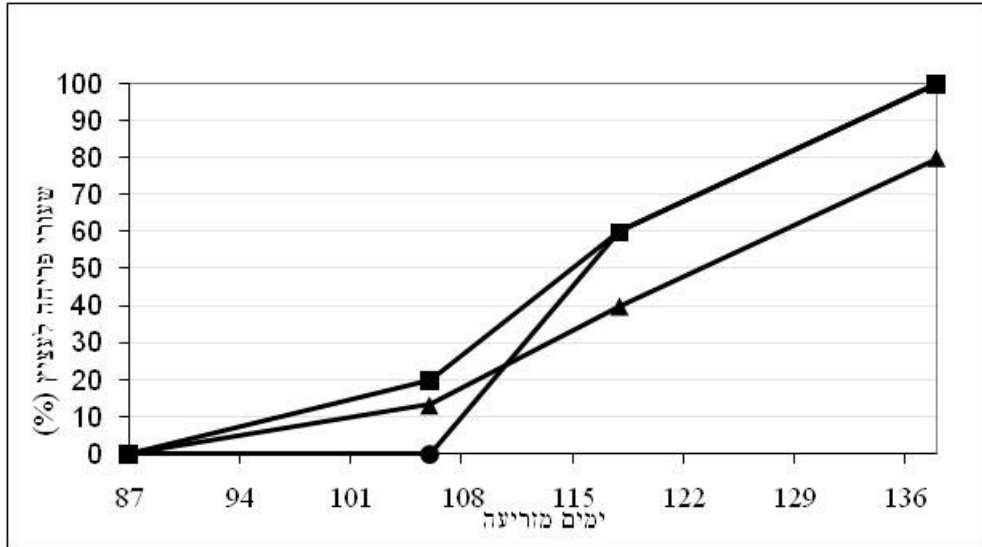
בחנו את השפעת הג'יברלין בתחום ריכוזים של 25-100 ח"מ, על הפריחה. הטיפול ניתן בעת בה הגיחה ונראתה התפרחת הראשונה בכל טיפול. בניסויים אלה לא נמצאה השפעה מעודדת של חומר הצמיחה זה על הפריחה. יתרה מזאת, הסתמן כי צמחים שטופלו בריכוזים גבוהים של ג'יברלין: 50, 75 ו-100 ח"מ הניבו מספר קטן של תפרחות מהביקורת (איור 13).



איור 13: השפעת הטיפול בג'יברלין על הפריחה של זריעי עירית בני הזן "דנפלד פרגו משופר". הג'יברלין ניתן בריסוס עד נגירה על הנוף במועד הופעתה של התפרחת הראשונה. מקרא: ביקורת משטח-●, ביקורת מים—, 25ppm-■, 50ppm-▲, 75ppm-✱ ו 100ppm-◆.

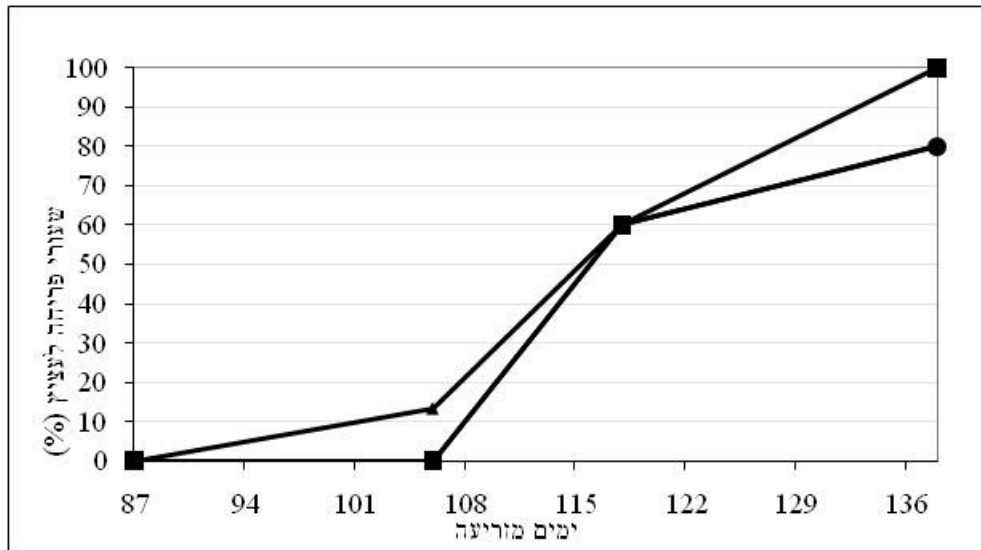
2.4.2.3.4 מועד הטיפול בג'יברלין

בחנו את השפעת מועד הטיפול בג'יברלין ב-50 ח"מ על הפריחה של צמחים שגדלו חשופים לפוטופריודה ארוכה של 16 שעות. בחמישה שבועות הראשונים גדלו הצמחים ב-28/22 מ"צ (לילה/יום בהתאמה) ובסיומם הועברו למשטר של 16/10 מ"צ (לילה/יום בהתאמה) למשך ארבעה שבועות. קבוצה אחת נחשפה למחצית הזמן של טיפול הקור (איור 16). בתום טיפול הקור הועברו הצמחים למשטר של 22/16 מ"צ, לילה/יום, בהתאמה. הטיפול בג'יברלין לפני הכנסת הצמחים לחדר הקור לא הניב יתרון על פני הביקורת שצמחיה הניבו כ-20% יותר תפרחות מאלה שטופלו בחומר הצמיחה. (איור 14).



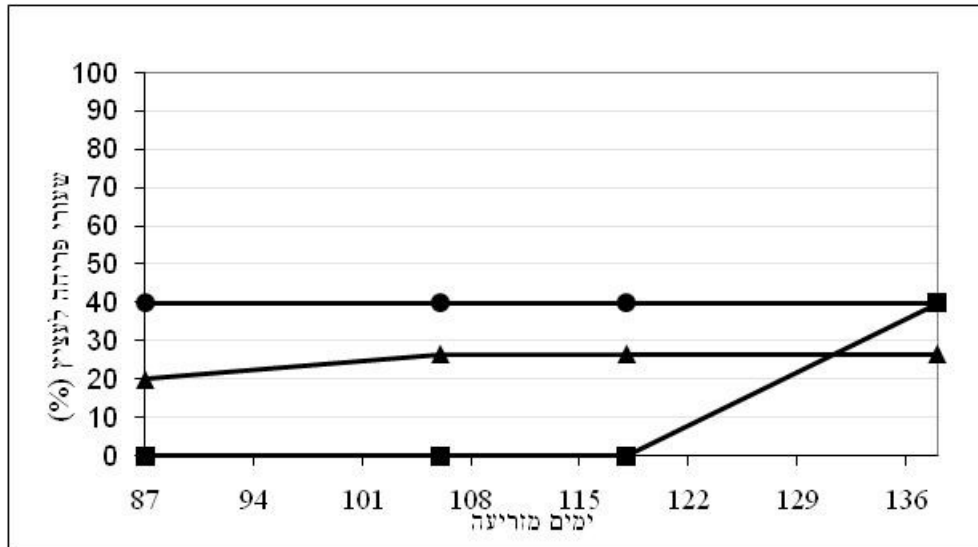
איור 14: השפעת טיפול בג'יברלין בריכוז של 50 ח"מ עד נגירה טרם טיפול הקור של 16/10 מ"צ, לילה/יום, בהתאמה, על הפריחה. מקרא: משטח-●, מים-■, וריסוס לפני קירור-▲.

הטיפול בג'יברלין באמצע טיפול הקור לא זרז את הפריחה (איור 14).



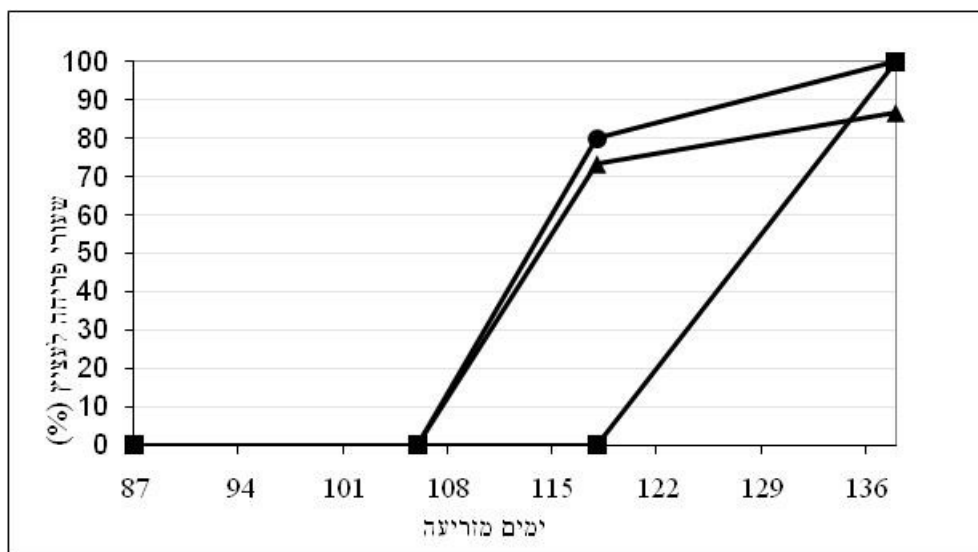
איור 15: השפעת ריסוס ג'יברלין בריכוז 50 ח"מ עד נגירה באמצע טיפול הקור [16/10 מ"צ, לילה/יום, בהתאמה], על צמחי עירית זן "דנפלד פרגו משופר". מקרא: משטח-●, מים-■, וריסוס במחצית הזמן של טיפול הקר-▲.

בחנו את השאלה אם ג'יברלין יכול להחליף את טיפול הקר. הצמחים גודלו במשך שבועיים במשטר טמפרטורה של 16/10 מ"צ, לילה/יום, בהתאמה, וריסוס עד נגירה בתמיסת ג'יברלין 50 ח"מ והועברו מיד למשטר של 22/16 מ"צ, לילה/יום, בהתאמה, להמשך גידול עד פריחה. שיעורי הפריחה של הצמחים בשני טיפולי הביקורת היו 40%, ובאלה שטופלו בג'יברלין - 28%. שיעור הפריחה בצמחים שגודלו ארבעה שבועות בחדר הקר היה גבוה בכ- 45% מזה שבצמחים שגודלו בחדר הקר במשך שבועיים וטופלו בג'יברלין (איור 16).



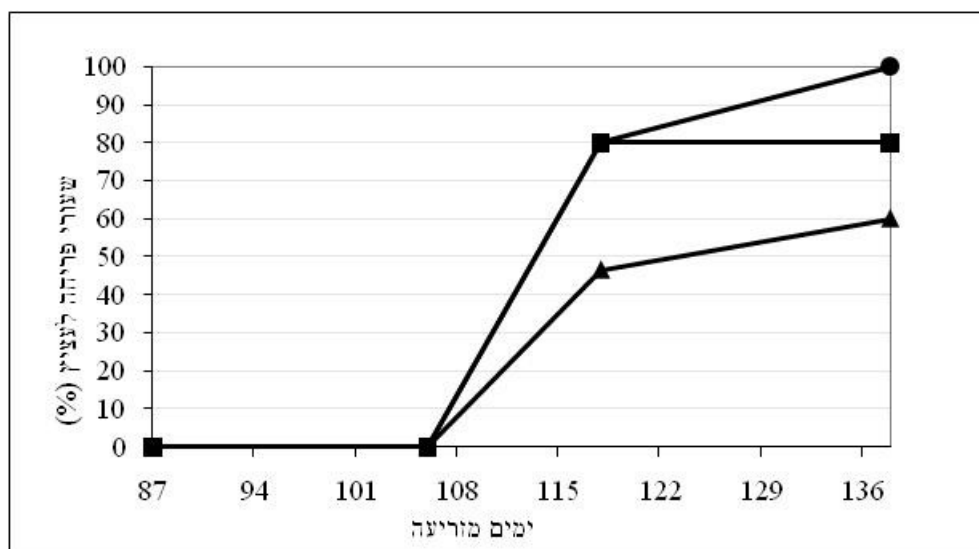
איור 16: השפעת הטיפול בג'יברלין 50 ח"מ עד נגירה לאחר שבועיים של גידול במשטר טמפרטורה של 16/10 מ"צ (לילה/יום בהתאמה) על הפריחה. מקרא: משטח - ●, מים - ■, ריסוס במחצית הזמן של טיפול הקר והעברה לתנאי משטר של 22/16 מ"צ (לילה/יום בהתאמה) - ▲.

שיעור הפריחה בצמחים שטופלו בג'יברלין לאחר ארבעה שבועות בתנאי 16/10 מ"צ (לילה/יום בהתאמה), וגודלו בתנאי 22/16 מ"צ (לילה/יום בהתאמה) היה נמוך בכ- 15% מזה של הביקורות (איור 17).



איור 17: השפעת ריסוס ג'יברלין 50 ח"מ עד נגירה שניתן בתום ארבעה שבועות של טיפול קור בתנאי 16/10 מ"צ (לילה/יום בהתאמה) על שיעורי הפריחה בצמחי עירית שגודלו בתנאי 22/16 מ"צ (לילה/יום בהתאמה). מקרא: משטח - ●, מים - ■, ריסוס בתום הטיפול הקר - ▲.

השפעת הג'יברלין בשלב ההתארכות על שיעור הפריחה, נבחנה בצמחים שגדלו בעציצים וטופלו עם הופעת תפרחת ראשונה בטיפול. נמצא כי שיעורי הפריחה בצמחי עירית שטופלו בג'יברלין כאשר התפרחת של פצל אחד בצבר החלה להתארך היה נמוך ועד 40% לעומת הביקורות (איור 18).



איור 18: השפעת ריסוס ג'יברלין 50 ח"מ עד נגירה עם הופעת תפרחת ראשונה, על על שיעורי הפריחה. מקרא: משטח-●, מים-■, ריסוס עם הופעת תפרחת ראשונה -▲.

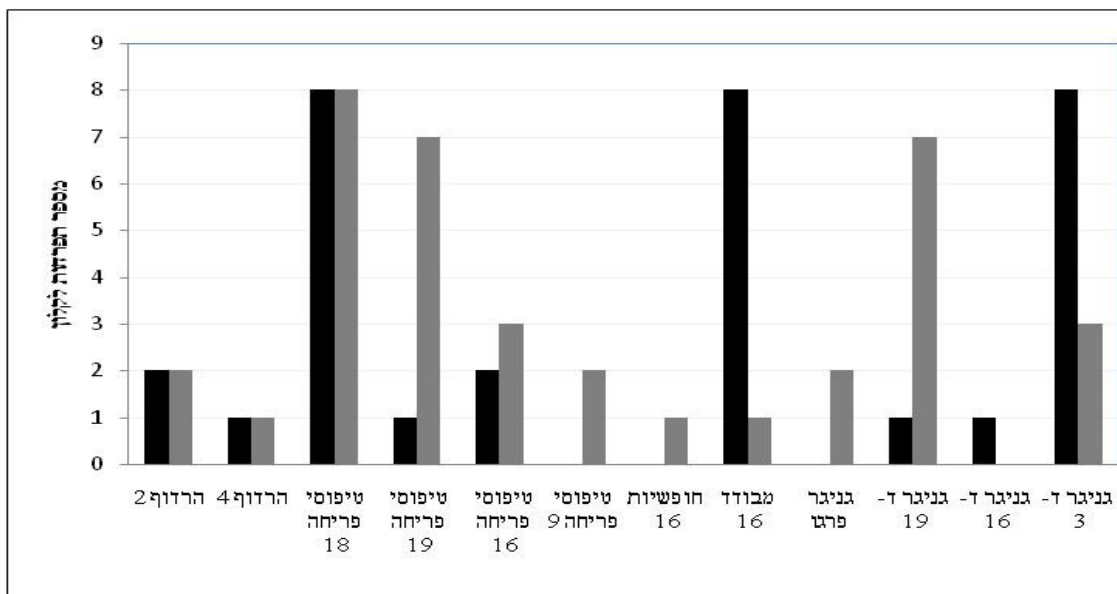
כל הנתונים מעידים כי שיעורי הפריחה בצמחים המטופלים בג'יברלין היו נמוכים מן הביקורת (המים ו/או המים עם משטח) עם זאת, מועד הופעת התפרחת לא הושפע על-ידי הטיפול בחומר הצמיחה.

3.3.4 השפעת השונות הגנטית על הבדלים בפריחה בתגובה להשפעת גורמים חיצוניים

1.3.3.4 השפעת הפוטופריודה הארוכה על הפריחה של 12 גנוטיפים נבחרים בתנאים

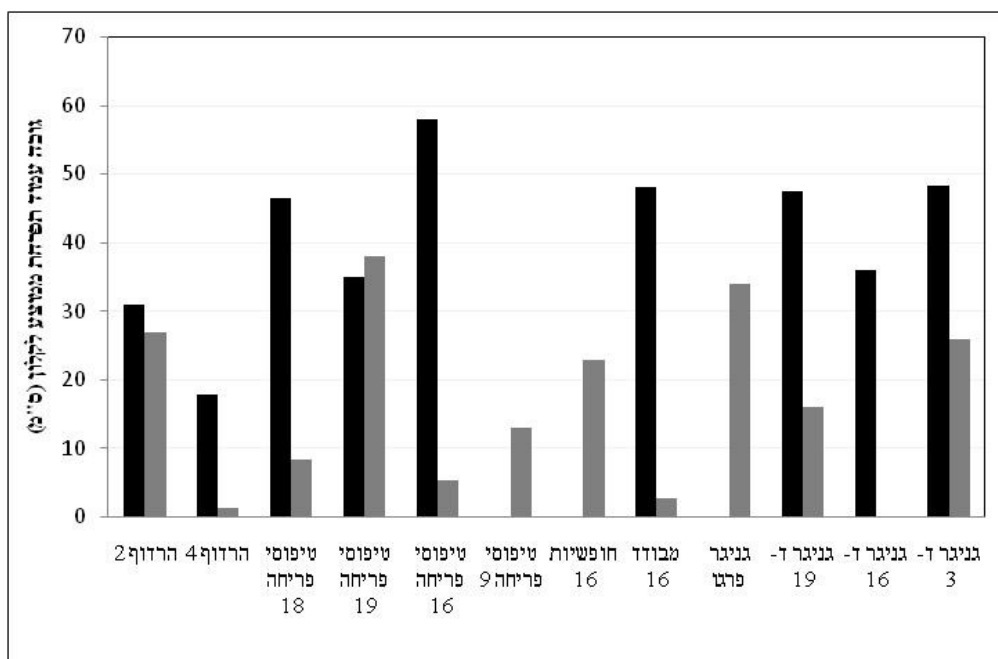
מבוקרים

- בחנו את ההבדלים בתגובתם של 12 גנוטיפים נבחרים להשפעת אורך היום ואת יחסי הגומלין ביניהם לבין הסביבה. התצפית נערכה בפיטורון, בתנאי 22/16 מ"צ (לילה/יום בהתאמה). תוצאות הניסוי העלו קיומם של הבדלים מהותיים בתגובתם של גנוטיפים להשפעת הפוטופריודה. על-סמך תגובותיהם, חלקנו את השושרות הללו לשלוש קבוצות, כלהלן (איור 19):
1. העדר תגובה לאורך היום ('הרדוף 2', 'הרדוף 4', 'טיפוסי פריחה 18', 'טיפוסי פריחה 16').
 2. הפריחה חלה רק בחשיפה לפוטופריודה ארוכה ('גינר 16ד) או שהוגברה מאד בהשפעתה (16 מבודד, גינר 13ד).
 3. הפריחה חלה רק בפוטופריודה קצרה ('גינר פרגו', '16 חופשית', 'טיפוסי פריחה 9') או שהוגברה מאד בתנאים אלו ('גינר 19 ד', 'טיפוסי פריחה 19').
- קיום אחדים היו עתירי פריחה (7-8 תפרחות לעצין) ואחרים דלי פריחה (פחות מ-3 תפרחות לעצין) (איור 19).



איור 19: השפעת הפוטופריודה על הפריחה של 12 גנוטיפים של עירית שבוררו בנוה יער. מקרא: יום קצר-16, יום ארוך-19.

למעט ארבעה (גניגר ד-16, 'גניגר פרגו', חופשיות 16 וטיפוסי פריחה 9) כל הגנוטיפים פרחו בשני משטרי הפוטופריודה. בדרך כלל, גובהם של גבעולי הפריחה היה ארוך ב-20 ס"מ ויותר בצמחים שנחשפו לפוטופריודה ארוכה בהשוואה לאלה שנחשפו לפוטופריודה הקצרה, שם התפתחו עמודי פריחה קצרים של 0-15 ס"מ (איור 20; תמונה 10).



איור 20: השפעת הפוטופריודה על גובה אורכם הממוצע של עמודי התפרחת של 12 גנוטיפים של עירית שבוררו בנוה יער. מקרא: יום ארוך-20, יום קצר-16.



תמונה 10: השפעת הפוטופריודה הקצרה (8 שעות אור) על ארכו של גב עול הפריחה בגנוטיפ 'הרדוף 4'.

5. דיון

צמח העירית הוא אחד משני מיני התבלינים הטריים העיקריים המיוצאים מישראל, ומהווה כ-25% מכלל היקפו. חשיבותו גבוהה יותר מערכו שכן שיווק תבלינים אחרים מותנה לרוב בזמינות העירית בסל הכללי, ומחסור בצמח-תבלין זה גורם לפחיתה בהזמנות של מינים אחרים. כך נפגעים המוניטין וההכנסות של הענף כולו (היחידה לחקר שווקים, משרד החקלאות ופיתוח הכפר; ירמיהו וחובריו, 2005).

מוצא צמח העירית בצפון אירופה, משם אוקלס בישראל אך גידולו כאן באקלים הים תיכוני ניתקל בקשיים. עיקר גידולו של צמח העירית באזור המוצא חל בקיץ הממוזג בו שוררים ימים ארוכים ועצמת האור גבוהה. בהשוואה, הצמחים נחשפים כאן לחום הקיץ, ובחורף לשעות מעטות יחסית של אור יום בעצמות נמוכות. אפשר שבעונות אלה יתהוו מחסורים ו/או תפגע האיכות ומכאן הצורך לפתח זנים מתאימים לאקלים הים-תיכוני המהווה תנאי השוליים לעירית, ויניבו יבולים גבוהים של עלים רבי-איכות בחורף ובקיץ בישראל.

בדומה לבצל הגינה, הבצלצולית, הכרתי, הנירה, הפריחה פוגעת באיכות של העירית ומקשה על מיונה. מאידך, כמו בכל הגידולים האחרים נדרשת הפריחה לטיפוח ולריבוי. הכרת הפנולוגיה של העירית וההשפעות החיצוניות על התהליכים האנדוגניים החלים בצמח, יאפשרו בקרה טובה של הפריחה, צמצום הנזקים במהלך הייצור של עלים, ייצור תפרחות למאכל, טיפוח, ריבוי, וביסוס ענף ייצור זרעים. לימוד זה כולל הבנת המבנה המורפולוגי והתגובה הפיזיולוגית של הצמח לתנאי הסביבה בכל שלבי הגידול בכלל והפריחה בפרט, שכן תנאים שיעודדו התפתחות או

צמיחה בשלב התפתחותי אחד עלולים לא להתאים לשלב התפתחותי אחר באותו הצמח (Rees, 1992).

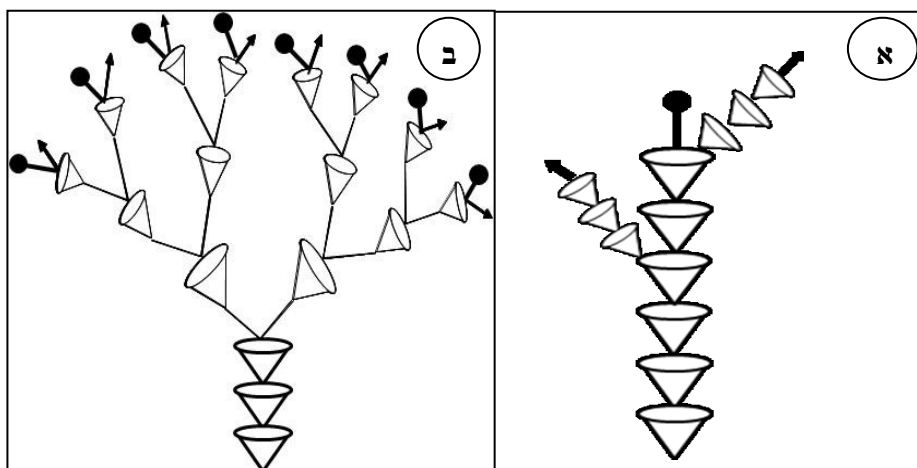
בעבודתי התבססתי על המעט שפורסם בספרות המקצועית, על תצפיות שבוצעו בנווה יער ועל המידע הרב הקיים בנ ושא זה בסוג *Allium*. כל אלה שמשו רקע ובסיס לבחינת המורפולוגיה ההתפתחותית של תפוחת העירית ואת השפעת גורמי סביבה על הפריחה של צמח זה.

5.1 התפתחות וגטטיבית

הסתעפות ענפים מהווה תהליך בסיסי המתקיים בצמחים גדלים ומתפתחים ונלמד לעמקו במינים רבים של גיאופיטים (Le Nard and De Hertogh, 1993). ההתפצלות מהווה מקרה ספציפי המתקיים בשיעורים שונים במיני גיאופיטים. הַצָּבֵר (cluster) הנוצר בתהליך זה בצמח הבצלולית, מתפתח למספר צמחים עצמאיים שלכל אחד מהם עוגת בצל ומערכת שורשים נפרדת. כך מתקיים ריבוי קלונאלי של צמחים אלה (שיפטן, 2004). שיעור הריבוי הזה נמוך למדי אך ישנם מיני *Allium*, כגון: שום (בהכרח – בשל העקרות המלאה) ובצלולית (מבחירה של המגדלים) (Kamenetsky and Rabinowitch, 2006) ומינים רבים של גיאופיטים אחרים (Schiappacasse et al., 2005), שזו דרך ריבויים.

בשנת 1904 הציע Raunkiaer למיין צמחים עלפי "צורת חיים" (על פי Smith, 1913). לשיטתו, ועל פי הממצאים בעבודתי המעידים על מקדם גבוה של ריבוי וגטיווי של העירקאופי הצמיחה העשבוני ומיקום קודקוד הצמיחה סמוך לפני הקרקעאוי לשייך את הצמח הזה לקבוצת ההמיקריפטופיטים ממצאי עבודתי מורים כי לצמח העירית מספר תכונות ייחודיות השונות מאלה של מינים אחרים שנחקרו בסוג *Allium*. לדוגמה: צמח העירית מתחיל להתפצל בשלב מקודם של התפתחותו ושיעור ההתפצלות גבוה מזה שנמדד במינים האחרים. צמח הבצל (*A. cepa*) מתפצל לראשונה לאחר שפיתח 13 עלים ויותר (Rabinowitch, 1979) ואילו צמח העירית מתפצל כבר לאחר העלה השני או השלישי, וימשיך להתפצל פעם אחר פעם לאחר שיתווספו עלה או שניים (איור 1). הדבר דומה להתפצלות צמח הבצלולית המתפצל לאחר העלה הרביעי (שיפטן, 2004). השלטון הקודקודי החלש של העירית והבצלולית הוא זה המאפשר לניצנים החיקיים לפרוץ ולהתפצל (להסתעף) וליצור בעירית עשרות פצלים (Poulsen, 1990; תמונה 1).

האדם ברר את צמחי בצל הגינה כך שלא יתפצלוהשלטון הקדקדי חזק והניצנים החיקיים מבלבלים בשנת הגידול השנייהשוואת צמח הבצלולית בורר להסתעפות מרובה ולהתפצל (Rabinowitch and Kamenetsky, 2002; שיפטן, 2004), כלומר – שלטון קדקדי חלש מכאן השוני והדמיון בתכונת ההתפצלות בין שני מיני השום הללו לצמח העירית (תמונה 1; איור 21). הדמיון בין הבצלולית לעירית אינו שלם, שכן צמח הצלולית מפתח ציר מרכזי לאורכו מתפתחים עלים ובחיקיהם ניצנים ואילו צמח העירית אינו מפתח ציר כזה והתפצלותו נגרמת על ידי חלוקת המריסטמה לשניים (איור 21) ומתקדמת בצורה דיכוטומית הדרגתית המריסטמה מתפתחת בחלקה הפנימי של פרימורדיית העלה ומסיימת את התהליך בהתפצלותו נמנעת האפשרות להתפתחות ציר מרכזי



איור 21: הארכיטקטורה וההתפתחות של קודקודי הצמיחה של זרעי בצלצולית (א) ועירית (ב). א: דגם הצמיחה וההסתעפות של בצלצולית (על פי קרונטל, 1998). ב: דגם הצמיחה וההסתעפות של עירית.

הבצל של בצל-הגינה (*A. cepa*) מורכב מעלים וניצני עלים אוגרים, שגדלים בנפחם במהלך הצבירה של חמרי תשמורת (De Mason, 1990; Brewster, 1990, 1994, 2007) וכך גם בצל הבצלצולים (Krontal et al., 2000) בצל שום הגינה (*A. sativum*) מורכב שננות שכל אחת מכילה מהתוך החוצה: ניצן התחדשות, עלה אוגר ועלה חפה (De Mason, 1990). בצל העירית אינו כולל גלדים אוגרים אלא דומה לבסיס הגבעול של צמח הכרתי (*A. ampeloprasum*) (Brewster, 1994): כולו בסיסי עלים עטופים זה בזה ויוצרים גבעול מדומה (תמונה 2).

מדד המקובל להתבצלות (bulbing ratio) נקבע כיחס בין הקוטר של הבצל במקום העבה ביותר לבין הקוטר הצר של הגבעול המדומה ונקבע כי ההתבצלות מתחילה רק כאשר היחס הזה מגיע ל-2 (Brewster, 1990). על פי עקרון זה ניתן לקבוע כי אכן תהליך ההתבצלות אינו מתקיים בצמח העירית שכן במגוון תנאי הגידול שבחנו נשמר יחס של 1:1 בין הקטרים הללו. הסבר אפשרי הוא הצמיחה הרצופה של צמח העירית ל אורך השנה כך שהצמח אינו זקוק למלאים אוגרים של חומרי תשמורת ואילו בצל הגינה והבצלצולים אוגרים חומרי תשמורת כתשתית להמשך בשנת הגידול השנייה (Shishido and Saito, 1976; Rabinowitch, 1990).

5.2 השפעת תנאי הגידול על הארכיטקטורה של הצמח וקצב צמיחתו

קצב הגדילה וההתפתחות תפוצלויות של צמח העירית עולה עם הטמפרטורה. הגדילה הנמרצת בטמפרטורות גבוהות (איור 1) מונעת מהעירית מעבר למצב של "קדם תרדמה" ואת ההאטה שנמדדה לקראת החורף בקצב הגידול בארצות הממוזגות (Poulsen, 1990). המבנה הארכיטקטוני של הצמח אינו מושפע מהטמפרטורה (איור 1).

5.3 גיל פיזיולוגי נעורים ומעבר לפריחה

צמחי פקעות ובצלים שריבויים מזרעים יפרחו רק לאחר שיצברו מסה קריטית מסויימת ויגיעו לשלב פיזיולוגי שאחריו תתאפשר הפריחה (Le Nard and De Hertogh, 1993). השלב הראשון בהתפתחות

הזרעים קרוי שלב הנעורים (juvenile phase) והוא ע שוי להמשך בגיאופיטים מספר שבועות/חודשים כמו ב- *Ornithogalum dubium*, *Allium* spp. ועד מספר שנים כמו במינים של *Narcissus* ו-*Tulipa* (Halevy 1990; Le Nard and De Hertogh 1993; Flaishman and Kamenetsky, 2006).

בדומה למינים אלה ואחרים, צמח העירית יפרח רק לאחר גיל הנעורים, ובתנאי שתנאי הסביבה ישרו פריחה. ניתן לאפיין את הגיל הפיזיולוגי על-פי מספר העלים, ויתכן שיש להתייחס גם למספר הפצלים. ממצאי עבודתי מעידים כי הגיל הפיזיולוגי המזערי לפריחת צמחי עירית בני הזן "דנפלד פרגו משופר" הוא חמישה עלים ושתי הסתעפויות לא-עצמאיות (תמונה 8; איור 20). המידע בספרות מעיד כי בצמחים רבים קיימת שונות צרה בתוך המין בתכונה זו (ראה פרק 4.3.3.1 בעבודה זו), אך למיטב ידיעתי אין בספרות נתונים המצביעים על סיום גיל הנעורים של העירית ולא ידוע אם תכונה פיזיולוגית זו קבועה במין או תלויה בתכונות המורשות של הזן.

5.4 שונות גנטית

השונות הגנטית בין הקלונים בתכונות הפריחה (דודאי וחובריו, 2000) באה לביטוי גם במועד בו הגיבו הצמחים לתנאים משרי פריחה (פרק 4.3.1.2), ובתגובתם להשפעת הסביבה בשלב ההתארכות של גבעול התפרחת (פרק 4.3.3.1). שונות זו עשויה להוות בסיס איתן לטיפול קיים בעלי תכונות ייחודיות שיתנו מענה לדרישות המגדלים בנושא הפריחה, כגון פריסתה על פני תקופה ארוכה לקטיפי פרחי מאכל בדומה ל *Begonia* (וורד *Rosa*) (מידע אישי) ולתפרחות בצלצולית כנהוג בדרום מזרח אסיה (Rabinowitch and Kamenetsky, 2002); לחלופין, ריכוז הפריחה בפרק זמן קצר, בדומה לבצל הגינה ולבצלצולית (Kamenetsky and Rabinowitch, 2002) יועיל הרבה למגדלי העירית לקטיפי עלים, על-ידי צמצום התקופה בה הפריחה פוגעת באיכות ובמיון, ויאפשר ייצור כלכלי של זרעים בישראל. טיפוח עירית בעלת גבעולי פריחה קצרים יוביל לעלייה בכמות התוצרת המשווקת, להקלה בתהליכי המיון הקפדניים. כאמור, נכון להיום ישנה שונות גנטית גבוהה החל מרמת הזן, ובאה לידי ביטוי גם בתכונות רבות שלא נבדקו בעבודה זו כמו צבע תפרחות, מספר פרחים בתפרחת, גלי פריחה ואופי גידול וגטטיבי (דודאי וחובריו, 2000).

5.5 מורפולוגיה התפתחותית והשוואתית של התפרחת והפרח

1.5.5 מעבר משלב ווגטיבי לפרודוקטיבי

השראת הפריחה מושפעת בעיקרה מהשפעת הגומלין בין התכונות המורשות של הפרט בתוך המין ותנאי הסביבה. השילוב בין שני הגורמים האלה מניע ומשפיע על תהליכים ביוכימיים ומולקולריים שתוצאתם המעבר מהשלב הווגטיבי לפרודוקטיבי (Flaishman and Kamenetsky, 2006). מעבר זה מורכב משני שלבים: אינדוקציה (Induction) ואיניציאציה (Initiation) (Kamenetsky, 2000). בדומה למינים רבים של *Allium* (Kamenetsky and Rabinowitch, 2001) גם בעירית חל המעבר הזה בעיקר בשל חשיפה להשראתן של טמפרטורות נמוכות, ובעקבותיה מתחילה חלוקה

נמרצת של תאים ברקמת המריסטמה הקודקודית המלווה בשינוי מבנה מצורה של רבע עד חצי עיגול פחוס במריסטמה ווגטטיבית, לכיפה עגולה במריסטמה רפרודוקטיבית. עוד נצפה באוכלוסיה שיעור נמוך של צמחים שיקיימו את המעבר הזה גם ללא השראת הקור (איור 3א). כלומר עיקר הפריחה חל בצמחים חשופים לקור, אך ככל הנראה ישנו מסלול חלופי לפריחה בו אין דרישה לקור. מסלול אוטונומי כזה תואר בשום הגינה (Kamenetsky and Rabinowitch, 2001) ובמינים רבים אחרים (Amasino, 1996).

2.5.5 התפתחות התפרחת

העירית, כמו מיני *Allium* רבים אחרים מתחילה את התפתחות התפרחת ביצירת "פרימורדיית המתחל" סביב המריסטמה הקודקודית המתחלקת ומשנה את צורתה מדיסקית שטוחה לכיפה עגולה (תמונה 2.ב). (Kodaira and Fukai 2005). לאחר מכן מתחילה התמיינות התפרחת ובמקביל מתארך הגבעול. מופע דומה תואר בבצלצולית (Krontal et al., 1998) אך לא כך בשום הגינה (*Allium sativum* L.) בו התפרחת מתחילה את התמיינותה רק לאחר שגבעול הפריחה החל להתארך (Kamenetsky and Rabinowitch, 2001). התמיינות התפרחת לפרחים מתחילה במרבית מיני השום לפני סגירת המתחל סביב המריסטמה הקודקודית שעתידה להתפתח לתפרחת (Kamenetsky and Rabinowitch, 2001). כך הדבר גם בעירית וכבר בשלב זה ניתן להבחין במרכז המריסטמה הקודקודית בארבע פרימורדיות ראשונות של פרחים (תמונה 3). התפתחות כזו (top-to-bottom) מאפיינת גם את התפתחות הפריחה של בצלצולית ושל *A. sphaerocephalon* (קרונטל, 1998; Kodaira and Fukai, 2005). לעומתם איניציאציית הפרחים במינים *A. rosenbachianum* ו-*A. aschersonianum* מתחילה משולי המריסטמה הקודקודית ונמשכת כלפי הקדקוד, ומספר הפרימורדיות רב מזו שבאותם מינים ובעירית (Kamenetsky et al., 2006; Kodaira and Fukai, 2005).

3.5.5 התפתחות הפרח

התפרחת מתפתחת בהדרגה: ראשונות מתמיינות המריסטמות שבמרכז קודקוד הצמיחה ואחריהן אלה שבשוליהן עד לגבולות הקודקוד. סדר התפתחותי זה נשמר עד הפריחה של קבוצת הפרחים האחרונה (תמונות 4, 5, 6). יתכן כי סדר התפתחות כזה נובע מצורך פיזיולוגי של הצמח (Van der Pijl, 1960), שאינו יכול לתמוך במקביל במספר רב של פרחים הנמצאים בתהליך זהה הצורך אנרגיה מרובה כגון חלוקת תאים, התארכות או התפתחות אבקנים (Huang et al, 1994; Flaishman and Kamenetsky, 2006). התפתחות הפרח הבודד בעירית מאופיין בפרוטאנדריה (Protandry), כלומר המאבקים נפתחים לפני שהצלקת נכונה ומאפשרת נביטה של גרגרי האבקה. כך הדבר גם בבצל ובבצלצולית (Currah and Ockendon, 1978; Krontal et al., 1998). תכונה זו מתבטאת במהלך התמיינות הפרח: ראשונים מתמיינים שני הדורים החיצוניים ומתחילים להתארך ורק לאחר

מכך מתחילה ההתמיינות של השחלה והצלוקת הפרוטנדריה מונעת הפריה עצמית של הצלקת על ידי גרגרי אבקה של אותו פרח, אך אין מניעה להאבקה עצמית בין פרחים שונים בתפוחת כשבמקביל מתקיימת האבקה בין צמחים שונים בחלקה מדידות שנערכו בצמחי בצל הגינתבשדה פתוח הצביעו על שיעור של 73-92% האבקה זרה (Meer and Bennekom, 1968) וכתוצאה הטרוזיגוטיות רבה ואון צמיחה גבוהה בהשוואה לאחיהם תוצרי האבקה עצמית (Currah and ; Jone and Davis, 1944) (Ockendon, 1978) כמו בבצל הגינה (Chang and Struckmeyer, 1976; Currah and) (Ockendon, 1978) בבצלולית (Krontal et al., 1998) ובמגוון מיני צמחים (Bawa and) (Beach, 1981) מבטיח מנגנון הפרוטנדריה בעירית כי גם באוכלוסייה של זן פתוח תשמר מידה רבה של הטרוזיגוטיות ועמה און צמיחה , ויכולת התמודדות טובה עם תנאי סביבה תת-אופטימאליים (Jone and Davis, 1944).

4.5.5 פיזיולוגיה של הפריחה

יכולת רבייה מינית של הצמח , ויצירת זרעים איכותיים מבטיחים המשך ההתפתחות וקיום המין. בצמחים רבים תחילת הפריחה מחייבת חשיפה לתנאי סביבה מוגדרים בעטיים חלים שינויים פנימיים שיקבעו את התפתחות הצמח : פריחה או גידול וגטטיבי (Putterill et al., 1998).

התפתחות התפוחת בעירית, בדומה לצמחים רבים אחרים, מושפעת הרבה מהסביבה, ובמיוחד: הטמפרטורה ואורך היום (Reeves and Coupland, 2000). מהות התגובה ועצמתה תלויים בתורשת הצמח ובגילוי הפיזיולוגי. יתרה מכך, הרגישות של הצמח להשפעות הסביבה משתנה במהלך ההתפתחות של התפוחת ועמה משתנה האופטימום להתפתחות התפוחת משלב אחד לבא אחריו (Halevy 1990; Rees 1992; De Hertogh and Le Nard 1993; Flaishman and) (Kamenetsky, 2006). הבנת היחס בין מכלול תנאי הסביבה לצמח ולפריחתו פותח אפשרויות חיזוי (על בסיס מודלים), אופטימיזציה ומניפולציות שימוש בכלים סביבתיים להכוונת הפריחה.

5.5.5 השפעת הסביבה על האינדוקציה, האיניציאציה וההתמיינות של התפוחת

רוב מיני השום הנאכלים דורשים וורנליזציה לפריחה באופטימום שנע בין 5 ל-12 מ"צ בעבודתי הראיתי כי בדומה לבצל ולבצלולית (Rabinowitch, 1985; 1990; Krontal et al., 2000) גם בעירית תלוי מיצוי פוטנציאל הפריחה בוורנליזציה, ובלבד שהחשיפה לקור תחול בגיל הפיזיולוגי המתאים, דהיינו – לאחר גיל הנעורים. טמפרטורת הוורנליזציה האופטימאלית להשראת פריחה בעירית ולמעבר לשלב איניציאציה וההתמיינות נע בין 5 ל-13 מ"צ למשך 4-8 שבועות. הדמיון לבצל ולבצלולית בא לידי ביטוי גם בפגיעה של טמפרטורות גבוהות בניצני הפריחה ולהתנוונותם (Heath and Mathur, 1944; Hartsema, 1947). צמחים הגדלים בטמפרטורות גבוהות אינם נחשפים להשראת פריחה, גידולם הוגטטיבי מהיר והם מפתחים מספר רב של עלים ופצלים בהשוואה לצמחים הגדלים בטמפרטורות נמוכות (איור 1, תמונה 1) כמו במינים אחרים של צמחי בצל (Le Nard and De Hertogh, 1993; Krontal et al., 2000).

מיני צמחים בני סוגים ה-*Allium* וה-*Lilium*, שמקורם באזורים ממוזגים, הגדלים בתנאים שוליים המאטים את קצב צמיחתם, עוברים את החורף במצב של "קדם תרדמה" (ראה מבוא פרק 2.2), (Flaishman and Kamenetsky, 2006; Kamenetsky and Rabinowitch, 2002). ממצאי עבודה זו מעידים כי העירית נוהגת כבני סוגה (איור 1).

השינויים הפוטופריודיים מאפשר ים לצמח לתזמן מהלכים מורפולוגיים ופיסיולוגיים עם השינויים בתנאי הסביבה, כגון מעבר משלב נעורים לשלב הרפרודוקטיבי (Tarakanov, 2005), או התבצלות כאמצעי להתחמקות מעקות קשות (Dafni, et al., 1981). לפוטופריודה תפקיד חשוב בשלב האינדוקציה לפריחה (De Hertogh and Le Nard, 1993), ובלעדיה עלולה הפריחה להמנע. נראה כי הסף הקריטי של הפוטופריודה להשראת אינדוקציה ית הפריחה בעירית מצוי בין 12 ל-16 שעות אור (איור 10). עם זאת, אורך היום אינו תנאי בלעדי לביטוי ההשפעה של הפוטופריודה על פריחה ונוספים לו עוצמת האור ואיכותו. צמחים שמקורם בקווי רוחב גבוהים פחות רגישים לעוצמות אור נמוכות, מאחר שככל שקו הרוחב גבוה יותר השינויים בעוצמת האור גדולים ויש יותר שעות דמדומים (Tarakanov, 2005). בעבודתי נמצא כי ערך הסף של עוצמת האור בהארת לילה המאפשר השראת פריחה גם בפוטופריודה קצרה עומד על כ-0.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (איור 12) המהווה כ- שליש האחוז מזו האופיינית לאור יום מלא ($\approx 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). יתכן כי טיפוח עירית בארץ יגדיל את הרגישות לעוצמת האור ויגרום לעירית לפרוח גם בתנאי תאורה גבוליים יותר. תופעה זו נצפתה בזנים שונים של שמיר (*Anethum graveolens*), חרדל (*Sinapis alba*) וחסה (*Lactuca sativa*) (Tarakanov, 2005).

6.5.5 השפעת תנאי סביבה על ההתארכות גבעול פריחה

שיעורי הפריחה תלויים בתכונות המורשות של הצמח בגילו הפיסיולוגי ובהשפעת הסביבה אחסון הבצלים בקור משפיע הרבה על התארכות הגבעול של מיני *Allium*. לדוגמא, התארכות הגבעול של צמחי *A. aflatunense* שגדלו בטמפרטורות של 20/12 מ"צ (לילה/יום, בהתאמה), הייתה מהירה ביותר לאחר איחסון של 4°C במשך 16 שבועות. טמפרטורות הגידול של *A. aflatunense* משפיעות אף הן על תכונה זו ונמצא כי הגבעול של צמחים אלה הגיע לאורך מירבי בתנאים של 17/9 מ"צ, לילה/יום, בהתאמה (Kamenetsky and Rabinowitch, 2005) וכי טמפרטורות גידול גבוהות פוגעות בהתארכות הגבעול (Kamenetsky and Fritsch 2002; Kamenetsky and Rabinowitch, 1997). (Rabinowitch, 2005).

צמחי העירית מגיבים באפן דומה להשפעות הסביבה. בעבודתי הראיתי כי צמחים שנחשפו לקור בשלבים מוקדמים של התפתחותם והועברו לתנאי גידול נוחים הניבו גבעולי הפריחה ארוכים מאוד שלא טופלו בקור (טבלה 3).

הפוטופריודה ממלאת תפקיד חשוב בהתארכות הגבעול של שום הגינה (*A. sativum*) ונמצא שם כי הפריחה מיטבית כאשר הצמחים הגדלים במשטר של פוטופריודה קצרה נחשפים לפרקי זמן קצרים לימים ארוכים (Kamenetsky and Rabinowitch, 2003).

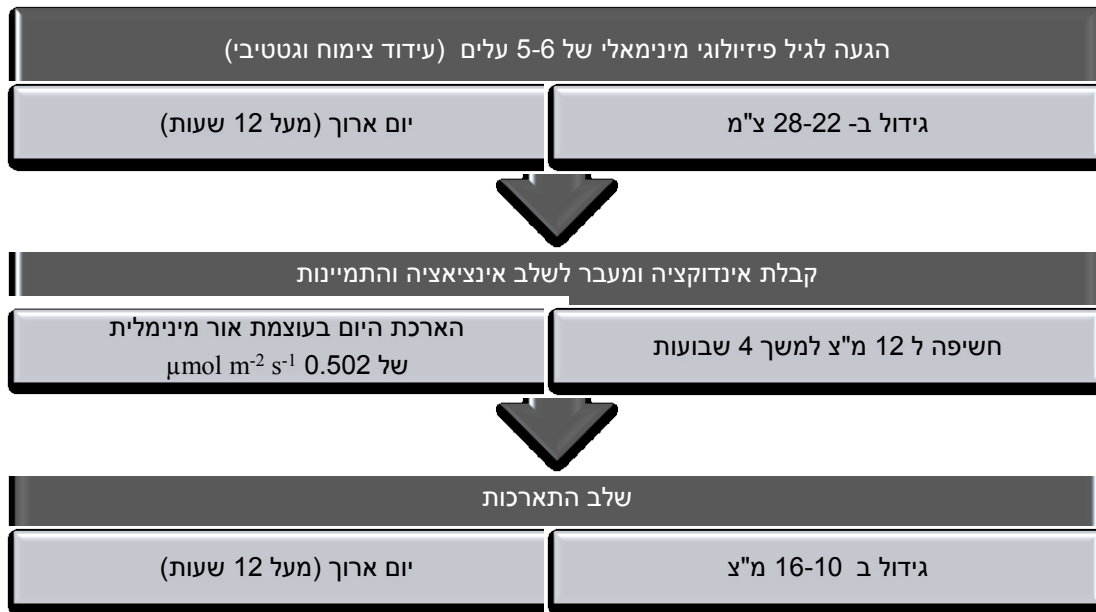
בחינת השפעתה של הפוטופריודה על הפריחה של שושרות עירית העלתה הבדלים בתגובת הגנוטיפים לאורך היום. מרבית השושרות פתחו גבעולי פריחה ארוכים בחשיפה ל פוטופריודה ארוכה יותר מאלה ששהו בפוטופריודה קצרה, אך הגבעולים של שושרות אחדות התארכו היטב גם בתנאי פוטופריודה קצרה והיו כאלה בהן התארך הגבעול במי דה שווה בפוטופריודה קצרה וארוכה. ניתן להסיק כי במין זה קיימת שונות גנטית רבה בתכונה זו (איור 19) שניתן לנצל לטיפוח זנים שניתן לכוון בהם את אורך הגבעול בהתאם לצרכי השוק. מגדלי עירית לתבלין יגדלו צמחים בעלי עמוד תפרחת קצר על מנת להקטין את הפחת במיון לשיווק, ומגדלים לפרחי מאכל יגדלו צמחי עירית ארוכי גבעול.

6.5 ג'יברלין

הג'יברלין מעורב רבות בתהליכי הפריחה של מינים רבים של צמחים (Davis, 2009). בעבודתי לא מצאתי תגובה של צמחי העירית למתן אקסוגני של ג'יברלין לפני ובמהלך האינדוקציה והאיניציאציה של התפרחת ולא נוכחתי בשינויים בכמות הפריחה ובקצבה. מיני שום אחרים: בצלצולית ובצל הגיבו היטב לטיפולים בחומר הצמיחה הזה. החדרת ג'יברלין לבצלי הבצלצולית טרם שתילתם האיצה את הפריחה, וטיפול במעכבי סינתזת ג'יברלין גרמו לדחיית הופעת התפרחת בהשוואה לביקורת ללא טיפול, אך מתן ג'יברלין לצמחי בצלצולית בגיל פיזיולוגי של שישה עלים לא השפיע על הפריחה (קרונטל, 1998). מתן ג'יברלין בעת הגחתן של התפרחות הראשונות בחלקת השדה של בצל הגינה המריץ מאד את הפריחה (Naamni et al., 1980). התגובות המגוונות מעידות על מעורבות הג'יברלין בפריחת מיני השום ונדרשת סדרה של ניסויים ייעודיים לבירור תפקיד הג'יברלין בפריחת העירית, כולל בחינת סוג הג'יברלין, ריכוזו, מועדי הטיפול ותגובותיהם של הצמחים לחומרים המעכבים את הסינתזה של חומר הצמיחה הזה. הג'יברלין ממלא תפקיד חשוב גם בשלב התארכות גבעול הפריחה של מיני שום (Thomas, 1969; Rabinowitch 1990; נאעמני, 1980; קרונטל, 1998), ונראה כי מתן ג'יברלין לבצל הגינה תרמה להקדמת הפריחה ולריכוזה (נאעמני, 1980). בהשוואה, מצאנו כי מתן ג'יברלין לצמחי עירית בשלב זה, פגעה בפריחה בשיעור של 20-40 אחוז מהביקורות (איור 17), ומכאן ניתן להסיק כי הג'יברלין ממלא תפקיד בהתארכות גבעול התפרחת של העירית. בדיקה של תפקיד הג'יברלין בפריחת העירית והבנה של הממצאים שהתקבלו בעבודתי מחייבים מערכת מסודרת של ניסויים הכוללת בחינת תפקידיהם של סוגים שונים של ג'יברלין, ריכוזים ומועדים שונים, שיטות השמה שונות כגון: טבילה, הגמעה או החדרה בתת לחץ ולהשוות כמו גם טיפול במעכבי סינתזת ג'יברלין.

6. סיכום

תוצאות עבודתי מתארות ומבהירות תכונות המייחדות את העירית מכלל הצמחים שנחקרו עד כה בסוגה. אופי צמיחתה וההתפצלות הרבה מבדילים את הצמח הזה ממיני ה- *Allium* האחרים. לעירית שלטון קודקודי חלש ובשל כך נמנעת יצירת ציר מרכזי ומתקיימת התפצלות רבתי של העירית בשיעור הגבוה ביותר בין מיני תרבות בסוג זה אותם סקרתי עד כה. תכונה זו מאפשרת



איור 22: תיאור סכמטי של התפתחות העירית והשפעות הסביבה על ההתפתחות המיטבית של העירית.

פוטנציאל גבוה של יכול וגטטיבי ולכך משמעות מסחרית רבה. למיטב ידיעתי, צמח הנירה (*A. tuberosum*) בעל אופי צמיחה דומה (Poulsen, 1990; Saito, 1990), אולם לא מוכר לי מחקר שעסק בנושא. ניתן ליישם את בקרת הפריחה בעירית ובתנאי שתתקיים התייחסות פרטנית לשלבים ההתפתחותיים של הצמח והתאמת תנאי סביבה מתאימים מיטביים: לזירוז, או אחרים: לעיכוב ההתפתחות של כל שלב (איור 22). על מנת לצפות את התנהגות הגידול בתנאי סביבה שונים ניתן לבנות מודל אליו נוכל להכניס את נתוני תנאי הסביבה ובחישוב קל יחסית ניתן יהיה לצפות את קצב הצמיחה ומועד פריחה משוער. מודל זה מאפשר לפתח הבנה טובה של השפעות הסביבה ולספק הסברים איכותיים וכמותיים לתגובת הצמח בתנאים משתנים. מודל כזה יכול להוות כלי מסייע לחיזוי הפעילות החקלאית הנדרשת לאורך הגידול ולשמש כלי עזר לקבלת החלטות. תוצאותיה של העבודה הזו יכולות לתרום הרבה לבנייה של מודל כזה בכל הקשור לפריחת העירית ובתנאי שיורחב הידע הדרוש בהשפעת הסביבה על הצמיחה הווגטטיבית של העירית משלב הנביטה ועד לקציר וההתפתחות הרפרודוקטיבית של הצמח. פיתוח מודל צמיחה כזה פותח עבור בצל הגינה (Brewster, 1997).

להורמונים ובראשם הג'יברלין מעורבים בהשראת והתפתחות הפריחה במינים רבים (נאעמני, 1980; קרונטל, 1998; Rademacher, 2000; Rabinowitch, 1985, 1990). בעבודתי לא הצלחתי להמריץ ולזרז את הפריחה של העירית על-ידי טיפול אקסוגני ב-GA₃. ראוי להוסיף וללמוד את השפעת הג'יברלין על הפריחה ועל צמיחת העירית. לצורך זה יש לבחון את השפעות הג'יברלין והשפעת מעכבי סינתזה שלו במהלך ההתפתחות והגדילה, במועד השראת הפריחה ובמהלך התפתחות התפרחת.

השונות הגנטית הגבוהה בתוך המין הזה תורמת לגיוון הביטוי הפנוטיפי והתגובה להשפעות הסביבה. אפשר איהפ שהמידע שנרכש בגנוטיפ מסויים אינו מתאר נכונה את הביטוי של התכונות של זן אחר. שונות זו מהווה כלי חשוב המאפשר טיפוח זנים יחודיים המתאימים לתנאי הארץ ועמידים/סבילים למזיקים ולמחלות.

במחקר זה למדתי את הארכיטקטורה ואת ההתפתחות המורפולוגית של צמח העירית, והתמקדתי בהתפתחות הפריחה והגורמים הסביבתיים המשפיעים עלייה. הממצאים הוסיפו הרבה לידע על הפיסיולוגיה של צמחים בני הסוג *Allium* ושל העירית ופריחתה בפרט. מצאתי שניתן להשפיע על קצב הצמיחה ותהליך הפריחה על ידי מניפולציות סביבתיות, וכן נחשפה שונות פנוטיפית רבה, בתוך הזן, שיכולה להוות בסיס לטיפוח. הידע הזה עשוי לסייע לחקלאים ולתת בידם כלים נוספים לצמצום הפריחה ו/או ליצור גבעולים נמוכים יותר במהלך הגידול הווגטטיבי ובכך להקל על פעולת המיין ועידוד הפריחה ליצרני הפרחים למאכל ואצל יצרני הזרעים.

7. רשימת מקורות

1. בן יקר, ד., דודאי נ., ישעיה, י., קונצדלוב, ס., חושי, נ., מיכאל, ח., שפיר, ר., ורבינוביץ, א. (2000). בחינת אמצעים להקטנת נזקי תריפס בעירית. מתוך: מנור ה. סיכום מחקרים וניסויי שדה בתבלינים. שה"מ, ארגון מגדלי הירקות והמועצה לייצור ולשיווק של ירקות. עמ' 27-28.
2. דודאי, נ., לוי, א., דקו, צ., חיימוביץ, ד., סעדי, ד., מנור, ה. ופוטיבסקי א. (1999). מתוך: מנור ה.. סיכום מחקרים וניסויי שדה בתבלינים 1998/1999. שה"מ. עמ' 33-36.
3. דודאי, נ., פוטיבסקי, א., חיימוביץ, ד., סעדי, ד. ושגב, ע. (2000) מבחני זנים וטיפוח עירית לקיץ. בתוך: מנור, ה. (עורך) סיכום מחקרים, ניסויי שדה ותצפיות בתבלינים 1999. הוצאת שה"מ, תל-אביב. עמ' 33 - 36.
4. ירמיהו, א., טרגרמן, מ., דודאי, נ., פיינגולד, א. (2000). רעילות בורון בעירי ת: עדויות ראשונות להשפעתו על התייבשות קצוות העלים. מתוך: מנור ה.. סיכום מחקרים וניסויי שדה בתבלינים. שה"מ, ארגון מגדלי הירקות והמועצה לייצור ולשיווק של ירקות. עמ' 17-24.
5. ירמיהו, א., פיינגולד, א., אלדניפירי, י., טרגרמן, מ., שמואל, ד., מור, ד., סוריאנו, ש., רשף, ג., מנור, ה. וברונר, מ. (2005). השפעת יסודות ההזנה על היבול והאיכות של עירית ובזיל. דו"ח סופי לתוכנית מחקר מספר 02-357-301. מוגש למשרד המדען הראשי במשרד החקלאות ולמועצת הירקות. עמ' 327-332.
6. ירמיהו א., פיינגולד א., בר-טל א., קינן מ., סוריאנו ש., יחזקאל ח., דוד ש., מתן א., סילברמן ד. ורשף ג. (2008). תגובת עירית למחזור מי נקז, דו"ח שנתי לתוכנית מחקר מספר 07-502-301. מוגש למשרד המדען הראשי במשרד החקלאות ולמועצת הירקות. 11 עמ'.

7. מנור, ה. והלפרט, מ., (2002). מבחן עומדי זרעים לגוש השתיל בשלושה זני עירי ת – מחולה 2002. מתוך: מנור ה.. סיכום מחקרים וניסויי שדה בתבלינים. שה"מ, ארגון מגדלי הירקות והמועצה לייצור ולשיווק של ירקות. עמ' 26-29.

8. נאעמני, פ. (1980). השפעת הטיפול בגייברלין על הפריחה ויבול הזרעים בבצל הגינה (*Allium cepa* L.). עבודת מוסמך, הפקולטה לחקלאות האוניברסיטה העברית ירושלים. עמ' 47.

9. פוטיבסקי א. ודודאי, נ. (1992). גידול עירית כתבלין טרי. גן שדה ומשק. כרך: 1, עמ' 48-52.

10. פוטיבסקי, א., דודאי, נ., רביד, ע., מכאלוביץ, י., סעד, ד. וזועבי ע. (1989). העלאת יבולים ושיפור האיכות בעירית. מתוך: דו"ח מחקר לשנת 1989. נוה יער, המחלקה לתר"ב. עמ' 42-36.

11. צמח, ח. וקמינצקי, ר. (2006). התפתחות תפוחת בנץ חלב דוביום (*Ornithogalum dubium*) ולימוד השפעת תנאי אחסון וג' ברלין על תהליכי פריחה. מכון למדעי הצמח, מינהל המחקר החקלאי. 8 עמ'.

12. קרונטל, י. (1998). המורפולוגיה והפיזיולוגיה של הפריחה בבצלצולית (*Allium cepa* L. Aggregatum Group) חיבור לשם קבלת תואר "מוסמך למדעי החקלאות" הפקולטה למדעי החקלאות, המזון ואיכות הסביבה, האוניברסיטה העברית בירושלים. 86 עמ'.

13. רבינוביץ, ח. ד. (1989). בצל הגינה. מתוך: ארנון, י. (עורך), האנציקלופדיה לחקלאות, כרך 6, גידול ירקות ב', הוצאת האנציקלופדיה לחקלאות, עמ' 125-157.

14. שיפטן, ע. (2004). פיזיולוגיה של התפצלות וגטיביית בשלוט (*Allium cepa* L. Aggregatum Group). חיבור לשם קבלת תואר "מוסמך למדעי החקלאות" הפקולטה למדעי החקלאות, המזון ואיכות הסביבה, האוניברסיטה העברית בירושלים. 124 עמ'.

15. Amasino, R.M. (1996). Control of flowering time in plants. Curr. Opin. Genet. Dev. 6: 480–487.

16. Barazani, O., Dudai, N., Khadka, U.R., Golan-Goldhirsh, A. (2004). Cadmium accumulation in *Allium schoenoprasum* L. grown in an aqueous medium. Chemosphere 57:1213-1218.

17. Bawa KS, Beach JH. (1981). Evolution of sexual systems in flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden 68: 254–274.

18. Brewster, J. L. (1994). Onions and Other Vegetable Alliums. CAB International, Wallingford, UK, 236 p.

19. Brewster, J. L. (1997). Environmental physiology of the onion: towards quantitative models for the effects of photoperiod, temperature and irradiance on bulbing, flowering and growth. Proceedings 1st International Conference on Edible Alliums, Mendoza, Argentina, 1994. Acta Hort. 43:347–373.

20. Blázquez, M.A., Green, R., Nilsson, O., Sussman, M.R., and Weigel, D. (1998). Gibberellins promote flowering of *Arabidopsis* by activating the LEAFY promoter. *Plant Cell*. 10:791–800.
21. Chang, W. N. and Struckmeyer, B. E. (1976). Influence of temperature, time of day, and flower age on pollen germination, stigma receptivity, pollen tube growth, and fruit set of *Allium cepa* L. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 101: 81-89.
22. Chase, C.D. (2007). Cytoplasmic male sterility: A window to the world of plant mitochondrial-nuclear interactions. *Trends Genet.* 23: 81–90.
23. Currah L, Ockendon D. (1978). Protandry and the sequence of flower opening in the onion. *New Phytol.* 81: 419–428.
24. Dafni, A., D. Cohen, and I. Noy-Meir. 1981. Life-cycle variation in geophytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* 68: 652–660.
25. De Hertogh A.A., Le Nard M. (1993). Physiological and biochemical aspects of flower bulbs. In: De Hertogh, A.A. and Le Nard, M (eds.) *The Physiology of Flowering Bulbs*. Elsevier, Amsterdam. pp 53-69.
26. De Mason, D. A. (1990). Morphology and anatomy of *Allium*. In: *Onions and Allied Crops, Vol. I, Botany, Physiology, and Genetics*, H.D. Rabinowitch and J. L. Brewster (eds). CRC Press, Boca Raton. pp. 28-51.
27. Dudai N., Sa'adi D., Chaimovitsh D., Yermiahu U. and Putievsky E. (2001). Year-round production of chives (*Allium schoenoprasum* L.) in Israel. *World Conference on Medicinal and Aromatic Plants – Budapest, Hungary*, abstract.
28. Engelke, T., and T. Tatlioglu, 2000. Genetic analyses supported by molecular methods provide evidence of a new genic (st1) and a new cytoplasmic (st2) male sterility in *Allium schoenoprasum* L. *Theor. Appl. Genet.* 101: 478-486.
29. Engelke, T., T. Tatlioglu, 2002: A PCR-marker for the CMS1 inducing cytoplasm in chives derived from recombination events affecting the mitochondrial gene atp9. *Theor. Appl. Genet.* 104: 698–702.
30. Engelke, T. Tatlioglu, T. (2004). The fertility restorer genes X and T alter the transcripts of a novel mitochondrial gene implicated in CMS1 in chives (*Allium schoenoprasum* L.). *Mol. Genet Genomics* 271:150–160.
31. Flaishman, M. and Kamenetsky, R. (2006). Florogenesis in Flower Bulbs: Classical and Molecular Approaches. In: *Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology*. (J.A. Teixeira da Silva, ed) Global Science Books, Japan. I: 33-43.

32. Folster, E. and Krug, H. (1977). Influence of the environment on growth and development of chives (*Allium schoenoprasum* L.). II. Breaking of the rest period and forcing. *Scientia Hortic.* 7: 213-224.
33. Fritsch, R.M. and Friesen, N. (2002) Evolution, domestication, and taxonomy. In H.D. Rabinowitch and L. Currah (eds.). *Allium Crop Sciences: Recent Advances*. CABI, Wallingford, UK. pp. 5-30.
34. Gatsuk, L. E., Smirnova O. V., Vorontzova L. I., Zaigolnova L. B., Zhukova L. A.. (1980). Age states of plants of various growth forms: A Review. *The J. Eco.* 68:675-696.
35. Hartsema, A.M. (1961). Influence of temperatures on flower formation and flowering of bulbous and tuberous plants, In: Ruhland, W. (ed). *Encyclopedia of Plant Physiology*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 123-124, 147-150.
36. Hashimoto S., Miyazawa M., and Kameoka H. (1982). Volatile Flavor Components of Chive (*Allium schoenoprasum* L.). *J. Of Food Science.* 48: 1859-1873.
37. Heath, O. V. S. and Mathur, P. B. (1944). Studies in the physiology of the onion plant. II. Inflorescence initiation and development, and other changes in the internal morphology of the onion sets, as influenced by temperatures and day length, *Ann. Appl. Biol.* 31: 173-186.
38. Huang, J., Struck, F., Matzinger, D.F., and Levings, C.J. (1994). Flower-enhanced expression of a nuclear-encoded mitochondrial respiratory protein is associated with changes in mitochondrion number. *Plant Cell.* 6: 439-448.
39. Horn, R. (2006). Cytoplasmic male sterility and fertility restoration in higher plants. *Prog. Bot.* 67:31-52.
40. Jones H, Davis G (1944) Inbreeding and hetrosis and their relation to the development of new varieties in onions. *US Dep Agric-Tech Bull* 874.
41. Jones, H. A. and Emsweller S. L., (1936). Development of the flower and megagametophyte of *Allium cepa*. *Hilgardia.* 10: 415- 428.
42. Kamenetsky, R. (1992). Morphological types and root system as indicators of evolutionary pathways in the genus *Allium*. In: Hanelt, P., Hammer, K. and Knupffer, H.(eds) *The Genus Allium - Taxonomic Problems and Genetic Resources*. Proceedings of an International Symposium held at Gatersleben, June 11-13, 1991. IPK, Germany. pp. 129-135.
43. Kamenetsky, R. (1994). Life cycle, flower initiation, and propagation of the desert geophyte *Allium rothii*. *Int. J. Plant Sci.* 155: 597-605.

44. Kamenetsky, R. (1997). Inflorescence of *Allium* species (subgenus *Melanocrommyum*): structure and development. *Acta Hort.* 430: 141-146.
45. Kamenetsky, R. (2000). Florogenesis of ornamental *Allium* species as an ecological and physiological phenomenon. *Acta Hort.* 570:129-134.
46. Kamenetsky, R. and Japarova N. (1997). Relationship between annual cycle and floral development of three *Allium* species from subgenus *Melanocrommyum*. *J. Arid Env.* 35: 473-485.
47. Kamenetsky, R. and Fritsch, R. (2002). Ornamental *Alliums* In: H. D. Rabinowitch and L. Currah, *Allium Crop Science: Recent Advances* eds. Wallington, UK, CAB International, pp. 459-492.
48. Kamenetsky R., Gilad Z., Hovav E, Sandler-Ziv D. and Rabinowitch H. D. (2006). Life cycle and florogenesis of the Israeli native geophyte *Allium aschersonianum*. *Isr. J. Plant Sci.* 54: 249–255.
49. Kamenetsky, R. and Rabinowitch, H.D. (2001). Floral development in bolting garlic. *Sexual Plant Reproduction.* 13: 235–241.
50. Kamenetsky, R. and Rabinowitch, H.D. (2002). Florogenesis. In: Rabinowitch H.D and L. Currah (eds.). *Allium Crop Science: Recent Advances* CABI, Wallingford, UK. pp. 31-57.
51. Kamenetsky, R. and Rabinowitch, H.D. (2005). *Allium* genetic resources activities in Israel. In: Thomas, G., Astley, D., Boukema, I., Daunay, M. C., Greco, A. del, Díez, M. J., Dooijeweert, W. van, Keller, J., Kotlin'ska, T., Lebeda, A., Lipman, E., Maggioni, L., Rosa, E.. Report of a Vegetables Network. Joint meeting with an ad hoc group on Leafy Vegetables, Skierniewice, Poland, 22-24 May 2003. International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI). pp. 29-39.
52. Kamenetsky, R. and Rabinowitch, H.D. (2006). The Genus *Allium*: A developmental and horticultural analysis. *Hort. Rev.* 32:329-379.
53. Kodaira, E. and Fukai, S. (2005). Floral initiation and development in three field-grown *Allium* species belonging to different sub-genera. *Hort. Sci. Biotech.* 80:765–773.
54. Krontal, Y., Kamenetsky, R., Rabinowitch, H.D. (1998). Lateral development and florogenesis of a tropical shallot-a comparison with bulb onion. *Int J Plant Sci.* 159: 57–64.
55. Krontal Y., R. Kamenetsky, and H.D. Rabinowitch. 2000. Flowering physiology and some vegetative traits of short-day shallot – a comparison with bulb onion. *J. Hort. Sci. and Biotech.* 75: 35-41.

56. Le Nard, M. and De Hertogh, A.A. (1993). Bulb growth and development and flowering. In: De Hertogh, A.A. and Le Nard, M (eds.) The Physiology of Flowering Bulbs. Elsevier, Amsterdam. pp. 29-43.
57. Leino, M.E. (1992). Effect of freezing, freeze-drying, and air-drying on odor of chive characterized by headspace gas chromatography and sensory analyses. J. Agric. Food Chem. 40:1379–1384.
58. Levy, D., Goldschmidt E. E. and Kedar N., (1979). Bulbing of onions (*Allium cepa* L.): the role of endogenous ethylene. Plant Cell Environ. 2: 155–158.
59. Levy Y.Y. and Dean C. 1998. The transition to flowering. Plant Cell. 10:1973–1989.
60. Mann, L. (1959). The *Allium* inflorescence: some species of the section Molium. Amer. J. Bot. 46: 730-739.
61. Martinez-Zapater, J.M., and Somerville, C.R. (1990). Effect of light quality and vernalization on late-flowering mutants of *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol. 92:770–776.
62. Meer, Q.P. van der and Bennekom J.L. van (1968). Research on pollen distribution in onion seed elds. Euphytica 17: 216-219.
63. Mouradov, A., Cremer, F. and Coupland, G. (2002). Control of flowering time: Interacting pathways as a basis for diversity. Plant Cell. 14:111–130.
64. Naamni, F., Rabinowitch, H.D., Kedar, n. (1980). The effect of GA3 application on flowering and seed production in onion. J. Amer Soc. Hort. Sci. 105:164-167.
65. Nakamura, E. (1985). *Allium*-minor vegetables. In: Helevy, A.H. Handbook of Flowering. CRC, Ed., CRC Press, Boca Raton, Fl. VI: 410-416.
66. Naor, V., Kigel, J. and Ziv, M. (2004). Hormonal control of inflorescence development in plantlets of calla lily (*Zantedeschia* spp.) grown in vitro. Plant Growth Regul.. 42:7–14.
67. Ohri, D. Fritsch R. M., and Hanelt P. (1998). Evolution of genome size in *Allium* (Alliaceae). Plant Syst. Evol. 210:57–86.
68. Pastor, J. and Valdes, B. (1985) Bulb structure in some species of *Allium* (Liliaceae) of the Iberian Peninsula. Annales Musei Goulandris. 7: 249-261.
69. Poulsen, N. (1990). Chives *Allium schoenoprasum* L. In: Rabinowitch, H. D. and Brewster, J. L (eds.) Onions and Allied Crops. Vol. III.

- Biochemistry, Food Science and Minor Crops. CRC press, Boca Raton, Florida. pp. 231-250.
70. Putterill, J., Laurie, R., and Macknight, R. (2004). It's time to flower: The genetic control of flowering time. *Bioessays*. 26: 363–373.
 71. Rabinowitch, H.D. (1985). Onion and other edible alliums. In: Halevy A.H. *Handbook of Flowering*. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 398-409.
 72. Rabinowitch, H.D. (1990). Physiology of flowering. In: Rabinowitch, H. D. and Brewster, J. L (eds.) *Onions and Allied Crops*. Vol. I. Botany, Physiology, and Genetics. CRC press, Boca Raton, Fl. pp. 114-131.
 73. Rabinowitch, H. D and Kamenetsky, R. (2002) Shallots (*A. cepa* Aggregatum Group). In: *Allium Crop Science: Recent Advances* (H. D. Rabinowitch and L. Currah, eds.). pp. 409-430.
 74. Rademacher, W. (2000). Growth retardants: effects on gibberellin biosynthesis and other metabolic pathways. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51: 501-531.
 75. Rees, A.R. 1992. *Ornamental Bulbs, Corms and Tubers*. CAB International. p. 228.
 76. Reeves, P.H., and Coupland, G. (2000). Response of plant development to environment: Control of flowering by daylength and temperature. *Curr. Opin. Plant Biol.* 3: 37–42.
 77. Rotem, N., Shemesh, E., Peretz, Y., Akad, F., Edelbaum, O., Rabinowitch, H. D., Sela, I., and Kamenetsky, R. (2007). Reproductive development and phenotypic differences in garlic are associated with expression and splicing of LEAFY homologue gaLFY. *J. Experimental Botany*. 58:1133–1141.
 78. Sandhu, A., Abdelnoor, R., and Mackenzie, S. (2007). Transgenic induction of mitochondrial rearrangements for cytoplasmic male sterility in crop plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 1766–1770.
 79. Saito, S. 1990. Chinese chives *Allium tuberosum* Rottl. p. 219-230. In: J. L. Brewster and H.D. Rabinowitch (eds.). *Onions and allied crops*. Vol. III. CRC Press. Boca Raton, FL.
 80. Schiappacasse, F., Penailillo P., Yanez P., and Bridgen M. (2005). Propagation studies on Chilean geophytes. *Acta Hort.* 673:121-126.
 81. Searle, I. and Coupland, G. (2004). Induction of flowering by seasonal changes in photoperiod. *EMBO J.* 23: 1217–1222.
 82. Sengupta, A., Ghosh, S. and Bhattacharjee, S. (2004). *Allium* vegetables in cancer prevention: an overview. *Asian Pac J. Cancer Prev.* 5:45–237.

83. Shimizu-Sato, s., and Mori, H. (2001). Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. *Plant Phys.* 127:1405–1413.
84. Shishido, Y. and Saito, T. (1976). Studies on the flower bud formation in onion plants. II. Effects of physiological conditions on the low temperature induction of flower buds on green plants, *J. Jpn. Soc. Hortic. Sci.* 45: 160-167.
85. Singh, D.P., Jermakow, A.M., and Swain, S.M. (2002). Gibberellins are required for seed development and pollen tube growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 14:3133–3147.
86. Smith W.G. (1913). Raunkiaer's "Life-Forms" and Statistical Methods. *J. Eco.* 1:6-26.
87. Streck, N. A. (2003). A Vernalization Model In: Onion (*Allium cepa* L.). *R. bras. Agrociência.* 9:99-105.
88. Tarakanov I.G. (2005). Light Control of Growth and Development in Vegetable Plants with Various Life Strategies. Vth IS on Artificial Lighting Ed. R. Moe *Acta Hort.* 711:315-322.
89. Thomas, T. H. (1969). The role of growth substances in the regulation of onion bulb dormancy, *J. Exp. Bot.* 20:124-137.
90. Tremblay, R. and Colasanti, C. (2006). Floral induction. In Ainsworth C. *Flowering and Its Manipulation.* Blackwell Publishing, Kent, UK. pp. 28-34.
91. Umehara, M., Sueyoshi, T. and Shimomura, K. (2006). Interspecific hybrids between *Allium fistulosum* and *Allium schoenoprasum* reveal carotene-rich phenotype. *Euphytica.* 148:295–301.
92. Van der Pijl L 1960 Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. *14:* 403–416.
93. Vegis, A. (1964). Dormancy in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 15:185-224.
94. Wittwer, S.H. and Bukovac, M.J. (1957). Gibberellin effects on temperature and photoperiodic requirements for flowering of some plants. *Sci.* 126: 30–31.
95. Weber, E. (1929). Entwicklungsgeschichtliche untersuchungen uber die Gattung *Allium*. *Bot. Arch.* 25:1-44.

Abstract

Chives (*Allium schoenoprasum* L.), a popular aromatic herb and green vegetable originated in North Europe, and is well adapted to temperate climates.

From horticultural production point of view, flowering of the leaf producing chives is not desired, yet flowering is essential for breeding, seed production and propagation.

The research on flowering biology in chives was hereby undertaken with special emphasis on anatomy, flowering physiology and environmental effects, including temperature, photoperiod and light intensity.

Plant material used in this research included seedlings and adult plants from selected clones. During florogenesis, tissue differentiation and development was studied under binocular and Scanning Electron Microscopy (SEM). For Physiological studies, the plants were stored under controlled conditions and grown in the phytotron or controlled greenhouses or storage rooms. Exogenous gibberellins were applied at different developmental stages.

We have shown that apical dominance in chives is rather weak thus resulting in prolific branching and in formation of numerous laterals. High growth temperatures significantly promote the formation and elongation of leaves and the development of new axillary buds in vegetative developing plant. In the cultivar "Improved Dæhnfeldt Pregue", minimum physiological age for flower initiation was recorded in plants with five leaves (including leaf primordia) and two branches.

Florogenesis begins with meristem transition from vegetative to the reproductive stage, followed by both, division of the apical primordium into four segments, and spathe formation. Later, the inflorescence bud differentiates gradually from the center outwards, and that of the individual flowers coincides with stem elongation. The individual flower is protandrous, the differentiation of the anthers precedes the gynoecium formation.

Meristem transition, flower induction and initial differentiation of the inflorescence require vernalization of 4-8 weeks at 5-13°C, hence no flowering occur in plants grown under constant temperatures of 26°C and above. Stem elongation was also influenced by environment. Exposure to mean growth condition of 14°C prior to scape elongation and a subsequent transfer to warmer conditions resulted in long stems as compared to those in plants grown under intermediate-low temperatures during the scape elongation phase.

Photoperiod significantly affects flowering induction: hence a continuous exposure to a 10 hrs photoperiod resulted in a few to zero flowering plants. A fortnight exposure to a critical photoperiod threshold of 12-16 hours is required for induction, with a minimum Photon flux density of $0.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Our research suggests a differential response of chives' main stages of florogenesis to environment, thus blooming occurs only when the specific requirements for environment signaling are fulfilled.

Several works on bulb onion and shallot reported that a single gibberellin treatment is sufficient for enhanced stem growth rate, increased flowering percentage and synchronized flowering process. In chives, however, application of GA at stem elongation hindered flowering resulting in a decrease of 20-40% in the number of flowering plants as compared with control.

Our research provides the foundations for the construction of a model describing the chives' developmental stages, and the response to environment. The horticultural industry will be able to utilize the results of this work both for flowering prevention for the efficient production of green leaves, or flowering regulation in the field for the further seed production, propagation and breeding.

**Vegetative and reproductive
development of chives
(*Allium schoenoprasum* L.)**

M.Sc. Thesis

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

By
Itay Rabinovich

Rehovot

Israel

December 2009