

33078

מינהל המחקר החקלאי

המכון לגידולי שדה

הספרייה המרכזית
למדעי החקלאות

BD

הבטים גנטיים, פנולוגיים ופיזיולוגיים
הקשורים בסבילותם של זני חיטה אביביים,
למחלת ספטורית העלים

1. 1. 1979

1. 1. 1979

מאת

ע. זיו ו-ז. אייל

בולטין חס' 177

הנוחלקה לפירסומים מדעיים
מרכז וולקני בית דגן

1978

105
177

מחקר זה נתמך על-ידי מילגה על-שם בצלאל בוריה ז"ל,

שנפל במלחמת יום הכיפורים. המילגה ניתנה על-ידי מינהל המחקר

החקלאי, מרכז וולקני, בית-דגן.

כמו-כן, נתמך מחקר זה על-ידי הקרן לעידוד המחקר על-שם

דוד בן-גוריון, בוועד הפועל של הסתדרות העובדים הכללית.

1994 1995 1996 1997 1998 1999 2000 2001 2002 2003 2004 2005

עמוד

רשימת הטבלות והציורים.

1 מבוא וסקירת ספרות

פרק א': איתור זני חיטה סבילים למחלת ספטוריה-העלים של החיטה
בניסויי שדה.

21 * חומרים ושיטות

27 תוצאות ודיון *

פרק ב': תגובת זני חיטה להדבקה כתבדידים (איזולאטים) שונים של הפטריה *S. tritici*.

43 חומרים ושיטות *

47 תוצאות ודיון *

פרק ג': הורשת סבילות לצאצאי הכלאות.

65 * חומרים ושיטות

68 * תוצאות ודיון

פרק ד': היבטים פנוולוגיים ופיסיוולוגיים של סבילות זני חיטה

שונים למחלת ספטורית-העלים של החיטה.

103 חומרים ושיטות *

108 תוצאות ודיון *

131 תקציר בעברית

תקציר באנגלית.

ספרות.

רשימת הטבלות
=====

<u>טבלה מס'</u>	<u>עמוד</u>
1.	רשימת הזנים והקווים (1974/1973) 22
2.	רמת הנגיעות וההפסדים של היבול ומשקל 1000-זרעים (1974/1973) 29
3.	רמת הנגיעות וההפסדים של היבול ומשקל 1000-זרעים (1974/1973) 30
4.	ההפסדים ביבול הגרגרים לשיבולת בסעיפי הצמח השונים (1974/1973) 32
5.	הפסדי משקל 1000-זרעים בסעיפי הצמח השונים (1974/1973) ... 33
6.	הפסדי מספר הזרעים לשיבולת בסעיפי הצמח השונים (1974/1973) 34
7.	אחוז הכיסוי במיכלאים בזנים שהודבקו באיזולאטים (1974/1973) 49
8.	אחוז הכיסוי במיכלאים בזנים שהודבקו באיזולאטים (1975/1974) 50
9.	פחיתת יבול הגרגרים לשיבולת בניסוי איזולאטים (1974/1973) 52
10.	פחיתת יבול הגרגרים לשיבולת בניסוי איזולאטים (1975/1974) 53
11.	פחיתת משקל 1000-זרעים בניסוי איזולאטים (1974/1973) 55
12.	פחיתת משקל 1000-זרעים בניסוי איזולאטים (1975/1974) 56
13.	פחיתת מספר הזרעים לשיבולת בניסוי איזולאטים (1974/1973) 58
14.	פחיתת מספר הזרעים לשיבולת בניסוי איזולאטים (1975/1974) 59

רשימת הטבלות - המשך

<u>טבלה מס'</u>	<u>עמוד</u>
15.	השפעת הפטריה <i>S. tritici</i> על מרכיבי היבול בצאצאי ההכלאה 'מרים'x'בית-דגן' (1975/1974, 1976/1975)
69	
16.	השפעת הפטריה <i>S. tritici</i> על מרכיבי היבול בצאצאי ההכלאה 'מרים'x'יפית'
70	
17.	הורשת תכונות שונות לצאצאי הכלאות (1975/1974, 1975/1976) (1976)
73	
18.	השפעת הסרת עלי-הדגל על יכול הגרגרים בזני חיטה (1975/1976)
111	
19.	רמת הרדיואקטיביות בחצאי עלים נגועים ובחצאי עלים בריאים של חיטה (1976/1977)
128	

ר ש ל מ ת ה צ ל ו ר י ם
=====

עמוד	ציור מס'
25	1. שיטת המדידה והערכת הנגיעות בשדה
	2. מפתח להערכת אחוז הכיסוי של הצמח במיכלאי הפטריה
26 S. tritici
	3. הכיסוי במיכלאי הפטריה S. tritici על חלקי הצמח השונים
38 (1974/1973)
	4. הכיסוי הממוצע במיכלאי הפטריה של שלושת עלי הצמח
39 העליונים (1974/1973)
40	5. ערכי tillers ratio שנמצאו במידגמי הצמחים (1974/1973) ...
	6. תרומת מרכיבי היבול השונים להפסד היבול הכללי
41 (1974/1973)
	7. ערכי tolerance ratio לגבי מרכיבי היבול השונים
42 (1974/1973)
	8. שלבי הבידוד, הגידול וההדבקה באיזולאטים של הפטריה
45 S. tritici
	9. הקשר בין רמת הנגיעות לבין ההפסדים ביבול, בניסוי
61 איזולאטים (1974/1973)
	10. הקשר בין רמת הנגיעות לבין ההפסדים במשקל 1000-זרעים,
62 בניסוי איזולאטים (1974/1973)
	11. הקשר בין רמת הנגיעות לבין ההפסדים ביבול, בניסוי
63 איזולאטים (1975/1974)
	12. הקשר בין רמת הנגיעות לבין ההפסדים במשקל 1000-זרעים,
64 בניסוי איזולאטים (1975/1974)
	13. התפלגות הכיסוי במיכלאים באוכלוסיית ההורים וצאצאי
77 ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן' (1976/1975)
	14. התפלגות הכיסוי במיכלאים באוכלוסיית ההורים וצאצאי
78 ההכלאה 'מרים'א'יפית' (1976/1975)

רשימת הציורים - המשך

עמוד	ציור מס'
79	15. התפלגות גובהם של הצאצאים והורי ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן' (מודבק) (1975/1974)
81	16. התפלגות היכול לשיבולת באוכלוסיית ההורים וצאצאי ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן' (מוגן) (1975/1974)
82	17. התפלגות היכול לשיבולת באוכלוסיית ההורים וצאצאי ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן' (מודבק) (1975/1974)
84	18. התפלגות משקל 1000-זרעים בחלקות מוגנות של ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן' (1975/1974)
85	19. התפלגות משקל 1000-זרעים בחלקות המודבקות של ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן' (1975/1974)
86	20. התפלגות משקל 1000-זרעים בחלקות המוגנות של ההכלאה 'מרים'א'יפית' (1975/1974)
87	21. התפלגות משקל 1000-זרעים בחלקות המודבקות של ההכלאה 'מרים'א'יפית' (1975/1974)
89	22. התפלגות מספר הזרעים לשיבולת בחלקות המוגנות של ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן' (1975/1974)
89	23. התפלגות מספר הזרעים לשיבולת בחלקות המודבקות של ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן' (1975/1974)
91	24. הקשר בין רמת הנגיעות לבין גובה הצמחים - 'מרים'א'בית-דגן' (1976/1975)
92	25. הקשר בין רמת הנגיעות לבין יכול הזרעים לשיבולת - 'מרים'א'בית-דגן' (1976/1975)
93	26. הקשר בין רמת הנגיעות לבין משקל 1000-זרעים - 'מרים'א'בית-דגן' (1976/1975)
94	27. הקשר בין יכול הזרעים לשיבולת לבין גובה הצמחים - 'מרים'א'בית-דגן' (1976/1975)

רשימת הציוורים - המשך

<u>עמוד</u>	<u>ציוור מס'</u>
	28. הקשר בין משקל 1000-זרעים לבין גובהם של צאצאי ההכלאה
97	'מרים'א' בית-דגן' (1976/1975)
	29. הקשר בין מספר הזרעים לשיבולת לבין גובהם של צאצאי ההכלאה
98	'מרים'א' בית-דגן' (1976/1975)
	30. הקשר בין מספר הזרעים לשיבולת לבין יכול הזרעים לשיבולת -
99	'מרים'א' בית-דגן' (1976/1975)
	31. הקשר בין משקל 1000-זרעים לבין יכול הזרעים לשיבולת -
100	'מרים'א' בית-דגן' (1976/1975)
	32. הקשר בין משקל 1000-זרעים לבין מספר הזרעים לשיבולת -
101	'מרים'א' בית-דגן' (1976/1975)
	33. מקומות המנייה הרדיואקטיבית בשיבולת ובעלה-הדגל
109	(1977/1976)
	34. השפעת מחלת ספטורית-העלים של החיטה על ריכוז הכלורופיל
109	בעלים נגועים (1976/1975)
	35. השפעת הפטריה <i>S. tritici</i> על אחוז הרטיבות בעלי-דגל
112	נגועים (1977/1976)
	36. השפעת הפטריה <i>S. tritici</i> על השינוי בפוטנציאל המים
112	בעלי-דגל נגועים (1976/1975)
	37. הפחיתה במרכיבי היבול של זני חיטה, שנגרמה על-ידי הפטריה
114	<i>S. tritici</i> (1976/1975)
	38. השינויים ב-Harvest Index שנגרמו לזני חיטה על-ידי
114	הפטריה <i>S. tritici</i> (1976/1975)
	39. השינוי באחוז הרטיבות שנגרם על-ידי פעילות הפטריה
115	<i>S. tritici</i> (1976/1975)
	40. השינוי בתכולת חומצות אמיניות חופשיות, שנגרם על-ידי
117	הפטריה <i>S. tritici</i> (1977/1976)

רשימת הצילורים - המשך

<u>עמוד</u>	<u>ציור מס'</u>
118	41. היחס בין רמת החומצות האמיניות בצמחים נגועים ובריאים של חיטה (1977/1976)
120	42. השינוי ברמת הסוכרים המחזרים שנגרם על-ידי הפטריה <i>S. tritici</i> (1977/1976)
121	43. היחס ברמת הסוכרים המחזרים בין צמחי חיטה נגועים ובריאים (1977/1976)
123	44. השינוי ברמת הפוספאט בצמחים הנגועים בפטריה <i>S. tritici</i> (1977/1976)
124	45. היחס ברמת הפוספאט בין צמחי חיטה נגועים ובריאים (1977/1976)
125	46. השינויים החלים ברמת הניטראט בצמחי חיטה הנגועים בפטריה <i>S. tritici</i> (1977/1976)
126	47. היחס ברמת הניטראט בין צמחי חיטה נגועים ובריאים (1977/1976)
129	48. קשירת $^{14}\text{CO}_2$ על-ידי עלי-דגל של חיטה - נגועים ובריאים (1977/1976)

מבוא וסקירת ספרות

=====

המחסור הגובר במוצרי מזון בסיסיים בעולם והריבוי המהיר של אוכלוסיית העולם היפנו את תשומת-הלב להגברת הייצור של מזון בסיסי. לפי Brown and Eckholm (21), מסתמנת בעשור האחרון עלייה תלולה בביקוש למזון בסיסי, המושפעת במידה רבה מגידול אוכלוסין בשיעור $2\frac{1}{2}$ -2 אחוזים בשנה, במיוחד באזורי עולם נחשלים. כמו-כן, מושפע הביקוש הגובר מהרווחה הכלכלית שחלה בארצות המתועשות.

קצב ריבוי האוכלוסין בלבד מחייב הכפלת הייצור של מזון בסיסי בתוך 20-25 שנים, כדי לשמור על רמת הצריכה הנוכחית. לפי Borlaug (13, 14), מהווים הדגניים מקור עיקרי של אנרגיה בסל המזונות העולמי, כשהחיטה תופסת ביניהם את המקום הראשון. העלייה במחירי הדלק ובתשומה שחלה בעשור האחרון עלולה, לפי Borlaug, לכלול את קצב ייצור הגרגרים ולהאיץ את הידרדרות העולם למצב של פגיעות קיצונית וחוסר יציבות במחירי המזונות הבסיסיים. לפי אותם המקורות (13, 14, 21), חלה ירידה מתמדת בתישמות הגרגרים בעולם (במיוחד בצפון-אמריקה) - מ-26% מכלל ייצור הגרגרים ב-1961, ל-8% ב-1974.

דלדול המאגרים וביקוש גובר לגרגרים, מגבירים מאוד את תלותם של רוב אזורי העולם בייצור הגרגרים של צפון-אמריקה, המהווה כיום 84% מכלל ייצוא הגרגרים בעולם. לעומת זאת, עלה הביקוש לגרגרי חיטה בחלקי עולם שונים והגיע ב-1972 לכדי: 27% מכלל הביקוש במזרח-אירופה ובריה"מ, 21% במערב-אירופה, 4% באמריקה הלטינית ו-5% באפריקה. בשל הלחץ הגובר להגדלת ייצור הגרגרים, הוחל בארצות-הברית בביצועה של תכנית רבת-היקף בכיוון זה, שנודעה לאחר-מכן בשם - "המהפכה הירוקה". תכנית זו, הנמשכת כבר כעשר שנים, מבוססת על החלפתם של זני חיטה מקומיים בחלקי עולם שונים בזני חיטה חדשים, אשר טופחו במרכז שהוקם לצורך זה ומומן על-ידי קרן רוקפלר. תחנת המחקר והטיפול מוקמה במכסיקו וקרויה:

Centro Internacional De Mejoramiento De Maiz Y Twigo (CIMMYT).

זני החיטה שטופחו בתכנית הטיפוח האמריקאית מצטיינים במיוחד בקומה נמוכה, יחסית, בכושר הנבה רב ובעמידות טובה בפני החלדונות השונים. כמו-כן, מצטיינים זני החיטה בתגובה חיובית רבה לדישון חנקני מוגבר והם לא רגישים לאורך-היום (פוטופריודה). אי-רגישותם לאורך-היום איפשרה את הפצתם הנרחבת באזורי עולם שונים (118). ואמנם, בעקבות תפוצתם המהירה של הזנים החדשים חלה עלייה משמעותית ביבולי החיטה (15, 21); בעשור השנים האחרונות עלו בארה"ב יבולי החיטה הממוצעים מ-90-100 ק"ג/ד' לכ-300 ק"ג/ד' ויותר, ובאזורים פוריים של ארה"ב הם עלו אף על 600 ק"ג/ד'.

בישראל (43) הוכפלו יבולי החיטה בעשור האחרון בעקבות החלפתו של זן החיטה המקומי 'פלורנס אורור' 8193, שהיה שליט בשטחי המזרע, בזני חיטה שהם בני-כלאיים בין זני חיטה מקומיים לבין זני יבוא מטיפוח CIMMYT. כבר בשנים 1971-1972 נזרעו כ-83% משטחי החיטה בישראל בזנים החדשים, וכתוצאה מכך חלה עלייה של יותר מ-40% ביבול הממוצע של גרגרי החיטה. השינוי בהרכבם של זני החיטה בישראל גרם את הגדלת שטחי החיטה המושקים, הגברת הדישון והכנסת שיפורים אגרוטכניים בענף החיטה.

כתוצאה מתפוצתם המהירה של זני החיטה החדשים, שרובם נמצאו רגישים לכמה מחלות חיטה, במיוחד לגזעים המקומיים של גורמי המחלות, עלתה חשיבותן של מחלות חיטה שהיה להן בעבר ערך כלכלי נמוך. אחת המחלות החשובות ביותר בהקשר זה היא מחלת ספטורייט-העלים של החיטה, הנגרמת על-ידי הפטריה *Septoria tritici* Rob. in Desm. (26, 30, 46, 57, 118, 133). Saari and Wilcoxon (118) דיווחו על נזקים בשיעור של 30 אחוזים ויותר, אשר נגרמו ליבוליהם של זני חיטה שגדלו באסיה ובאפריקה, כתוצאה ממחלה זו. Ghodbance et al. (57) מסרו על פחיתה בשיעור של 30-39 אחוזים ביבולי החיטה שבטוניסיה ובאגן-הים-התיכון, כתוצאה מנגיעות בפטריה *S. tritici*. Stewart et al. (146) דיווחו אף הם על נזקים כבדים ליבולי החיטה, שנגרמו על-ידי מחלת ספטורייט-העלים של החיטה בכל ארצות המזרח התיכון. Callidwell (24) סוקר את עליית חשיבותה של מחלה זו בארה"ב בין השנים 1922 ל-1975. בסקירתו, הוא מצביע על

כך, שבצד העלייה בכושר ההנבה של זני החיטה, במיוחד בעשור השנים האחרון, חלה עלייה גם בשיעור הנזקים שנגרמו על-ידי גורם המחלה. בכמה מקרים פחת היבול ג-50 אחוזים. דיווחים נוספים על עליית חשיבותה של המחלה ושיעור נזקיה ביבול נמסרו על-ידי Chirappa (30) ו-Borlaug (13). דיווחים על תפוצתה ונזקיה של מחלת ספטורית-העלים של החיטה בשדות מזרע החיטה בישראל נמסרו על-ידי אייל וזיו (46, 47, 49). לדעת Shaner et al., העלייה שחלה בשיעור הנזקים שגורמת מחלה זו לזני החיטה החדשים קשורה בנינוסם, בהכרתם ובעליית שיעור הדישון החנקני שניתן לשדות החיטה.

מחולל מחלת ספטורית-העלים של החיטה - *Septoria leaf blotch* הינה הפטריה *S. tritici* Rob. in Desm. המאופיינת על-ידי נבגי מיכלא (pycnidiospores) סהרונים ומוארכים בעלי 3-7 מחיצות רוחב (septa). אורכם של נבגי המיכלא הוא בתחום של 20-70 מיקרונים (4). הפעילות הפתוגנית של הפטריה על עלי החיטה מתבטאת בהופעתם של כתמים כלורוטיים לא-סימטריים, המופיעים 5-6 ימים לאחר ההדבקה. כעבור 3-6 ימים נוספים, בטמפרטורות של 18°C - 21°C ובלחות גבוהה, מתפתחות נאקרזות באזורים הכלורוטיים (4, 32, 33). בד-בבד עם התפתחות הנאקרזות על-גבי העלים, חלה התארגנות תפטיר הפטריה לסטרוקטורות מוגדרות של גופי-פרי סגורים, בעלי גוון כהה, הקרויים "מיכלאים" (pycnidia, 99). בתוך המיכלאים האליפסואידיים מתפתחים נבגי מיכלא (pycnidiospores), אשר לפי Sprague (143), עשויים להופיע הן כ-microspores (30-20 μ) חסרי מחיצות רוחב, והן כ-macrospores (40-70 μ) בעלי 3-7 מחיצות רוחב.

משך תקופת הדגירה של הפטריה תלוי בעמידות או ברגישותו של הזן לגורם המחלה, בטמפרטורות השוררות במהלך התפתחות הפטריה ברקמת הצמח, ובלחות (4, 64).

Shaner (128) מצביע על ההשפעה של הטמפרטורות והלחות על קצב התפתחות הפטריה. בטמפרטורות של 20°C ובלחות גבוהה, עשויים נבגי המיכלא שנבטו לחדור לרקמת העלה דרך הפיוניות, או ישירות דרך הרקמה, במשך 15-24 שעות. בחלקות ניסוי בשדה באינדיאנה, ארה"ב (128), התקיימו 7-8 מחזורי הדבקה של הפטריה *S. tritici*.

14-16 ימים לאחר הדבקת צמחי החיטה, בתנאי שדה (33, 34), הופיעו מיכלאי הפטריה על-גבי העלים המודבקים. נבגי המיכלא עשויים להשתמר בתוך המיכלאים בתנאים קשים של טמפרטורות קיצוניות ויובש, במשך זמן ממושך (54). התמיסה המימית שבה מצויים נבגי המיכלא, מכילה ריכוז גבוה של סוכרים וחלבונים, המאפשר את קיומם הממושך בתוך המיכלאים. לפי Shaner (128), הטמפרטורה המזערית להתפתחות נבגי המיכלא היא 2-3 מ"צ, המיטבית - 18-22 מ"צ והמירבית - 33-37 מ"צ. טמפרטורה נמוכה של 4 מ"צ במשך 7-10 ימים לא המיתה את נבגי המיכלא. השפעת הטמפרטורה מודגמת על-ידי קצב הופעת הכתמים הכלורוטיים לאחר ההדבקה. בטמפרטורה של 17 מ"צ הופיעו כתמים כלורו-טיים על העלים 20 שעות לאחר הדבקתם, ובטמפרטורה של 12 מ"צ הופיעו הכתמים כעבור 50 שעות לאחר ההדבקה (128).

תפוצת המחלה קשורה, בין היתר, בתהליך שחרורם של נבגי המיכלא מתוך המיכלאים. נבגי המיכלא פורצים אל מחוץ למיכלא בתנאי לחות (45), דרך פתח המיכלא (ostiolum). מעל פתח המיכלא מתהווה טיפה (ooze), המכילה מספר רב של נבגי מיכלא. טיפות הגשם, הטל וחיכוך העלים הרטובים זה בזה מפיצים את נבגי המיכלא שב-ooze אל עלים וצמחים סמוכים. בתנאים נוחים (לחות גבוהה וטמפרטורה של כ-18 מ"צ נובטים, כאמור, נבגי המיכלא כעבור 10-12 שעות, ונחשוני הנביטה חודרים לרקמת המזופיל דרך הפיוניות, או ישירות דרך האפידרמיס (4, 33, 64). Hilu and Bever (63) מציינים, שבתפסיר הפטריה המתפתח ברקמת המזופיל, לא מובחנת התפתחותם של מצצנים (Haustoria).

הפטריה *S. tritici* מתקיימת ומשתמרת בתקופת הקיץ היבשה על-גבי שאריות חיטה, שהיתה נגועה במחלה בעונת הגידול הקודמת (45), ועל-גבי ספיח חיטה או פונדקאים מבין דגני הבר (34, 61). Holmes (64) טוען, שמקור ההדבקה הראשוני בשדה הוא בדרך-כלל - שאריות החיטה הנגועות.

תבדידים (איזולאטים) של הפטריה *S. tritici* בודדו מצמחים שונים השייכים למשפחת הדגניים, על-ידי Beach (9), אייל (45) ו-Hilu and Bever (63), ושל הפטריה *S. nodorum* - על-ידי Brönnimann (17). Wenham (157) טוען, שתהליך שחרורם של נבגי

מיכלא פעילים מתוך המיכלאים עשוי להימשך חמישה חודשים לאחר מות העלה. אייל (45) הצליח לבודד ולגדל תבדידים של הפטריה *S. tritici* מעלי חיטה שנשתמרו במשך כמה חודשים. Hilu and Bever (63) מציינים את התלות הקיימת בין משך תקופת חיוניותם של נבגי המיכלא לבין הטמפרטורות שבהן נשמרים העלים המתים. בטמפרטורות נמוכות (6-8 מ"צ) עולה כושר השתמרותם של נבגי המיכלא, והוא עשוי להימשך עד 10 חודשים לאחר מות העלים. בכמה מקרים נשמרה חיוניותם של נבגי המיכלא במשך 6-8 שבועות, על-אף שהעלים נשמרו בטמפרטורות קיצוניות (40 מ"צ). במהלך התפתחותה של מחלת ספטורית-העלים על-גבי צמחי החיטה, גדל בהדרגה שטח הנוף הנאקרוטי, אשר עליו מתפתחים מיכלאי הפטריה, 7-14 ימים לאחר הופעת הכתם. הערכת הנגיעות של צמחי החיטה מבוססת ברוב המחקרים על גודלו של שטח הנוף המכוסה במיכלאי הפטריה (4, 33, 34, 48, 71). רמת הנגיעות מבוטאת בשיעור שטח הנוף הנגוע מכלל שטחו של חלק הצמח הנבדק. בכמה מקרים נקבע סולם הערכת הנגיעות, המחלק את אחוזי הכיסוי לכמה דרגות-נגיעות.

Horsfall (72) העריך את שיעור כיסוי העלה במיכלאים מ-0 עד 100 אחוזים - לפי 12 דרגות-נגיעות. Cook (34) ו-Rosielle (112) חילקו את כיסוי הנוף במיכלאים לפי שש דרגות-נגיעות. James (71, 73) תומך בהערכת רמת הנגיעות כאחוז הנוף המכוסה ישירות; הערכה כזו נוחה, לדעתו, מאחר שהיא מוכרת, נמצאת בשימוש אוניברסאלי ונוח לבטא על-פיה את הקשר שבין רמת הנגיעות לשיעור פחיתת היבולים, כששני הערכים מבוטאים באחוזים. בהערכת נגיעותם של הצמחים לא ניתן ביטוי לגודלם או לצפיפותם של מיכלאי הפטריה בשטח הנגוע, לפי Cook (33, 34), Sarri and Prescott (117), James (71) ו-Brönnimann (16). Shaner et al (128), לעומת זאת, מדווחים על קשר שנמצא על-ידם בין אחוז כיסויו של עלה הצמח במיכלאי הפטריה לבין צפיפות המיכלאים ליחידת שטח נגוע. לפי מימצאיהם, יש קשר בין גודל המיכלאים וצפיפותם לבין עמידותו של הצמח. התפתחות מגיפה בשדה ממוקדי הדבקה ראשונים תלויה, כאמור - ברגישות הזן, בתנאי האקלים השוררים בעונת הגידול, בכמות התדביק המצויה בשטח (4, 24, 33, 63), בגובה הקמה של הזן ובמנת הדישון החנקני (129).

כדי להבטיח התפתחות מגיפה בניסויים שנועדו לבדוק את השפעת המחלה על יכולת הגרגרים (והתפתחות המגיפה היא תנאי להצלחת הניסויים), מקובל להדביק את הצמחים בשדה בכמה שיטות: אייל (46) ו-Holmes et al (64) הבטיחו התפתחות מגיפה של ספטורית-העלים של החיטה בניסויי שדה, על-ידי פיזור קש של חיטה שהיתה נגועה בפטריה *S. tritici* בעונת הגידול הקודמת. הקש פוזר סמוך למועד הצצת הצמחים, כדי ליצור מוקדי הדבקה כבר בראשית התפתחות הצמחים. בכמה מחקרים מקובל להבטיח הדבקה יעילה של חלקות ניסוי בשדה על-ידי ריסוס הצמחים בתרחיף של נבגי מיכלא של הפטריה, כאשר בשדה שוררת לחות גבוהה (17, 32, 33, 49, 115). באותם ניסויי שדה שנועדו, כאמור, לאמוד את השפעת המחלה על יכולת הגרגרים, נערכה השוואה בין החלקות שבהן התפתחה מגיפה לבין חלקות הנשמרות חופשיות ככל-האפשר מגורם המחלה. כדי למנוע התפתחות המחלה בחלקות הביקורת, מקובל להגן על אותן חלקות על-ידי ריסוסן בקוטלי-פטריות (49, 73, 118, 120). במיוחד מקובלים לצורך זה חומרי הדברה מקבוצת הקארבאמטים, שהכולט ביניהם הוא - Maneb; Manganese ethylenbisthio-carbamate, או חומר הדברה מקבוצת הפחמנים האורגאניים - Benomyl; Methyl-butyl carbomoyl או שילוב של שני החומרים בצירופים שונים (16, 32, 46, 49, 73, 142).

שיעור הפחיתה ביכולי החיטה קשור ברמת הנגיעות של הצמחים ובמועד שבו מגיעה הנגיעות לרמה גבוהה (129). התפתחות המחלה בשדה בתקופת התפצלות הצמחים בראשית גידולם, עלולה לגרום רמת נגיעות גבוהה בשלבי מילוי הגרגרים. התפתחות כזו בשדה מגדילה את שיעור הפחיתה ביכול הגרגרים (121, 149). כאשר התפתחות המחלה חלה בשלבי הגידול המאוחרים של הצמח ומגיעה לשיאה בסוף תקופת ההבשלה, שיעור הנזקים ליכול הגרגרים נמוך יותר (76). הפחיתה ביכולי החיטה הנגרמת על-ידי פעילות פתוגנית של הפטריה *S. tritici* מלווה בהצטמקות הגרגרים והם אינם ראויים, במקרים רבים, לאפיה (49).

ניתוח הקשר בין רמת הנגיעות שנמדדה לבין ערכי הפחיתה ביכול, נערך על-פי כמה מודלים מתמטיים האמורים לשמש מכשיר בידי החוקר להערכת נזקי מחלות. בעזרת מודלים

אלה מנסים לחזות את רמת נזקי המחלות על-פי רמת הנגיעות שנמדדה בשדה (72). מתוך סידרת מודלים מתימטיים, המבטאים בדרכים שונות את הקשר בין עוצמת המגיפה לבין הפסדי היבול, נפוץ ביותר השימוש בשתי קבוצות מודלים המייצגות מיגוון אפשרויות רחב:

1. Critical-point models

בקבוצת מודלים זו מנותח הקשר בין המשתנים על-פי קו רגרסיה קווית או עם העברות (טראנספורמציות) לוגאריתמיות. רמות הנגיעות מבוטאות בדרכים שונות, על-פי סולמות הערכה שונים, תוך-כדי התאמתם לאופי המחלה. דוגמות לשימוש בקבוצת מודלים זו אפשר למצוא בעבודתם של James et al (73) על קימחון בשעורה. במקרה זה מתאימה הנוסחה $Y = 0.57X$, כש- Y מבטא את אחוז ההפסד ביבול השעורה ו- X - את אחוז הכיסוי של נוף הצמחים בקימחון, 30 ימים לאחר ההשתבלות. על-פי דוגמה זו מהווים הפסדי היבול כ- $\frac{1}{2}$ עד $\frac{2}{3}$ מאחוז כיסוי הנוף בקימחון. במקרה זה נמדד הכיסוי בקימחון בעלה-הדגל ובעלה שמתחתיו. Romig and Calpouzos (114) טוענים, כי המודל שהתאים במחקרם להפסדי היבול שנגרמו לחיטה על-ידי מחלת חלדון-הקנה של החיטה מבוסס על \log_e של הכיסויים כפונקציה של הפסדי היבול בשלב ההשתבלות של החיטה. המודל המוצג על-ידם למקרה זה הוא:

$$Y = 25.33 + 27.17 \log_e X$$

כאשר Y מייצג את אחוז ההפסד ביבול החיטה ו- X - את ערכי הכיסוי בחלדון-הקנה שנמדדו על-ידם.

2. Multiple-point models

קבוצת מודלים זו אמורה לבטא את הקשר שבין עקומות התקדמות המגיפה עם הזמן לבין הפסדי היבול המתאימים. במקרה זה נרשמת רמת הנגיעות כמה פעמים במשך התקדמות המחלה, במירווחי זמן קבועים (73). בניתוח סטטיסטי של הקשר שבין התפתחות המגיפה לבין הפסדי היבול, מבוטאת עוצמת הקשר על-ידי הערך multiple regression. הצורה הכללית של קבוצת מודלים זו, היא -

$$Y = b_1x_1 + b_2x_2 + \dots + b_nx_n$$

כאשר Y מבטא את הפסדי היבול ו- $X_1; X_2; \dots; X_n$ - את

רמות הנגיעות שנרשמו בקריאה ראשונה, שניה וכו', בהתאמה. קבוצת מודלים זו מאפשרת לבחון מצב דינאמי של התקדמות המחלה והשפעת התקדמות זו על היבולים.

Romig and Calpouzos (114) תומכים בגירסה של James et al. (73) ואחרים (17), (33), לפיה - קבוצת critical-piont models מייצגת בהצלחה מגיפות של מחלות-עלים רבות.

הנזקים הכבדים הנגרמים ליבולי החיטה על-ידי הפטריה *S. tritici* הניעו לריכוז מאמץ, מחקר ומשאבים למלחמה בגורם המחלה ולהקטנת הנזקים (24). אפשר למצות את דרכי המלחמה בגורמי מחלות ובנזקיהן לגידולים חקלאיים בשלוש דרכים עיקריות (120):

1. אמצעים אגרוטכניים, כהשמדת שאריות נגועות, סניטאציה, מחזור זרעים, חריש מעמיק, הכחדת ספיח-חיטה ודגני-בר ועוד (142, 149).

2. לחימה בגורמי מחלות על-ידי שימוש בחומרים כימיים. אמצעי זה נפוץ במיוחד במקרים שבהם לא נמצאו דרכים יעילות אחרות להילחם בגורם המחלה (32).

3. טיפוח צמחים לעמידות בפני גורמי מחלות, על צורותיה השונות. דרך זו היא המבטיחה ביותר לטווח הארוך.

מקורות לעמידות בפני מחלת ספטוריה-העלים של החיטה נמצאו באוכלוסיות של זני חיטה תרבותיים (24, 25, 57, 60, 99, 115, 128) ומבין קרובי הבר של חיטה ממשפחת הדגניים (61, 111, 112). Caldwell (24) - Shaner et al. (128) מצביעים על זני חיטה חדשים הנושאים עמידות ספציפית (specific resistance) בפני הפטריה *S. tritici*, אשר טופחו בארה"ב. מהם צוינו במיוחד הזנים 'Fronduso' ו-'Oasis'. בזנים אלה מבוקרת העמידות על-ידי גן דומיננטי יחיד; ולפי Caldwell קיים חשש ליציבותה נוכח השינויים החלים תדירות בהרכב אוכלוסיית הפאתוגן בטבע. Rosielle (115) בחן את תגובתם של 7500 זני חיטה שנאספו ממקורות בינלאומיים, מהם - 2000 זני חיטה קשה (*Triticum durum* Des.), כדי לבחון מתוכם מקורות לעמידות בפני הפטריה *S. tritici*.

הזנים נבחנו בתנאי מגיפה מבוקרת והשוואת תגובותיהם לשיטות הדבקה שונות. ב-94 אחוזים מכלל צמחי זני החיטה הרכה (*Triticum aestivum* L.) אובחנו סימפטומים של רגישות לגורם המחלה, ברמות נגיעות שונות. רק 34 זנים אובחנו על-ידו כעמידים בפני המחלה. Shaner et al. (128) בחנו את תגובתם של זני חיטה חורפיים ואביביים להדבקה מאסיבית בפטריה *S. tritici*. הם מצאו, שזנים שבהם לא עלה שיעור כיסויים של חמשת עלי הצמח העליונים על 30 אחוזים, אובחנו כעמידים בפני הפטריה. כ-140 זני חיטה חורפיים ו-34 זנים אביביים נמצאו עמידים על-פי אמת-מידה זו. Rillo et al. (111) בחנו את תגובתם של צאצאי הכלאות בין זן החיטה 'Rilly' לבין צמחי *Agropyron elongatum* לפעילותה של הפטריה *S. tritici*. חלק מצאצאי אותה הכלאה נמצא עמיד בפני הפטריה, בדרגות נגיעות שונות. בעבודה אחרת של Rillo (112) הועברה עמידותו של זן חיטה רכה - 'Bulgaria 88' - לזני חיטה רגישים; נמצא, שהעמידות בפני הפטריה *S. tritici* היתה מבוקרת, במקרה זה, על-ידי גן שליט יחיד. במקרים שבהם העמידות היא ספציפית ומבוקרת על-ידי גן יחיד, קיים חשש (129) לאי-יציבותה של התכונה. במיוחד אמור הדבר נוכח השינויים האבולוציוניים החלים בהרכב אוכלוסיית הפתוגן, והחשש שמא יופיעו וריאנטים שהם וירולנטים כלפי הזנים העמידים.

בניסויי שדה שונים, שבהם נבחנה תגובת גידולים חקלאיים שונים לגורמי מחלות שונים (16, 27, 31, 72, 114, 120, 128, 137) נמצא, שחלק מהזנים שנכללו בניסוי לא הפסידו מיבולם במידה משמעותית, על-אף רמת הנגיעות הגבוהה שאובחנה בהם. זנים אלה הוגדרו כסבילים לאותן מחלות. סבילות (tolerance) צמחים למחלות הוגדרה על-ידי Caldwell (25, 27), Simons (135), Van der Plank (152), Schafer (120) ו-Brönnimann (16), כיכולתו של זן רגיש לגורם המחלה לשאת התקפה של הפתוגן באופן שלא ייגרם לו נזק כלכלי, בניגוד לזן רגיש שגדל באותם התנאים, אך החסר את תכונות הסבילות. לדעת אותם חוקרים, הסבילות היא תכונה המבוקרת על-ידי גנים אחדים (poly-genic resistance), ועל-כן היא אינה ספציפית לגזע או לוואריאנט מסוים של הפתוגן (non-specific resistance).

לתכונת הסבילות יש כמה יתרונות על-פני עמידות ספציפית המבוקרת על-ידי גן

יחיד:

1. בשדות המזרע נמנעים לחצים ברירניים (selection pressure) לטובת גזעים פיסיולוגיים (physiologic races) וירולנטיים של הפאתוגן, העלולים להיווצר בתהליך האבולוציוני (25, 31).
 2. יציבות התכונה נמשכת זמן רב יחסית, ואינה מושפעת מהשינויים החלים בטבע בהרכב אוכלוסייתו של הפאתוגן (120).
 3. קטן הצורך המידי בהדברת גורמי מחלות על-ידי חומרים כימיים, על כל ההשלכות השליליות הנובעות מכך (16, 137).
- מקובלת ההנחה, שסבילות צמחים לגורמי מחלות אינה תכונה ספציפית לגזע מסוים של הפאתוגן (19, 31, 74, 128). איתורם של זנים סבילים לגורמי מחלות נערך, בדרך-כלל, בתנאי מגיפה ומבוסס על בחינת תגובתם של הזנים לפעילותם הפתוגנית של גורמי המחלות (16, 27, 37, 50, 74). זנים סבילים אפשר לאתר במהלך ניתוח הקשר בין רמת נגיעותם לבין שיעור הפחיתה ביבולם, על מרכיביו השונים. אותם זנים המצטיינים ביציבות יבולם בתנאי מגיפה, בהשוואה לזנים הסובלים פחיתה ניכרת ביבולם, מאובחנים כסבילים לגורם המחלה. מבחנים להערכת נזק מחלות שבמהלכם אותרו זנים סבילים לאותן מחלות נערכו על-ידי Brönnimann (16), Shaner et al. (129), Schafer (120), Jedlinsky (74), Simons (137), James (76) וזיו ואיל (160).
- James et al. (72) ממליצים לערוך את מבחני היבולם באזורים שבהם מקובל הגידול באופן מסחרי, תוך ציון היבולים של חלקות הניסוי והשוואתם ליבולים שנשקלו בשדות מסחריים סמוכים. כמו-כן, מומלץ על-ידם להשתמש בחלקות הניסוי בטכנולוגיות המקובלות בגידול מסחרי, כדי שאפשר יהיה לאמץ השלכות מעשיות מתוצאות הניסוי.
- Brönnimann et al. (16) בחנו את סבילותם של זני חיטה אביביים למחלת ספטוריית-הגלומות, הנגרמת על-ידי הפטריה *S. nodorum*. הזן הרגיש 'Fortuna' הפסיד 65% מיבולו,

לעומת הביקורת המוגנת. לעומתו, לא פחת במידה משמעותית יכולם של הזנים הרגילים
'Fletcher' ו-'Pitic 62', על-אף כמות נגיעותם הגבוהה בגורם המחלה. Clark et al. (31)
בחנו את תגובתם של 48 זנים וקווי טיפוח מתקדמים של שיבולת-שועל להדבקה
בתרחיק של נבגי הפטריה *Septoria avenae*; סבילותם של הזנים והקווים בוטאה, במקרה
זה, על-פי יחס הסבילות (tolerance ratio), שהוא הערך המחושב המבטא את היחס שבין
יכול הצמחים הנגועים לבין יכול הצמחים הבריאים. התברר, שערך זה היה בתחום של
0.8-1.0 בזנים שאובחנו על-ידם כסבילים, ובתחום של 0.5-0.6 בזנים שנמצאו לא-סבילים
לגורם המחלה. לפי Simons (137), אבחנתם של זנים סבילים שאותרו במבחני יכול תהיה
משמעותית, רק אם רמת המגיפה בחלקות תהיה גבוהה. ערכים נמוכים של נגיעות עשויים,
במקרה זה, להצביע על סיבות שונות לאי-הפסד ביכול, מאשר סבילות. נוסף להבטחתה של
רמת נגיעות מירבית במחלות שונות, יש לברר - לפי Caldwell (24), Jones (76)
ואחרים (54, 60) - מהו אופי התקדמותן של המגיפות במהלך גידול הצמחים. הדגש מושם
במקרה זה על שלב הגידול הקריטי של הצמח, שבו גדולה פגיעותו לפעילות הפתוגנית,
והשפעתה על היכול היא מירבית. כעבודות אלו דרוח על-כך, שהתפתחות המחלה בשלבי
הגידול המוקדמים של החיטה (בשלב מילוי הגרגרים) מפחיתה את היכול בשיעור גבוה יותר
מאשר במקרים שבהם מתפתחת המחלה לקראת סיום מילוי הגרגרים; Romig et al. (114)
מצביעים על השלב שבו הגיעו גרגרי החיטה ל- $\frac{1}{2}$ - $\frac{2}{3}$ מגודלם הסופי, כשלב הקריטי למחלת
חלדון-הקנה בחיטה. בשלב זה נמצא מיתאם חיובי גבוה ביותר בין רמת הנגיעות בחלדון-
הקנה לבין שיעור הפחיתה ביכולי החיטה.

בנוסף, מודגשת בכמה פרסומים (33, 34, 125, 140), חשיבותה של קביעת רמת
הנגיעות של חלקי הצמח הספציפיים. חלקי הנוף העליונים נמצאו בכמה מחקרים (44, 70,
76, 133, 140, 160) כבעלי תרומה מכרעת ליכול הגרגרים בחיטה; במיוחד אמור הדבר
לגבי - עלה-הדגל, שני העלים שמתחתיו, הנדון, הקנה וחלקי השיבולת.

אומדן התורשתיות של תכונות שונות מבוסס, לפי Allen (1), על היחס שבין חלקם
של גורמי הסביבה בביטוייה הפנוטיפי של תכונה מסוימת, לבין חלקם היחסי של גורמים

גנטיים בביטויה הפנוטיפי של אותה התכונה. אומדן זה מבוסס, על-כן, על הפורפורציה שבין סך השונות הנובעת מהשפעות סביבה על התפלגות התכונה באוכלוסיית צמחים, לבין השונות שמקורה בהשפעת הגנוטיפ על התפלגות אותה התכונה.

לפי Hanson and Robinson (62), אפשר להעריך את מידת ההשפעה של הסביבה על ביטויין של תכונות גנטיות באוכלוסיה, על-פי השוואת השונות (variance) באוכלוסיית הזן ההומוזיגוטי, לשונות באוכלוסיה מתפצלת. Alard (2) סובר, שכדי להקטין ככל-האפשר את השפעת הסביבה על ביטויין של תכונות שונות, יש להפחית את גורמי התחרות בין הפרטים באוכלוסיה.

Simons (107) טוען, שבתנאי שדה בלתי-מבוקרים גדולה, בדרך-כלל, השפעתם של גורמי הסביבה על ביטויין של תכונות פנוטיפיות שונות, בעוד שבתנאי מעבדה, או בתאי-צמיחה מבוקרים, יש לגורמי הסביבה השפעה מתונה. לפי מקורות שונים (62, 107), כאשר ערכי ההורשה (Heritability) נמוכים מ-70 אחוזים בניסויי שדה, קשה לבסס תכנית שתבטיח התקדמות בטיפוח התכונה הנבדקת.

Hanson and Robinson (62) מציינים, שתכונות פנוטיפיות שונות, המצטיינות בערכי הורשה (H) גבוהים, מבוקרות בדרך-כלל על-ידי מספר קטן של גנים, וקל יחסית לבסס עליהן התקדמות בתכניות הטיפוח. דוגמה לכך אפשר למצוא בגובהו של צמח חיטה המבוקר על-ידי שלושה זוגות אללים, או - גודל הגרגר המבוקר על-ידי מספר קטן של גנים. לעומת זאת, יכול הצמחים הוא ביטוי מצטבר להשפעתן של תכונות מגוונות, כמו: גודל הגרגר, מספר גרגרים לשיכולת, מספר סעיפים לצמח ותכונות רבות נוספות, העשויות לתרום ליכול הגרגרים הכללי.

Simons (107) מצביע על מיעוט העבודות בתחום הערכת ההורשה, הקשורות בתנאי מגיפה בגידולים חקלאיים. בתנאים אלה, מלבד השפעת הסביבה על ביטויין של תכונות גנטיות, משפיעה גם פעולת-הגומלין שבין הטפיל לפונדקאי על מורכבות המערכת. ניסויים להערכת ההורשה (H) של סבילות צמחים לגורמי מחלות נערכו על-ידי כמה חוקרים

(16, 17, 120, 137). בקובץ מאמרים שפורסם על-ידי Schafer (120) מובעת ההנחה, שטיפוחם של זנים הסבילים באופן סמוי, נעשה על-ידי סלקציה טבעית, ובמהלך ברירתם של צמחים בחקלאות הפרימיטיבית. צמחים שנבחרו בשל יכולת הרב, בלא תשומת-לב לאפשרות היותם נגועים בגורמי מחלות, עשויים להיות סבילים לגורמים אלה על-ידי סלקציה בלתי-מכוונת.

Brönnimann (16, 17) חקר את אופן הורשת (heritability) הסבילות לצאצאי הכלאות של זני חיטה שונים למחלת ספטורית-הגלומות, הנגרמת על-ידי הפטריה *S. nodorum*. Simons (136) חקר בזני שיבולת-שועל את הורשת הסבילות למחלת חלדון-הכתר, הנגרמת על-ידי הפטריה *Puccinia coronata*. במחקרים אלה נמצאו בכמה מקרים ערכי הורשה (H) גבוהים מ-80 אחוזים, דבר המצביע על-כך שהתכונה אמנם מורשת לצאצאי הכלאות. ההנחה המקובלת שתכונת הסבילות, כמו תכונות כמותיות אחרות, מבוקרת על-ידי גנים אחדים, מחייבת - לפי Bhatt (10), Luke (90), Simons (139) ואחרים (25, 27, 107) - להשתמש בשיטות ניתוח של הורשה כמותית, המתאימות למערכות פוליגניות. לפי Bhatt (10), מעוכב הביטוי של אפקטים כמותיים של תכונות המבוקרות על-ידי כמה גנים, בעיקר גנים בעלי השפעה מצטברת. קושי נוסף צוין על-ידו לגבי ניתוח ההורשה בצמחים פוליפלואידיים, כמו *T. aestivum* ההכסאפלואידי (2n = 42). במקרה זה מתבטאת לפעמים הכפלת הגנום בטשטוש הביטוי הגנטי של תכונות מסוימות.

מאפיינים כמותיים במערכת פוליגנית מתפצלים, כאמור, באוכלוסיות צאצאי הכלאות, בדורות F_4-F_2 , לפי עקומת התפלגות נורמאלית (2). בצמחים מאביקי-עצמם, כחיטה, עולה האחידות הגנטית עם ההתקדמות בדורות הצאצאים. מספר הולך וגדל של loci על הכרומוסום-מים הופך הומוזיגוטי, כך שמדורות F_5 ואילך, רוב ה-loci הומוזיגוטיים (10).

עד כה מועט מאוד המידע אודות מספר הגנים המשתתפים בבקרת התכונות הכמותיות, לרבות הסבילות, והיחסים הגנטיים ביניהם. כדי להפחית את השפעת גורמי הסכיבה, המליץ Allard (2) להקפיד על תנאי גידול שווים ככל-האפשר לכל פרט באוכלוסיה, ולהגדיל את מידגם הפרטים (n) באוכלוסיית הצאצאים המתפצלת. שיטות גידול צמחים

המבטיחות תנאי גידול שווים ככל-האפשר לכל צמח, במיוחד באוכלוסיות שבהן קיימים הבדלי גובה בין הצמחים ותחרות על האור (77), מודגמות בכמה מחקרים (20, 56, 105, 136).

השיטות להערכת ההורשה (H) של תכונות צמחיות שונות, הן מגוונות ומותאמות לשיטות הגידול ולתכונות הספציפיות לכל צמח. ממחקרים של Simons (136, 137), Pfahler (107), Mahmud and Kramer (95), Frey and Horner (56) ו-Hooker (65) אפשר לעמוד על כמה שיטות ניתוח הנהוגות במחקרים השונים:

1. שיטות המבוססות על השוואה בין השונות (variances) של תכונה פנוטיפית מסוימת, שחשבו לגבי אוכלוסיות מתפצלות של צאצאי הכלאות, לבין השונות שחשבה לגבי אוכלוסיות הורי הכלאות שגודלו באותם התנאים. השונות באוכלוסיית ההורים ההומוזיגוטיים מייצגת, כאמור, את השפעת הסביבה. ההשוואה הנ"ל מאפשרת להעריך את ההשפעה הגנטית של ההורים על התפצלות התכונה באוכלוסיית הצאצאים. שיטות לחישוב ההורשה של תכונות על בסיס זה, הוצגו בפרסומיהם של Mahmud and Kramer (95), Simons (136) ו-Hooker (65). ערכי ההורשה מבוטאים באחוזים (%H) על-פי רגרסיית השונות, או סטיית התקן באוכלוסיית הצאצאים, על השונות באוכלוסיית הורי הכלאה. כדי לבחון התקדמות בטיפול תכונה מסוימת, נערכה רגרסיה של ממוצעי דור מתקדם (F_4) על ממוצעי דור קודם (F_3). הנוסחות המתאימות מובאות להלן בפרקים "שיטות וחומרים" ו"תוצאות".

2. שיטות שבהן ההורשה (H) אמורה לבטא התקדמות בטיפול תכונה מסוימת בכיוון הרצוי למטפח. במקרה זה, מושוים הערכים הממוצעים שנמצאו בקווי טיפוח מבוררים, לערכים שנמצאו באוכלוסיה מתפצלת אקראית (bulk). אף במקרה זה נערך חישוב ההורשה על-פי השונות או סטיית התקן של קווי הטיפול וה-bulk. דוגמות לכך אפשר למצוא אצל Hooker (65), Frey and Horner (56) ו-Brönnimann (18). האחרון הדגים את התקדמות טיפוחה של סבילות לפטריה *S. nodorum* בזני חיטה, אגב השוואה בין הערכים של קווי הטיפול (lines) לאלה של האוכלוסיה המתפצלת

(segregation population) בדורות F_2 ו- F_3 , וכן - השוואה בין הערכים שנמצאו באוכלוסיות הורי ההכלאה לערכי האוכלוסיה המתפצלת.

הערכים של הורשת (H) תכונות שונות, המבוטאים באחוזים (כפי המוצג במחקרים השונים), הם בתחום רחב ואפשר להשוותם על-פי שיטות הניתוח השונות. כאמור, ערכים הנמוכים מ-70 אחוזים מצביעים על סיכוי נמוך להצלחת הטיפוח בכיוון הרצוי. Simons (136) חישב את ערכי ההורשה (H) על-ידי השוואת השונות של יבול זרעי שיבולת-שועל לצמח באוכלוסיית הצאצאים, לבין זו של אותה התכונה בהורי ההכלאה, ומצא שהם בתחום של 20-97 אחוזים. במקרה בו חושבה ההורשה (H) על-פי השוואת ממוצעי ה-bulk ל-lines, היו הערכים של אותה התכונה ובאותן אוכלוסיות בתחום של 26-69 אחוזים. בעבודתו של Bhatt (10) היו ערכי הורשת יבול-הגרורים-לשיבולת בחיטה בתחום של 69.3-89.0 אחוזים. ערכים אלה חושבו על-פי השוואת השונות באוכלוסיית F_2 לשונות באוכלוסיית ההורים. ההורשה מצביעה, כאמור, על התרומה היחסית מבחינת התכונה הנבדקת, תרומה הנובעת מהגנוטיפ של הורי ההכלאה, ולפיכך - על האפשרות להשתמש בתכונה זו בתכניות טיפוח. בכמה עבודות - ובמיוחד אלו של Brönnimann (18), Brönnimann and Fosatti (19) ו-Bhatt (10) - נמצא, שערכי ההורשה (H) מבחינת גודל הגרגר (משקל 1000-זרעים) עולה על הערכים מבחינת מספר הזרעים לשיבולת או יבול הזרעים לצמח (או לשיבולת). על-כן, מומלץ על-ידם להתרכז בערכים המצטיינים באחוז הורשה גבוה, שאותם אפשר למדוד בקלות יחסית. במקרה זה, מצביעים ערכי ההורשה הגבוהים על אפשרות ריאלית לשלב את אותן התכונות בתכניות טיפוח. במקרה של טיפוח זנים לסבילות בפני מחלות, מוערכת ההורשה של תכונות היבול כתנאי מגיפה. במקרה זה משמשת המגיפה כגורם הסלקציה העיקרי, שיאפשר לאבחן בין קווים סבילים לבין קווים שאינם סבילים לאותה מחלה.

עדיין מועט המידע העשוי להסביר, או לבסס תיאורטית, כמה הנחות יסודיות הנובעות מהגדרת סבילותם של צמחים לגורמי מחלות. טרם פורסמה תיאוריה הקושרת את תופעת סבילותם של צמחים לגורמי מחלות לתכונות או לתהליכים צמחיים מסוימים (120).

הקושי להסביר תכונות כמותיות פוליגניות המושפעות מתהליכים פיסיולוגיים

שונים קשור, בין השאר, בהשפעת-הגומלין שבין הצמח לבית גידולו (2). כמו-כן, קשה לבודד בניסויים תהליך ספציפי בלי שפעולת הבדיקה תשפיע על מערכת משולבת של תהליכים צמחיים (58). בנוסף (132), העובדה שקיימים יחסי-גומלין הדוקים בין הטפיל לפונדקאי מקשה אף היא על בירור אופי ההפרעה הנגרמת לצמח על-ידי פעילות פאתוגנית.

הסבילות מוגדרת כאי-פחיתה משמעותית ביכולי הצמחים, על-אף נגיעותם הרבה בגורמי מחלות. לפיכך מתבקש, שעיקר המחשבה תופנה ללימוד מערכת הגורמים המשפיעה על כושר ההנבה של הצמח, מחד-גיסא, וללימוד סיבות הפחיתה ביכולי הצמחים כתוצאה מפעילות פאתוגנית של גורמי מחלות, מאידך-גיסא (120).

תיאוריות רבות, הנתמכות במודלים מתימטיים שונים, פותחו במטרה לאתר גורמים צמחיים שתרומתם לכושר ההנבה בצמחים היא מכרעת. לתיאוריות אלו יש השלכות מעשיות לגבי כיווני הטיפול והמחקר, האמורים להגדיל את יכוליהם של גידולים חקלאיים (5), 39, 40, 44, 125, 131, 140, 153).

במחקרים שונים בוררה תרומתם הספציפית של חלקי צמח מסוימים לביטוי כושר ההנבה של צמחי חיטה. בחלקי צמח שהם בעלי תרומה מכרעת ליכול הגרגרים בחיטה, עלולה פעילות פאתוגנית מוגברת להפחית את יכול הגרגרים במידה רבה (5, 11, 44, 51, 79, 140). Asana and Mani (5) מצאו, שהצללתם או חיתוכם של עלי הדגל בחיטה סמוך למועד פריחתה הפחיתו את יכול הגרגרים כדי 14-29 אחוזים. הפסדי יכול בסדר גודל דומה נמצאו בניסויים דומים (11, 44, 51, 153). הסרת עלי הדגל של צמחי חיטה בתקופה שבין ההשתכלות לפריחה מפחיתה, לפי Fischer (51), בעיקר את משקל הגרגרים, ופחות מכך - את מספרם לשיבולת.

בעבודות רבות נבדק הקשר בין שטחם של עלי הדגל בדגניים שונים לבין כושר הנבתם (124, 131, 139, 140). בכמה מהמחקרים בזני חיטה נמצא מיתאם חיובי בין שני המשתנים. Simpson (140) ערך ניתוח של הקשר שבין - שטח עלי הדגל, קוטר הנדן וגודל השיבולת, לבין יכול הגרגרים באוכלוסיה של 120 זני חיטה, ומצא מיתאם חיובי בין שטח

עלה הדגל ליבול הגרגרים. הוא טוען, שאפשר לבסס את הטיפול של זני חיטה עתירי-יבול על-ידי סלקציה המכוונת להשגת עליה דגל בעל שטח גדול.

Donald (39) בחן את היחסים שבין חלקי החיטה הווגטטיביים לבין החלקים הרפרודוקטיביים באשר לכושר ההנבה. הוא ביטא יחסים אלה כיחס שבין היבול הביולוגי של הצמח (Y_{biol}) לבין היבול הכלכלי (Y_{econ}); יחס זה מבטא את יעילות הייצור של חומר יבש על-ידי הצמח. הערך המבטא יחסים אלה הוא - מקדם הקציר ($HI = Harvest Index$). מקדם זה חושב על בסיס חומר יבש לפי:

$$HI = (Y_{econ}) / (Y_{biol})$$

Fischer and Singh and Stoskopf (39), (141) ו-Cortez (52) מצאו מיתאם חיובי מובהק בין ערכי HI של זני חיטה לבין כושר הנבתם. נינוסם של זני חיטה, אגב הגדלת פוטנציאל ההנבה שלהם, התבטא בעלייה מתאימה של ערכי HI.

במחקרים אחרים (3, 6, 37, 78, 92, 104) בוררו יחסי-הגומלין הקיימים בין חלקי הצמח המטעימים - המכונים "מקור" (source) - לבין חלקי הצמח הצוברים חומר יבש - המכונים "מיבלע" (sink). את נקודות ההשקפה השונות לגבי יחסי-הגומלין שבין המקור למיבלע, אפשר לצמצם לשתיים עיקריות:

1. השקפה המניחה שגודל ה"מקור" (השטח המטמיע) ויעילותו בייצור חומר יבש, משפיעים במידה מכרעת על יבול הגרגרים. Apel et al. (3) טוענים, שקצב ההטמעה וצבירת החומר היבש מושפעים בעיקר משטחם של חלקי הצמח המטמיעים. Lupton (91) מצא, שרוב החומר היבש הנצבר בגרגרי החיטה, מקורו ב- CO_2 שנקשר במהלך תקופת ההבשלה של הצמח. כל פגיעה בחלקי הצמח המטמיעים בתקופה קריטית זו תפחית, על-כן, את כמות החומר היבש בגרגרים ותקטין את היבול. גישה זו אינה מתיישבת עם כמה עובדות מקובלות:

א. קיימים מצבים שבהם הקטנת שטח הנוף המטמיע על-ידי חרקים, או פגיעה מכאנית בדרגות מסוימות, לא גררו פחיתה מתאימה ביבולי הצמחים (151).

ב. למעשה, עליית כושר ההנבה של זני חיטה ננסיים וננסיים-למחצה, בהשוואה לזנים גבוהי-קומה, לא לוותה בהגדלת שטח הנוף המטמיע. יתירה מכך, במקרים רבים עלו יכולי הזנים למרות הקטנת שטח נופם ובלא שתגדל יעילות ההטמעה ליחידת-שטח (12, 44).

ג. לפי דעה, המובעת בכמה מחקרים (39, 52, 79), נובעת העלייה ביכול משינוי היחס שבין המקור למיבלע, ולא - מהגדלת המקור בלבד.

2. גישה שונה מהקודמת מניחה, שהמיבלע הוא גורם בעל השפעה מכרעת על קצב צבירת החומר היבש ויכול הגרגרים. Nosberger et al. (104) טוענים, שקצב ההטמעה בצמחי חיטה מושפע במידה רבה מקצב צבירת המוטמעים במיבלע. לדעתם, יש לגידולים חקלאיים רבים פוטנציאל פוטוסינתטי העולה, למעשה, על קצב הפוטוסינתסה, והגדלת המיבלע עשויה להגדיל את יכול הגרגרים בחיטה, בלא שתיגרם הגדלה מקבילה של המקור. לדעה זו יש השלכות חשובות על טיפוח הדגניים בכיוון של הגדלת היבולים. Austin and Edrich מוסרים במחקרם (6), שעודף מוטמעים בעלי הצמח יעכב את קצב ההטמעה. לדעתם, מווסת תהליך ההטמעה על-ידי מפל ריכוז הסוכרים המסיסים בעלי הצמח. King et al. (78) טוענים, שקצב ההטמעה בעלי המקור מבוקר על-ידי קצב צבירת החומר היבש במיבלע. Evans et al. (44) טוענים, שאין גישה אחת המסבירה את מיגוון המצבים שנבדקו, וככל-הנראה לא נמצא עדיין הסבר חד-משמעי לאופן בקרת הייצור וצבירת החומר היבש בצמחי החיטה.

השינויים החלים בצמחים שנתקפים במחלות עשויים לסייע בהבנת הסיבות לפחיתת יכוליהם. בהקשר זה נבדקו הפרעות בתהליכים פיסיולוגיים ובקליטתם ובהצטברותם של חומרים כימיים שונים בצמח. Dodson et al. (40) מדווחים על ירידה בשיעור של 43 אחוזים בקשירת $^{14}\text{CO}_2$ על-ידי עלי דגל של חיטה, שהודבקו בחלדון צהוב של החיטה. Scharen and Krupinsky (124) מסרו על עיכוב בפוטוסינתסה בעלי חיטה שהודבקו בפטריה S. nodorum. הירידה בשיעור ההטמעה התאימה לשיעור הפחיתה ביכול הגרגרים. הירידה שחלה בקליטת CO_2 ברקמות צמחיות נגועות מתאימה, לפי Livne (89), לירידה בצבירת

החומר היבש בצמח ולפחיתה ביבול. לפי Bushnell (23), גורמות פטריות פאתוגניות לירידה ברמת הסוכרים ברקמות צמחיות נגועות; צריכת-יתר של סוכרים בצמח נובעת, לדבריו, מנשימת הפטריה ומפעילות פיסיולוגית מוגברת שחלה ברקמות הצמח הנגועות. Ellis (42) מניח, שסבילותם של זני תירס מקומרים מניו-זילנד לפטריה *Puccinia polysora* U. קשורה בצבירת סוכרים כחומרים בלתי-מסיסים בגבעולי הצמחים. Jensen (75) מסביר, שהצירוף של עלייה בקצב הנשימה של רקמות צמחיות נגועות עם הפחיתה בשיעור ההטמעה, גורם ירידה בצבירת החומר היבש על-ידי הצמח.

טראנסלוקציה של מוטמעים מעלי המקור אל המיבלע נמדדה בכמה מחקרים (144, 151, 156), במטרה לברר כיצד מושפע יכול הגרגרים מקצב זרימת המוטמעים בתנאים שונים. השיטה שננקטה לצורך זה באותם המחקרים היתה מבוססת על שימוש באיזוטופ ^{14}C שנקלט על-ידי הצמח כ- $^{14}\text{CO}_2$, ועריכת מעקב אחר תנועתו והצטברותו בצמח. Stoy (147) עקב אחר התפלגות תנועתם של המוטמעים בצמח, לאחר שהזין עלי דגל של חיטה כ- $^{14}\text{CO}_2$. לפי מימצאיו, קשורה תנועת המוטמעים בצמח - קצב וכיוון תנועתם - לשלב הגידול של החיטה. ה-sucrose, שהוא מוצר ההטמעה העיקרי, נע בכיוון לשיבולת בעיקר בתקופת מילוי הגרגרים. הוא מצא, שקצב הטרנסלוקאציה מושפע מעובי הקנה של צמחי החיטה, וכי חלק מהמוטמעים מצטבר בקנה כסוכרים בלתי-מסיסים, וזורם לשיבולת בשלבי ההבשלה המאוחרים של הצמח. Lupton (91) עקב אחר תנועת האיזוטופ ^{14}C בצמחי חיטה שגודלו בתנאי שדה. הוא מצא, שקצב זרימת המוטמעים התייצב כעבור 2-5 שעות ממתן פולס $^{14}\text{CO}_2$ לעלי הדגל. לפי מימצאיו, הגיעו 10-20 אחוזים מכלל הרדיואקטיביות שסופקה לעלה הדגל אל השיבולת, כעבור 24 שעות אינקובאציה. Naylor and Teare (70) השוו את קצב קשירת $^{14}\text{CO}_2$ בעלים של סורגום, סויה וחיטה. בחיטה נמצא קצב נמוך ביותר של קשירת $^{14}\text{CO}_2$ והוא כמעט שלא הושפע על-ידי הזמן שעבר ממתן הפולס. לפי מקורות אחרים (147, 151, 156), שונים קצב הטרנסלוקאציה של מוטמעים וכיוון תנועתם בשלבי הגידול השונים של הצמח. לפני ההשתבלות של צמחי חיטה, נעים המוטמעים כלפי השורשים וסעיפי הצמח הצדדיים, בעוד שלאחר ההשתבלות - כיוון זרימתם העיקרי הוא כלפי השיבולת.

בכמה מחקרים נבדקה תכולתם של חומרים כימיים שונים בצמח, תנועתם והצטברותם בו,

תוך השוואת ערכים אלה בצמחים הנגועים בגורמי מחלות ובצמחים בריאים. הבדיקות נועדו לעקוב אחר שינויים כימיים ופיסיולוגיים החלים בצמח בעקבות פעילות פתוגנית. Inman (68) מצא עלייה בריכוז הסוכרוז ברקמות שהיו נגועות זמן קצר (8-10 שעות) לאחר ההדבקה. עלייה זו נובעת, לדעתו, מקאטאבוליזם של סוכרים בלתי-מסיסים ברקמה הנגועה. תוצאות דומות מצא Yarwood (159). Pozsor (108) ציין עלייה ברמת החלבון בעלי חיטה שהודבקו בחלדון-הקנה של החיטה. עלייה זו נובעת, לדעתו, מצריכה מוגברת של חלבון על-ידי הפטריה המגבירה את הצטברותו ברקמות הנגועות. Daly (36) מוסר, שעקב פעילות פתוגנית ברקמת הצמחים, חלה עלייה בריכוז חומצות אמיניות חופשיות באזורים נגועים. עלייה זו נובעת, לדעתו, מפירוק חלבוני הצמח בעזרת אנזימים פרוטאוליטיים, המופרשים על-ידי פטריות פתוגניות.

Shaw (132) מצא, שריכוזן של חומצות אמיניות חופשיות בעלה נגוע עולה ככל שקטן המרחק מצברי חלדון-הקנה על עלי החיטה. כמו-כן מדווח Shaw על עלייה ברמת הפוספאט זמן קצר לאחר הדבקת צמחי חיטה בחלדון-הקנה, ועל ירידה ברמתו לאחר 10-15 שעות. Yarwood (159) דיווח על עלייה ברמת P^{32} בעלי חיטה שהודבקו בחלדון-הקנה. עלייה זו נובעת, לדעתו, מנשימת הפתוגן ומזרימת פוספאטים אל האיזור הנגוע. Gottlieb (59) מצא, שברקמות נגועות חלה תנועה חופשית של יונים שונים. לדעתו, גורמת הפטריה לשבירת הפרמיאביליות של ממברנות תאיות, ועל-כן לא מופרעת תנועת היונים דרכן. עד כה טרם פורסמו מחקרים הדנים בשינויים כימיים החלים בצמחי חיטה עקב פעילות פתוגנית של הפטריה *S. tritici*; לכן, כל המידע בנושא זה, המובא בפרק "תוצאות ודיון", לא ניתן להשוואה למחקרים דומים לגבי ספטוריות-העלים של החיטה.

פרק א': איתור זני חיטה סבילים למחלת ספטוריית-העלים
=====

של החיטה בניסויי שדה
=====

חומר ים ושיטות
=====

הסבילות היא תופעה המבטאת אי-פחיתה משמעותית ביבול צמחים, על-אף היותם נגועים במידה רבה במחלות, יחסית לזנים שיבולם מופחת במידה רבה באותם התנאים (16, 27, 120, 137, 152). לפי Schafer (120), יש חשיבות רבה לאיתורם של זנים סבילים בניסוי הנערך בתנאי שדה, ולא בתנאי גידול מבוקרים, מאחר שמניסוי כזה אפשר להפיק השלכות מעשיות. עריכת הניסויים במשך עונות גידול שונות, ובאזורי גידול שונים, מאפשרת לבדוק השפעות-גומלין אפשריות בין זן ועונת גידול, או זן ואיזור גידול, ולעמוד על יציבותה של תכונת הסבילות (16, 120, 137). James (73) ממליץ לערוך את הניסויים באזורים שבהם מקובל הגידול בקנה-מידה מסחרי, ולהשוות את יבולי חלקות הניסוי ליבולים שנתקבלו באותה השנה בחלקות המסחריות.

בעונת 1973/1974 נערכו ניסויי שדה לאיתור של זני חיטה סבילים למחלת ספטוריית-העלים של החיטה, ושטחי הגידול לניסויים נבחרו באיזור לכיש שבדרום ובאיזור הגליל התחתון (עין-דור). באיזור לכיש מהווה החיטה גידול חורפי ראשי רב-חשיבות מבחינה כלכלית. שטחי מזרע החיטה באיזור זה משתרעים על-פני 150-200 אלף דונמים. כמות המשקעים באיזור זה מבטיחה, בדרך-כלל, גידול חיטה בתנאי-בעל ובשנים דלות-משקעים - בתנאי-בעל בתוספת השקית-עזר. בשל התדירות הגבוהה שבה מופיעה החיטה במחזור הזרעים באיזור לכיש מצויים, בדרך-כלל, מקורות תדביק (inoculum) בשטחי המזרע, על-גבי שאריות חיטה נגועה שנשתמרו מעונות גידול קודמות. מסיבות אלו מופיעה מחלת הספטוריה באיזור לכיש בתדירות גבוהה.

באזורי הגליל התחתון ועמק יזרעאל מהווה החיטה גידול חורפי חשוב בתנאי-בעל, ומשתלבת במחזור גידולים עם כותנה וגידולי שלחין אחרים. איזור זה מצטיין בתנובת חיטה גבוהה, בשל פוריות הקרקע הטובה וריבוי המשקעים (43).

בחוות לכיש נבחר שטח הניסוי על-גבי כותנה, ובחוות עין-דור - על-גבי שחת. שטחי הניסוי דושנו ב-50 ק"ג/ד' סופר-פוספאט וב-35 ק"ג/ד' גופרת-אמון כדשן יסוד. השטחים דוסקו ועוגלו לצורך הכנת מצע-זרעים. בפברואר דושנו שטחי הניסוי ב-20 ק"ג/ד' אוראה כדשן-ראש. כמחצית ממספר זני החיטה שנבחרו לניסוי משמשים כזנים מסחריים ומשתרעים על-פני רוב שטחי מזרע החיטה בישראל. קווי הטיפוח המתקדמים נבחרו על-פי המלצות של מטפחי המחלקה לפלחה במינהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני בית-דגן, ושל מטפחי חברת "הזרע". כל הזנים וקווי הטיפוח שנכללו בניסוי, למעט הזן 'יפית', נמצאו בשנים קודמות רגישים למחלת ספטורית-העלים של החיטה (45).

טבלה 1: רשימת הזנים וקווי הטיפוח שנכללו בניסויי שדה בחוות לכיש

ובחוות עין-דור, בעונת הגידול 1974/1973

שם הזן או הקו	הרקע הגנטי	תכנית הטיפוח
בית-דגן 131	Yt//Nrnl0/B21-1C/3/FA.	מרכז וולקני
לכיש	Yt//Nrnl0/B21-1C/3/FA.	מרכז וולקני
לכיש 2-1568	Yt//Nrnl0/B21-1C/3/FA.	מרכז וולקני
שיאון	Yt54A3//Nrnl0/B.	חברת "הזרע"
ברקאי 2-512	V238-8822-11/Miriam2. 8822=(V238-11,Yt//Nrnl0/B21-1C/3/FA).	מרכז וולקני
מרים	Ch53/2/Nrnl0/B26/3/Yq54/4/2 Merav.	מרכז וולקני
מבחור	(Penjamo SibxGabo 55, Cross 8156B).	חברת "הזרע"

טבלה 1 - המשך

שם הזן או הקו	הרקע הגנטי	תכנית הטיפול
יפית	(2193/Ch53-AnxGb56xAn64).	חברת "הזרע"
V332-2233-12	Yt//Nrnl0/B21-C/3/FA/Miriam 2.	מרכז וולקני
V332-2411-13	Yt//Nrnl0/B21-C/3/FA/Miriam 2.	מרכז וולקני
V335-2681-11	Yt//Nrnl0/B21-C/3/FA/Miriam 1.	מרכז וולקני

הזנים וקווי הטיפול נזרעו כמקובל במחקרים רבים (29, 32, 33, 39), בשיטת

הגושים באקראי, בארבע חזרות. כל אחת מארבע החזרות פוצלה לשני טיפולים.

לפי Simons (137), Schafer (120) ואחרים (17, 152), איפיונה של תכונת הסבילות

היא משמעותית רק אם התפתחה מגיפה בחלקות הניסוי. כדי להבטיח התפתחות מגיפה בחלקות

הניסוי, נעשה שימוש בשיטות שנוסו בהצלחה על-ידי אייל (46) ו-Holmes et al. (64).

ההדבקה בוצעה במחצית ינואר, בשלב שבו הגיח העלה השלישי של צמחי החיטה. בגושים

המיועדים להדבקה פוזר קש נגוע במיכלאי הפטריה *S. tritici*, שנשמר לצורך זה מעונת

הגידול הקודמת. ואמנם, המגע ההדוק בין עלי החיטה לבין מקור התדביק איפשר היווצרותם

של מוקדי הדבקה מוקדמים, שאובחנו בסוף פברואר. מחצית מהגושים שימשו כביקורת ונשמרו

כשהם חופשיים מגורם המחלה באמצעות ריסוסים שבוצעו בתדירות של 1 ל-7 עד 12 ימים,

בהתאם לתנאי מזג-האוויר. ריסוס חלקות הביקורת החל בסוף פברואר, עם הופעת מוקדי

ההדבקה הראשונים.

הריסוס בוצע במרסס "להבות" עם מתקן לחץ CO_2 , שעליו הותקן מוט-ריסוס באורך של

4 מ' עם 8 פומיות ריסוס מדגם T-jet X3, conjet (41). בניסוי זה שימש כקוטל-פטריית

החומר מנבגן 80, מתוצרת "אגן כימיקלים", המקובל בשדות המזרע בישראל להדברות

מסחריות של ספטורית-העלים של החיטה (42). חומר זה הוא מקבוצת הקארבאמאטים והרכבו -

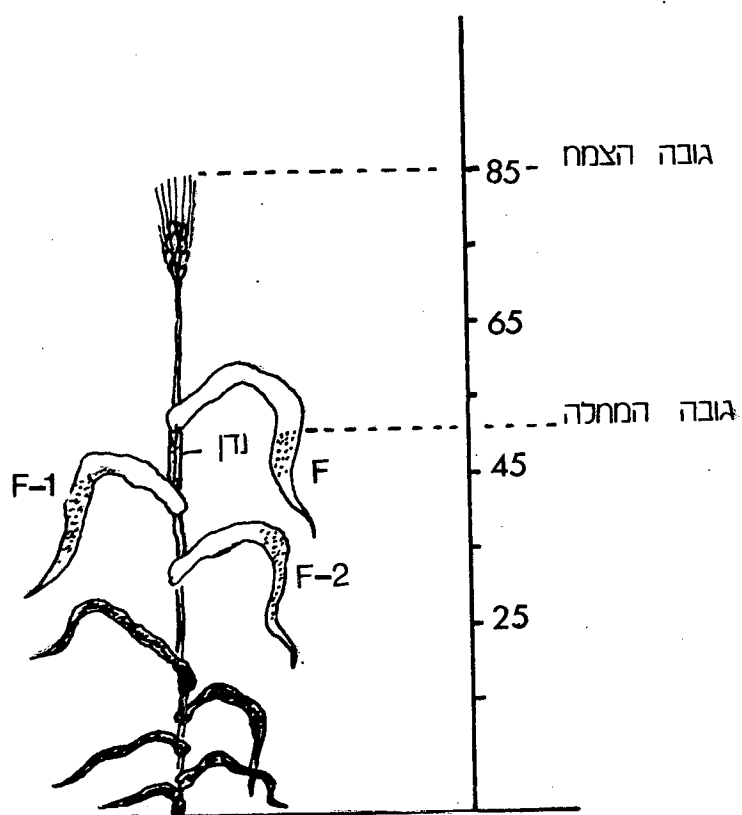
Manganese ethylenbisthio-carbamate. אל התמיסה הוסף 0.025% ציטוט שהרכבו -
Alkyl-polyglycolether (100% BASF), ואשר שימש כחומר משטח. כמות התרסיס היתה 14
ליטר/דונם.

בחלקות המודבקות שבשני אזורי הניסוי התפתחה מגיפה ממוקדי ההדבקה, והיא הגיעה
לשיאה בשלב הגידול 10.5.4 לפי Feekes' Scale (85). שלב גידול זה נמצא בניסוי קודם
(44) כשלב קריטי להתפתחות מחלת ספטוריית-העלים על צמחי חיטה. נגיעותן של חלקות
הניסוי המודבקות הוערכה על-פי מידגם אקראי בן 25 צמחים, מכל זן וחלקה. הדגימה
בוצעה בשיטה הבאה: מקל המדידה הונח באלכסון משולי החלקה למרכזה, במרווחים של 1-2
מטר; הצמח הסמוך למקום שבו הונח המקל נבחר כצמח-מידגם. בדרך זו נמנעה בחירה בלתי-
אקראית של צמחי-המידגם. בכל אחד מצמחי-המידגם נקבעו גובה הקמה וגובה חלק הצמח
הנגוע במחלה (הגובה המירבי מעל פני-הקרקע שבו נמצאו על-גבי הצמח מיכלאים של הפטריה
S. tritici (ציור 1). לאחר-מכן נקבעה רמת הנגיעות בצמחי המידגם כאחוז הכיסוי
במיכלאי הפטריה של - עלה הדגל, שני העלים שמתחתיו, הנדן העליון, הקנה, הגלומות
והמלענים. הערכת הנגיעות התבססה על סולם שהותאם במיוחד לצורך זה (ציור 2). בכל
הבדיקות הוערכה הנגיעות על-ידי אותו הבודק, כדי למנוע שוני בהערכה, הנובע מהתרשמות
סובייקטיבית.

כדי לברר את השפעתה של מחלת ספטוריית-העלים של החיטה על יכול גרגרי החיטה,
למרכיביו השונים, נדגמו באקראי, כמתואר לעיל, 25 צמחים מכל חלקת ניסוי. צמחי
המידגם נעקרו ונלקחו למעבדה. לאחר עקירת הצמחים נקצרו חלקות הניסוי - ששטחן היה
100 מ"ר כ"א - על-ידי קומביין מדגם Clyson. במהלך הקציר הושמטו שולי החלקות ברוחב
של 30 ס"מ מכל צד, כך שנקצרו כ-75 מ"ר נטו מכל חלקה. השמטת השוליים נועדה למנוע
השפעת-שוליים (border effect), העשוי להשפיע, לפי Calpouzos (29), על אומדן היבול
ועל השוואתו ליבולי חלקות מסחריות. כמו-כן, עשויה להיות השפעת-שוליים שונה לכל זן,
בהתאם לתגובתו הספציפית למרחב-מחייה מוגדל.

רמת הנגיעות נקבעה לגבי כל אחד מ-25 צמחי המידגם לפי אמות-המידה שהוזכרו.

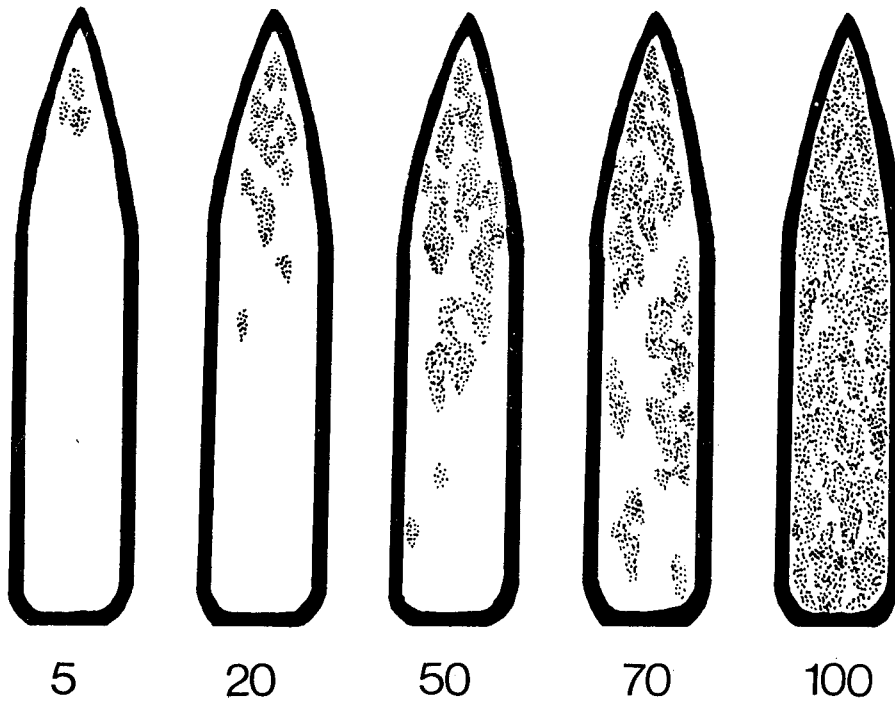
ציור 1: שיטת המדידה של גובה הצמח וגובה חלק הצמח הנגוע במחלה



ציור 2: מפתח להערכת אחוז הכיסוי של חלקי צמח שונים במיכלאי

הפטריה *S. tritici*

דרגת הכיסוי של שטח העלה במכלאים (הערכה)



לאחר-מכן נידושו במכונת דיס לשיבולת בודדת - הסעיף המרכזי של הצמח וסעיפיו הצדדיים, כל אחד בנפרד. זרעי כל צמח נספרו ונשקלו, והנתונים נותחו בשיטת הניתוח הפאקטוריאלי.

תוצאות ודיון

א. איתור זני חיטה סבילים למחלת ספטוריית-העלים של החיטה, בתנאי שדה

המחלה החלה להתפתח ממוקדי הדבקה ראשונים בחוות לכיש, החל ממחצית פברואר, ובחוות עין-דור - החל מסוף מארס, והגיעה לשיא עוצמתה בשלב 10.5.4 (85), שבו נערכה הקריאה. מבדיקת התפלגות נגיעותם של חלקי הצמח השונים (ציור 3) עולה, שאחוז הכיסוי של שלושת העלים העליונים והנדן במיכלאי הפטריה היה גבוה יחסית (50-75 אחוזים), בעוד שהקנה כוסה במידה קטנה יחסית לעלים ולנדן. על-גבי הגלומות והמלענים לא עלה שיעור הכיסוי, בכל המקרים, על 5 אחוזים בממוצע. שיעורי הכיסוי הממוצע של ארבעת חלקי הצמח העליונים (דגל, 1-דגל, 2-דגל ונדן), שנקבעו כמפתח להערכת דרגת הנגיעות של הזנים, מפורטים בטבלות 2 ו-3 ובציור 4.

עיון ברמות הנגיעות של זני הניסוי במיכלאי הפטריה מצביע על-כך, ששיעור הכיסויים של הזנים הננסיים - 'בית-דגן 131' ו'ברקאי' (75-80 אחוזים) - עלה על זה שנמצא בזנים ובקווים הננסיים-למחצה (60-70 אחוזים). רמת כיסוי של הזן 'יפית' (14 אחוזים) נבדלה במידה מובהקת מזו שנמצאה בכל שאר הקווים והזנים. על-פי Brönnimann (19) ו-Schafer (120), תיתכן בזני החיטה הננסיים התקדמות אנכית מהירה יותר של המחלה, בהשוואה להתקדמותה בזנים גבוהים יותר. אפשרות זו מוסברת על-ידם בכך, שהזנים הננסיים קרובים יותר למקור התדביק, ועליהם צפופים יותר, דבר המאפשר הדבקה יעילה יותר. רמת הכיסוי הנמוכה שנמצאה בזן החיטה 'יפית' אופיינה בכמה מחקרים (25, 32, 57, 64) כעמידות בפני המחלה.

רמת הנגיעות שנרשמה בחוות לכיש (טבלה 2) עלתה בכל הזנים על זו שנרשמה בחוות עין-דור (טבלה 3). יתכן שהבדל זה נובע מן העיכוב שחל בהתפתחות המגיפה באיזור הגליל התחתון, שבו שררו טמפרטורות נמוכות מהרגיל בחודשים פברואר ומארס 1974. מיקומה של המחלה על הצמח הנבדק בוטא כמקדם: SPC (Septoria Progress Coefficient), המבטא את היחס שבין הגובה המירבי מעל פני-הקרקע, שבו נמצאו מיכלאי הפטריה על רקמה ירוקה (ס"מ), מבלי להתחשב באחוזי הכיסוי של אותו חלק צמח, לבין גובה הצמח הנבדק (ס"מ) בזמן המדידה. מקדם זה מאפשר השוואת התקדמות המחלה בזני חיטה הנבדלים זה מזה בגובהם, ומבטא את ההתקדמות היחסית של המחלה מחלקי צמח נמוכים לחלקי צמח גבוהים יותר. על-פי מקדם SPC (טבלות 2 ו-3), חלה התקדמות דומה של המגיפה בשני אזורי הניסוי, במועד שבו נערכה הקריאה. בזנים הננסיים 'בית-דגן 131' ו'ברקאי', עלה במקצת המקדם על זה שנמצא בזנים הננסיים-למחצה.

על-אף הדמיון הרב ברמת נגיעותם של כל הזנים והקווים ששימשו לניסוי (למעט הזן העמיד 'יפית'), שהיתה בתחום של 59-76 אחוזי כיסוי במיכלאים בחוות לכיש, ובתחום של 49-63 אחוזים בחוות עין-דור (טבלות 1 ו-2), שונה היתה תגובתם של הזנים השונים לפעילות הפאתוגנית של הפטריה *S. tritici*, כפי שהדבר התבטא בפחיתת יבולם. נמצא, כי שיעורי הפחיתה ביבולי הזנים השונים, בהשוואה לחלקות המוגנות, לא תאמו את רמת הנגיעות של אותם הזנים. רמת הנגיעות וכן הפסדי היבול בחוות לכיש (טבלה 1) עלו על אלה שנרשמו בחוות עין-דור (טבלה 2). בחוות לכיש נרשמה פחיתה יבול בתחום שבין 6.7% (הזן 'ל-1568') לבין 34.7% (הזן 'בית-דגן 131'), והפחיתה במשקל 1000-זרעים - בין 9.1% (הזן 'שיאון') לבין 24.1% (הזן 'בית-דגן 131'); זאת, על-אף שרמת הכיסוי באותם הזנים היתה בין 68% ('שיאון') לבין 76% ('בית-דגן 131'). בעין-דור, שבה היתה, כאמור, רמת הנגיעות נמוכה מבחנות לכיש, היו הפסדי היבול בתחום צר יותר - בין 4.7% (הזן 'מרים') לבין 24.6% (הקו 13-2411), ובין 4%-5% (בזנים 'מרים' ו'שיאון') לבין 17% (בקו 13-2411) במשקל 1000-זרעים. התברר, כי מיקומם של הזנים השונים בסולם הדרגות נשמר, פחות או יותר, כאשר הם דורגו על-פי אחוז ההפסד ביבול ובמשקל 1000-זרעים שלהם. בזן 'יפית', שכוסה במיכלאים במידה קטנה יחסית לכל שאר הזנים

טבלה 2: הפסדים ביבול ובמשקל 1000-זרעים הנגרמים על-ידי ספטוריה-העלים של החיטה, ושיעור הכיסוי במיכלאים ב-11 זני חיטה (חוות לכיש, 1974/1973)

שיעור הכיסוי במיכלאים (%) F, F-1, F-2	משקל 1000-זרעים			היבול			זר החיטה
	הדירוג	ההפסד (%)	גרות**	הדירוג	ההפסד (%)	ק"ו/ק"ג**	
76.63 a	1	24.18 a	39.04	1	34.73 a*	445.27	'ביית-דגן'
14.57 d	11	3.17	34.17	11	5.82 f	489.51	'יפית'
68.09 b	10	9.14	40.49	9	11.68 cdef	474.90	'שיאון'
61.50 c	8	12.26	45.62	8	12.20 cdef	503.14	'לכיש'
60.29 c	3	19.22 bc	35.42	6	21.01 bcde	476.67	'מבחור'
64.01 bc	9	10.31	40.98	7	14.35 bcdef	462.05	'מרים'
80.87 a	2	19.26 b	35.58	2	26.42 ab	474.71	'כראקא'
59.06 c	6	15.59 bcdef	41.87	10	6.79 ef	440.11	'לכיש 1568'
60.73 c	5	16.23 bcde	34.48	4	24.54 bcd	446.52	2233-12
68.23 b	4	18.72 bcd	33.21	3	24.82 bcd	415.85	2411-13
67.29 b	7	12.51	36.01	5	12.16 bcd	488.89	2681-11

* ערכים המלווים באותה אות אינם נבדלים ביניהם מבחינה סטטיסטית ($p=0.05$), על-פי Duncan's Multiple Range Test.

** הערכים מעיינים חלקות שהוגנו על-ידי ריטוסים שנויים במחלוקת 80.

טבלה 3: הפסדיים ביכול ובמשקל 1000-זרעים הנגמרים על-ידי סטוריית-העלים של החיטה, ושיעור הכיסוי במכילאים כ-11 זני חיטה (עין-דור, 1973/1974)

שיעור הכיסוי במכילאים (%) F, F-1, F-2	משקל 1000-זרעים			היכול			זן החיטה
	הדירוג **	ההפסד (%)	גרם*	הדירוג	ההפסד (%)	ק"ג/ד"י*	
63.40 a	3	14.22 b	44.94	5	12.70 bc*	603.35	'בית-דגן'
28.35	10	5.22 de	37.32	11	3.19 c	547.72	'יפית'
54.17 d	11	4.06 e	44.02	8	7.48 bc	623.58	'שיאון'
53.10 d	6	7.13 d	45.83	9	6.82 c	551.57	'לכיש'
59.03 bc	5	9.55 c	32.18	4	17.80 ab	561.49	'מבחור'
44.70	9	5.45 de	42.46	10	4.77 c	593.92	'מרקם'
60.67 ab	4	13.87 b	41.00	3	23.44 a	682.01	'ברקאי'
52.37 d	7	6.59 de	45.29	7	11.47 bc	600.81	'לכיש-1568'
54.17 d	2	15.91 ab	39.19	2	23.92 a	659.67	2233-12
52.60 d	1	17.01 a	38.91	1	24.67 a	699.59	2411-13
49.57 e	8	6.12 de	41.23	6	11.97 bc	665.75	2681-11

* יכולי חלקות שהוגנו על-ידי ריסוסים שבוועיים במנבגן 80.

** הדרגה הגבוהה ביותר.

הערות: ערכים המלווים באותה האות אינם נבדלים ביניהם מבחינה סטטיסטית ($p=0.05$), על-פי Duncan's Multiple Range Test.

והקווים, לא עלו הפסדי היבול בשני אזורי הניסוי על 4%. את הזנים וקווי הטיפוח שנכללו בניסויים בשני אזורי הגידול אפשר לחלק לכמה קבוצות, על-פי שיעורי הפחיתה ביבולם ובהתאם לרמת נגיעותם במיכלאי הפטריה; חלוקה זו היא אמנם שרירותית, אך מבטאת באופן כללי את תגובת הזנים והקווים השונים לפעילות פאתוגנית של הפטריה *S. tritici* בניסוי מבוקר זה:

קבוצה 1: בקבוצה זו נכללים זנים או קווים רגישים, שנפגעו קשה על-ידי הפטריה *S. tritici*, ויבולם פחת במידה רבה. בניסויי חוות לכיש פחת יבולם בשיעור של 18-24 אחוזים, בהשוואה לחלקות הביקורת, ובניסויי חוות עין-דור הוא פחת בשיעור של 13-17 אחוזים. בקבוצה זו נכללים (טבלות 1 ו-2) הזנים והקווים הבאים: 'בית-דגן 131', 'ברקאי', 'מבחור', 12-2233 ו-13-2411.

קבוצה 2: קבוצה זו כוללת את הזנים והקווים שנמצאו רגישים לפטריה על-פי רמת נגיעותם (טבלות 1 ו-2), אך יבולם פחת במידה נמוכה עד בינונית. הפסדי יבול-הגרגרים של קבוצה זו היו: בין 12 ל-15 אחוזים בחוות לכיש, בהשוואה לחלקות הביקורת, ובין 6 ל-7 אחוזים בניסויי חוות עין-דור. בקבוצה זו נכללו הזנים והקווים הבאים: 'לכיש', 'לכיש 2-1568' ו-11-2681.

קבוצה 3: גם זני קבוצה זו נמצאו רגישים לפטריה *S. tritici*, על-פי רמת הכיסוי של נופם במיכלאי הפטריה (טבלות 1 ו-2). אולם, על-אף רגישותם, לא פחת יבולם במידה משמעותית יחסית לחלקות הביקורת המוגנות. ההפסד ביבולי הזנים בחוות לכיש לא עלה על 10 אחוזים, ובחוות עין-דור - על 5.5 אחוזים. בקבוצה זו נכללים הזנים: 'מרים' ו'שיאון'. על-פי הגדרת תכונת הסבילות (tolerance) של Caldwell (25), Simons (135), Brönnimann (16) ו-Schafer (120), אפשר להגדיר זנים אלה כסבילים למחלת ספטורייית-העלים של החיטה.

קבוצה 4: קבוצה זו מיוצגת על-ידי הזן 'יפית', אשר בו נמצאה רמת כיסוי במיכלאי

השפעת סטרורירית-העלים של החיטה על היבול הממוצע לשיבולת
 בטעיף המרכזי ובטעיפים הצדדיים של זני חיטה שונים (חזות לכיש,
 1974/1973)

טבלה 4:

יבול שיבולת (גר') ממוצע			יבול שיבולת (גר') טעיפים צדדיים			יבול שיבולת (גר') טעיף מרכזי			הזן או הקן
יחס טבילות	הפסד (%)	גרם	יחס טבילות	הפסד (%)	גרם	יחס טבילות ¹	הפסד (%)	גרם	
0.5720	42.79**	1.3475	0.5162	48.38**	1.1546	0.6361	36.39**	1.6466	'יבית-דגן'
0.7063	29.37**	1.3624	0.6473	35.26**	1.1703	0.7593	24.07**	1.6325	
0.8334	16.66**	1.2972	0.7848	21.52**	1.1370	0.8598	14.02**	1.5625	'לכיש 2-1568'
0.8210	17.89**	1.5217	0.7687	23.13**	1.3384	0.8763	12.37**	1.8043	
1.0028	+0.27n.s	1.4731	1.0389	+3.75n.s	1.2222	0.9834	1.66n.s	1.7849	'מרים'
0.6697	33.03**	1.3769	0.5981	40.19**	1.1646	0.7385	26.15**	1.6675	'ברקאי'
0.7973	20.27**	1.6698	0.7507	24.93**	1.3433	0.8454	18.45**	2.0381	'מבחור'
1.0001	+0.01n.s	1.3325	1.0021	+0.21n.s	1.0683	1.0043	+0.42n.s	1.6888	'יפית'
0.7511	24.89**	1.1221	0.7293	27.07**	0.9736	0.7602	23.98**	1.4045	2233-12
0.6504	34.95**	1.2665	0.5989	40.11**	1.0848	0.7139	28.60**	1.5436	2411-13
0.7281	27.19**	1.6227	0.6835	31.65**	1.3973	0.7769	22.31**	1.9277	2681-11

1 תיחס בין היבול של צמח חולת לבין יבולו של צמח בריא.

* p=0.05
 ** p=0.01

טבלה 5: השפעת סטרואידים-העלים של החיטה על משקל 1000-זרעים בטעיף המרכזי ובטעיפי הצמח האצדניים של זני חיטה שונים (חיות לכיש, 1973/1974)

חזן	משקל 1000-זרעים בטעיף המרכזי			משקל 1000-זרעים בצמח האצדניים			משקל 1000-זרעים במשקל 1000-זרעים ממזע		
	גרים	הפסד (%)	יחס סבילות	גרים	הפסד (%)	יחס סבילות	גרים	הפסד (%)	יחס סבילות
'ביח-דגן'	42.0656	29.97**	0.7003	40.6174	39.93**	0.6007	41.3460	34.82**	0.6518
'לכיש'	44.2896	19.80**	0.8019	44.9174	25.49**	0.7450	44.1673	22.09**	0.7791
'לכיש-2'	43.9600	9.00**	0.9099	43.0845	11.30**	0.8869	43.4211	9.81**	0.9019
'שיאון'	40.9436	7.52**	0.9248	40.9624	8.31**	0.9168	40.9008	7.95**	0.9205
'מרקס'	42.3412	9.99**	0.9243	40.1006	8.43**	0.9156	41.2637	8.01**	0.9199
'ברקאק'	37.3980	26.24**	0.7633	36.9326	33.08**	0.6692	37.0265	27.31**	0.7269
'מבחר'	36.3194	16.37**	0.8363	34.4982	24.36**	0.7564	35.5699	19.67**	0.8033
'רפיה'	33.8550	1.21n.s	0.9879	34.8466	1.47n.s	0.9853	34.2576	1.44n.s	0.9856
	36.1724	22.17**	0.7783	33.9121	27.00**	0.7299	34.8920	24.59**	0.7541
	38.3504	22.24**	0.7776	35.9559	30.33**	0.6962	37.1356	26.24**	0.7376
	37.9953	14.36**	0.8564	37.2231	22.04**	0.7796	37.5542	17.69**	0.8230

* p=0.05
** p=0.01

טבלה 6: השפעת סטטוריקי-העלים של החיסה על מספר הזרעים הממוצע לשיבולת
 בטעיף המרכזי ובטעיפי האמח האדדיים של זוגי חיסה שונים
 (חורף לכיש, 1973/1974)

מספר זרעים ממוצע			מספר זרעים בטעיפים האדדיים			מספר זרעים בטעיף המרכזי			חזן או הקו
יחס סבילות	הפסד	מספר זרעים לשיבולת	יחס סבילות	הפסד	מספר זרעים לשיבולת	יחס סבילות	הפסד	מספר זרעים לשיבולת	
0.8657	13.43**	32.65	0.8382	16.18**	28.35	0.9026	9.73**	39.34	'כית-דגן'
0.9046	9.53**	30.85	0.8615	13.85**	26.59	0.9468	5.32*	36.86	'לכיש'
0.9193	8.07*	29.89	0.8775	12.25**	26.48	0.9421	5.79*	35.60	'לכיש 2-1568'
0.8964	10.36**	33.50	0.8441	15.59**	32.95	0.9503	4.97*	44.30	'שיאון'
1.0869	+7.99*	38.74	1.1278	+11.33**	30.40	1.0609	+5.75**	42.14	'מריס'
0.9110	8.89**	34.15	0.8677	13.23**	31.94	0.9579	4.21*	44.89	'ברקאי'
0.9919	0.80n.s	46.83	0.9854	1.46n.s	38.75	1.0085	+0.85n.s	56.15	'מבחור'
1.0126	+1.24n.s	39.20	1.0147	+1.45n.s	31.07	1.0191	+1.88n.s	50.12	'יפית'
0.9951	0.89n.s	31.69	0.9872	1.28n.s	28.48	0.9744	2.56n.s	38.67	2233-12
0.8841	11.59**	30.02	0.8499	15.00**	30.06	0.9271	7.29**	40.17	2411-13
0.8826	11.73**	43.16	0.9467	5.33**	37.51	0.9087	9.12**	50.73	2681-11

* p=0.05

** p=0.01

הפטריה נמוכה במידה משמעותית ומובהקת מזו של שאר הזנים והקווים שנכללו בניסויים. בצד רמת הכיסוי הנמוכה של זן זה, לא עלתה הפחיתה ביבולו על 5% באיזור לכיש ועל 3% בחוות עין-דור.

במחקרים אחדים (17, 26, 33, 49, 79) נערך ניתוח של הפחיתה ביבול הכללי, על מרכיביו השונים. ניתוח כזה מאפשר ללמוד באילו ממרכיבי היבול מתבטאת בעיקר ההשפעה השלילית של גורם המחלה. כדי לעמוד על השפעת הפטריה *S. tritici* על מרכיבי היבול השונים, בסעיפי הצמח השונים של זני הניסוי, נערכה הבדיקה במידגם אקראי בן 25 צמחים, שנאספו מכל אחת מחלקות הניסוי בחוות לכיש בעונה 1974/1973. לפיכך, מכל זן וטיפול נבדקו 100 צמחים. לאחר הערכת נגיעותו של כל אחד מצמחי המידגם, על-פי אמות-המידה שתוארו בפרק "חומרים ושיטות", נידושו (במכונת דיש לשיבולת בודדת) - השיבולת של סעיף הצמח המרכזי והשיבולים של סעיפיו הצדדיים. מרכיבי היבול שנמדדו וחושבו לצורך הניתוח היו: מספר הגרגרים הממוצע לשיבולת, משקל הגרגרים הממוצע לשיבולת ומשקלו הממוצע של גרגר יחיד, שבוטא כמשקל 1000-זרעים (טבלות 4, 5 ו-6).

מעיון בטבלות 4-6, אפשר לעמוד על כמה נקודות:

1. נמצאה התאמה בין שיעור הפחיתה ביבולי הזנים שנתקבלו מקציר בקומביין לבין שיעורי הפחיתה ביבול, למרכיביו השונים, שחושבו על-פי מידגם הצמחים האקראי שתואר לעיל. אפשר להסיק מכך, שדגימה אקראית נכונה מאפשרת לאמוד בקירוב רב את הפסדי היבול הצפויים בחלקות מזרע מסחריות. במיוחד אמור הדבר בתנאים שבהם אומד הצמחים ליחידת שטח הוא אחיד ודומה בכל הזנים והטיפולים.
 2. עיקר הפחיתה ביבול הגרגרים הכללי נובעת, ברוב הזנים והקווים, מפחיתה משקלו של הגרגר, שבוטאה כמשקל-1000. כיסוי נוף הצמחים במיכלאי הפטריה גורר הצטמקות הגרגרים, ומכאן - פחת במשקל 1000-זרעים בשיעור של כ-2/3 מהפסד היבול הכללי. הפחיתה במספר הגרגרים הממוצע לשיבולת לא עלתה על 1/3 מסה"כ הפסדי היבול.
- Brönnimann (20) ו-Simons (137) כינו את היחס הכמותי שבין ערכיהם של מרכיבי

היבול בצמחים נגועים, לבין הערכים של צמחי הביקורת המוגנים, כ"יחס הסבילות" (tolerance ratio). במקרים אלה, כאשר היחס בין יבול הצמחים הנגועים ליבול הצמחים הבריאים קרוב ל-1 - מאופיינים הצמחים כסבילים. במקרים שבהם נפגע יבול הגרגרים עקב פעילותו של גורם המחלה, נפלו ערכי "יחס הסבילות" עד ל-0.5-0.6. מנתוני הטבלות 4-6 מתברר, שבזני החיטה שאובחנו כסבילים ('מרים', 'שיאון'), היו ערכי יחס הסבילות בין 0.9 ל-1.0 לגבי מרכיבי היבול השונים, בעוד שבזני החיטה הפגיעים ('בית-דגן 131', 'ברקאי') היו הערכים המקבילים בין 0.5 ל-0.6. ברוב הזנים היו ערכים גבוהים של יחס סבילות, שחשבו לגבי מספר הגרגרים הממוצע לשיבולת, והם מצביעים על ההשפעה הקטנה יחסית של הפטריה *S. tritici* על מרכיב יבול זה.

3. מאחר שהנזק הנגרם ליבול זני החיטה על-ידי הפטריה *S. tritici* מתבטא בעיקר בהצטמקות הגרגר, הרי שמשקל 1000-זרעים מתאים לשמש כמדד אמין. לפחיתת היבול הכללי. דעה זו הובעה בעבודות של Brönnimann (18) ו-Sharp (128). שימוש נכון במדד זה במהלך טיפוחם של זני חיטה סבילים, עשוי להצביע על פגיעותם או סבילותם של קווי טיפוח שיגודלו בתנאי מגיפה מבוקרת.

4. כאמור, נמדדו וחושבו מרכיבי היבול מתוך מידגם הצמחים הנגועים והבריאים בכל זן, והסעיף המרכזי של הצמח נמדד בנפרד מכלל סעיפיו הצדדיים. הפרדה זו נועדה לברר, אם נזקי הפטריה *S. tritici* הנגרמים לסעיף המרכזי שונים מאלה הנגרמים לכלל סעיפי הצמח הצדדיים. יתכן שאפשר להשליך מכך לגבי הקשר שבין מידת הסתעפות הצמח לבין עוצמת נזקי המחלה בתנאי גידול מסחריים.

השפעת מחלת הספטוריה על סעיפי הצמח הצדדיים, בהשוואה לסעיפו המרכזי, בוטא

כ-Tillers Ratio (TR). ערך זה חושב לגבי הצמחים המוגנים לפי הנוסחה:

$$TR = \frac{Py(mt) - Py(lt)}{Py(mt)}$$

ולגבי הצמחים המודבקים - לפי הנוסחה:

$$TR = \frac{Py(mt) - Iy(1t)}{Py(mt)}$$

כאשר: $Py(mt)$ = הערך של מרכיב היבול בסעיף המרכזי של צמחים מוגנים.

$Py(1t)$ = הערך של מרכיב היבול בסעיפים הצדדיים של צמחים מוגנים.

$Iy(1t)$ = הערך של מרכיב היבול בסעיפים הצדדיים של צמחים מודבקים.

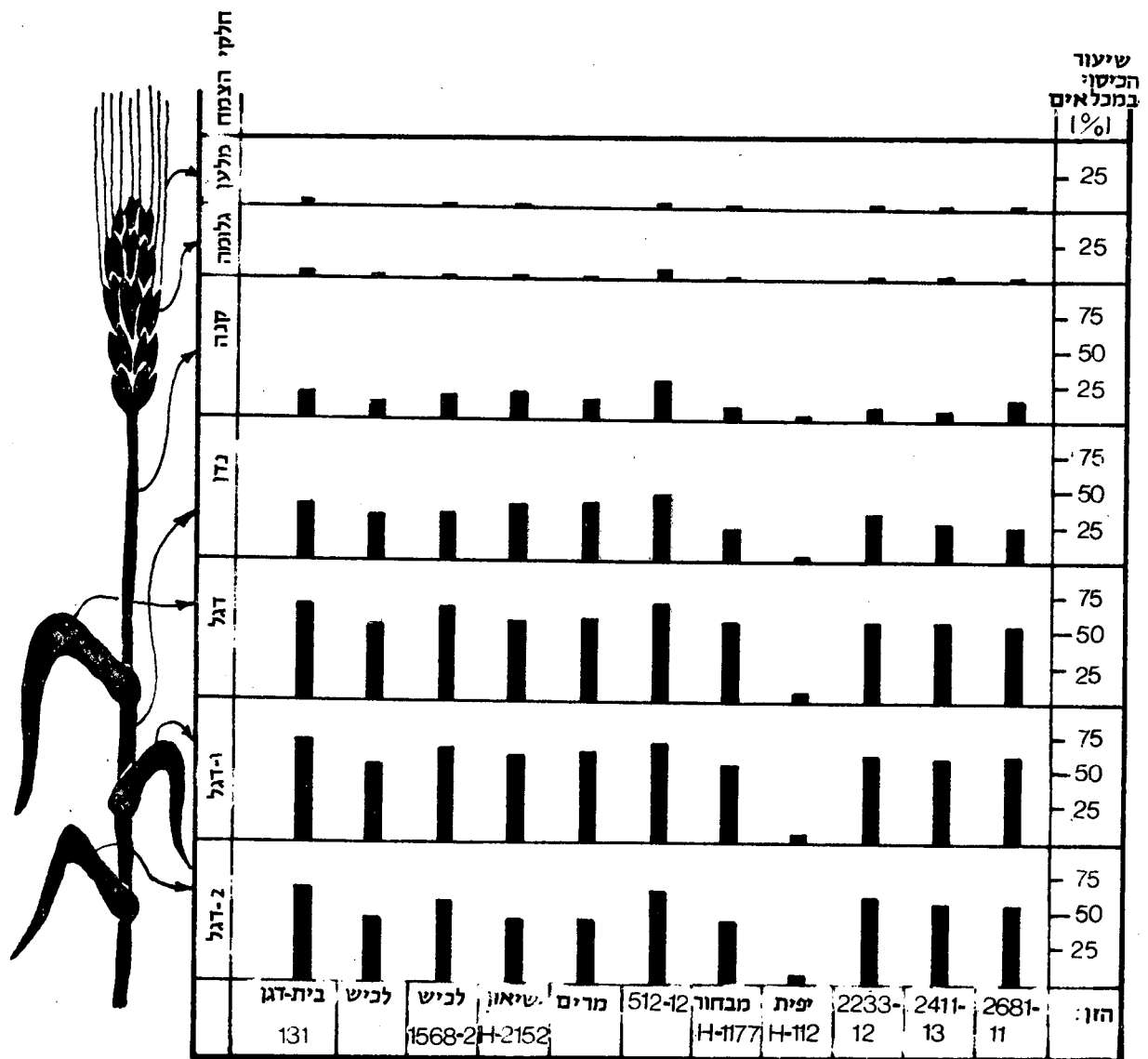
ככל שגדל ההפרש בין הערכים של מרכיבי היבול של הסעיף המרכזי לבין הערכים של הסעיפים הצדדיים - מתקבלים ערכי TR גבוהים יותר.

מעיון בערכי TR של הזנים והקווים שנבחנו בניסוי שנערך בחוות לכיש ב-1973/1974, ומהשוואתם בצמחים נגועים ובריאים, אפשר לעמוד על כמה מימצאים אופייניים (טבלות 4-6):

1. ערכי TR היו די קבועים וספציפיים לגבי כל זן בתנאי הניסוי (כ-250 נבטים למ"ר).
2. בצמחים נגועים של הזנים הרגישים והפגיעים ('בית-דגן 131', 'ברקאי') היו ערכי TR גבוהים כמעט כפליים מהערכים שנמצאו במידגם הצמחים המוגנים. עובדה זו מצביעה על פגיעותם הרבה, יחסית, של סעיפי הצמח הצדדיים באותם הזנים, לעומת פגיעותו המתונה יותר של סעיף הצמח המרכזי. בזנים אלה נמצאה התפצלות רבה, יחסית לזנים האחרים (טבלות 4-6).
- יתכן שהגדלת צפיפות הצמחים ליחידת-שטח והקטנת מספר הסעיפים הפוריים לצמח, עשויים להפחית את השפעתה השלילית של הפטריה על היבול של זנים רגישים.
3. בזן הסביל 'מרים' ובזן 'יפית' לא נמצאו הבדלים משמעותיים בין ערכי TR במידגם הצמחים המוגנים לבין אותם הערכים במידגם הצמחים המודבקים. הבדלים ברמה בינונית עד נמוכה נמצאו בין ערכי TR של הזנים 'שיאון' ו'לכיש 2-1568'.

ציור 3:

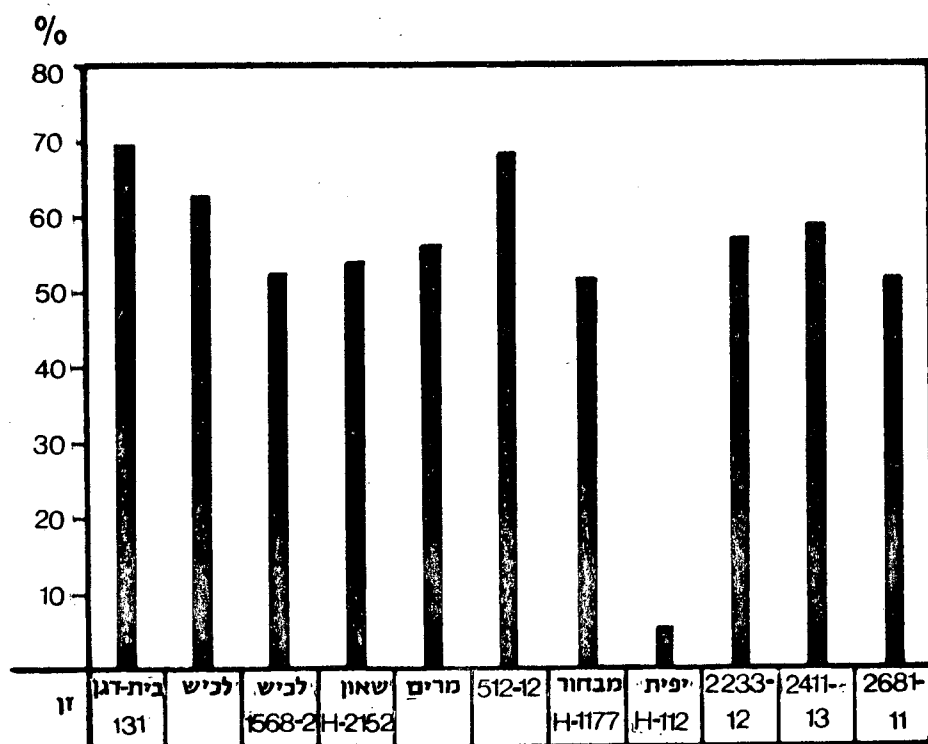
במיכלאי הפטריה S. tritici (חרות לכיש, 1974/1973)



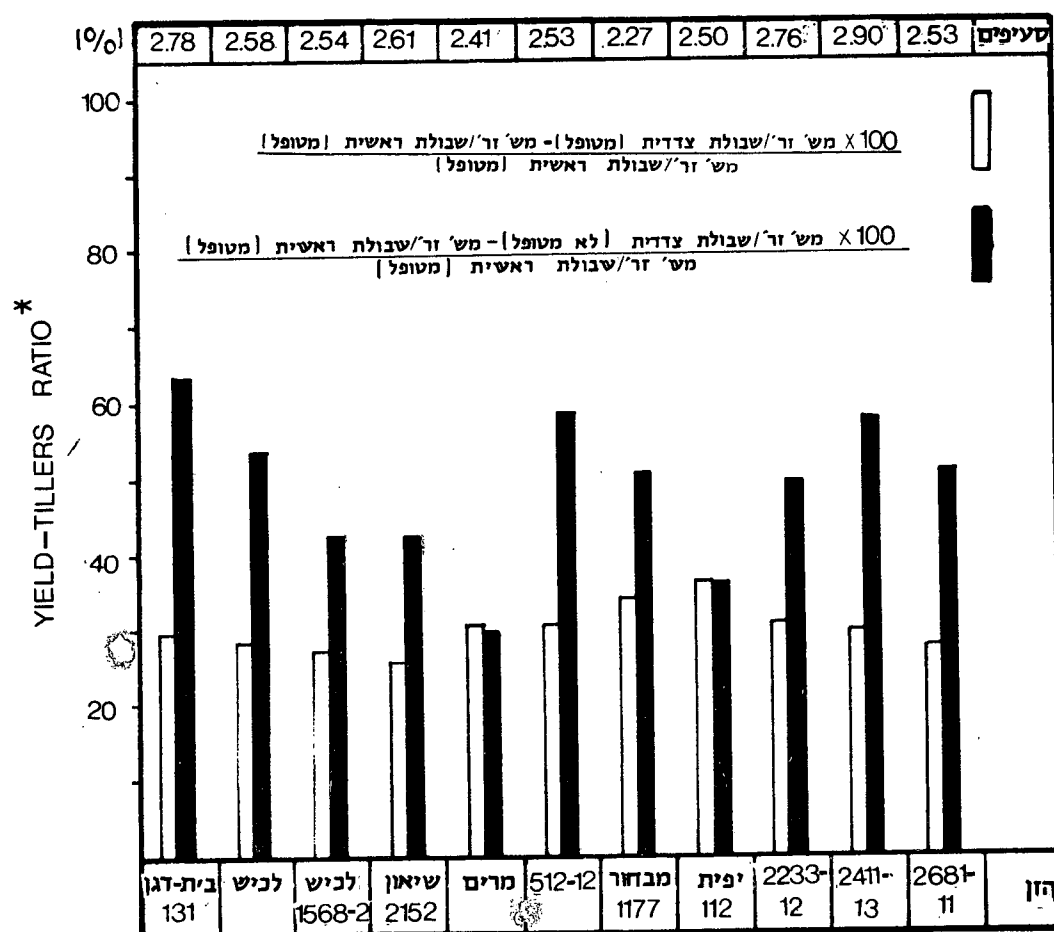
ציור 4: שיעורי הכיסוי הממוצעים של עלי הצמח העליונים של זני

חיטה שונים במיכלאי הפטריה *S. tritici* (חוות לכיש,

(1974/1973)

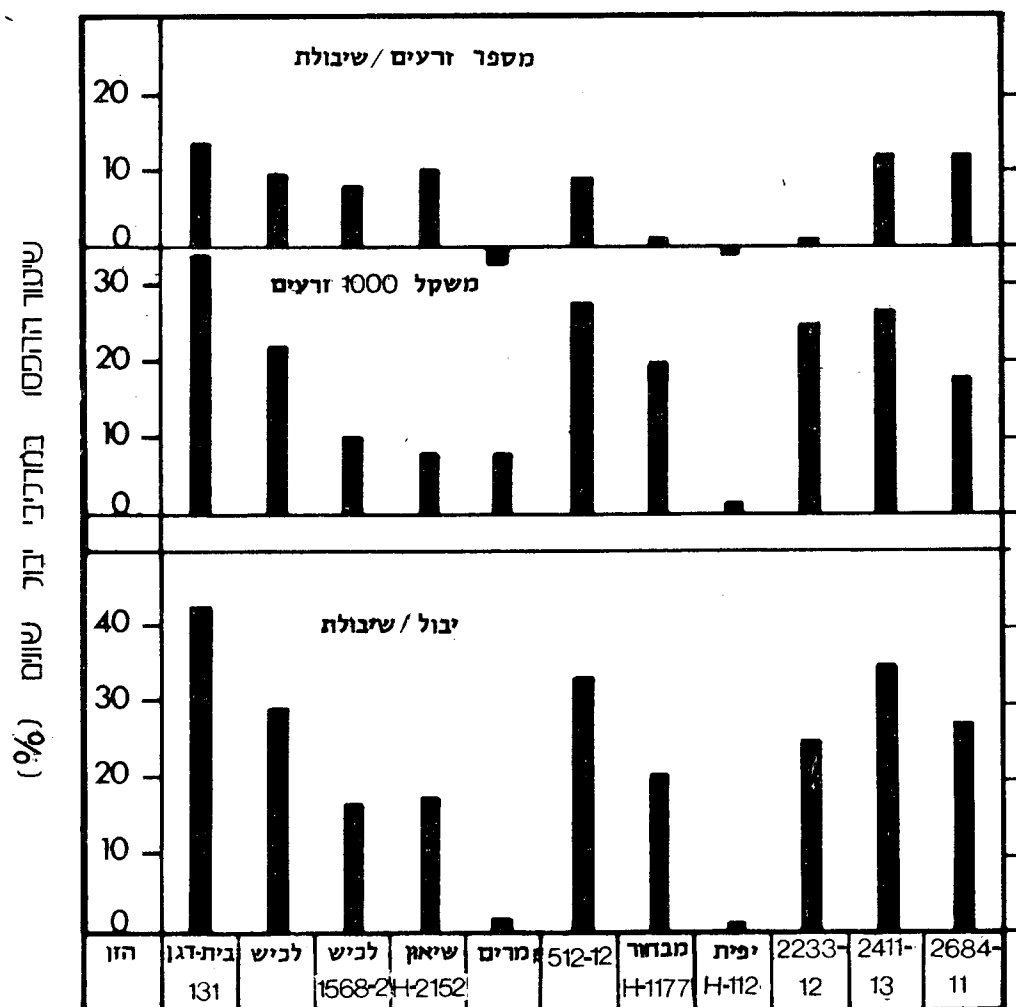


(1974/1973



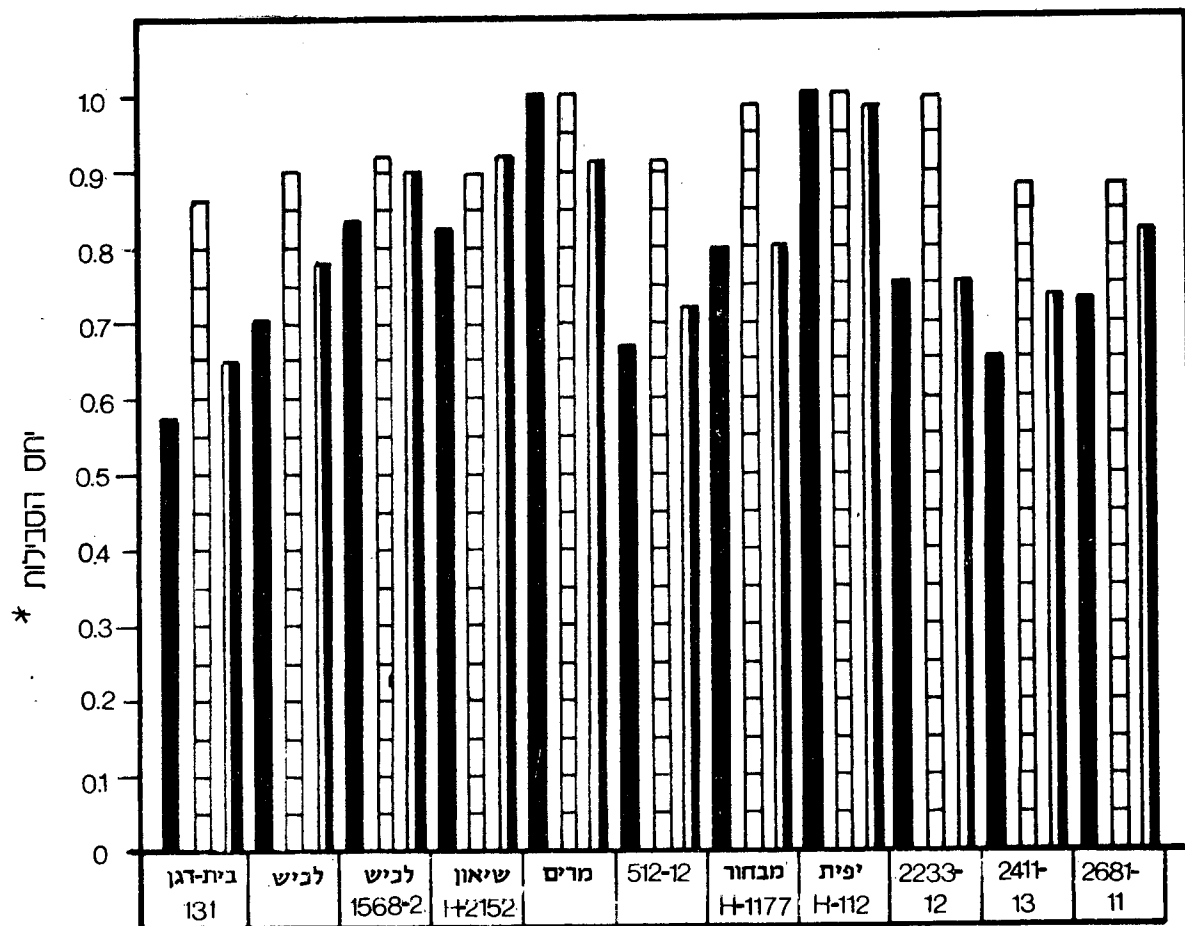
ציור 6: חלקם של מרכיבי היבול השונים בהפסד היבול הכללי

(חוות לכיש, 1973/1974)



ציון 7: יחס הסבילות (tolerance ratio) לגבי מרכיבי היבול

השוני (חיות לכיש, 1974/1973)



יבול / שיבולת
מספר זרעים/שיבולת
משקל 1000 זרעים



מרכיב היבול בצמחים נגועים
מרכיב היבול בצמחים מוגנים

*

פרק ב': תגובת זני חיטה להדבקה בתבדידים (איזולאטים)

שונים של הפטריה *Septoria tritici*

חומר יסודי

בכמה מחקרים (20, 111, 130) מובעת הנחה כללית, שתכונת הסבילות (tolerance)

אינה ספציפית לוואריאנט מסוים מתוך אוכלוסיית הפאתוגן המגוונת. העובדה שתכונת הסבילות מיוחסת למיגוון רחב של אלימות ופאתוגניות באוכלוסיית גורם המחלה, מבטיחה את יציבות התכונה לטווח ארוך. אייל ועמיתיו (45) בודדו וגידלו בהצלחה תבדידים שונים של הפטריה *S. tritici*, ממקורות שונים ומאזורי גידול שונים בישראל. לאחר גידולן של תרביות טהורות, שמקורן במיכלא יחיד (single pycnidium isolate), הוכן תרחיף של נבגי המיכלא של התבדידים, ששימש להדבקה (בשיטות שונות) של כמה זני חיטה שהיו בשלב נבט ובשלב בוגר. מתגובת הזנים השונים לפעילות הפאתוגנית של התבדידים, אופיינו הבדלים בוורולנטיות של כמה מהם. על-פי השוני בין תגובות הזנים להדבקה בתבדידים השונים אפשר להצביע, לפי אייל ועמיתיו (45), על דיפרנציאציה לאלימות ולפאתוגניות באוכלוסיית התבדידים של הפטריה *S. tritici* כלפי זני חיטה שונים. השוני בוורולנטיות של תבדידים שונים של הפטריה *S. tritici* מוזכר במחקרים נוספים (94, 99, 102, 111, 115).

על-פי תגובותיהם של זני חיטה שונים להדבקה מבוקרת בכמה תבדידים של הפטריה *S. tritici*, נבחרו לניסוי הנדון כאן תבדידים שאופיינו כאלמים כלפי מיגוון רחב של זני חיטה רכה וקשה בשלב הנבט, בחממה. תבדיד 18 בודד מהזן 'הזרע-84' (Son64A-T2PP/Y₂54xNapo63) באיזור רמות-מנשה. תבדיד זה נמצא אלים כלפי מספר רב של זני חיטה רכה וקשה. תבדיד 213 בודד מהזן 'מרים' באיזור הדרום-מערבי של הנגב.

גם הוא נמצא אלים כלפי זנים שונים של חיטה רכה. תבדיד 240 בודד מצמחי חיטה קשה מקומית שמוצאה אינו ידוע, ואשר גדלה בהרי-יהודה. בעונת הגידול 1976/1975 הוחלף תבדיד 213 בתבדיד 336; האחרון בודד מהזן החורפי העמיד 'Russian', אשר גדל במשתלת אוניברסיטת תל-אביב שבחוות בית-דגן, בתנאי הדבקה על-ידי קש-חיטה שהיתה נגועה במחלה בעונת הגידול הקודמת. גם תבדיד זה נמצא אלים כלפי כמה זני חיטה רכה וקשה שהודבקו בתנאי מעבדה.

תהליך בידוד התבדידים, גידולם על-גבי קרקע-מזון ויצירת התרחיף להדבקה, מתוארים בציר 8.

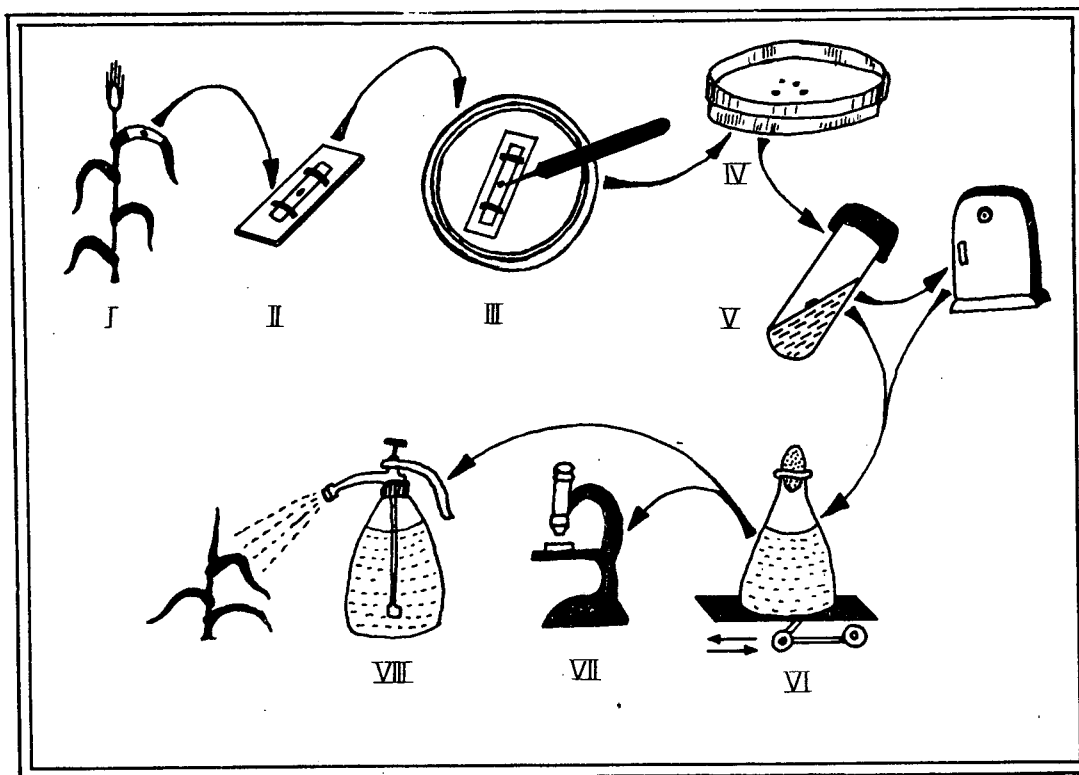
זני החיטה שנבחרו לניסוי זה היו: הזן הננסי-למחצה והבכיר 'מרים' (Ch53/2/Nrn10/B26/3/Yq/54/4/2merav). זן זה אובחן כסביל למחלת ספטוריית-העלים של החיטה (טבלות 2 ו-3). הוא מצטיין בכושר הנבה גבוה ומהווה זן מסחרי נפוץ בשטחי המזרע בישראל.

הזן הננסי 'בית-דגן' (Yt//Nrn10/B21-1C/3/FA) (80 ס"מ) משתבל כשבועיים לאחר הזן 'מרים', ומצטיין בכושר הנבתו. הוא מקובל בצפון-הארץ, בקרקעות פוריות. הזן 'בית-דגן' נמצא רגיש ופגיע למחלת ספטוריית-העלים של החיטה (טבלות 2 ו-3).

הזן הננסי-למחצה 'יפית' (2193/Ch53-AnxGb56xAn64) משתבל סמוך למועד השתבלותו של הזן 'בית-דגן'. בזן זה אובחנו שיעורי כיסוי נמוכים במיכלאי הפטריה *S. tritici* (טבלות 2 ו-3), ועל-כן נבדק בניסוי זה, אם תכונה זו היא ספציפית לתבדיד מסוים של הפטריה, או שהיא בעלת אופי כללי.

בעונת הגידול 1975/1974 הוחלף (בניסוי חוזר) הזן 'בית-דגן' בזן הננסי 'ברקאי' (V238-8822-11/Miriam2; V238-8822-11=Yt//Nrn10/B21-1C/3/FA), שמועד השתבלותו דומה לזה של הזן 'מרים'. ההחלפה נועדה לבטל את השפעת ההבדל במועדי ההשתבלות וההבשלה בין הזנים 'מרים' ו'בית-דגן'. הזן 'ברקאי' נמצא אף הוא רגיש ופגיע לספטוריית-העלים של החיטה (טבלות 2 ו-3). כמו-כן, צורף לניסוי בשנה זו הזן

S. tritici הפטריה



מקרא:

- I - קטע של עלה נגוע שנחתך מעלי חיטה אשר נאספו במקומות שונים בארץ.
- II - קטע העלה מוצמד למישטח זכוכית בסרט דביק.
- III - קטע העלה בצלחת פטרי שבה שררה אווירה לחה, כעבור 2-3 שעות פרצה מתוך המיכלא טיפת מים הנושאת נבגי מיכלא (pycnidiospores) של הפטריה.
- IV - מטיפת המים מועברים נבגי מיכלא בתנאים סטריליים אל צלחת פטרי המכילה קרקע-מזון מלאכותי (PDA) בתוספת - 250 ppm Chloramphenicol Succinate, למניעת זיהום באקטריאלי.
- V - כעבור 10 ימי אינקובציה מתפתחות על-גבי קרקע-המזון מושבות של פטריה שמקורן במיכלא בודד (single pycnidium isolate); נבגים (conidia) מועברים למבחנות שיפוע, המכילות קרקע-מזון מלאכותי מוצק שהרכבו: PDA + 0.5% yeast extract; מבחנות השיפוע נשמרות בתא גידול ב-18 מ"צ.
- VI - גוש נבגי (conidia) מועבר ממבחנות השיפוע לארלנמיר 250 cc המכיל קרקע-מזון נוזלית - Modified Fries Medium, בתוספת 0.5% yeast extract (45). התמיסה מטולטלת במשך 7-10 ימים, בטמפרטורה של 18-20 מ"צ על-גבי מטלטל סיבובי.
- VII - מידגם בעל נפח קבוע של תרחיף הנבגים מועבר לקביעת צפיפות נבגי המיכלא ליחידת נפח נוזל, כאמצעות Hemocytometer, והוא נספר על לוח מיקרומטרי.
- VIII - נפח של כ-4000 מ"ל תרחיף-נבגים, בריכוז של 1×10^7 נבגי מיכלא ל-1 מ"ל תרסיס, רוסס על חלקות הניסוי (4x4 מ'). הריסוס בוצע במרסס CO₂ עם פומית Devillhis מס' 15. הדבקה בשיטות דומות נעשתה על-ידי Cooke (32, 33), Brönnimann (16) ואייל (45).

'שיאון' (Yt54A3//Nrnl0/B), שנמצא סביל למחלת ספטורית-העלים של החיטה (טבלות 2 ו-3).

בעונות הגידול 1974/1973 ו-1975/1974 נבחר לניסויים שטח מתאים בחוות המרכז של מינהל המחקר החקלאי בבית-דגן. השטח נבחר על-גבי כרב של אגוזי-אדמה, במטרה להבטיח רמת תדביק מזערית בשטח הניסוי, שמקורה בשאריות חיטה נגועות.

מיעוט התדביק מנע הדבקה בלתי-מכוונת ממקורות טבעיים, שעלולה היתה לבטל את מקור ההדבקה המבוקרת בשטח. החלקות תוכננו בשיטת הגושים באקראי, בארבע חזרות. הזריעה נעשתה בדרייל, בחלקות בנות 4x4 מטר, כשביניהן חוצץ פס של שיבולת-שועל ברוחב של 3 מטר. בין הגושים חצץ פס של שיבולת-שועל ברוחב של 10 מטר, שנועד למנוע הפצה בלתי-מבוקרת של גורם המחלה בין הגושים והחלקות.

הטיפולים שנבחנו בניסוי זה היו:

1. הדבקה מבוקרת בתרכיות טהורות של תבדידים, שנבחרו כמתואר לעיל. ההדבקה בוצעה שבע פעמים במשך עונת הגידול, החל משלב ההפצלה של הצמחים, במרווחים של כ-10 ימים ובתנאי לחות גבוהה. במקרים שבהם לא ירד גשם בזמן ההדבקה, הובטחה הלחות הגבוהה באמצעות המטרה.

2. חלקות ביקורת מוגנות, שטופלו חמש פעמים במשך עונת הגידול, החל ממועד איתורם של מוקדי ההדבקה הראשונים. החלקות הוגנו על-ידי ריסוס ב-בנומיל (methyl-butyl carbamoyl benzidiazolyl), בכמות של 60 גר'/ד'. הריסוס בוצע במרסס CO₂ מתוצרת "להבות", שאליו הוצמד מוט-ריסוס באורך של 4 מ', עם שמונה פומיות-ריסוס T-Jetx3, Conjet. חלקות הביקורת נשמרו כשהן חופשיות מגורם המחלה.

3. ביקורת לא מודבקת ולא מוגנת, שנועדה לבדוק אם חלה הדבקה לא-מבוקרת ממקורות טבעיים.

4. הדבקה בתערובת של שלושת התבדידים ששימשו בניסוי בעונת הגידול 1974/1973.
 5. הדבקה בקש-חיטה שהיתה נגועה במחלת ספטוריית-העלים של החיטה בעונת הגידול הקודמת. טיפול זה שימש כביקורת להדבקה ממקורות טבעיים, בהשוואה להדבקה מבוקרת בתרביות של תבדידים טהורים.
- במהלך הגידול נערך רישום רצוף של התקדמות המחלה בחלקות הניסוי. לאחר ההבשלה, נדגמו באקראי 25 צמחים מכל חלקת ניסוי, כך שמכל זן וטיפול נבדקו 100 צמחים. בכל אחד מצמחי המידגם הוערכה רמת הנגיעות על-פי אמות-המידה שהוזכרו בפרק א'. כל צמח מצמחי המידגם נידוש בנפרד במכונת דיש לשיבולת בודדת, ולאחר-מכן נספרו זרעיו ונשקלו.

ת ו צ א ו ת ו ד י ו ן

=====

1. רמת הנגיעות

נתונים על רמת הנגיעות הממוצעת של - עלה-הדגל, שני העלים שמתחתיו והנדן העליון, שנמצאה בשלושת זני החיטה שנכללו בעונת 1974/1973 בניסוי בחוות בית-דגן, מפורטים בטבלה 7. בנתונים אלה, בולטת האלימות של תבדיד 18, לעומת כל שאר הטיפולים, כפי שהיא באה לידי ביטוי ברמת כיסוי ממוצעת של 73.2 אחוזים, על נופו של הזן הסביל 'מרים'. בשני התבדידים האחרים - הדבקה על-ידי קש נגוע והדבקה בתערובת תבדידים - היו ערכי הנגיעות נמוכים ב-10-12 אחוזים מאלה שנקבעו לגבי תבדיד 18. ערכים אלה נבדלים במידה מובהקת מהערכים של תבדיד 18. ההבדלים ברמת הנגיעות הממוצעת של ארבעת חלקי הנוף העליונים, בין ארבעת זני החיטה שנבחנו בניסוי עונה 1975/1974 בבית-דגן, היו דומים לאלה שנתקבלו בעונת הגידול הקודמת, אך רמות הכיסוי היו נמוכות יותר. הזן הננסי והבכיר 'ברקאי' - שהחליף, כאמור, את הזן הננסי האפיל

יותר 'בית-דגן' - כוסה במיכלאי הפטריה כדי 73% משטח נופו בחלקות שהודבקו בתבדיד 18. בשני התבדידים האחרים נרשמה רמת כיסוי של 38% עד 45%. גם בזן הסביל 'מרים' נרשמה רמת כיסוי גבוהה (69%) בחלקות שהודבקו על-ידי תבדיד 18, בעוד שבשני התבדידים האחרים נרשמה רמת נגיעות נמוכה יותר (30%), בממוצע לארבעת חלקי הנוף העליונים. בזן החיטה 'יפית' לא עלתה רמת הכיסוי במיכלאים על 14.5% בכל החלקות המודבקות בשתי עונות הגידול (טבלות 7 ו-8).

מיקום המחלה על-גבי הצמח בוטא על-ידי הערך SPC - (Septoria Progress Coefficient), שהוא היחס שבין גובה המחלה בצמח לבין גובה הצמח עצמו. בשתי עונות הניסוי לא נבדלו הטיפולים השונים במידה מובהקת בערכי SPC. עובדה זו מצביעה על התקדמות דומה של המחלה בכל הטיפולים, כשהבדל ביניהם מבחינת הפעילות הפאתוגנית מתבטא באחוז הכיסוי של חלקי הנוף במיכלאים.

מנתוני טבלות 7 ו-8 אפשר להבחין בבירור, כי על-אף שההדבקה בכל התבדידים נערכה בכמויות ובריכוזים שווים של תרחיף הנבגים, עלתה רמת הנגיעות בחלקות שהודבקו בתבדיד 18 על זו שנרשמה בשאר החלקות, בשתי עונות הגידול. עובדה זו מצביעה, כנראה, על אלימותו הרבה יותר של תבדיד 18 בהשוואה לזו של שאר התבדידים.

2. יבול הזרעים הממוצע לשיבולת

נתונים על השפעת ספטורית-העלים של החיטה על יבול הזרעים הממוצע לשיבולת בשלושת זני החיטה שגודלו ב-1973/1974 בבית-דגן מובאים בטבלה 9. מעיון בטבלה זו אפשר לעמוד על הנקודות הבאות: הפחיתה הרבה ביותר ביבול הזרעים לשיבולת נרשמה בחלקות הזן הננסי והפגיע 'בית-דגן', שהודבק בתרחיף של נבגי תבדיד 18. פחיתה היבול בחלקות אלו הגיעה ל-52.7% מחלקות הביקורת המוגנות. בחלקות של הזן 'בית-דגן' שהודבקו בתבדידים האחרים של הפטריה *S. tritici*, או באלו שהודבקו בקש נגוע, היו הפסדי היבול בשיעורים שבין 38.8 ל-44.3 אחוזים מאשר בחלקות הביקורת. בזן הסביל 'מרים' הופחת היבול בחלקות שהודבקו בתבדיד 18 כדי 9.8% בלבד, על-אף רמת

טבלה 7: רמת הכיסוי במיכלאי הפטריה *S. tritici* בשלושת עלי הצמח העליונים ובגידול, בשלושה זוגי חיסה (כית-דגן, 1974/1973)

חזן	'כית-דגן'				'מריר'		'יפית'	
	שיעור הכיסוי במיכלאים ¹ (%)	SPC ²	שיעור הכיסוי במיכלאים (%)	SPC	שיעור הכיסוי במיכלאים (%)	SPC	שיעור הכיסוי במיכלאים (%)	SPC
ביקורת מטופלת (Benomy1)	1.70 c ³	0.4054 c	1.00 c	0.5062 c	0.88 c	0.3414 b		
<i>S. tritici</i> #213 תכריר	59.84 b	0.9107 b	57.42 b	0.7197 b	14.57 a	0.4926 a		
<i>S. tritici</i> #240 תכריר	59.81 b	0.9253 ab	57.19 b	0.7494 ab	11.18 ab	0.4546 a		
<i>S. tritici</i> #18 תכריר	73.22 a	0.9484 a	67.37 a	0.7656 ab	10.84 ab	0.4448 a		
הדבקה טבעית (קש)	59.77 b	0.9166 b	52.85 b	0.7847 a	8.11 b	0.4718 b		
תערובת תכרירים	65.19 a	0.9287 ab	55.45 b	0.7372 ab	8.75 b	0.4463 a		

1 שיעור הכיסוי במיכלאים (%) של: עלה-דגל, דגל מינוס אחד, דגל מינוס שניים, נדר.

2 SPC = גובה המחלה/גובה הצמח.

3 ערכים המלווים באותה האות אינם נבדלים זה מזה ברמת מובהקות של $p=0.05$ לפי Duncan's Multiple Range Test.

טבלה 8: רמת הכיסוי במיכלאי הפטריה ו*S. tritici* בשלושת עלי הצמח
העליוניים ובגידן, בארבעה זוגי חישת (ביח-דגן, 1975/1974)

הזר	'ברקאי'		'מרים'		'שיאון'		'יפית'	
	שיעור הכיסוי במיכלאים ¹	SPC ²	שיעור הכיסוי במיכלאים	SPC	שיעור הכיסוי במיכלאים	SPC	שיעור הכיסוי במיכלאים	SPC
ביקורת מוגנת (Benomy1)	e	d	e	c	d	b	c	a ³
<i>S. tritici</i> #213 תבדיר	b	b	b	b	b	a	abc	a
<i>S. tritici</i> #336 תבדיר	c	b	c	b	b	a	ab	a
<i>S. tritici</i> #18 תבדיר	a	a	a	a	a	a	a	a
ביקורת לא-מטופלת	d	c	d	c	c	b	bc	a

1 כיסוי במיכלאים של: עלה-הדגל, דגל מינוס אחד, דגל מינוס שניים, נדן.

2 SPC = גובה המחלה/גובה הצמח.

3 ערכים בעלי אותה אינם נבדלים זה מזה ברמת מובהקות $p=0.05$, לפי Duncan's Multiple Range Test.

הכיסוי הגבוהה (67.3%) שנרשמה בחלקות אלו. בכל הטיפולים שנבחנו בזן 'מרים', נרשמו הפסדים פחותים מ-9% וההבדלים ביניהם לא היו מובהקים. נראה, שתכונת הסבילות של הזן 'מרים' אינה ספציפית לתבדיר כלשהו או לטיפול מסוים.

בזן 'יפית' פחת יכול הזרעים הממוצע לשיבולת בשיעור של 15.5% בחלקות שהודבקו בתערובת תבדירים, ובשיעור של 13.3% - בחלקות שהודבקו בתבדיר 240 (טבלה 9). לגבי זן זה, נמצאו הבדלים מובהקים בין הטיפולים מבחינת שיעורי הפחיתה ביכול הזרעים; יתכן, שתגובתו הדיפרנציאלית של זן זה להדבקה בתבדירים השונים קשורה לוואריאנטים פאתוגניים מסוימים באוכלוסיית הפתוגן.

שיעורי הפחיתה ביכול הזרעים הממוצע לשיבולת, בארבעת זני החיטה שנוסו בעונת 1975/1974 בחוות הניסויים בבית-דגן מפורטים בטבלה 10. אף כאן נמצאה הקבלה רבה בין התוצאות של עונות הגידול 1974/1973 ו-1975/1974. בזן הננסי הבכיר והפגיע 'ברקאי', ששולב בניסוי 1975/1974, בשל התאמת מועד השתבלותו לזו של הזנים הסבילים 'מרים' ו'שיאון' - פחת יכול הזרעים הממוצע לשיבולת כדי 42% בחלקות שהודבקו בתבדיר 18. בחלקות שהודבקו בתבדירים האחרים, נפלו שיעורי הפחיתה ביכול (27-33 אחוזים) מאלה שנרשמו לגבי תבדיר 18, ונמצאו הבדלים מובהקים בין הטיפולים השונים. בשני הזנים הסבילים שנכללו בניסוי זה, 'מרים' ו'שיאון', לא פחת יכול הזרעים הממוצע לשיבולת במידה משמעותית או מובהקת אף באחד מהטיפולים השונים, לעומת חלקות הביקורת המוגנות. ברמת הנגיעות ובשיעורי היכול לא היו הבדלים מובהקים בין החלקות המוגנות לבין החלקות הלא-מודבקות והלא-מוגנות. עובדה זו מצביעה על כך, שלא חלה הדבקת צמחים ממקורות התדביק הטבעיים, ואפשר לייחס את כיסוי החלקות שהודבקו באופן מבוקר, לתבדירים שבהם הן הודבקו.

3. משקל 1000-זרעים

הפחיתה במשקל הגרגר (מבוטאת במשקל 1000-זרעים), שנגרמה לשלושת זני החיטה בעונת הגידול 1974/1973, בחוות הניסויים בבית-דגן, על-ידי הדבקה בתבדירים של

טבלה 9: הפחיתה ביבול הזרעים לשיבולת בעקבות הדבקה שלוש זני חיטה במכרדים של הפטריה *S. tritici* (ביח-דגן, 1974/1973)

הזן	י' ביח-דגן	י' מריס	י' יפית		
הטיפול	יבול/שיבולת (%) גרם	יבול/שיבולת (%) גרם	יבול/שיבולת (%) גרם	יבול/שיבולת (%) גרם	יבול/שיבולת (%) גרם
ביקורת מוגנת (Benomyl)	1.38 a ¹	--	1.39 a	--	1.30 ab
<i>S. tritici</i> #213 מכריר	0.83 b	40.03	1.46 a	+4.25	1.19 bcd
<i>S. tritici</i> #240 מכריר	0.82 b	40.73	1.27 a	8.74	1.13 cd
<i>S. tritici</i> #18 מכריר	0.65 b	52.72	1.26 a	9.86	1.27 abc
הדבקה טבעית (קש)	0.84 b	38.83	1.37 a	2.05	1.34 a
מעורבות מכרירים	0.77 b	44.38	1.29 a	7.14	1.10 d
					+2.93
					15.59

1 ערכים המלווים באות אחת אינם נבדלים זה מזה ברמת מובהקות של $p=0.05$, לפי

Duncan's Multiple Range Test

טבלה 10: הפחיתה ביבול הזרעים לשיבולת בעקבות הדבקה ארבעה זני חיטה במדברדים של הפטריה *S. tritici* (ביח-דגן, 1974/1975).

חזן הטיפול	'ברקאי'		'מריס'		'שיאון'		'יפית'	
	יבול/שיבולת (%)	גרים	יבול/שיבולת (%)	גרים	יבול/שיבולת (%)	גרים	יבול/שיבולת (%)	גרים
ביקורת מוגנת (Benomyl)	1.57 a ¹	--	1.43 a	--	1.31 a	1.46 a	--	1.46 a
<i>S. tritici</i> #213 מבדיר	1.05 bc	33.12	1.46 a	+2.05	1.28 a	1.37 a	6.16	1.37 a
<i>S. tritici</i> #336 מבדיר	1.14 b	27.39	1.47 a	+2.72	1.25 a	1.36 a	6.85	1.36 a
<i>S. tritici</i> #18 מבדיר	0.91 c	42.04	1.48 a	+3.38	1.19 a	1.34 a	8.22	1.34 a
ביקורת לא-מטופלת	1.56 a	0.64	1.53 a	+6.54	1.39 a	1.39 a	4.79	1.39 a

¹ ערכים המלווים באותה אות אינם נבדלים זה מזה ברמת מובהקות $p=0.05$, לפי

Duncan's Multiple Range Test.

הפטריה *S. tritici* מובאת בטבלה 11. הפחיתה המירבית במרכיב יכול זה נמצאה בחלקות הזן הפגיע 'בית-דגן', שהודבקו בתרחיף נבגי התבדיד 18 - 32.2% מיכול חלקות הביקורת המוגנות. נמצאה התאמה רבה בין שיעורי הפחיתה ביכול הזרעים לשיבולת (טבלות 9 ו-10) לבין אחוזי ההפסד במשקל 1000-זרעים (טבלות 11 ו-12).

בזן הסביל 'מרים' היו הפסדים במשקל 1000-זרעים בטיפולים השונים בתחום של 3.9-13.3 אחוזים, לעומת חלקות הביקורת. ברוב המקרים לא היו הבדלים מובהקים בין הטיפולים השונים. בזן 'יפית' לא נרשם הפסד משמעותי או מובהק במשקל 1000-זרעים אף באחד מהטיפולים השונים (טבלה 11).

ההפסדים במשקל 1000-זרעים שנרשמו בחלקות של ארבעת זני החיטה שגודלו בחוות בית-דגן בעונת 1974/1975 מובאים בטבלה 12. בחלקות הזן הפגיע 'ברקאי', שהודבקו בתרחיף נבגי תבדיד 18, הגיעו שיעורי ההפסד במשקל 1000-זרעים ל-24.8%, לעומת חלקות הביקורת המוגנות (טבלה 12). בזנים הסבילים 'מרים' ו'שיאון', ובזן 'יפית' המצטיין בכיסוי מועט במיכלאים, לא נרשמו בעונה זו הפסדים משמעותיים או מובהקים במשקל 1000-זרעים, לעומת חלקות הביקורת המוגנות (טבלה 12).

4. מספר זרעים לשיבולת

נתונים על פחיתה במספר הזרעים לשיבולת בשלושת הזנים שנכללו בניסוי בבית-דגן בעונת 1973/1974 מובאים בטבלה 13. בחלקות הזן הפגיע 'בית-דגן' נרשמה פחיתה של 30.4% במספר הזרעים לשיבולת במידגם הצמח/ט שהודבקו בתבדיד 18, לעומת חלקות הביקורת. בשאר הטיפולים נפלה הפחיתה במרכיב יכול זה ונבדלה במידה מובהקת מזו שנרשמה בחלקות שהודבקו בתבדיד 18. בזן הסביל 'מרים' לא נרשמה פחיתה משמעותית או מובהקת במספר הזרעים לשיבולת לגבי אף אחד מהטיפולים (תבדידים טהורים, תערובת תבדידים, קש-חיטה), לעומת חלקות הביקורת המוגנות.

בזן 'יפית' פחת מספר הזרעים לשיבולת במידה משמעותית ומובהקת (10.2%) בחלקות שהודבקו בתבדיד 240 ובחלקות שהודבקו בתערובת תבדידים (12.8%). בטיפולים האחרים לא

טבלה 11: הפחיתה במשקל 1000-זרעים בעקבות הדבקות שלושה זני חיטה
 בתבדירים של הפטריה *S. tritici* (בית-דגן, 1973/1974)

הזר	'בית-דגן 131'		'מרים'		'ירפח'	
	משקל 1000-זרעים (%)	גרם	משקל 1000-זרעים (%)	גרם	משקל 1000-זרעים (%)	גרם
הטירפול						
ביקורת מוגנת (Benomy1)	43.70 a ¹	--	42.83 a	--	36.61 a	--
<i>S. tritici</i> #213 תבדיר	30.32 c	30.62	39.85 abc	6.96	36.71 a	+0.26
<i>S. tritici</i> #240 תבדיר	32.23 bc	26.25	37.76 bc	11.84	35.46 a	3.14
<i>S. tritici</i> #18 תבדיר	29.67 c	32.10	37.12 c	13.33	35.43 a	3.22
הדבקה טבעית (קש)	39.92 b	15.51	41.15 ab	3.92	36.85 a	+0.65
הערוכת תבדירים	31.84 bc	27.14	39.44 abc	7.91	35.82 a	2.16

¹ ערכים המלווים באותה האות אינם נבדלים זה מזה ברמת מובהקות $p=0.05$, לפי

Duncan's Multiple Range Test.

טבלה 12: הפחיתה במשקל 1000-זרעים בעקבות הדבקה ארבעה זוגי חיטה
בתבדילים של הפטריה *S. tritici* (ביח-דגן, 1974/1975)

חזר	י' ברקאי'		י' מרלי'		י' שראר'		י' יפתי'	
	משקל 1000-זרעים גרם	הפסד (%)	משקל 1000-זרעים גרם	הפסד (%)	משקל 1000-זרעים גרם	הפסד (%)	משקל 1000-זרעים גרם	הפסד (%)
ביקורת מוגנת (Benomy1)	39.08 a ¹	--	42.48 a	--	41.54 a	--	33.78 a	--
<i>S. tritici</i> #213 תבדיל	34.19 abc	12.51	40.86 a	3.81	39.80 a	4.19	33.04 a	2.19
<i>S. tritici</i> #336 תבדיל	33.29 abc	14.81	41.76 a	1.69	41.61 a	0.17	32.34 a	4.26
<i>S. tritici</i> #18 תבדיל	29.38 c	24.82	39.72 a	6.49	40.44 a	2.65	32.46 a	3.91
ביקורת לא-מטופלת	37.68 ab	3.58	41.16 a	3.11	39.25 a	5.51	34.83 a	+3.01

1 ערכים תמלולים אותה אינם נבדלים זה מזה ברמת מובהקות $p=0.05$, לפי

Duncan's Multiple Range Test.

נרשמה פחיתה מובהקת במרכיב יכול זה לעומת חלקות הביקורת. יתכן שבמקרה זה הגיב הזן 'יפית' תגובה ספציפית לתבדיד 240, כפי שהדבר התבטא ביכול הזרעים הממוצע לשיבולת. הפחיתה במספר הזרעים לשיבולת, שנרשמה בארבעת זני החיטה שגודלו בחוות בית-דגן בעונת הגידול 1975/1974, מפורטת בטבלה 14. בזן הפגיע 'ברקאי' נרשמה פחיתה במספר הזרעים לשיבולת בתחום של 11.5-23.9 אחוזים, בעוד שבזנים הסבילים 'מרים' ו'שיאון' לא נרשמה פחיתה משמעותית או מובהקת במרכיב יכול זה, אף באחד מטיפולי ההדבקה השונים. בזן 'יפית' היו שיעורי הפחיתה במספר הזרעים לשיבולת בתחום של 12-16 אחוזים, לעומת חלקות הביקורת. נראה, שהפעילות הפאתוגנית של הפטריה *S. tritici* על-גבי הזן 'יפית' מתבטאת, במידה רבה, בירידת מספר הזרעים לשיבולת.

מסיכום הנתונים המובאים בטבלות 7-14 אפשר להסיק כמה מסקנות:

1. מבין התבדידים השונים ששימשו לניסויים בשתי עונות הניסוי, בולט במיוחד באלימותו תבדיד 18. בשתי העונות עלתה רמת הנגיעות של זני החיטה שהודבקו בתבדיד 18 על זו שנרשמה בכל שאר טיפולי ההדבקה, וטיפול זה נבדל מהאחרים במידה מובהקת.
2. נמצאה הקבלה בין רמת הנגיעות הגבוהה של חלקות הניסוי שהודבקו בתבדיד 18, לבין שיעור הפחיתה במרכיבי היבול השונים שנרשמה בחלקות אלה. במיוחד בולטת התופעה הנ"ל בחלקות הזנים הפגיעים - 'בית-דגן' ו'ברקאי' - בהשוואה לחלקות של טיפולי ההדבקה האחרים.
3. תגובת הזנים הסבילים, 'מרים' ו'שיאון', אינה ספציפית לתבדיד מסוים מבין קבוצת התבדידים ששימשו לניסוי זה. תכונה זו אופיינה בשתי שנות הניסוי, בהבדלים לא-מובהקים בין ההפסדים במרכיבי היבול השונים כתוצאה מהדבקה בתבדידים השונים.

ביטוי לקשר שבין רמת כיסויים של זני החיטה במיכלאי הפטריה *S. tritici* לבין שיעור הפחיתה ביבולם ובמשקל 1000-זרעים, מוצג בציורים 8-12. קשר זה מאופיין על-ידי הישר $Y=a+bX$ כאשר: Y = שיעור הפחיתה ביבול או במשקל 1000-זרעים, בהשוואה לצמחי

טבלה 13: הפחיתה במספר הזרעים לשיבולת בעקבות הדבקה שלושה זני חיטה בתבדירים של הפטריה *S. tritici* (כית-דגן, 1973/1974)

חזן הטיפול	'כית-דגן 131'		'מרים'		'לפית'	
	מספר זרעים לשיבולת (%)	מספר	מספר זרעים לשיבולת (%)	מספר	מספר זרעים לשיבולת (%)	מספר
ביקורת מטופלת (Benomyl) <i>S. tritici</i> #213 תבדיר <i>S. tritici</i> #240 תבדיר <i>S. tritici</i> #18 תבדיר הדבקה טבעית (קש) תערובת תבדירים	36.65 a ¹	--	32.54 a	--	35.64 ab	--
	27.07 b	14.46	36.56 a	+11.52	32.66 bc	8.38
	25.37 bc	19.84	33.64 a	+3.85	31.98 c	10.29
	22.02 c	30.40	33.89 a	+4.55	36.18 a	+1.47
	22.97 c	27.42	33.26 a	+2.73	36.62 a	+2.67
	24.33 bc	23.10	32.93 a	+1.77	31.07 c	12.82

1 ערכים המלווים באותה האות אינם נבדלים זה מזה ברמת מובהקות $p=0.05$, לפי

Duncan's Multiple Range Test

טבלה 14: הפחיתות במספר הזרעים לשיבולת בעקבות הדבקה ארבעה זני חיטה
 בתבדילים של הפטריה *S. tritici* (בית-דגן, 1974/1975)

הזן	'ברקאי'		'מרים'		'שיאור'		'יפתי'	
	מספר זרעים לשיבולת מספר	הפסד (%)	מספר זרעים לשיבולת מספר	הפסד (%)	מספר זרעים לשיבולת מספר	הפסד (%)	מספר זרעים לשיבולת מספר	הפסד (%)
ביקורת מוגנת (Benomyl)	40.34 ab ¹	--	33.73 a	--	31.68 ab	--	48.23 a	--
<i>S. tritici</i> #213 תבדיל	30.67 c	23.97	36.12 a	+6.62	32.44 ab	+2.34	41.62 b	13.70
<i>S. tritici</i> #336 תבדיל	35.69 bc	11.53	35.13 a	+3.98	30.22 b	4.61	42.28 b	12.34
<i>S. tritici</i> #18 תבדיל	31.13 c	22.83	37.29 a	+9.55	29.76 b	6.06	41.54 b	13.87
ביקורת לא-מטופלת	41.48 a	+2.75	37.17 a	+9.25	35.72 a	+11.31	40.09 b	16.88

1 ערכים בעלי אותה אינם נבדלים זה מזה ברמת מובהקות $p=0.05$, לפי

Duncan's Multiple Range Test.

הביקורת, ו-X = אחוז הכיסוי הממוצע במיכלאי הפטריה *S. tritici*, בארבעת חלקי הנוף העליונים.

מהות הקשר בין שני המשתנים הנ"ל מאופיינת, במקרה זה, על-ידי שיפועו של קו הרגרסיה. שיפוע תלול של הישר בין שתי האורדינאטות מבטא התאמה בין עליית רמת הנגיעות לבין עליית שיעור הפחיתה ביבול. כיסויים גבוהים ביותר במיכלאי הפטריה נמצאו בחלקות שהודבקו בתבדיר 18, ובהתאם לכך היתה גם הפחיתה במרכיבי היבול רבה ביותר. דרגות כיסוי שונות במיכלאים נרשמו לגבי התבדירים השונים, והן התאימו לרמות ההפסדים ביבול; מידת ההתאמה מבוטאה על-ידי מקדם המיתאם (r). השפעה חריפה של המחלה על מרכיבי היבול של הזן הפגיע 'בית-דגן' מודגמת בציורים 6 ו-7. בזן הסביל 'מרים' נמצאה פחיתה קטנה יחסית ביבול (ציור 8), או במשקל 1000-זרעים (ציור 9), בצד עלייה רבה יחסית ברמת הכיסוי במיכלאים.

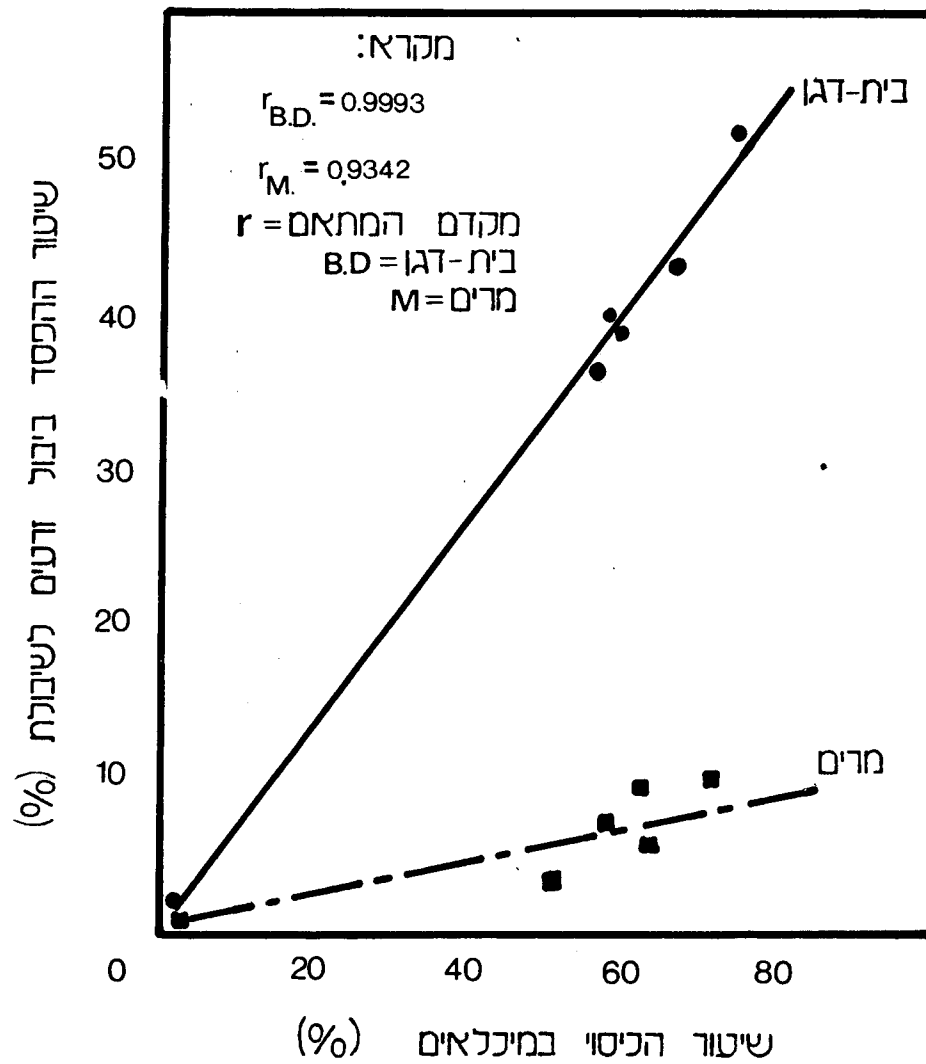
קשר דומה לזה שנמצא לגבי הזן הפגיע 'בית-דגן', נמצא לגבי הזן הפגיע 'ברקאי', בעונת הגידול 1975/1974 (ציורים 11 ו-12). גם בעונת גידול זו נמצאה פגיעות נמוכה של הזנים הסבילים 'מרים' ו'שיאון', להדבקה בתבדירים השונים של הפטריה. בכל הזנים והטיפולים נמצאו ערכי x גבוהים (0.8-0.9), המצביעים על קשר הדוק בין המשתנים.

בניתוח שונות, שנעשה לגבי כל הזנים שנבחנו, נמצאה השפעה מתונה של התבדירים השונים על פחיתה יכוליהם של הזנים הסבילים. על-אף הבדלים גדולים ברמות הכיסוי, נמצאו הבדלים לא-מובהקים ברמות הפסדים של זנים אלה.

ציור 9: הקשר בין רמת הנגיעות לבין הפסדי היבול של זני

חיטה שהודבקו בתבדילים שונים של הפטריה

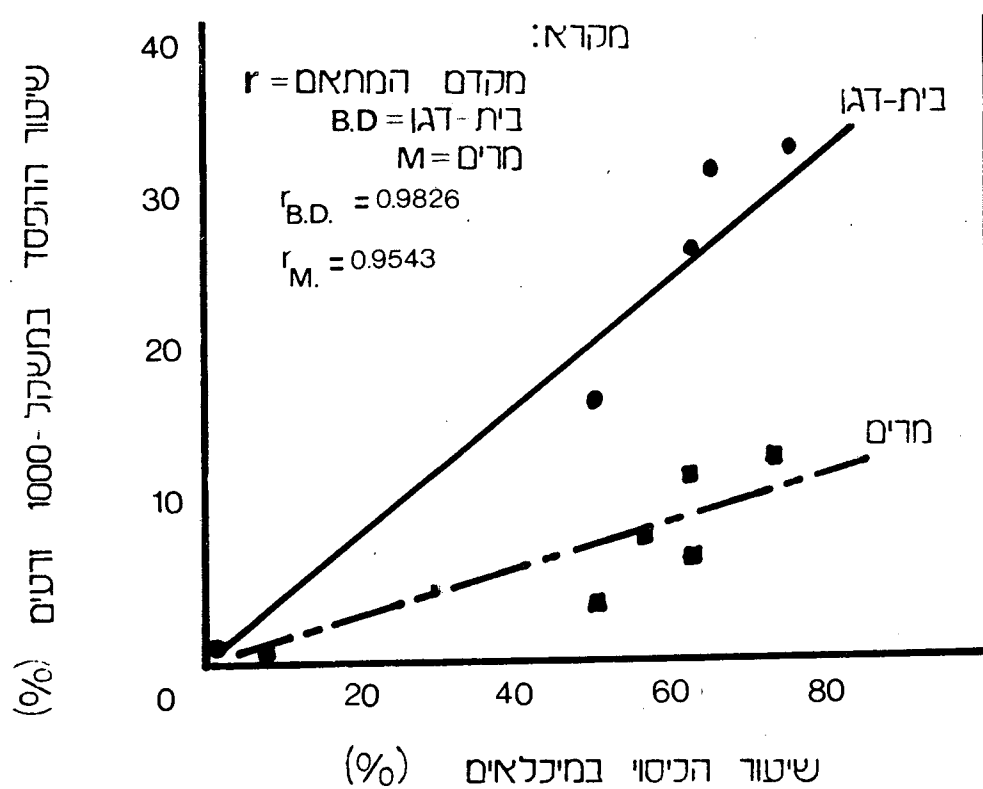
S. tritici (בית-דגן, 1974/1973)



ציור 10: הקשר בין רמת הנגיעות לבין הפסדי משקל 1000-זרעים

של זני חיטה שהודבקו בתבדידים שונים של הפטריה

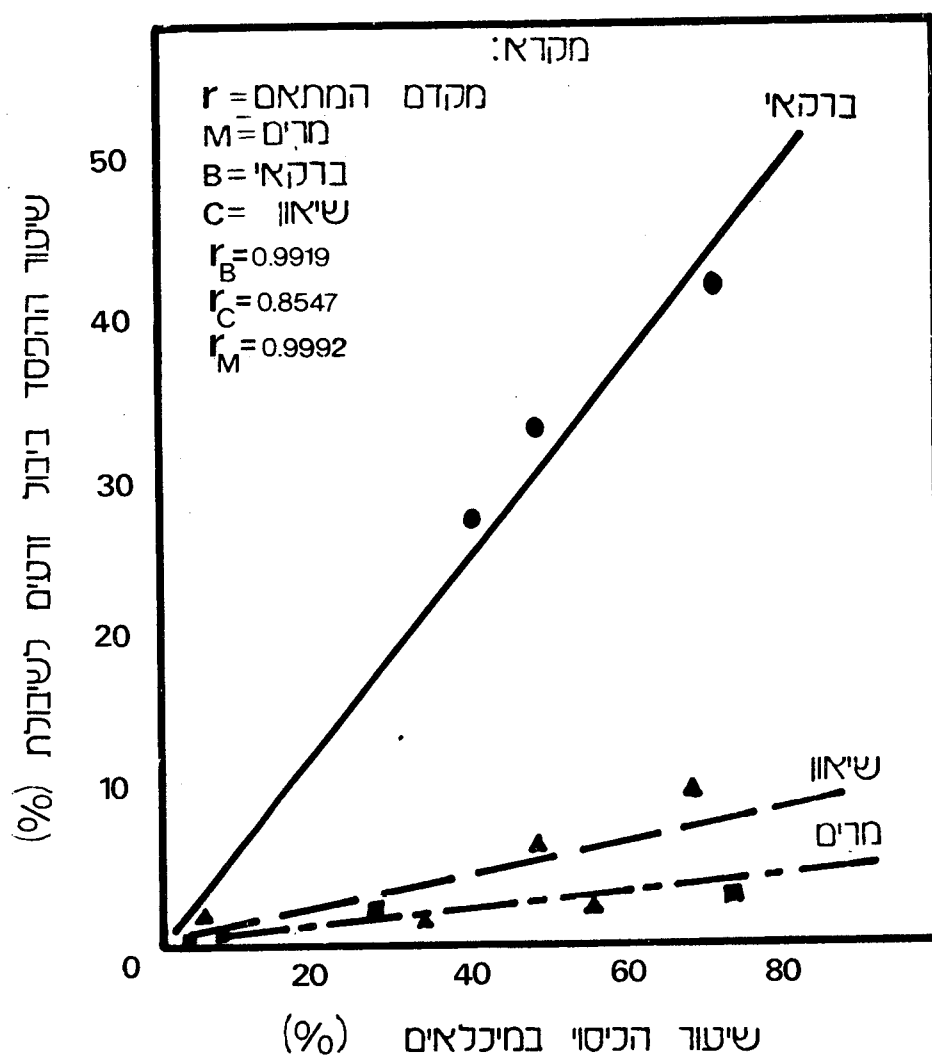
S. tritici (בית-דגן, 1974/1973)



ציור 11: הקשר בין רמת הנגיעות לבין הפסדי היבול של זני

חיטה שהודבקו בתבדידים שונים של הפטריה

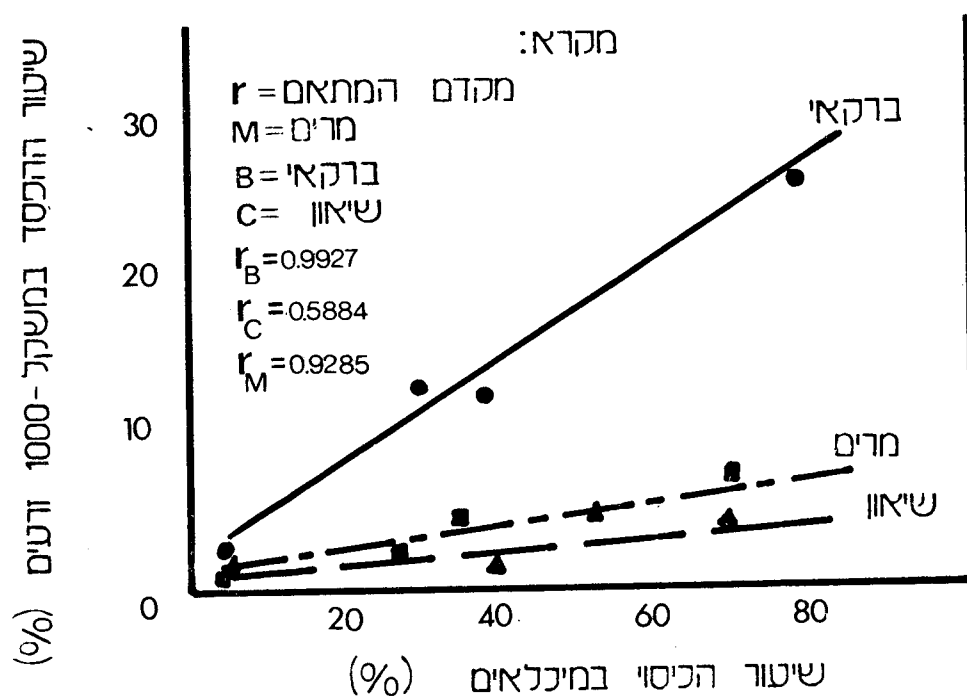
S. tritici (בית-דגן, 1975/1974)



ציור 12: הקשר בין רמת הנגיעות לבין הפסדי משקל 1000-זרעים

של זני חיטה שהודבקו בתבדילים שונים של הפטריה

S. tritici (בית-דגן, 1975/1974)



פרק ג': הורשת (Heritability) סבילות לצאצאי הכלאות בין

זני חיטה סבילים וזנים לא-סבילים למחלת ספטוריית-

העלים של החיטה

חומרים ושיטות

בפרק זה נבחן אם וכיצד מועברת תכונת סבילות של זני חיטה למחלת ספטוריית-העלים של החיטה לצאצאי הכלאות. כחורי ההכלאות לניסוי זה נבחרו: הזן הננסי-למחצה 'מרים' (Ch53/2/Nrn10/B26/3/Y₂54/4/2merav), שנמצא סביל לספטוריית-העלים של החיטה, כמתואר בפרקים הקודמים; הזן הננסי 'בית-דגן 233' (Yt//Nrn10/B21-C/3/FA), שנמצא פגיע לאותה מחלה, אך נושא תכונות אגרונומיות חיוביות, כגון: עמידות לחלדונות עלה וקנה, עמידות בפני רביצה וכושר הנבה גבוה.

בצירוף אחר הוכלא הזן הסביל 'מרים' עם הזן 'יפית' -
(2193/Ch53-AnxGb56xAn64), שאופיין על-ידי רמות כיסוי נמוכות במיכלאי הפטריה. בצירוף זה נבדקה אפשרות לשלב את סבילותו של הזן 'מרים' עם רמת הכיסוי הנמוכה של הזן 'יפית'.

ההכלאות בשני הצירופים הנ"ל בוצעו ב-1972, במחלקה לפלחה של מינהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, בבית-דגן. לאחר הריבוי, נזרעו זרעי F_2 בחוות המרכז בבית-דגן, בעונת הגידול 1975/1974. חלקות הניסוי נזרעו בשיטת Hills Plots (56, 136), במרווחי זריעה של 20x20 ס"מ. שימוש במרווחי זריעה בסדר-גודל זה מתחייב לפי Khalifa et al. (77), בשל התחרות על האור הקיימת בין צמחים בגבהים שונים, ובשל הצורך לאפשר לצמחים מרחב מחיה שווה. הורי אותן ההכלאות נזרעו כביקורת, באותם מרווחים ותנאי גידול, משני צידי חלקות הצאצאים מדור F_3 - בעונת הגידול 1975/1974, וחלקות של

הדורות F_3, F_4 - בעונת הגידול 1976/1975.

מחצית חלקות הניסוי רוססה בתערובת תבדידים של הפטריה *S. tritici*, שהוכנה כתרסיף נבגים בריכוז של 1×10^7 נבגים/מ"ל. ההדבקה בוצעה שמונה פעמים במשך עונת הגידול, בימי גשם מתון, החל משלב ההתפצלות של הצמחים. מחצית החלקות השניה הוגנה על-ידי ריסוסן בקוטל-הפטריות בנומיל (Methyl-butyl carbamoyl benzidiazolyl), שניתן אחת ל-12-14 ימים, החל מהופעתם של מוקדי הדבקה ראשונים בחלקות הביקורת. מכל הכלאה, טיפול ודור, גודלו 300 צמחים מאוכלוסיית הצאצאים המתפצלת ו-50 צמחים מכל אחד מהורי ההכלאות. לגבי כל אחד מהצמחים בנפרד נקבעה רמת נגיעות הממוצעת של חלקי הנוף העליונים (עלה-דגל, 1-דגל, 2-דגל ונדן), על-פי אמות-המידה שתוארו בפרקים הקודמים. לאחר שהצמחים נידושו (במכונת דיש של שיבולת בודדת), נקבע לגבי כל אחד מהם: מספר הגרגרים לשיבולת, משקל הגרגרים לשיבולת ומשקלו הממוצע של גרגר שבוטא במשקל 1000-זרעים.

הורשת תכונות צמחיות שונות לצאצאי ההכלאות חושבה לגבי אוכלוסיית הצאצאים (המודבקת והמגוננת) ונערכה השוואה ביניהן. ההורשה חושבה בשתי שיטות ניתוח, המבוססות על אותו העקרון:

1. שיטת Mahmud and Kramer (95), שבה בוטאה ההורשה באחוזים לפי הנוסחה:

$$H = \left(Q_{F_2}^2 - \sqrt{Q_{P_1}^2 \cdot Q_{P_2}^2} \right) / Q_{F_2}^2 \cdot 100$$

כאשר: $Q_{F_2}^2$ = ריבוע השונות (variance) שנמצאה באוכלוסיית הצאצאים המתפצלת,
ו- $Q_{P_1}^2$; $Q_{P_2}^2$ = ריבוע השונות שנמצאה לגבי כל אחת מאוכלוסיות הורי אותה הכלאה.

השוואה בין השונות (variance) שנמצאה באוכלוסיית הצאצאים המתפצלת לבין זו שנמצאה באוכלוסיית הזנים הטהורים (הורי ההכלאה), ההומוזיגוטיים, לגבי כל מרכיב שנבדק, מהווה בסיס לחישוב הורשת התכונה. שונות גבוהה באוכלוסייה ההומוזיגוטית (של

ההורה) מצביעה על השפעה גדולה יחסית של תנאי הסביבה על ביטוייה של התכונה, ולהיפך - שונות גבוהה לגבי תכונה מסוימת באוכלוסיית הצאצאים המתפצלת, בצד שונות נמוכה לגבי אותה תכונה באוכלוסיית ההורים, נובעת בעיקר מהתפצלות גנטית של אותה התכונה. השוואת ערכי ההורשה (H) של אוכלוסיות מודבקות לערכים של אוכלוסיות מוגנות, עשויה להצביע על אופן ביטוייה של התכונה בהשפעת גורם המחלה. ערכי ההורשה באוכלוסיות שבהן התפתחה מגיפה, לגבי מרכיבי היבול השונים, מצביעים על אפשרות השימוש באותן התכונות בתכניות טיפוח לסבילות.

2. שיטת Hooker (65), המבוססת על עקרון דומה, ואשר בה חושבה הורשת התכונות

השונות על-פי הנוסחה:

$$H = \frac{Q^2_{F_2} - \frac{Q^2_{P_1} + Q^2_{P_2}}{2}}{Q^2_{F_2}} \cdot 100$$

כאשר: $Q^2_{F_2}$ = ריבוע השונות באוכלוסיית הצאצאים המתפצלת

ו- $Q^2_{P_1}$; $Q^2_{P_2}$ = ריבועי השונות באוכלוסיות ההורים של אותה הכלאה.

נוסף לחישוב הורשת התכונות, כפי שתואר לעיל, נערך ניתוח של קשרים אפשריים בין תכונות צמחיות שונות, כפי שהתבטאו באוכלוסיות הצאצאים המתפצלות. אף במקרה זה נערכה השוואה בין אוכלוסיות נגועות לבין אוכלוסיות בריאות, כדי לברר את השפעת המחלה על מהות הקשרים השונים ועוצמתם. הימצאותם או היעדרם של קשרים בין תכונות צמחיות שונות עשויות לסייע בהחלטה לגבי כיווני הטיפול, תוך התבססות על קשרים אלה.

תוצאות ודין

=====

תכונת הסבילות של צמחים לגורמי מחלות קשורה ביכולתם לשאת פעילות פאתוגנית רבה בלא שיופחת יכולתם במידה משמעותית, יחסית לזנים הרגישים, שאינם סבילים לגורם המחלה באותם תנאי הגידול. לפי (120) Schafer, (26) Caldwell ואחרים (16, 17, 18), מועט עדיין המידע אודות אופן הורשת הסבילות לצאצאי הכלאות, ומהות הבקרה הגנטית על תכונה זו. במיוחד אמור הדבר, כשמדובר בתכונה המבוקרת על-ידי כמה גנים, תוך קיום פעילות-גומלין בין הטפיל לפונדקאי (18, 31). הורשת סבילותם של זני החיטה למחלת ספטורית-הגלומות של החיטה, הנגרמת על-ידי הפטריה *S. nodorum* לצאצאי הכלאות, תוארה על-ידי Brönnimann (18). הוא תיאר את שיטת ברירתם של קווי טיפוח סבילים לגורם המחלה מתוך אוכלוסיית צאצאים מתפצלת בדורות F_5-F_3 . כמו-כן, פותחו מדדים כמותיים (משקל 1000-זרעים) שעל-פיהם מבוררים קווי טיפוח סבילים, תוך הבטחת מגיפה מירבית באוכלוסיית הצאצאים הגדלה בתנאי שדה.

בניסוי זה נערכו הכלאות בין:

- (1) הורה סביל - 'מרים' × הורה רגיש ופגיע - 'בית-דגן 233'.
- (2) הורה סביל - 'מרים' × הורה המצטיין בכיסויים נמוכים במיכלאי הפטריה - 'יפית'.

אוכלוסיית הצאצאים המתפצלת נבחנה בחוות הניסויים בבית-דגן בדור F_3 - בעונת הגידול 1975/1974, ובדורות F_3 ו- F_4 - בעונת 1975/1976.

השפעת הדבקת הצמחים בפטריה *S. tritici* על אוכלוסיות הצאצאים ואוכלוסיות הורה הכלאות, בשתי שנות הניסויים, מתוארת בטבלות 15 ו-16.

מעיון בטבלות 15 ו-16 אפשר לעמוד על כמה נקודות:

1. בשתי עונות הגידול התפתחה מגיפה קשה בחלקות הניסוי, והיא התבטאה באחוזי כיסוי במיכלאים בתחום 60-85 אחוזים, בממוצע לארבעת חלקי הנוף העליונים.

תבלה 15: השפעת טפטורי-ה-העלים של החיטה על מרכיבי היבול של אוכלוסיות
 צאצאי ההכלאה: 'מריט' בי-ת-דגן 233, בדורות F_3 ו- F_4
 (בי-ת-דגן, 1974/1975 ו-1975/1976)

זן ההכלאה	עונת הגידול	דור	טיפול	אחוז הכיסוי במיקלואים	מספר זרעים לשיבולת	שיעור ההפסד (%)	משקל זרעים לשיבולת	שיעור ההפסד (%)	משקל 1000- זרעים לשיבולת	שיעור ההפסד (%)
'בי-ת-דגן' '233	75/74		מוגן	--	44.01±1.07	-	1.74±0.04	-	39.47±0.48	-
	76/75		מוגן	--	39.79±1.33	-	1.32±0.04	-	33.19±0.72	-
	75/74		מודבק	84.72±1.02	38.17±0.81	13.26	1.21±0.04	30.45	31.34±0.62	20.59
	76/75		מודבק	72.80±0.82	28.66±4.06	27.97	0.48±0.5	63.63	18.62±0.68	43.89
'מריט'	75/74		מוגן	--	48.71±1.29	-	2.09±0.06	-	42.83±0.34	-
	76/75		מודבק	76.30±1.04	50.81±1.33	+6.12	2.29±0.05	+8.73	43.71±0.35	+2.01
	75/74		מוגן	--	49.75±0.98	-	1.71±0.04	-	34.31±0.47	-
	76/75		מודבק	68.60±0.91	49.24±1.27	+1.02	1.61±0.04	5.84	32.67±0.41	4.77
'מריט' x 'בי-ת-דגן' '233	75/74	F_3	מוגן	--	41.89±0.68	-	1.66±0.03	-	38.77±0.39	-
	76/75		מודבק	85.35±0.94	44.56±0.71	+5.99	1.64±0.04	1.20	35.45±0.49	8.65
	75/74		מוגן	--	41.24±0.83	-	1.32±0.03	-	32.01±0.93	-
	76/75		מודבק	62.89±1.11	40.71±0.94	1.28	1.31±0.04	0.75	30.32±0.62	5.27
		F_4	מוגן	--	40.89±0.68	-	1.62±0.03	-	39.37±0.55	-
			מודבק	67.20±0.72	40.99±0.86	+0.24	1.40±0.04	13.58	33.05±0.73	16.05

טבלה 16: השפעת סטטוריקה-העלים של החיטה על מרכיבי היבול של אוכלוסיות צאצאי ההכלאה: 'מריט'איפיה', כדורות F_3 ו- F_4 (ביחידות, 1976/1975-1975/1974)

זר ההכלאה	עונת הגידול	דור	טיפוח	אחוז הכיסוי במיקלואים	מספר זרעים לשקילה	שיעור ההפסד (%)	משקל זרעים לשקילה (גר')	שיעור ההפסד (%)	משקל 1000-זרעים (גר')	שיעור ההפסד (%)
'יפיה'	75/74		מוגן	--	55.04±1.49	-	2.00±0.05	-	36.35±0.38	-
	75/74		מודבק	9.33±1.19	57.64±1.42	+4.51	2.02±0.05	+0.91	34.89±0.40	4.01
	76/75		מוגן	--	52.73±1.58	-	1.73±0.06	-	32.83±0.38	-
	76/75		מודבק	21.52±1.14	50.75±2.61	3.75	1.40±0.08	19.07	27.45±0.52	16.83
	75/74		מוגן	--	48.71±1.29	-	2.09±0.06	-	42.83±0.34	-
'מריט'	75/74		מודבק	76.30±1.04	50.81±1.33	+6.12	2.29±0.05	+8.73	43.71±0.35	+2.01
	76/75		מוגן	--	49.75±0.98	-	1.71±0.04	-	34.31±0.47	-
	76/75		מודבק	68.60±0.91	49.24±1.27	+1.02	1.61±0.04	5.84	32.67±0.41	4.77
	75/74		מוגן	--	40.67±0.64	-	1.71±0.03	-	40.76±0.49	-
	75/74		מודבק	67.06±1.11	41.65±0.69	+2.35	1.59±0.04	7.01	36.59±0.59	10.23
'מריט'× 'יפיה'	76/75		מוגן	--	42.53±0.79	-	1.85±0.03	-	43.20±0.48	-
	76/75		מודבק	57.93±1.02	39.48±0.78	6.73	1.38±0.04	25.40	32.97±0.60	23.68
	76/75		מוגן	--	38.68±0.70	-	1.60±0.03	-	40.69±0.52	-
	76/75		מודבק	57.86±0.99	37.13±0.82	4.00	1.28±0.03	20.02	33.41±0.55	17.89
	76/75		מוגן	--	38.68±0.70	-	1.60±0.03	-	40.69±0.52	-

2. נמצא, שעיקר הנזק ליבול הגרגרים, הנגרם על-ידי הפטריה *S. tritici*, נובע מהצטמקות הגרגרים ומירידה במשקל 1000-זרעים. מרכיב יכול זה אחראי לכ-2/3 מהפסד היבול הכללי. עובדה זו מתאימה לתוצאות קודמות להפסד (טבלות 7-14).
3. הנזק שנגרם ליבול עקב ירידה במספר הגרגרים לשיבולת הוא קטן ומגיע לכ-1/3 מפחת היבול הכללי. בכל הזנים ואוכלוסיות הצאצאים לא נרשמה פחיתה מובהקת במספר הזרעים לשיבולת, למעט הזן הרגיש והפגיע 'בית-דגן 233', שבו היו הפסדי מרכיב זה בין 13 ל-27 אחוזים, לעומת צמחי הביקורת.
4. פחיתה יבול הזרעים לשיבולת, שנגרמה על-ידי הפטריה *S. tritici* לזן הפגיע 'בית-דגן 233', היתה בין 30.4% בעונת 1974/1975 לבין 63.6% בעונת 1975/1976. הכפלת נזקי המחלה בעונת 1976/1975 בזן זה, לעומת עונת הגידול הקודמת, קשורה ככל הנראה בשילוב שבין נגיעות בגורם המחלה לבין תנאי גידול קשים (קרה קשה בראשית מארס, ושרב כבד בסוף אפריל, במהלך מילוי הגרגרים). שילוב זה גרם, כנראה, לביטוי חריף יותר של הפעילות הפאתוגנית של הפטריה בעונת 1976/1975. בעונה זו נרשמה ירידה של כ-25% בערכים המחלטים של מרכיבי היבול השונים, לעומת הערכים שנרשמו בעונת 1974/1975.
5. על-אף השוני בתנאי הגידול בין שתי עונות הניסוי, שהתבטאו, כאמור, בהבדלים בערכים המחלטים של מרכיבי היבול, לא חל שינוי ביציבות תגובתו של ההורה הסביל 'מרים', בהשוואה לצמחי הביקורת. על-אף רמת נגיעותו הגבוהה של הזן 'מרים', לא פחת יכולו במידה מובהקת, בשתי עונות הגידול, בהשוואה לצמחי הביקורת (טבלות 15 ו-16).
6. ההפסד הממוצע במרכיבי היבול השונים שנרשם באוכלוסיית צאצאי ההכלאה 'מרים' × 'בית-דגן 233', בשתי עונות הניסוי, נמצא בתחום שבין ממוצעי שני ההורים בחלקות הנגועות.
7. בזן 'יפית', המצטיין בכיסויים נמוכים במיכלאי הפטריה *S. tritici*, נרשמה עלייה

ברמת הנגיעות בעונת 1976/1975 (21.5%), לעומת עונת 1975/1974 (9.3%).
העלייה ברמת נגיעותו של זן זה, תנאי הגידול הקשים ששררו בעונת 1976/1975
ואפשרות הימצאותם של תבדידים אלימים כלפי זן זה באוכלוסיית הפאתוגן - כל אלה
גרמו, אולי, לפחיתת יכולו כדי 19%, וירידה במשקל 1000-זרעים - 16.8%.
בעונת הגידול 1975/1974 לא פחת יכולו של הזן 'יפית' במידה משמעותית אף באחד
ממרכיבי היכול.

8. הפחיתה הממוצעת ביכול הזרעים לשיבולת (25.4%) ובמשקל 1000-זרעים (7.0%),
שנרשמה באוכלוסיית צאצאי ההכלאה 'מרים' x 'יפית', בעונת 1976/1975, היתה
מובהקת לעומת ממוצעי החלקות המוגנות. הפסדים אלה דומים להפסדים שנרשמו
בעונת גידול זו בזן 'יפית' (טבלה 16), וגבוהים הרבה יותר מאלה שנרשמו לגבי
הכלאה זו בעונה הקודמת (טבלה 15).

הורשה כמותית, המבוקרת על-ידי כמה גנים (polygenically inherited characters)
חושבה לפי Brönnimann (18), Mahmud and Kramer (95), Hooker (65) ואחרים (53, 109,
139), כ"יחס בין השונויות באוכלוסיית הצאצאים המתפצלת לשונויות באוכלוסיית הורי
ההכלאה". Brönnimann (18) דיווח על ערכי הורשה (H) של 65-70 אחוזים לגבי משקל
1000-זרעים באוכלוסיית צאצאי ההכלאה בין זן חיטה סביל לבין זן שאינו סביל לפטריה
S. nodorum. ערכי ההורשה שחושבו לגבי כמה תכונות צמחיות באוכלוסיית צאצאי ההכלאות,
בצירופים - סבילאלא-סביל; סבילאעמיד - בשתי עונות הגידול, מובאים בטבלה 17.

טבלה 17: אחוזי הורשה של תכונות צמחיות שונות מהוריתם לצאצאי הכלאות

תכלת בין הזנים	דור התכלת	עונת הגידול	הטיפול	גובה הצמחים		כיסוי ממוצע במיקלאים (%)	משקל זרעים לשיבולת	משקל 1000-זרעים	
				A*	B*	A	B	A	B
'מריס' x 'בית'- דגן 223'	F ₃	/1974 1975	מודבק מוגן	94.64 92.32	93.74 92.89	55.87 63.33	56.71 62.27	75.42 61.00	85.34 81.57
		/1975 1976	מודבק מוגן	92.89 91.37	92.43 90.98	54.25 52.93	63.80 82.84	90.05 80.56	81.73 80.56
			מודבק מוגן	91.79	91.26		67.10	62.94	59.58
'מריס' x 'יפית'	F ₃	/1974 1975	מודבק מוגן	96.73 93.96	95.64 92.91	81.85 75.88	79.34 63.44	69.73 62.81	93.21 90.92
		/1975 1976	מודבק מוגן	95.53 94.37	95.12 94.37	75.77 69.97	63.73 66.58	56.62 64.95	90.01 85.01
			מודבק מוגן	94.76	94.27	69.83	36.61	24.17	82.10
							61.49	59.61	83.43

n = 300

$$A. H = \left(Q_{F_2}^2 - \sqrt{Q_{P_1}^2 \cdot Q_{P_2}^2} \right) / Q_{F_2}^2 \cdot 100$$

$$B. H = \frac{Q_{F_2}^2 - \frac{Q_{P_1}^2 + Q_{P_2}^2}{2}}{Q_{F_2}^2} \cdot 100$$

הערכים המובאים בטבלה 17 דומים במידה רבה לערכי ההורשה שדווחו במחקרים אחרים (18, 53, 135), ואפשר לעמוד מהם על כמה נקודות:

1. הערכים שחושבו על-פי שתי שיטות החישוב אינם נבדלים זה מזה במידה משמעותית.
2. ערכי הורשה (H) גבוהים מאפיינים את תכונות - גובה הצמח ומשקל הזרעים. ערכי הורשה גבוהים מאפיינים תכונות המצטיינות באחידותן בזנים הומוזיגוטיים (שונות נמוכה), בצד השתנותן של אותן התכונות באוכלוסיית הצאצאים המתפצלת. ערכי הורשה גבוהים מאפיינים תכונות המבוקרות על-ידי מספר קטן של גנים, כפי שידוע לגבי שתי התכונות שהוזכרו.
3. ערכי ההורשה שחושבו לגבי יכול הזרעים לשיבולת נמצאו, בכל המקרים, נמוכים מאלה שנמצאו לגבי משקל 1000-זרעים. מאחר שיכול הגרגרים הוא תכונה המבוקרת על-ידי כמה תהליכים וגנים, ומכיוון שהיא מושפעת במידה רבה מגורמי הסביבה, נופלים ערכי ההורשה של תכונה זו מערכי התכונות האחרות.
4. בהכלאה 'מרים'א' בית-דגן 233' נופלים ערכי ההורשה של האוכלוסיות המוגנות, לעומת האוכלוסיות המודבקות, בכ-20% לגבי יכול הזרעים לשיבולת, ובכ-10% לגבי משקל 1000-זרעים. הבדל זה מוסבר על-ידי העובדה, שבאוכלוסיות המודבקות גדל הפער לגבי תכונות אלה בין הורי ההכלאה, עקב פחיתת היכול הרבה שחלה בזן הפגיע 'בית-דגן 233', בצד אי-פגיעותו של הזן הסביל 'מרים'. באוכלוסיית הצאצאים התפלגו, במקרה זה, ערכי היכול ומשקל 1000-זרעים בתחום רחב יותר מזה שבין שני ההורים (שונות גבוהה), בעוד שבאוכלוסיית כל הורה לא גדלה השונות. באוכלוסיות המוגנות קרובים ממוצעי היכול ומשקל 1000-זרעים של שני ההורים, והתפלגותם באוכלוסיית הצאצאים מוגבלת לתחום צר יחסית, ומאופיינת בשונות נמוכה יותר; מכאן נובעים ערכי ההורשה הנמוכים יותר בצאצאים, לעומת ההורים, לגבי אותן התכונות.
5. בחיטה מושפע גובה הצמח משני זוגות אללים (15) ומאופיין בערכי הורשה הגבוהים

מ-90%. תכונה זו אינה מושפעת מפעילות פאתוגנית של הפטריה *S. tritici*, ועל-כן גם לא נמצאו באוכלוסיות המוגנות ערכי הורשה השונים מאלה שבאוכלוסיות המודבקות. לגבי תכונה זו ידוע, שאפשר להעבירה בקלות לצאצאי הכלאות בין זני חיטה גבוהים ונמוכים.

6. בהכלאה 'מרים'x'יפית' לא נבדלו במידה משמעותית ערכי ההורשה של אוכלוסיות מודבקות מאלה שבאוכלוסיות המוגנות. ככל הנראה, אוכלוסיית הצאצאים המודבקות אינה מושפעת מפעילות הפטריה *S. tritici* בהכלאה זו, כפי שצוין לגבי ההכלאה בין הזן הסביל 'מרים' ובין הזן הפגיע 'בית-דגן 233'. עובדה זו מוסברת על-ידי פגיעותם המועטת של הורי הכלאה זו מפעילות הפטריה.

Hanson and Robinson (62) מציינים, שערכי הורשה גבוהים מבוקרים, בדרך-כלל, על-ידי מספר קטן של גנים, ואפשר לבסס עליהם התקדמות בתכניות טיפוח. לפיכך, ערכי הורשה נמוכים מ-70%, המתקבלים בניסויי שדה, מקשים על סיכויי התקדמות בטיפוח לגבי אותן התכונות. Simons (135) מצביע על מיעוט המידע בדבר הורשתן של תכונות שונות כאשר הצמחים נמצאים בתנאי שדה. במקרה זה, נוסף להשפעות הסביבה בתנאי שדה, קיימים יחסים מורכבים בין הטפיל לפונדקאי, המקשים על הבנת המערכת. לפי Brönnimann (18) ו-Fossati (53); כאשר הצמחים נתונים בתנאי מגיפה, אפשר לשלב תכונות המצטיינות בערכי הורשה גבוהים (70%-90%) בתכנית טיפוחם של זנים סבילים. תכונות המצטיינות ביציבותן בתנאי מגיפה ומאופיינות בערכי הורשה גבוהים, כגון: משקל 1000-זרעים, עשויות לשמש מדד נוח לסלקציה של צמחים הסבילים לפטריה *S. nodorum*.

השוואת התפצלותן של תכונות פנוטיפיות שונות באוכלוסיה מתפצלת של צאצאי הכלאות להתפצלותן באוכלוסיית ההורים הטהורים, מאפשרת לאמוד את התרומה של תכונות הורי ההכלאה לביטוייה של התכונה בצאצאיהם. השפעת הסביבה, במקרה זה, עשויה לטשטש את ההשפעה הגנטית על התפצלותן של תכונות פנוטיפיות.

לא די לבסס את ההתרשמות לגבי הורשת תכונות שונות על הממוצעים והשונות הנמצאת

באוכלוסיות הצאצאים וההורים. על-פי התפלגותן של תכונות שונות ואופי עקומות ההתפלגות ניתן לעמוד ביתר בהירות על השפעת ההורים על אותן התכונות בצאצאיהם. עונת הגידול 1975/1974, בניסוי זה, נבחרה להדגמת אופי התפלגותן של תכונות צמחיות שונות, תוך השוואה בין אוכלוסיות הורי ההכלאה ואוכלוסיית הצאצאים המתפצלת. עקומות ההתפלגות בעונה זו מייצגות במידה רבה את אלו של עונת 1976/1975. כדי להימנע מכפילות-יתר בהצגת התוצאות, בכל המקרים שבהם מאפיינת עקומת התפלגות אחת את מיגוון ההכלאות והטיפולים, הוצגה דוגמה אחת בלבד לכל אפשרות.

הצלחת ההדבקה המלאכותית שנועדה להבטיח התפתחות מירבית של מגיפה בחלקות הניסוי מבוטאת ברמת הכיסוי במיכלאי הפטריה, שנרשמה על-גבי - עלה-הדגל, שני העלים שמתחתיו והנדן העליון. תחום הכיסויים במיכלאים על 50 צמחים מכל אחד מהורי ההכלאה הרגישים, 'מרים' ו'בית-דגן 233', הוא בתחום שבין 40 ל-78 אחוזים. באוכלוסיית צאצאי אותה ההכלאה היתה רמת הכיסוי במיכלאים - בין 38 ל-86 אחוזים. פחות מ-10% מצמחי 300 צאצאי אותה ההכלאה כוסו בפחות מ-50% משטחם, כך שרוב אוכלוסיית הצאצאים (כ-90%) מאופיינת על-ידי רמת נגיעות גבוהה (ציור 13).

התפלגות רמות הכיסוי במיכלאי הפטריה באוכלוסיית צאצאי ההכלאה 'מרים' ו'יפית', ובאוכלוסיית הורי אותה ההכלאה, מתוארים בציור 14. בעונת הגידול 1975/1974 היה ההורה 'יפית' מאופיין ברמת כיסוי נמוכה במיכלאי הפטריה *S. tritici* (8.2%, בממוצע לארבעת חלקי הנוף העליונים). הזן הרגיש והסביל 'מרים' אופיין באותה העונה ברמת כיסוי ממוצעת של כ-60%, בממוצע לאותם חלקי נוף. 272 מבין 300 צאצאי אותה ההכלאה כוסו במיכלאים יותר מ-30% מנופם, ו-253 מהם כוסו ביותר מ-50% מנופם. רוב אוכלוסיית הצאצאים של אותה ההכלאה הגיבה ברגישות לפעילות הפטריה *S. tritici*, ונראה שרק כ-10% מאותה אוכלוסיה התנהגו כהורה העמיד 'יפית'.

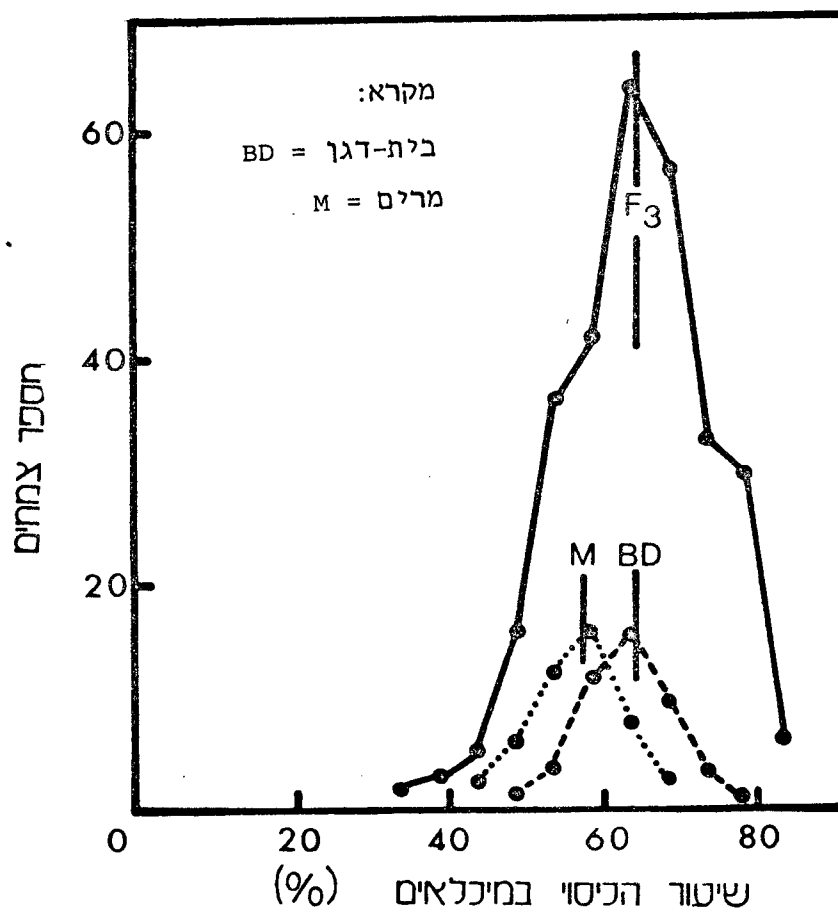
מהתפלגות גובהם של צאצאי ההכלאה בין הזן הננסי (80 ס"מ) הרגיש והפגיע, 'בית-דגן 233', לבין הזן הננסי-למחצה (108 ס"מ) והסביל 'מרים' (ציור 15) נראה, כי גובה הצאצאים המודבקים של הכלאה זו, זהה לגובה של אוכלוסיית הצאצאים המוגנת. עובדה זו

ציור 13: התפלגות אחוזי הכיסוי במיכלאי הפטריה *S. tritici*

(בממוצע לשלושת עלי-הצמח העליונים והנדרן)

באוכלוסיית הורי וצאצאי ההכלאה 'מרים'א' בית-

דגן 233' (בית-דגן, 1974/1975)

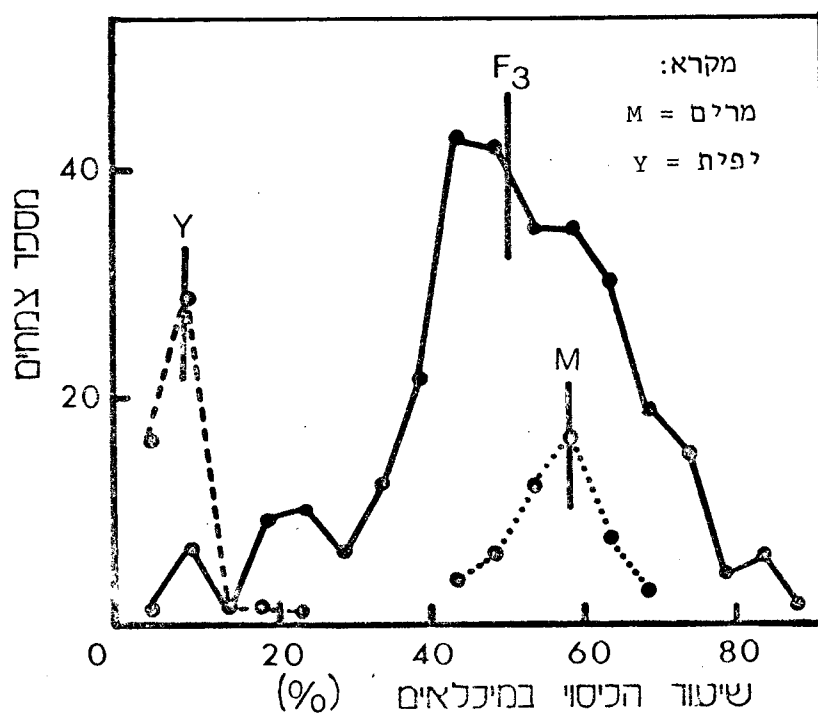


ציור 14: התפלגות אחוזי הכיסוי במיכלאי הפטריה *S. tritici*

(בממוצע לשלושת עלי-הצמח העליונים והנדון)

באוכלוסיית הורי וצאצאי ההכלאה 'מרים' x 'יפית'

(בית-דגן, 1975/1974)



מחזקת את הידוע בדבר אי-השפעתה של מחלת ספטורית-העלים של החיטה על גובהם של הצמחים הנגועים.

עקומת ההתפלגות מאופיינת, במקרה זה, על-ידי שני שיאים המתאימים לתחום גובהו של כל אחד מהורי ההכלאה. הגובה הממוצע של צאצאי ההכלאה נמצא בין הגבהים הממוצעים של שני הורי ההכלאה.

לפי Briggles and Vogel (15), קיימת טראנסגרסיה, בשני הכיוונים, מחוץ לתחום התפלגות גובהם של הורי ההכלאה, כאשר אין חפיפה ברקע הגנטי, בהקשר לגובה, של שני ההורים. לפי אותו המקור, פועלים במערכת הורשת הגובה בחיטה - modifying genes, המטשטשים את חלוקתה של אוכלוסיית הצאצאים לקבוצות-גובה מוגדרות. במחקרם של Allan and Vogel (1) נבדק אופן התפלגותו של אורך הקנה באוכלוסיות צאצאי הכלאות בין זני חיטה שונים, כשמקור הנינוס בהכלאות אלה היה הזן 'Norin 10'x'Brevor 14'. במחקרים אלה הופעלה מערכת מונוזומים של Chinese spring ונמצא שלפחות אחד-עשר כרומוזומים משתתפים בקביעת גובהם של צאצאי הכלאות ממקור הנינוס 'Norin 10'x'Brevor 14'. לדעתם, מושפע גובהם של הצאצאים מקומפלקס מורכב שבו משתתפים כמה modifying genes.

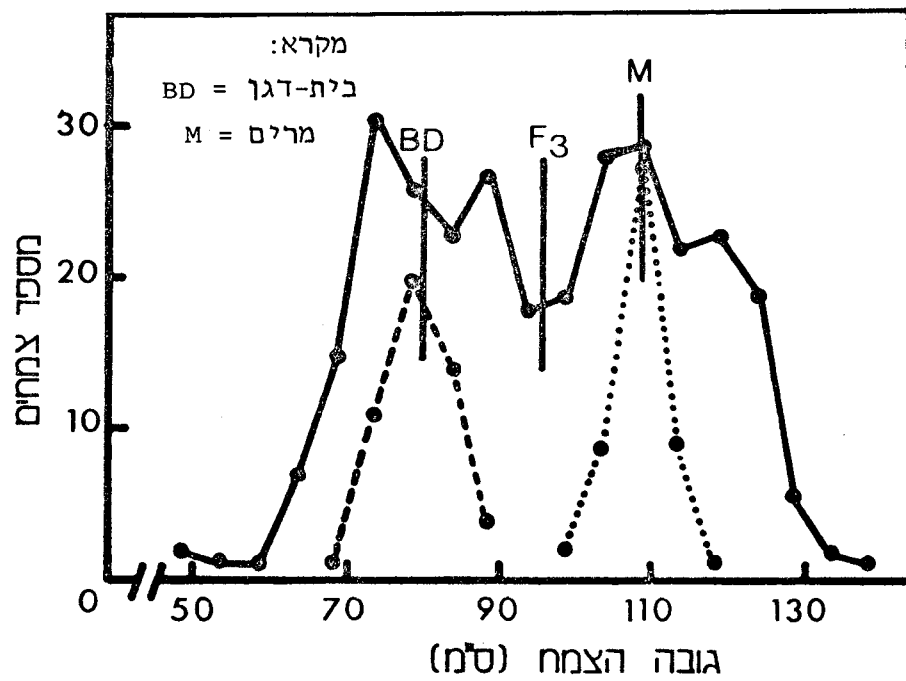
מעיון באופי ההתפלגות של יכול הזרעים לשיבולת (ציורים 16 ו-17) אפשר לציין את הנקודות הבאות:

1. עקומת התפלגות היכול לשיבולת באוכלוסיית הצאצאים (F_3) המוגנת מאופיינת כעקומת התפלגות נורמאלית חד-שיאית (ציור 16). הממוצעים של הורי ההכלאה 'מרים'x'בית-דגן 233' והצאצאים אינם נבדלים זה מזה במידה מובהקת בחלקות המוגנות.

2. עקומת ההתפלגות של יכול הזרעים לשיבולת באוכלוסיית צאצאי ההכלאה 'מרים'x'בית-דגן 233' שהודבקה בתרחיף של נבגי הפטריה *S. tritici* מאופיינת על-ידי שני שיאים, כשכל אחד מהם תואם את שיאו של אחד מהורי ההכלאה. הלחץ שנוצר,

ציור 15: התפלגות גובהם של צאצאי והורי ההכלאה

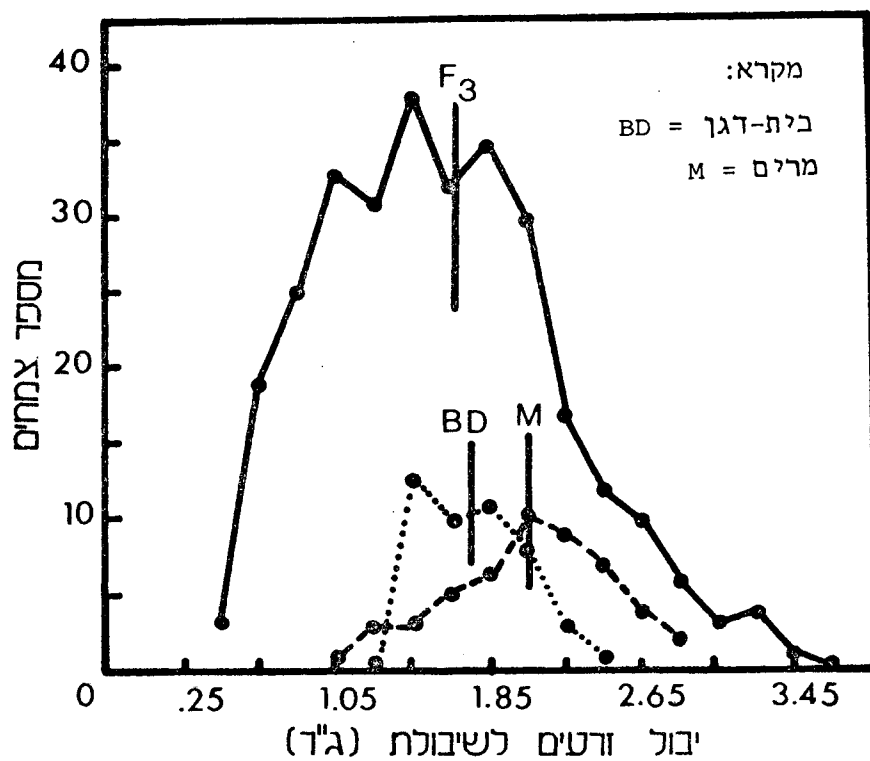
'מרים' x 'בית-דגן' 233 בדור F_3 (בית-דגן, 1975/1974)



ציור 16: התפלגות יכול הזרעים לשיבולת באוכלוסיית הורי וצאצאי

ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן '233, בחלקות המוגנות

(בית-דגן, 1975/1974)



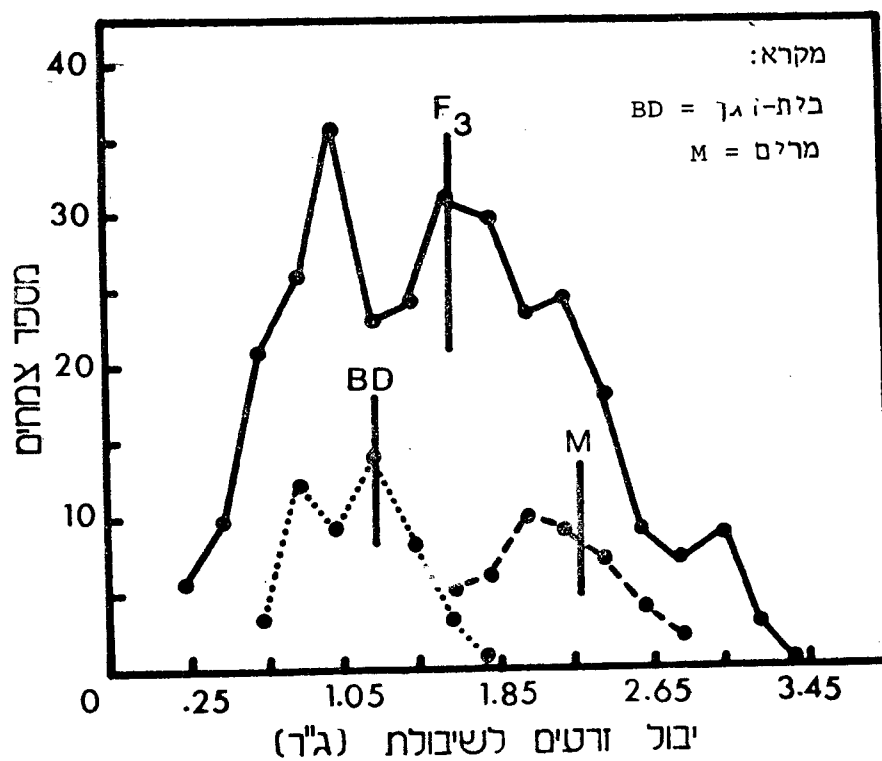
במקרה זה, על אוכלוסיית צאצאי ההכלאה על-ידי הפעילות הפאטוגנית של הפטריה *S. tritici*, גרם להיווצרותן של שתי קבוצות צאצאים המאופיינות כל אחד מהורי ההכלאה. בהתאם לסיטואציה דומה שהיתה במחקרו של Allard (2), סביר להניח, שבמקרה זה מושפעת התכונה ממספר קטן יחסית של גנים; ההנחה מבוססת על הופעת שני שיאים בעקומת ההתפלגות, על-אף ההשפעה הממתנת של גורמי הסביבה בתנאי שדה.

מרכיבי היבול העיקריים בצמחי חיטה - לפי Donald (40), Dyck (41), James (72) ואחרים (77, 96, 101) - הם: מספר הגרגרים הממוצע לשיבולת ומשקל הגרגר, המבוטא כמשקל 1000-זרעים. פחיתת יבול הגרגרים, הנגרמת עקב פעילותם של גורמי מחלות בצמחי חיטה, מתבטאת בעיקר Brönnimann (16), איל (46), Hilu (63) ו-Jones (76) בהצטמקות הגרגרים ובירידת משקל 1000-זרעים, ופחות מכך - מפחיתת מספר הגרגרים לשיבולת (טבלות 18-22).

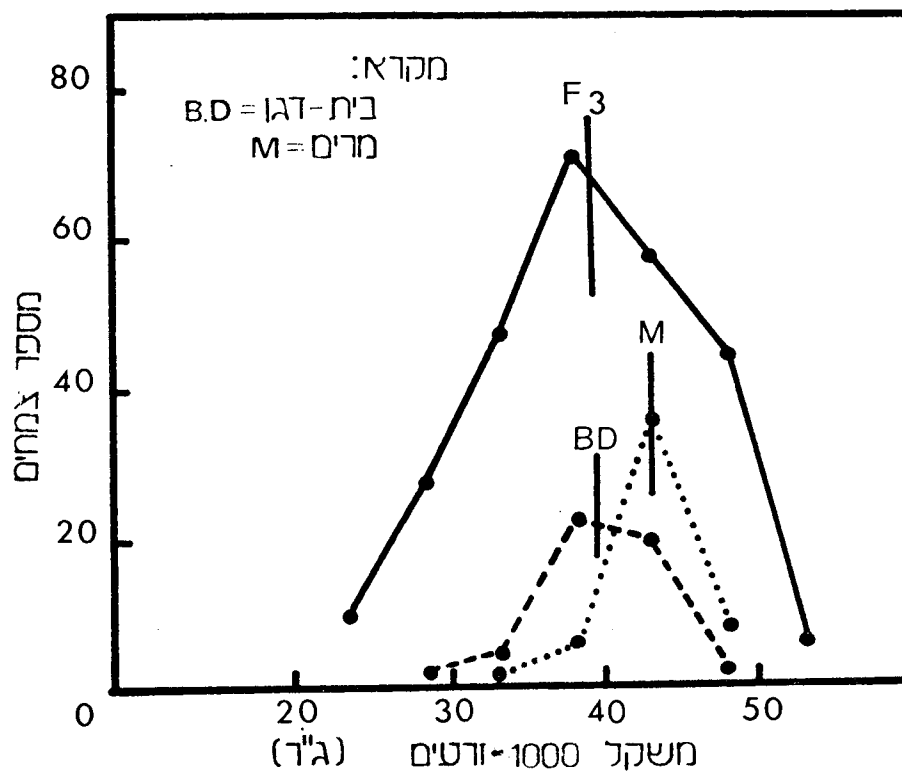
כתוצאה מפעילותה של הפטריה *S. tritici* באוכלוסיות הורי ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן 233', נוצר פער גדול בין הערכים הממוצעים של מרכיבי היבול בהורה הפגיע 'בית-דגן 233' ובהורה הסביל 'מרים'. הפערים היו: כ-2 גרם ביבול הזרעים לשיבולת (ציור 17), 18 זרעים לשיבולת (ציור 21), ו-11 גר' ל-1000 זרעים (ציור 22). כתוצאה מכך, חל פיזור רב של מרכיבי יבול אלה באוכלוסיית צאצאי ההכלאה הנ"ל, שהושפעה מפעילות הפטריה *S. tritici*.

בדומה לאופי ההתפלגות של יבול הזרעים לשיבולת באוכלוסיות של צאצאי שתי ההכלאות (ציורים 15-17), חלה התפלגות לגבי גודל הגרגר, המבוטא במשקל 1000-זרעים (ציורים 18-21). התפלגות משקל 1000-זרעים בחלקות המוגנות של אוכלוסיית צאצאי ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן 233' מאופיינת על-ידי עקום התפלגות נורמאלי (ציור 18). עקומת ההתפלגות של משקל 1000-זרעים של צאצאי אותה ההכלאה, בחלקות הניסוי שהודבקו בתרחיף של נבגי הפטריה *S. tritici*, מאופיינת על-ידי שני שיאים מתונים, כאשר כל אחד מהם תואם את שיאו של אחד מהורי ההכלאה (ציור 19). גם במקרה זה בולטות שתי קבוצות צאצאים חופפות במידה רבה, שכל אחת מהן נמצאת בתחום של אחד מהורי ההכלאה.

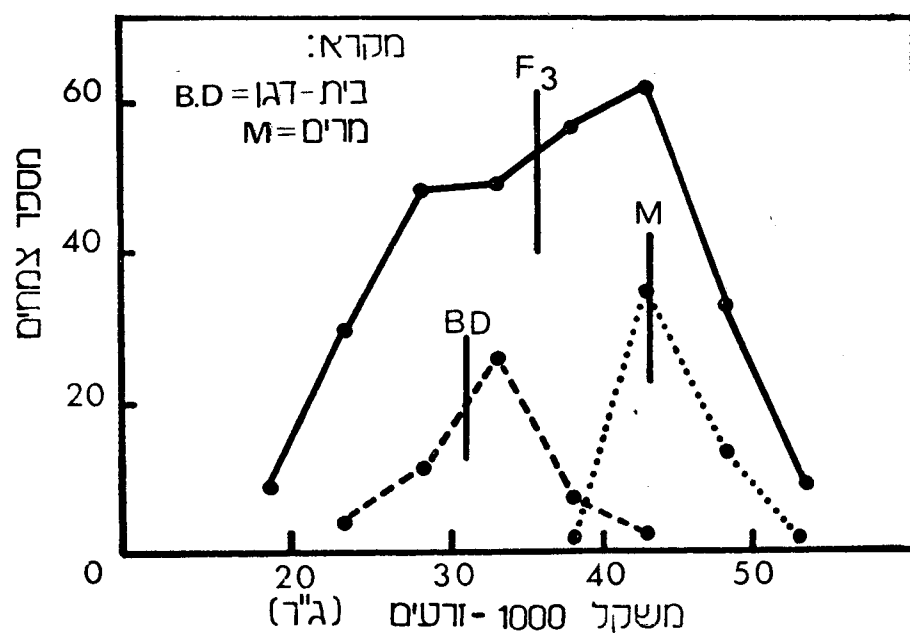
ציור 17: התפלגות יכול הזרעים לשיבולת באוכלוסיית הורי וצאצאי
ההכלאה 'מרים'א' בית-דגן '233', בחלקות שהודבקו
בתרחיף של נבגי הפטריה *S. tritici* (בית-דגן, 1974)
(1975)



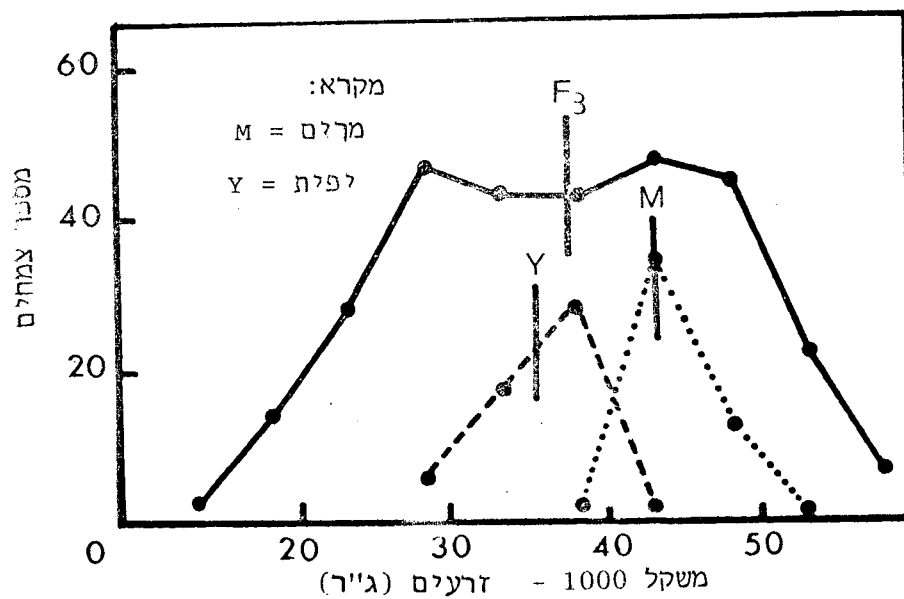
ציור 18: התפלגות משקל 1000-זרעים באוכלוסיית צאצאי F_3 של
 ההכלאה 'מרים' x 'בית-דגן' 233', בחלקות הניסוי המוגנות
 (בית-דגן, 1975/1974)



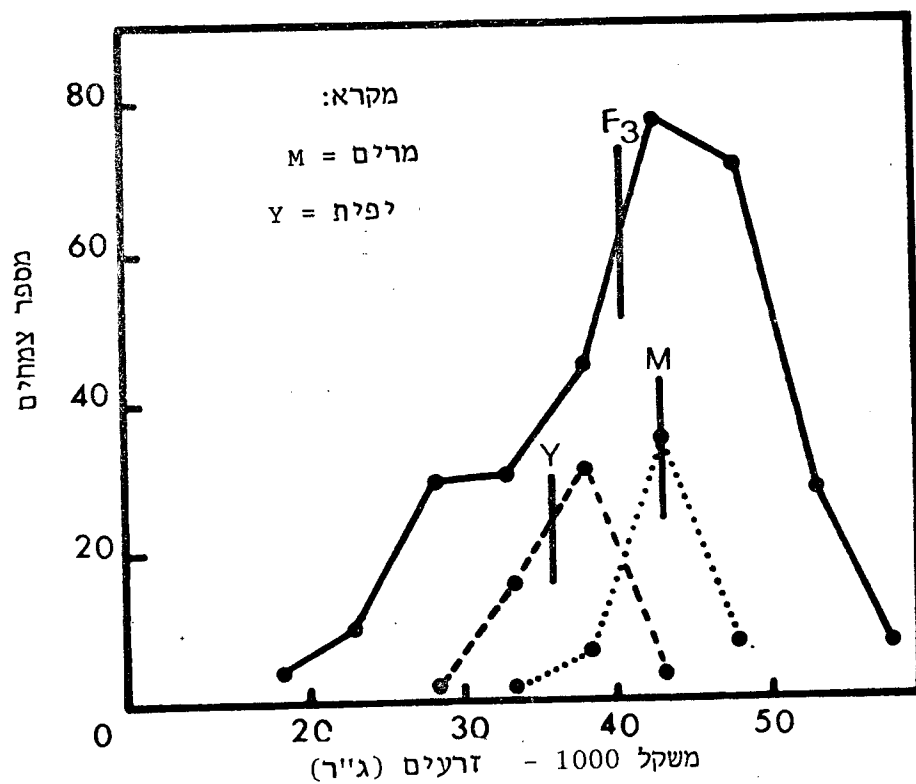
ציור 19: התפלגות משקל 1000-זרעים באוכלוסיית צאצאי F_3 של
ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן 233', בחלקות שהודבקו במיכלאי
הפטריה *S. tritici* (בית-דגן, 1975/1974)



ציור 20: התפלגות משקל 1000-זרעים באוכלוסיית צאצאי F_3 של
ההכלאה 'מרים'א'יפית', בחלקות הניסוי המוגנות
(בית-דגן, 1975/1974)



ציור 21: התפלגות משקל 1000-זרעים באוכלוסיית צאצאי F_3 של
ההכלאה 'מרים' א' יפית', בחלקות הניסוי שהודבקו
במיכלאי הפטריה *S. tritici* (בית-דגן, 1975/1974)



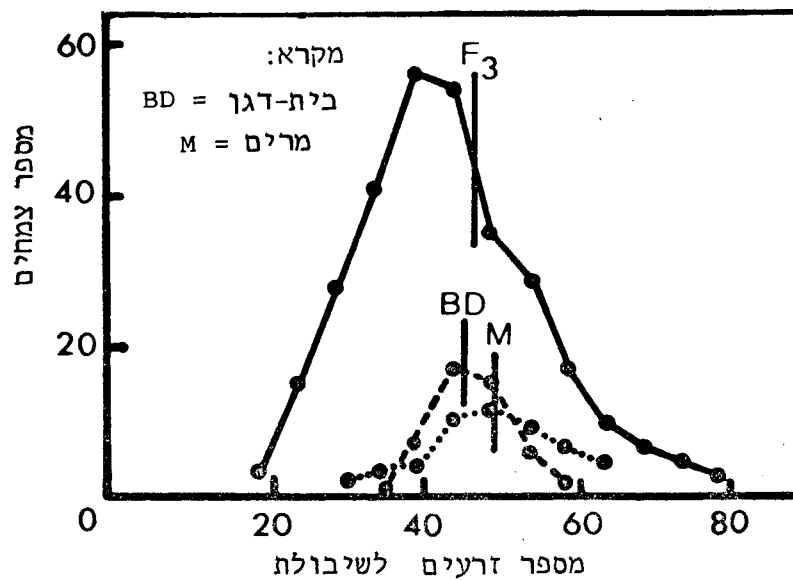
הורי ההכלאה 'מרים'x'יפית' נבדלים זה מזה בגודל הגרגר (משקל 1000-זרעים), כאשר בזן הסביל 'מרים' עולה ערך זה כדי 12.5 גר' על ערכו בזן 'יפית'. התפלגות משקל 1000-זרעים באוכלוסיה המוגנת של צאצאי הכלאה זו (ציור 20) מאופיינת על-ידי עקום התפלגות נורמאלי עם נטייה לכיוון הזן הסביל 'מרים'. במקרה זה, מתבטאת תכונת משקל-1000 גבוה של הזן 'מרים' במספר גדול יותר של צאצאי ההכלאה בחלקות המוגנות. בתנאי מגיפה, חלה התפלגות בימודאלית מתונה של משקל 1000-זרעים באוכלוסיית צאצאי אותה ההכלאה (ציור 19). כדי למנוע את השפעתם של צמחים המצטיינים בשיעור כיסוי קטן במיכלאי הפטריה על אופי התפלגות העקום, הוצאו מהמידגם צמחים שכיסויים נפל מ-50% (28 צמחים מתוך 300 צאצאים של אותה ההכלאה).

כתוצאה מפעילות הפטריה *S. tritici* בצמחי הזן הפגיע 'בית-דגן 233', פחת מספר הזרעים הממוצע לשיבולת בזן זה ב-12%, לעומת צמחי הביקורת. בזן הסביל 'מרים' לא פחת מספר הזרעים לשיבולת עקב פעילות הפטריה. עקום ההתפלגות של מספר הזרעים לשיבולת באוכלוסיית צאצאי ההכלאה 'מרים'x'בית-דגן 233' שבחלקות המוגנות, מאופיין כעקום התפלגות נורמאלי (ציור 22). בחלקות המודבקות של צאצאי אותה ההכלאה מאופיין עקום ההתפלגות של מרכיב יכולת זה על-ידי שני שיאים, המייצגים את תרומת שני הורי ההכלאה לביטוייה של תכונה זו בצאצאיהם.

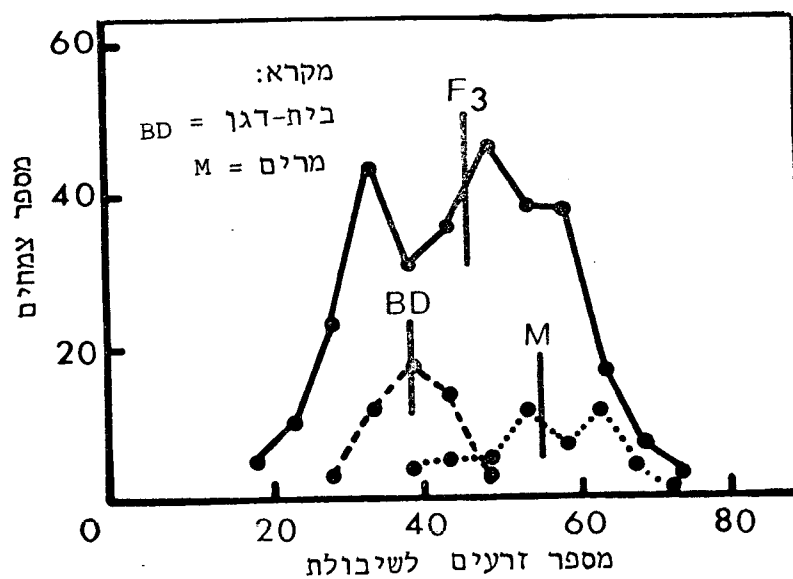
עקומת ההתפלגות של מספר הזרעים לשיבולת בחלקות המוגנות של צאצאי ההכלאה 'מרים'x'יפית' אינן נבדלות מהעקומות שבחלקות המודבקות, ובשני המקרים הן מאופיינות כעקום נורמאלי.

נוסף לבחינת השפעתה של המגיפה על עקומות ההתפלגות של תכונות שונות, נבדקה, בעבודה הנדונה כאן, השפעת המגיפה על קשרים גנטיים אפשריים בין מאפיינים צמחיים שונים. מכל המקרים שבהם לא נמצא שוני מהותי באופיים של קשרים אלה בין אוכלוסיות מודבקות למוגנות, הוצגה דוגמה אחת כמייצגת את שתי האוכלוסיות. קיומם או היעדרם של קשרים גנטיים בין תכונות שונות נבדקו ב-300 צאצאי ההכלאות - 'מרים'x'בית-דגן 233' ו-'מרים'x'יפית' - בדורות F_3 ו- F_4 , בחוות הניסויים בבית-דגן, בעונות 1974/

התפלגות מספר הזרעים לשיבולת באוכלוסיית צאצאי F_3 של ההכלאה 'מרים'x'בית-דגן' 233, בחלקות מוגנות (בית-דגן, 1975/1974)



התפלגות מספר הזרעים לשיבולת באוכלוסיית צאצאי F_3 של ההכלאה 'מרים'x'בית-דגן' 233, בחלקות שהודבקו בתרחיף של נבגי הפטריה *S. tritici* (בית-דגן, 1974) (1975)



1975 ו-1976.

הפעילות הפתוגנית של הפטריה *S. tritici* לא השפיעה בכל המקרים על גובהם של הצמחים, ועל-כן לא נמצא קשר מובהק בין רמת הנגיעות לבין גובהם של הצמחים (ציור 24). מאחר שהצמחים בחלקות המודבקות הודבקו בתרחיף של נבגי הפטריה *S. tritici* אחת ל-7-10 ימים ברציפות, החל מראשית ההתפצלות ועד להבשלת חלב, נמנע ביטוי של אפקט אפידמיולוגי הקיים במקרה של הדבקה ממקורות תדביק טבעיים (46). על-כן, לא נבדל במידה מובהקת שיעור כיסויים של הצמחים הנמוכים משיעור הכיסוי של הצמחים גבוהי הקומה.

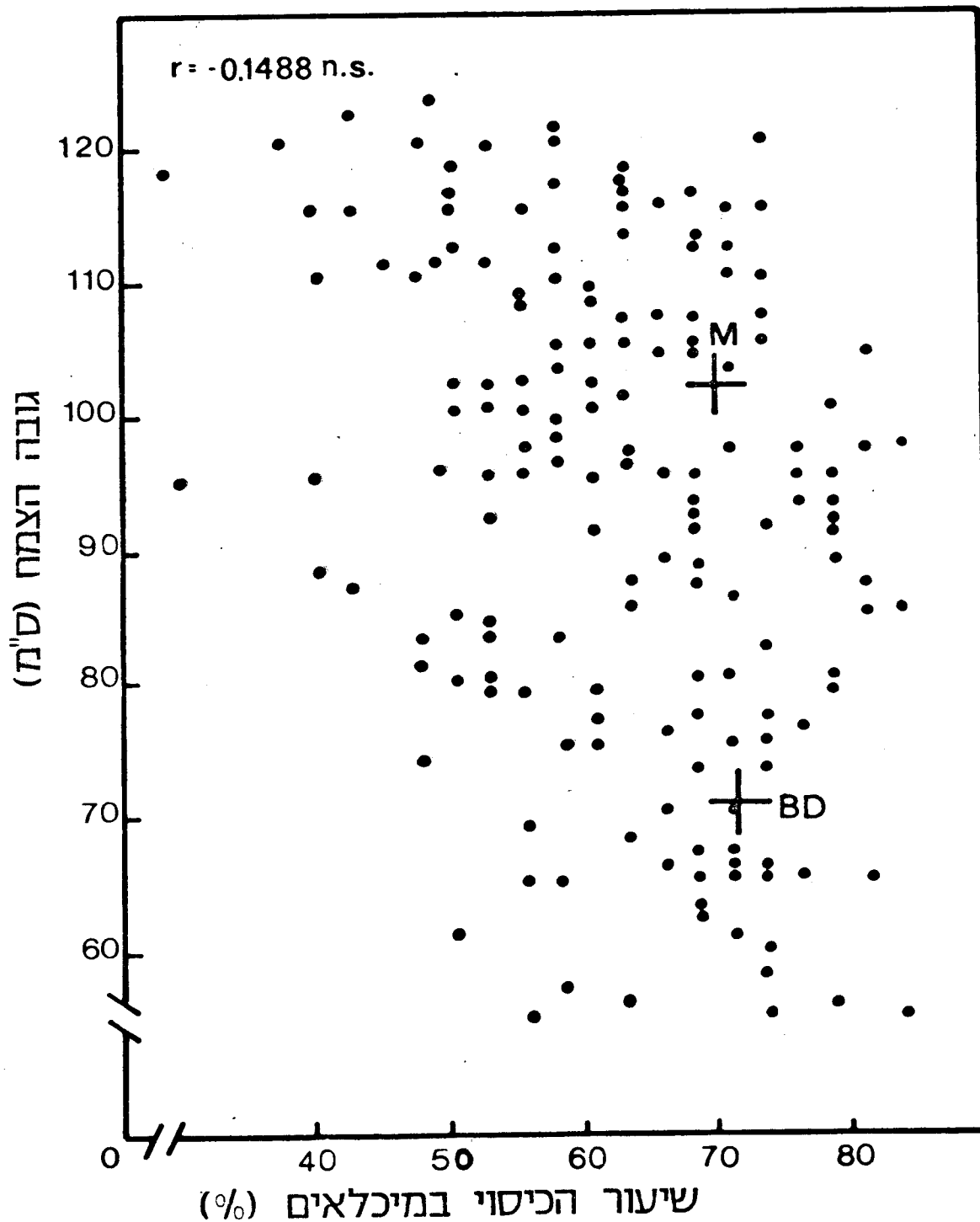
באוכלוסיה המודבקת של צאצאי ההכלאה בין הזן הרגיש והסביל 'מרים' לבין הזן הרגיש והפגיע 'בית-דגן 233', לא נמצא קשר מובהק בין רמת נגיעותם של הצמחים לבין שיעור הפחיתה במשקל הזרעים לשיבולת (ציור 25). בציור 25 אפשר להבחין בקבוצת צמחים, אשר על-אף נגיעותם הרבה במיכלאי הפטריה הניבו יכול זרעים גדול לשיבולת, העולה במקצת על יכולו של ההורה הסביל 'מרים'. בצד קבוצת צמחים זו, אפשר להבחין בקבוצת צמחים שיכול הזרעים לשיבולת נפגע בהם מפעילות הפטריה *S. tritici*, בדומה למצב בזן הפגיע 'בית-דגן 233'. מתוך קבוצת הצמחים אשר בצד נגיעותם הרבה הניבו יכול זרעים גבוה, אפשר לבחור, לפי Brönnimann (18), בקווי טיפוח העשויים להצטיין בסבילותם לפעילותו של גורם המחלה. כמו-כן נראה (ציור 26), שלא נמצא קשר מובהק ($r=0.1$) בין רמת נגיעותם של צאצאי אותה ההכלאה ('מרים' x 'בית-דגן 233') לבין גודל הגרגר (משקל 1000-זרעים).

קשר גנטי אפשרי בין גובה הקמה לבין מרכיבי היכול השונים באוכלוסיית הצאצאים המתפצלת של שתי ההכלאות, נבדק בעת עריכת השוואה בין אוכלוסיות הצמחים הנגועים בגורם המחלה לבין אוכלוסיות הצמחים שנשמרו חופשיים ממנו. "המהפכה הירוקה" בחיטה קשורה, כאמור (13), בהנמכת קומתם של זני החיטה שהיו מקובלים קודם-לכן. על-כן, יש עניין מיוחד בבירור השאלה, אם הנמכת קומתם של זני החיטה המקומיים קשורה בשינויים במרכיבי היכול שלהם, במיוחד כאשר הם נמצאים בתנאי המגיפה ספטוריית-העלים של החיטה.

הקשר בין אחוז הכיסוי במיכלאים של שלושת עלי-הצמח

העליונים והנדן לבין גובה הצמחים, באוכלוסיית צאצאי

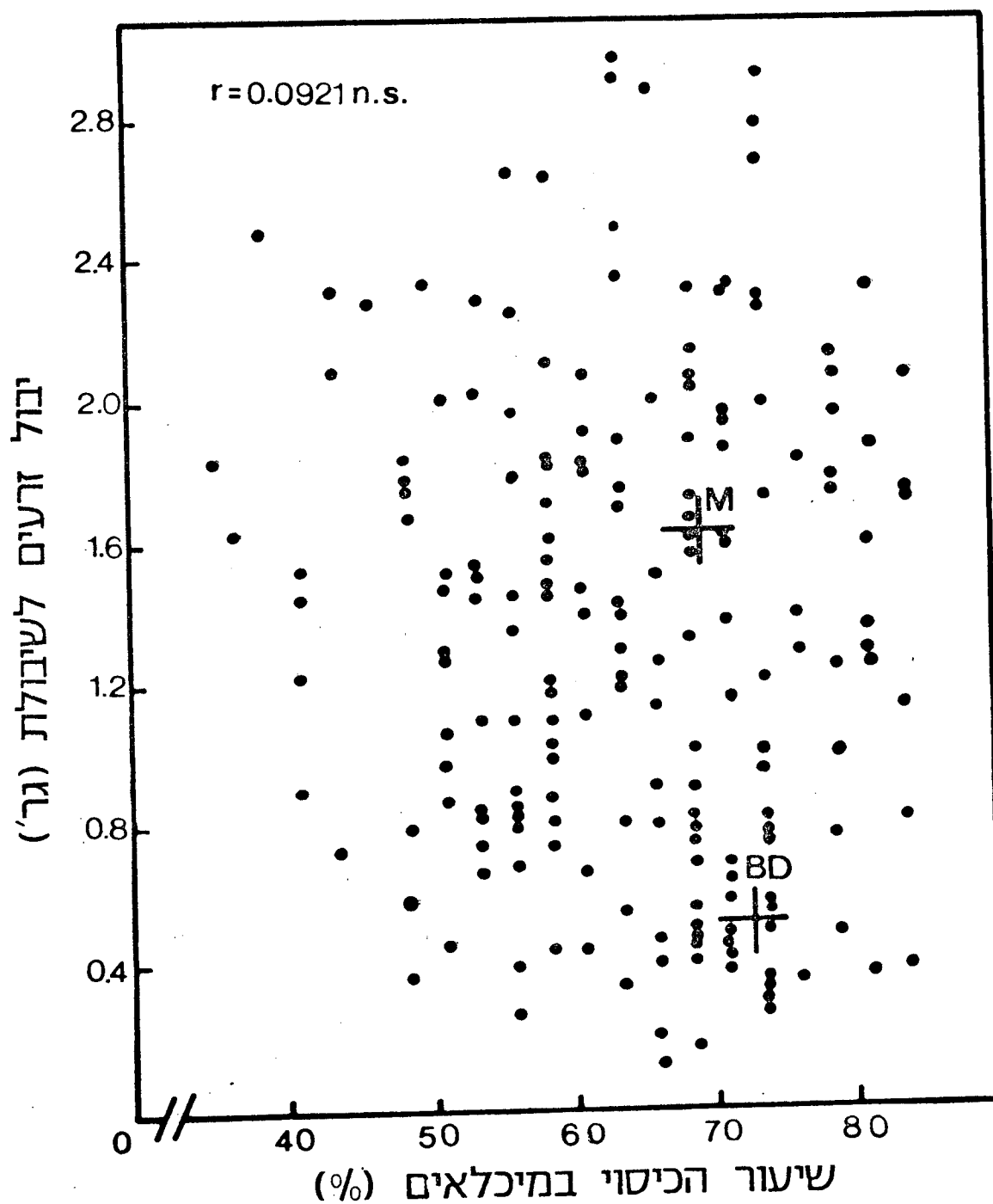
'מרס' (M) × בית-דגן '233' (BD). (בית-דגן, 1976/1975)

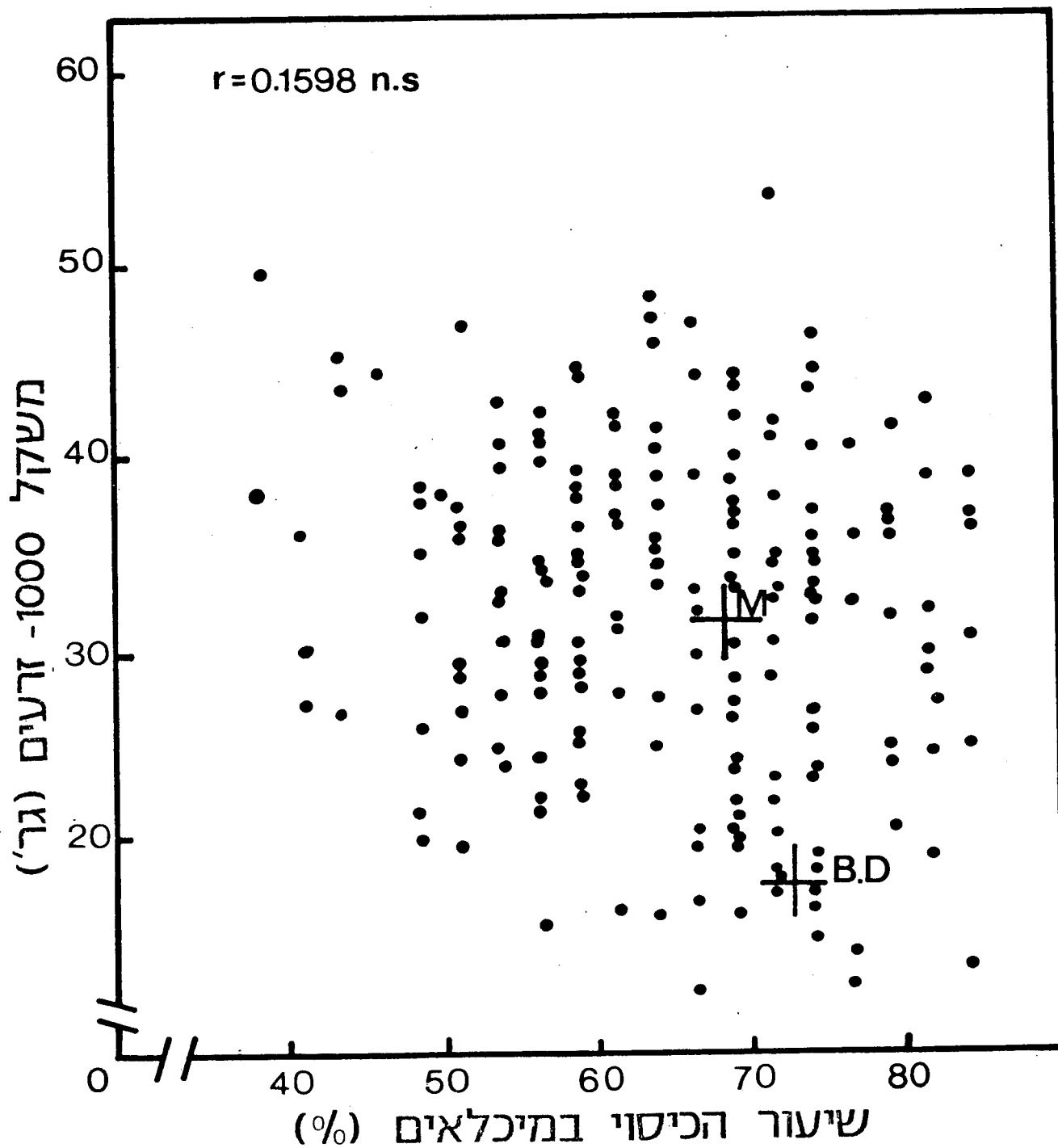


הקשר בין משקל הזרעים לשיבולת לבין אחוזי כיסוי הנוף

במיכלאי הפטריה *S. tritici* בצאצאי ההכלאה 'מרים' $x(M)$

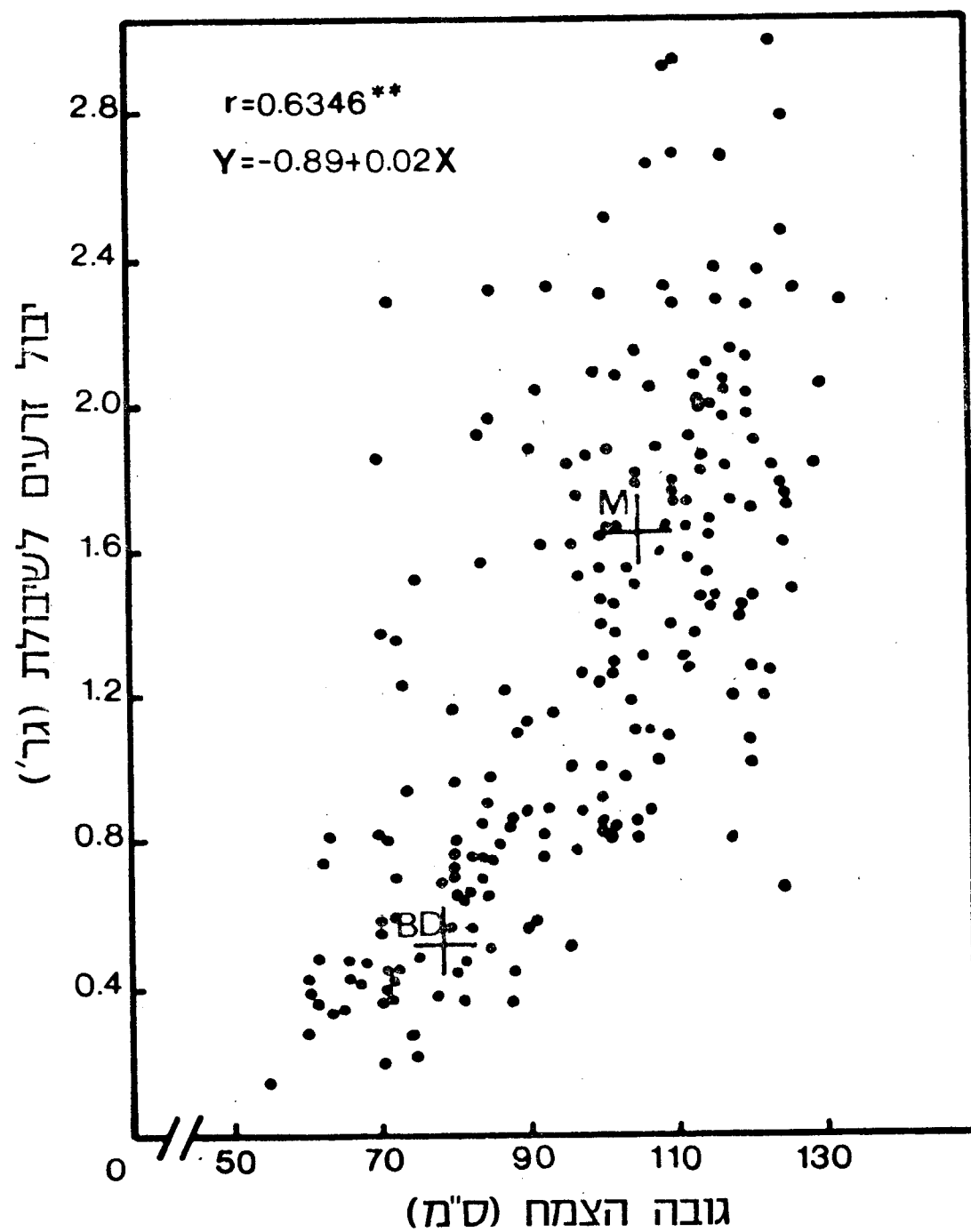
'בית-דגן 233' (BD). (בית-דגן, 1976/1975)





ציור 27: הקשר בין משקל הזרעים לשיבולת לבין גובהם של צאצאי

ההכלאה 'מרים'א'בית-דגן 233' (בית-דגן, 1976/1975)



בהקשר זה נבדקו הקשרים שבין גובה הצמח לבין מרכיבי היבול בצאצאי ההכלאה בין הזן הננסי (70-80 ס"מ) והפגיע 'בית-דגן' 233' לבין הזן הננסי-למחצה (90-110 ס"מ) 'מרים' הסביל למחלה הנ"ל. Law (88) מוצא קשר גנטי מובהק בין גובה הקמה של צמחי חיטה לבין גודל הגרגר שלהם; בצירופים שאותם הוא בדק, הוא דיווח על קיום תאחיזה בין גן לגובה הקמה ובין גן לגודל הגרגר. Brönnimann et al. (17) כחנו צאצאי הכלאות שבין זני חיטה סבילים לבין זנים הפגיעים למחלת ספטורית-הגלומות של החיטה. במחקרם זה בלטה פגיעותם של קווי הטיפוח נמוכי-הקומה, בעוד שרוב הקווים גבוהי-הקומה צוינו כסבילים לפטריה *S. nodorum*.

בכל צירופי ההכלאות והדורות שנבדקו בשתי עונות הגידול בבית-דגן, נמצא קשר ליניארי מובהק ($p=0.01$) בין יכול הזרעים לשיבולת לבין גובה צמחי אוכלוסיות הצאצאים המתפצלות (ציור 27).

נמצא קשר ליניארי מובהק ($p=0.01$) בין מרכיבי יכול שונים (משקל 1000-זרעים ומספר זרעים לשיבולת) לבין גובהם של הצמחים (ציורים 28 ו-29). קשר זה נמצא יציב בכל הדורות, הטיפולים ועונות הגידול. מאחר שתנאי הניסוי חייבו תנאי גידול מיוחדים (Hill plots), במירווחי גידול של 20×20 ס"מ, אין בטחון שקשרים אלה יתקיימו בתנאי הצפיפות המקובלים בזריעה מסחרית. קשרים אלה עשויים לשמש בסיס לשיגרת הטיפוח של זני חיטה סבילים למחלת ספטורית-העלים של החיטה. מתוך אוכלוסיות צאצאים מתפצלות בדורות המוקדמים, אפשר לבחור בקווים המצטיינים בגרגר גדול (משקל 1000-זרעים), על-אף היותם נתונים בתנאי מגיפה. מאוכלוסיות הצאצאים המתפצלת, אפשר לברר קווי טיפוח נמוכי-קומה המצטיינים בגרגר גדול בתנאי מגיפה, ולהימנע מבחירתם של קווי טיפוח גבוהי-קומה שאינם רצויים מבחינה אגרונומית, בשל נטייתם לרביצה.

קשר חיובי הדוק ($r=0.9$) ומובהק ($p=0.01$) נמצא בכל הדורות, הטיפולים, הצירו-פים ועונות הגידול, בין מספר הזרעים לשיבולת לבין משקל הזרעים לשיבולת. תנאי המחיה המועדפים ששררו בניסוי זה איפשרו לצמחים שהצטיינו במספר גרגרים גבוה לשיבולת לבטא את מלוא פוטנציאל ההנבה שלהם. בתנאי תחרות שבחלקות המסחריות ידועים מקרים

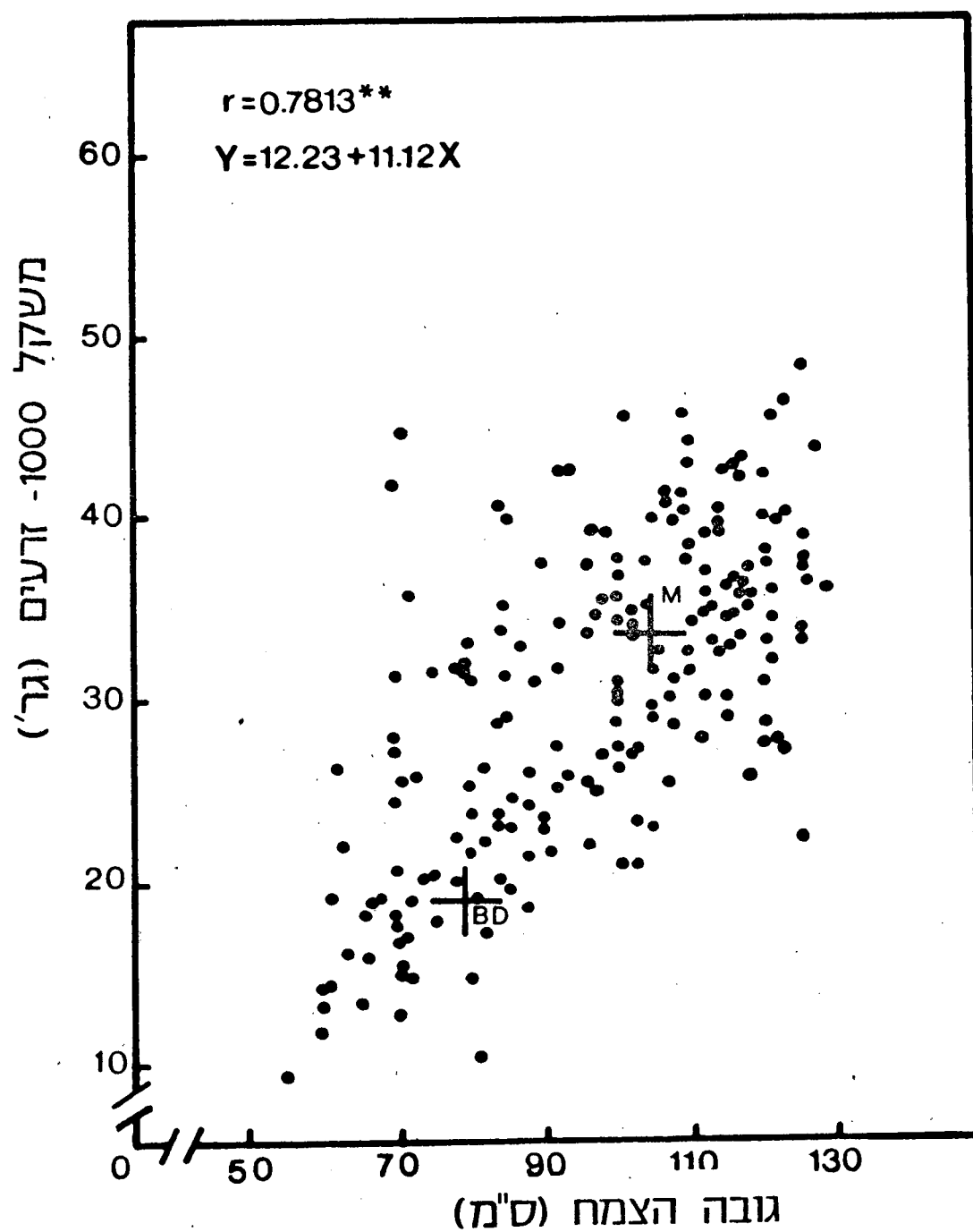
שבהם מספר רב של זרעים לשיבולת עלול למנוע ביטוי כושר ההנבה של זני חיטה (43).

קשר חיובי הדוק ($r=0.8$) ומובהק ($p=0.01$) נמצא בניסוי זה בכל הצירופים, הטיפולים ועונות הגידול, בין גודל הגרגר (משקל 1000-זרעים) לבין יבול הזרעים לשיבולת (ציור 29). בתנאי מגיפת ספטורית-הגלומות של החיטה, מהווה גודל הגרגר, לפי Brönnimann et al. (17) ו-Fossati et al. (53), מדד אמין ונוח לשימוש לבירורם של קווי טיפוח סבילים לפטריה *S. nodorum*. קשר הדוק בין גודל הגרגר (משקל 1000-זרעים) לבין היבול הכללי מאפשר לפשט את תהליך הטיפוח על-ידי שימוש במדד של גודל הגרגר, בשלבי הטיפוח המוקדמים. קווי טיפוח שהצטיינו, לפי אותם המקורות (17, 53), בגרגר כבד ומלא - על-אף תנאי המגיפה ששררו בחלקות הניסוי, ובדומה לתגובתו של ההורה הסביל שגדל באותם התנאים - שימשו בסיס לשיגרת טיפוחם של זנים סבילים לגורם המחלה. עקרון זה נמצא מתאים ליישום על-פי מימצאי הניסוי הנוכחי (ציור 29), ואמור על-כן לשמש בסיס לשיגרת טיפוחם של זני חיטה סבילים למחלת ספטורית-העלים של החיטה. קיומו של קשר בין שני מרכיבי היבול העיקריים (משקל 1000-זרעים ומספר הזרעים לשיבולת) נבדק בצאצאיהם של שתי ההכלאות, בשני הטיפולים ובשתי עונות הגידול.

צמחי גידולים חקלאיים רבים, וצמחי חיטה בכלל זה, מצטיינים בכושר הסתגלות רב, ובאפשרות פיצוי הנובעת מפעולות-גומלין הקיימות בין מרכיבי היבול השונים (40). בשל כושר הסתגלותם של צמחי החיטה לתנאי גידול משתנים, יש להתייחס ספציפית ליחס-הגומלין שנמצאו בין מרכיבי היבול בתנאי התחרות הנמוכה (20×20 ס"מ) ששררו בניסוי זה. בתנאי גידול מסחרי (כ-250 צמחים למ"ר, או 500 שיבולים למ"ר), עשויים להשתנות היחסים בין מרכיבי היבול, ואף להיות מנוגדים, כפי שדיווח Bingham (11) ואפרת (43). באותן עבודות נמצא קשר שלילי בין משקל 1000-זרעים לבין מספר הזרעים לשיבולת באוכלוסיות של זני חיטה רבים. לעומתם, מצביע Knott (79) על אפשרות של קשר חיובי בין גודל הגרגר לבין מספר הזרעים לשיבולת, ובכמה מקרים לא נמצא על-ידו קשר בין אותם המרכיבים. מספר הזרעים לשיבולת הוא תכונה גנטית, הנקבעת כבר בשלב מוקדם של התפתחות צמחי החיטה (76), בעוד שגודל הגרגרים (משקל 1000-זרעים) הוא תכונה המושפעת במידה רבה מתנאי הגידול השוררים במהלך התפתחותו של הצמח. במקרה זה, מתבטאת

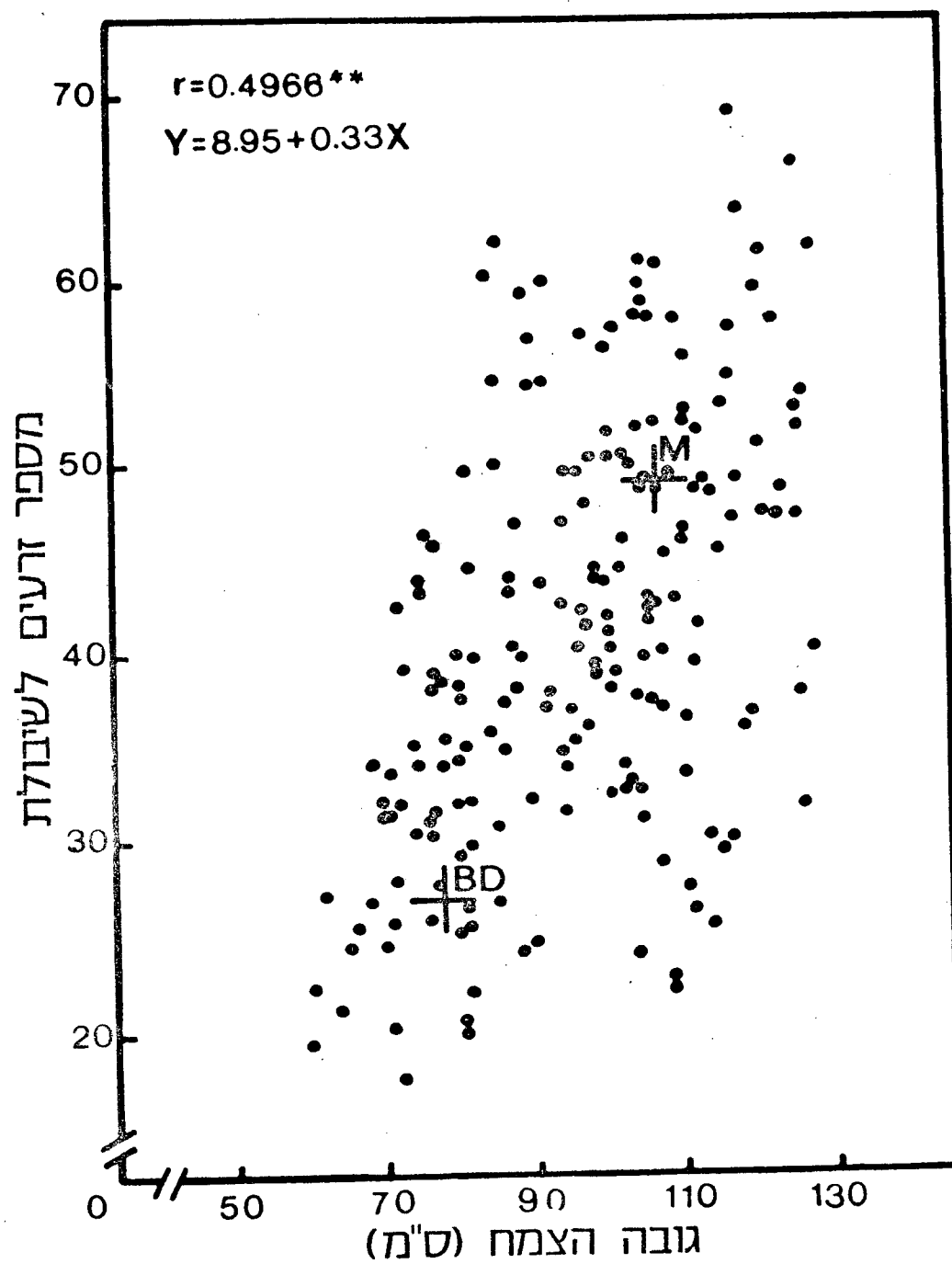
ציור 28: הקשר בין משקל 1000-זרעים לבין גובה צאצאי ההכלאה

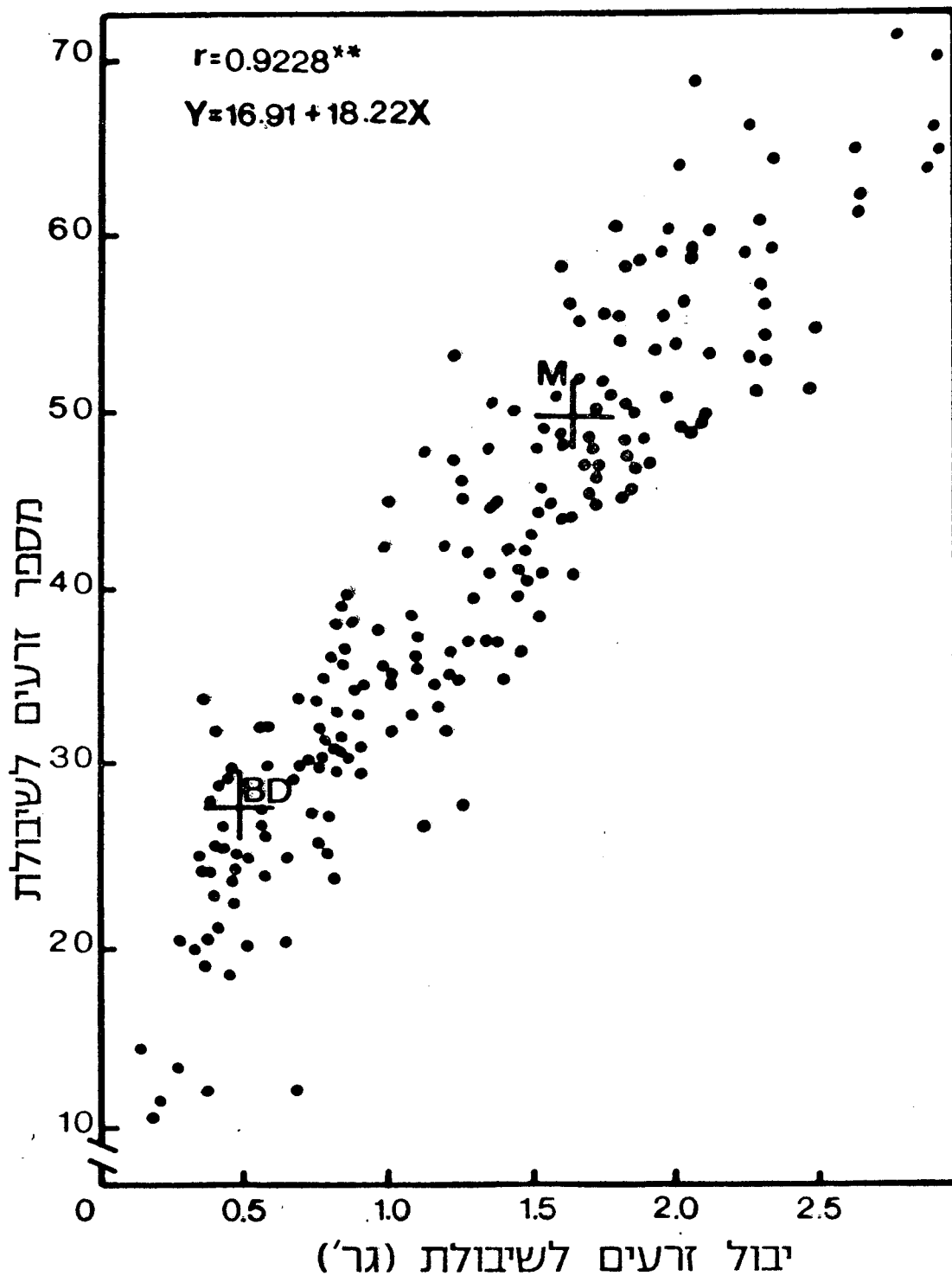
'מרזם'א'בית-דגן 233 (בית-דגן, 1976/1975)



ציור 29: הקשר בין מספר הזרעים לשיבולת לבין גובהם של צאצאי

הכלאה 'מרזם'א'בית-דגן 233' (בית-דגן, 1976/1975)

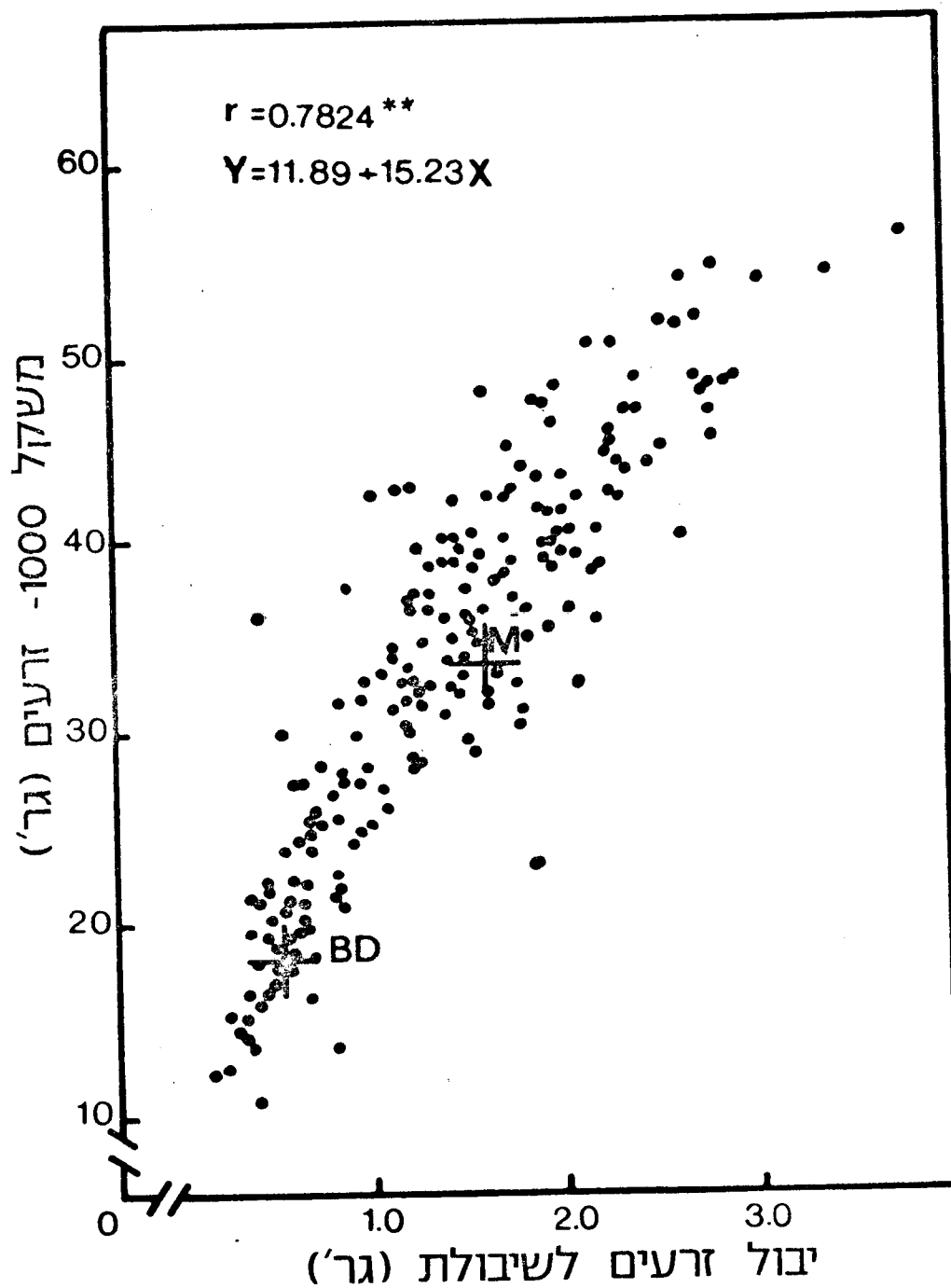




הקשר בין משקל 1000-זרעים לבין יבול הזרעים הכללי

לשיבולת באוכלוסיית צאצאי ההכלאה 'מרים'x'בית-דגן' 233

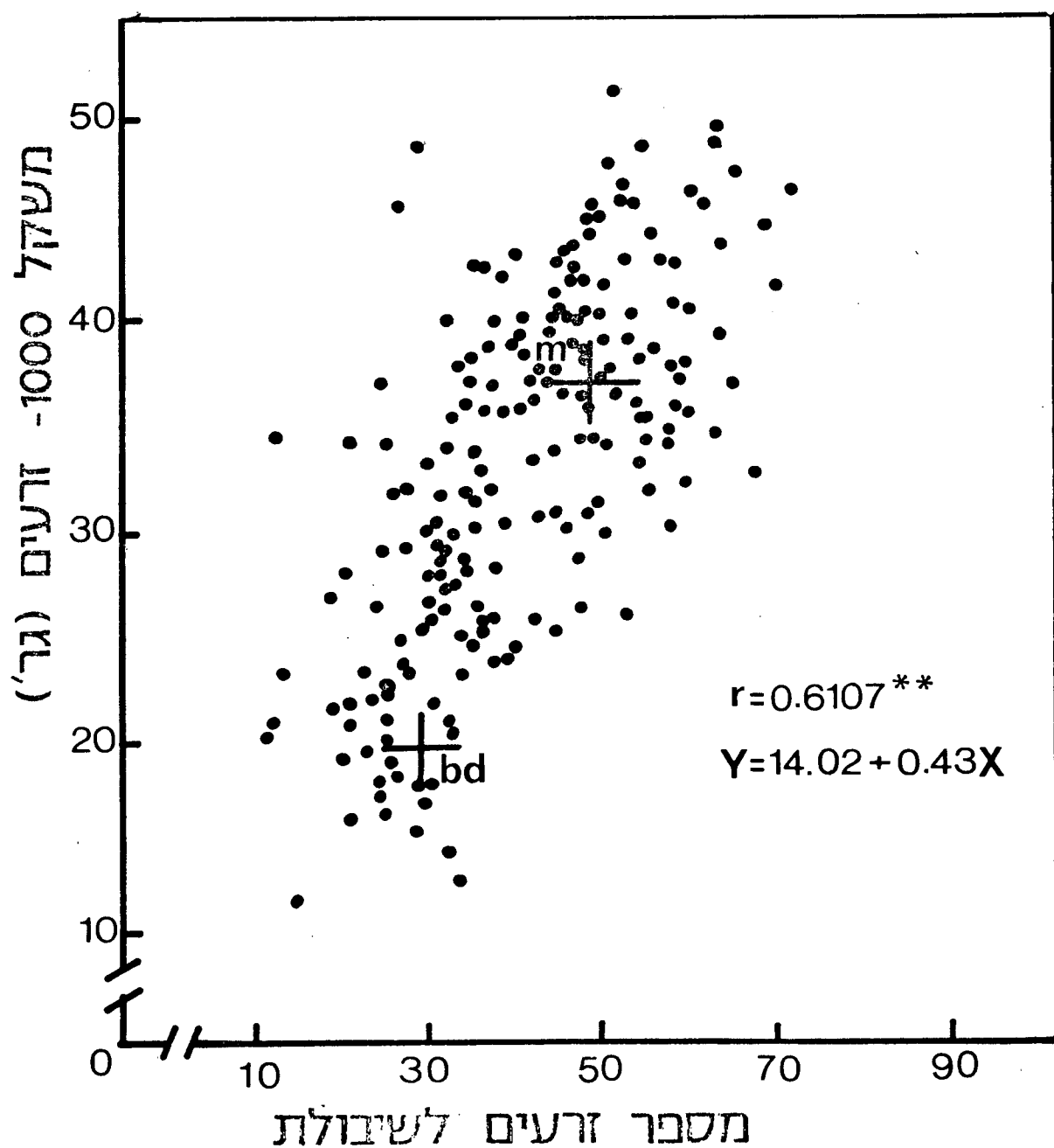
(בית-דגן, 1976/1975)



ציור 32: הקשר בין משקל 1000-זרעים לבין מספר הזרעים לשיבולת

באוכלוסיית צאצאי ההכלאה 'מרזם'א'בית-דגן 233

(בית-דגן, 1976/1975)



התפתחותה של מחלת הספטוריה בשלבי ההבשלה של הצמחים בעיקר בהצטמקות הגרגרים ובירידת משקלם (47).

בניסוי זה נמצא, בכל הצירופים ובשתי עונות הגידול, קשר חיובי ($r=0.8$) ומובהק ($p=0.01$) בין גודל הגרגר לבין מספר הזרעים הממוצע לשיבולת (ציור 32). מאחר שגודל הגרגר (משקל 1000-זרעים) הוא תכונה יציבה בזן הסביל 'מרים', ומאחר שהפעילות הפאתוגנית של הפטריה *S. tritici* פוגעת בעיקר במרכיב יכול זה, כפי שמצוין, אפשר להשתמש במשקל 1000-זרעים כמדד לטיפולם של זני חיטה סבילים. מרכיב יכול זה עשוי לשמש בשלבי הטיפול המוקדמים, ומאחר שנמצא קשר הדוק בין גודל הגרגר לבין היכול הכללי, אפשר לבצע על-פי מדד זה טיפוח ליכול זרעים גבוה בתנאי מגיפה.

פרק ד': היבטים פנולוגיים ופיסיולוגיים של סבילות זני
=====

חיטה שונים למחלת ספטורית-העלים של החיטה
=====

ח ו מ ר י ם ו ש י ט ו ת
=====

סדרת בדיקות נערכה במטרה לברר את אפשרות קיומם של קשרים שונים בין תכונות פנולוגיות ופיסיולוגיות של הזנים לבין סבילותם למחלת ספטורית-העלים של החיטה. בניסויים אלה נערכה השוואה בין חלקות נגועות לחלקות בריאות מחד-גיסא, ובין הזנים מאידך-גיסא. סדרת הבדיקות הותאמה במיוחד לתנאי גידול בשדה, כדי לאפשר השוואה בין הערכים שנתקבלו לבין מרכיבי היכול השונים שנתקבלו מחלקות הניסוי.

1. כלורופיל

20 דיסקיות בקוטר של 0.75 ס"מ נדגמו מעלי-הדגל של 20 צמחים שנבחרו באקראי מכל זן, בכל אחת מחלקות הניסוי המודבקות והמוגנות. כל דיסקית הועברה למבחנה מפוקת שהכילה 2 מ"ל נוזל N,N-Dimethylformamide. המבחנות הוחזקו בכלי אטום לאור, לפי Back et al. (7). בהשוואה מקדימה נמצאה התאמה טובה בין שיטה זו לבין שיטת מיצוי כלורופיל באצטון. לאחר 48 שעות אינקובציה ב-8 מ"צ, הועברו המבחנות לטמפרטורת-חדר למשך שמונה שעות. עוצמת הבליעה (optical density) נמדדה על-ידי ספקטרופוטומטר מסוג קולמן, באורך גל 665 mμ (7). כביקות שימשה מבחנה שהכילה את הנוזל הנקי.

2. פוטנציאל המים (water potential) ברקמת העלה

בדיקה זו נועדה לבחון את הקשר בין מידת התייבשותם של העלים, המבוטאת במידת העלייה בפוטנציאל המים בהם, לבין רמת נגיעותם בפטריה *S. tritici*. הבדיקה נערכה ביום בהיר, בשעות 09:00-11:00, שבהן לא נמצא שינוי בשיעור פתיחת הפיוניות בניסוי מקדים. לבדיקות שימש מיתקן לחץ (pressure bomb) שנבנה במיוחד

לבדיקות-שדה על-ידי א. בלום מהמחלקה לפלחה במרכז וולקני. 10 צמחים מהזנים 'מרים', 'שיאון' ו'ברקאי' סומנו מראש בשדה, על-פי שיעור הכיסוי של הצמחים במיכלאי הפטריה *S. tritici*. שיטת הבדיקה בשדה, באמצעות מכשיר לחץ נייד, מאפשרת לבצע מספר רב של בדיקות בזמן קצר. פוטנציאל המים חושב ביחידות (bar), על-פי הנוסחה:
$$Y = 0.72 + 0.72x$$
, כאשר: x = קריאה במכשיר (שניות עד להופעת טיפת מים מעורק העלה),
 Y = פוטנציאל המים ברקמה.

3. הסרת עלי-הדגל

בדיקה זו נועדה לבחון את תגובתם של זני חיטה שונים להקטנת מקור המוטמעים שלהם בתקופת מילוי הגרגרים, ולהשוותה לתגובתם לפעילות פאתוגנית של הפטריה *S. tritici*. לצורך הבדיקה הוסרו עלי-הדגל מ-50 צמחים שנבחרו באקראי בחלקות הניסוי, בסמוך למועד התבלותם. לאחר ההבשלה נקבעו מרכיבי היבול השונים בכל הזנים על-פי אמות-המידה שתוארו בפרקים א' ו-ב'.

4. יבול זרעים וקש ובדיקות פנולוגיות

לגבי כל אחד מהזנים וכל אחד ממועדי הבדיקות נרשמו - שלב גידול הצמח ודרגת התפתחותו. בסמוך למועד הקציר נאספה מכל חלקה דוגמה אקראית של צמחים שנקצרו בגובה פני-הקרקע, משטח של 1 מ"ר. דוגמות אלו יובשו בתנור בטמפרטורה של 80 מ"צ, במשך 24 שעות, ולאחר-מכן נשקלו הגרגרים והקש בנפרד.

מקדם הקציר (Harvest Index) חושב ייבי כל זן, ובוטא כיחס שבין המשקל היבש של הגרגרים לבין המשקל היבש של הקש (כולל חלקי השיבולת). נוסף לכך, נדגמו באקראי 100 שיבולים מכל חלקה, לקביעת מספר הגרגרים ומשקלם, בממוצע לשיבולת.

5. שטח עלי-הדגל (Flag Leaf Area)

שטחם של עלי-הדגל בזנים השונים נקבע במידגם אקראי של 50 עלי-דגל, שהוסרו מהצמח בסמוך למועד הפריחה. אורכם ורוחבם המירביים של עלי-הדגל נמדדו על-גבי נייר

מילימטרי. השטח חושב כמכפלת האורך המירבי ברוחב המירבי ובמקדם 0.83, כמקובל בכמה מחקרים (37, 52, 104).

בדיקות פיסיולוגיות

הבדיקות הפיסיולוגיות נועדו לבחון מהי השפעת מחלת ספטורית-העלים של החיטה על חומרים ותהליכים בצמח, והאם יש בכך כדי להצביע על סיבות אפשריות להפחתת יבולים בתנאי מגיפה.

כל הבדיקות שתפורטנה להלן נערכו במועדי דיגום שונים במהלך התפתחות הצמחים, בעונת הגידול 1975/1976. הניסויים שיתוארו להלן נערכו בחלקות ניסוי בנות 15 מ"ר כל אחת, בתחנת הניסויים שבמרכז וולקני, בבית-דגן. דגימת הצמחים החלה 97 ימים לאחר הצצת הצמחים, מאחר שבמועד זה אותרו בחלקות המודבקות צמחים רבים שעלי-הדגל שלהם כוסו במיכלאי הפטריה *S. tritici* בשיעור של לא-פחות מ-50% משטחם. ממידגם הצמחים מכל זן ומועד דיגום הופרדו עלי-דגל או שיבולים ל-4 מנות, ששימשו כחזרות. החומר נשמר בהקפאה עמוקה עד למועד בדיקתו. ארבע מנות נוספות בנות 10 גרם מכל זן וטיפול יובשו בתנור ייבוש, בטמפרטורה של 85 מ"צ, במשך 24 שעות, לקביעת אחוז הרטיבות.

הבדיקות הכימיות נערכו ב-1975/1976 במידגמי צמחים מתוך החלקות הנגועות ותבריות של הזנים - 'בית-דגן 233', 'לכיש' ו'מרים'. הבדיקות נערכו בעלי-הדגל ובשיבולים במקביל, כדי לברר אם חלים שינויים כמותיים בתכולתם של כמה חומרים כימיים כתוצאה מנגיעות הצמחים בגורם המחלה. המטרות העיקריות של הבדיקות הכימיות היו:

1. לברר אם משתנה המאזן של כמה חומרים כימיים כתוצאה מהתפתחותה של מחלת ספטורית-העלים של החיטה, בשלושת זני החיטה.
2. לבדוק אם יש התאמה בין השינויים החלים בעלי-הדגל לבין השינויים החלים בשיבולת, ואם שינויים אלה עשויים להצביע על קשר אפשרי ביניהם לבין שינויים שחלו ביבולי הזנים, באותם תנאי נגיעות.

3. לבדוק, באיזה שלב התפתחות של הצמח ובאיזו רמת נגיעות תתבטא הפעילות הפאטוגנית של הפטריה בעוצמה המירבית בתכולתם של מספר חומרים כימיים בצמח.

4. לאור השוואת תגובותיהם של זני חיטה פגיעים וסבילים לפטריה *S. tritici*, האם אפשר להסביר את יתרוננו של זן סביל על-פני זן שאינו סביל.

קושי מסוים במהלך הבדיקות הכימיות נבע מהצורך לבחור מספר גדול יחסית של צמחים נגועים, שיהיו ברמת נגיעות אחידה ככל-האפשר. רק 97 ימים לאחר ההצצה נמצא מידגם מתאים, ברמת הכיסוי הרצויה, ועל-כן חסר מידע לגבי שלבים מוקדמים יותר בהתפתחות הצמחים.

שיטת הבדיקות הכימיות

עלי-דגל או שיבולים במשקל קבוע עורבלו במהירות גבוהה, לאחר שנמהלו במים מזוקקים, ביחס של 1:10.

חומצות אמינו חופשיות

ל-0.5 מ"ל מהנוזל העליון הוספו 0.5 מ"ל נינהידרין 3% בצלוסול 50%, וכן 0.5 מ"ל בופר אצטאט ב-PH=5.3 + עקבות של NaCN. החומר הורתח במשך 15 דקות, ולאחר הקירור הוספו 5 מ"ל איזו-פרופנול 50%. הצפיפות האופטית (OD) נקראה באורך גל של 570 מילימיקרון. הביטוי הכמותי על-פי עקומת כיול ניתן ביחידות של מיקרוגרם חומר ב-1 מ"ל תמיסה.

סוכרים מחזרים

ל-0.5 מ"ל מהנוזל העליון הוספו 1 מ"ל ריאגנט Folin, והחומר הורתח במשך 10 דקות. לאחר הקירור נמהלה התמיסה ב-5 מ"ל H_2O . הצפיפות האופטית נקראה באורך גל של 550 מילימיקרון.

חנקן אמוני וניטראטי

לאחר הרתחה וקירור, הועברו 10 מ"ל מהתסנין לבקבוק קילדאל ונמהלו ב-10 מ"ל H_2O , בתוספת 0.2 גר' MgO. התמיסה זוקקה ל-5 מ"ל חומצה בורית 2%, שאליה הוסף אינדיקטור טאשירו (מתיל כחול + מתיל אדום). לאחר-מכן טוטרם התמיסה עם $0.005N H_2SO_4$. מהטיטור חושבה כמות האמוניה. לאותו בקבוק הוספו 0.2 גר' Devarda's alloy. הנוזל זוקק שנית ל-5 מ"ל חומצה בורית 2%, בנפח של 5 מ"ל. לאחר טיטור עם חומצה גופרתית $0.005N$, חושבה כמות הניטראט ובוטאה במיליאקוויו-וולאנט בליטר תמיסה.

פוספאט

1 מ"ל מהתסנין נמהל ב-6 מ"ל H_2O , ולאחר-מכן נוספו לתמיסה 2 מ"ל אמוניום מוליבדט בחומצה גופרתית. קריאה ראשונה בספקטרופוטומטר נערכה באורך גל של 600 מילימיקרון. לאחר-מכן הוספו 0.5 מ"ל $SnCl_2$ טרי, ונערכה קריאה שניה. ההפרש בין שתי הקריאות משמש לקביעת ריכוז הזרחן בתמיסה באמצעות עקומת כיוול.

אינקורפורציה וטראנסלוקאציה של פחמן רדיואקטיבי

מכל זן וטיפול שנבחנו בחלקות הניסוי בבית-דגן, נבחרו באקראי שישה צמחים, במועדי גידול שונים ב-1975/1976, לצורך הבדיקה של פחמן רדיואקטיבי, שתואר להלן. בעונת הגידול הקודמת (1974/1975) נבדקו פרטי השיטה לצורך קביעת משך הפולס הרדיואקטיבי ומשך האינקובציה המיטביים. הבדיקות הנ"ל נערכו במועדים חופפים לאלה של הבדיקות הפיסיולוגיות. הגז $^{14}CO_2$ הופק מ-Sodium bicarbonate ($NaH^{14}CO_3$), specific activity של 59.4 mci/mmol. מתוצרת U.S.A., Radiochemical Center. למתן הפולס הרדיואקטיבי, הועברו כ-200 Mci של החומר הרדיואקטיבי לבקבוק שנאטם על-ידי צינור גמיש, הסגור על-ידי שסתום. הגז $^{14}CO_2$ הופק בתוך הבקבוק על-ידי תוספת חומצה גופרתית 1N. כל אחד מעלי-הדגל של מידגם הצמחים נעטף בשקית פוליאיתילן בגודל של 20x7 ס"מ; השקית נאטמה בסרט דביק, למניעת דליפה. מייד לאחר-מכן הוזרקו

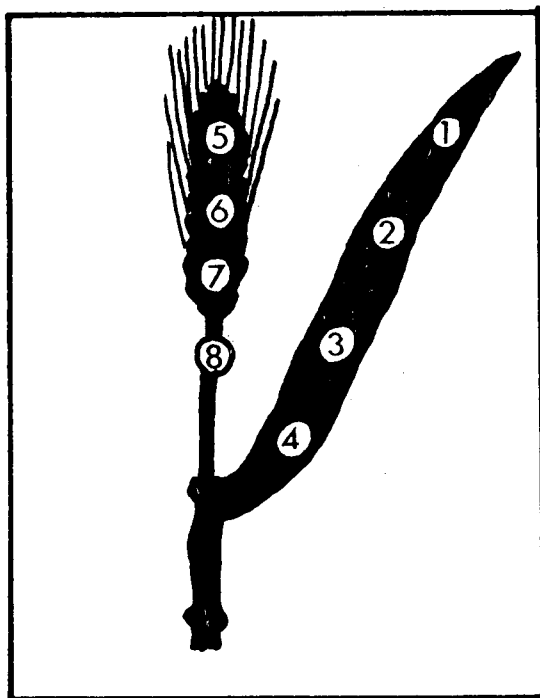
לכל שקית 2.5 סמ"ק אוויר שנשאב מהבקבוק שהכיל את הגז המסומן. כשעה לאחר מתן הפולס הרדיואקטיבי, הוסרו השקיות. הצמחים המטופלים נעקרו כעבור 24 שעות והועברו למעבדה. מייד לאחר העקירה, עברו הצמחים קיבוע וייבוש מהיר באמצעות חימום. מניית התפרקויות רדיואקטיביות ביחידת-זמן (CPM) נעשתה בשמונה מקומות בצמח (ציור 31), בעזרת מונה גייגר. נוסף לכך, נערכו אוטורדיוגרמות של הצמחים לצורך השוואה. תהליך הבדיקה שתואר לעיל איפשר עריכת הבדיקות בתנאי שדה. הבדיקות האלה נעשו במקביל לכל הבדיקות הכימיות שנעשו באותן חלקות ניסוי. התהליך הנ"ל מאפשר לערוך מספר גדול של בדיקות בתוך זמן קצר.

תוצאות ודיון =====

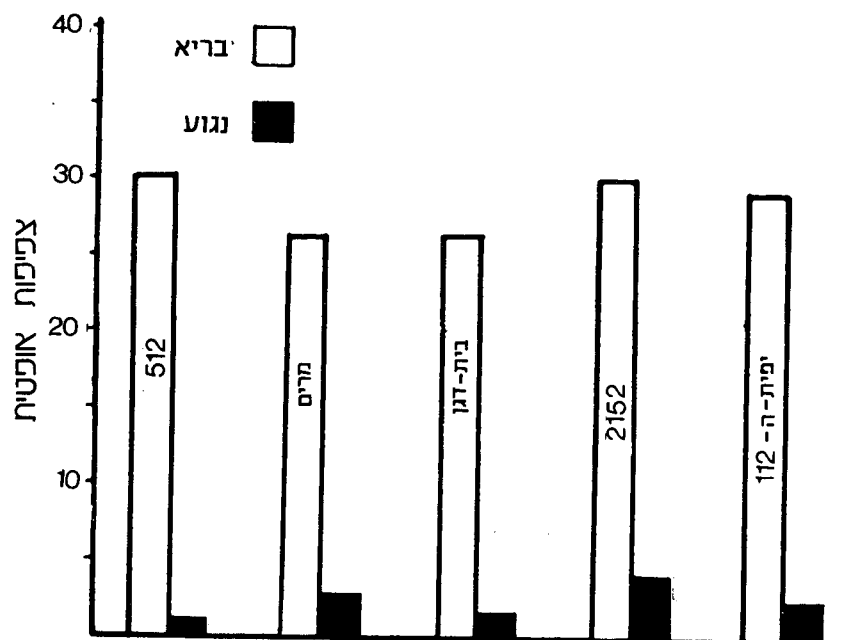
במחקרים רבים נבחנה האפשרות לקיומם של קשרים בין תכונות מורפולוגיות ותהליכים פיסיולוגיים לבין כושר הנבתם של דגניים. במחקרים השונים אפשר למצוא כמה דעות על מידת תרומתם של חלקי הצמח השונים ליכול הגרגרים.

כמה חוקרים (38, 39, 109, 148) תומכים בדעה שחלקי הצמח העליונים, ובמיוחד עלי-הדגל וחלקי השיבולת, משפיעים במידה מכרעת על רמת היכול של הדגניים. לדעת כמה מהם (67, 100, 112), משפיע השטח המטמיע של עלי-הדגל על כושר הנבתם של זני חיטה, ואף הוצע להשתמש בתכונה זו כמדד לברירתם של קווי טיפוח עתירי-יכול. במדידת השטח של עלי-הדגל בזני החיטה השונים, לא נמצא הבדל מובהק ביניהם (טבלה 18). כדי להעריך את תרומתם של עלי-הדגל ליכול הגרגרים בזנים השונים, הוסרו עלי-הדגל מ-100 צמחים בכל זן, לאחר ההשתבלות. מרכיבי היכול במידגם הצמחים שמהם הוסרו עלי-הדגל הושוו לאלה של צמחי הביקורת באותו המספר (טבלה 18). נמצא, שהסרת עלי-הדגל גרמה לפחיתה ביכול הגרגרים בשיעור של 17.5-20.1 אחוזים, בהשוואה לצמחי הביקורת בזנים השונים. הבדל הפחת היה מובהק בין הטיפולים, אך לא-מובהק - בין הזנים.

ציור 33: שמונת האתרים בצמח שבהם נערכה מנייה רדיואקטיבית



ציור 34: דיכוז הכלורופיל בעלים נגועים ובריאים של חמישה זני חיטה
(בית-דגן, 1975/1974)



על-פי טבלה 18, לא אובחן שוני בין תגובותיהם של ארבעת הזנים לחיתוך עלי-הדגל. אולם, כדי לקבוע בוודאות, אם קיים הבדל בין תגובותיהם של זני חיטה שונים להסרת עלי-הדגל ועלים אחרים, יש לחזור על הפעולה במועדים שונים וברמות חיתוך שונות.

בזני החיטה שנכללו בניסוי, נבדק ריכוז הכלורופיל בקטעי העלה הנגועים, שהיו מכוסים במיכלאי הפטריה *S. tritici*, ובקטעי עלים שנשארו חופשיים מגורם המחלה. מטרת הבדיקה היתה, כאמור, לברר אם רמת הכלורופיל דומה או שונה בזני החיטה השונים, וכיצד משפיעה פעילות הפטריה על ריכוזו. הבדיקה נערכה ב-50 דיסקיות שהוסרו מעלי-הדגל, ואשר שטח כל אחת מהן - 0.75 סמ"ר.

התוצאות (ציור 34), המבטאות את ריכוז הכלורופיל כעוצמת בליעה (OD) באורך של גל 665 מילימיקרון, מצביעות על אחידות בין הזנים השונים. הירידה בעוצמת הבליעה של מיצוי עלים נגועים היתה חדה ביותר, אך לא נמצאו הבדלים מובהקים בין הזנים. נראה, שהפטריה הורסת את הכלורופיל בקטעי הרקמה הנגועים בכל הזנים, בלא הבדל בתכונות הזן ובתגובתו לפעילות פאתוגנית של הפטריה *S. tritici*.

השפעת המחלה על דרגת המיום של רקמות נגועות

במקביל לבדיקת הרס הכלורופיל בקטעי רקמה נגועים, נבדקה דרגת המיום של הרקמות הנאקרוטיות הנגועות, בהשוואה לרקמות שנשארו חופשיות מגורם המחלה. הבדיקה נערכה ב-50 דיסקיות שנדגמו מעלי-הדגל של זני החיטה השונים, ואשר שטח כל אחת מהן - 0.75 סמ"ר.

גם בבדיקה זו (ציור 35) לא נמצאו הבדלים מובהקים בין הזנים השונים מבחינת אחוז הרטיבות של רקמות נגועות או בריאות. בכל הזנים שנבדקו נמצא, כי הפטריה גורמת ירידה רבה באחוז הרטיבות - מרמה של כ-80% ברקמות הבריאות עד 30%-40% ברקמות הנגועות. ועוד נמצא, כי התייבשות העלים מוגבלת לשטחי העלה הנגועים, בעוד שבקטעי העלה שנשמרו חופשיים מגורם המחלה בעלים הנגועים נשמרה דרגת מיום דומה לזו שבעלים הבריאים.

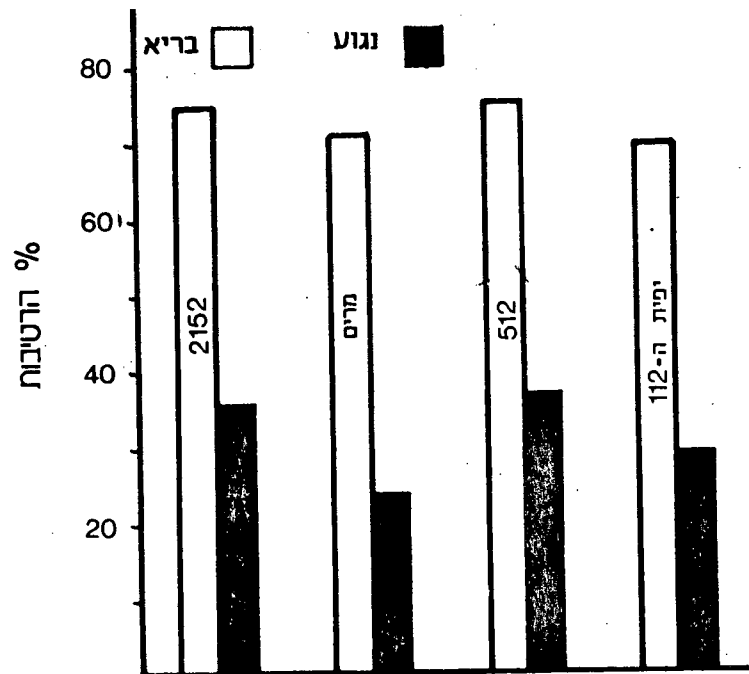
טבלה 18: תרומות על-הדגל ליכול הארגונים של זני חיסה שונים

מרכיב היכול	מספר זרעים לשכיכולת		משקל 1000-זרעים		יכול זרעים לשכיכולת	
הזן	מספר*	הפסד (%)	גרם*	הפסד (%)	גרם*	הפסד (%)
ברקאי'	40.34	14.9	39.08	18.5	1.57	20.1
מרזם'	33.73	11.7	42.48	20.0	1.43	19.8
שיאון'	31.68	6.8	41.54	20.1	1.31	17.5
יפית'	48.23	12.1	33.78	9.0	1.46	10.2

* ביקורת מוגנת

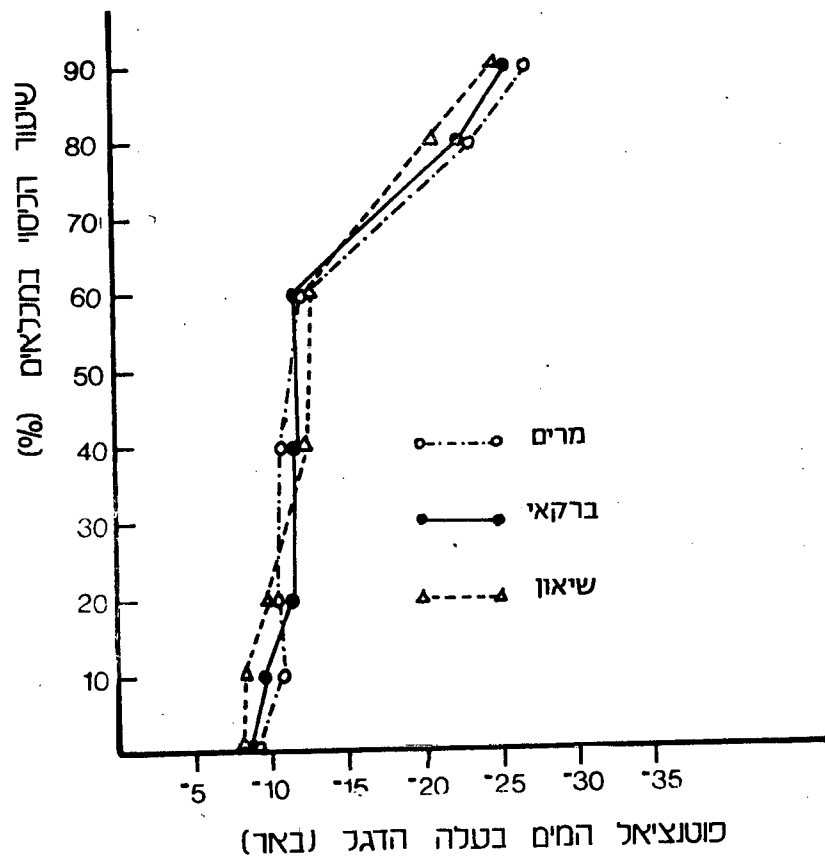
ציור 35: השפעת הפטריה *S. tritici* על דרגת המיום של רקמות-עלה

נגועות, בחמישה זני חיטה (בית-דגן, 1975/1974)



ציור 36: הקשר בין השינוי בפוטנציאל המים של עלים נגועים לבין אחוז

כיסויים במיכלאי הפטריה *S. tritici* (בית-דגן, 1975/1974)



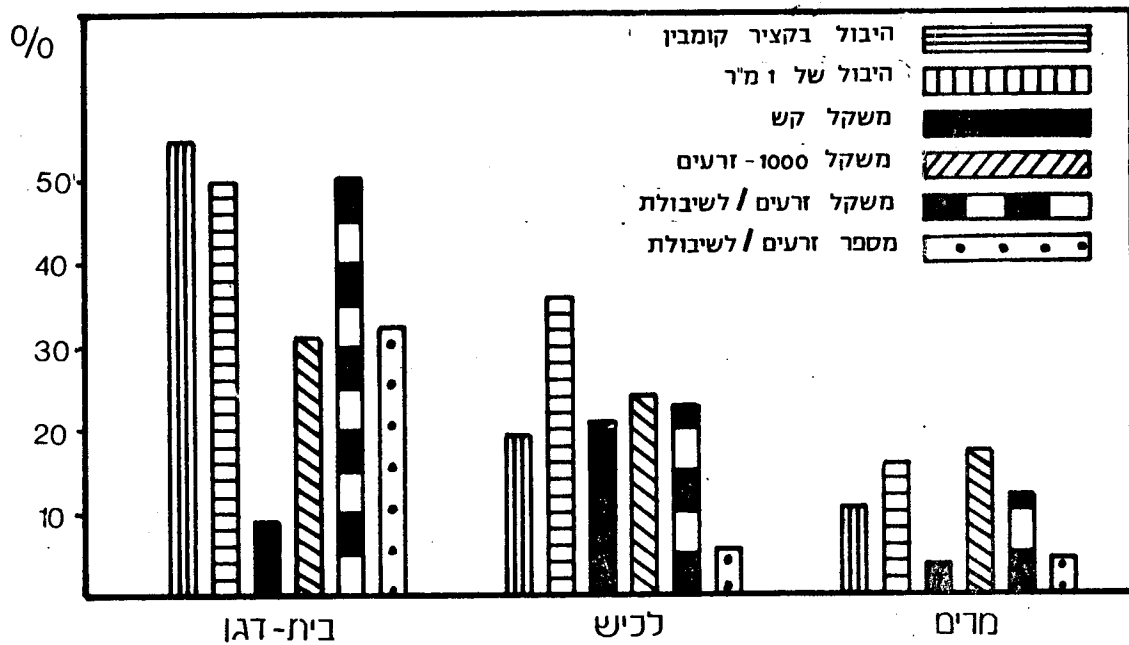
הנסיון לברר אם קיים קשר בין אחוז הכיסוי של עלי חיטה נגועים במיכלאי הפטריה לבין פוטנציאל המים ברקמת העלה נעשה, כאמור, באמצעות מכשיר לחץ שהותאם במיוחד לבדיקות שדה. לאחר שסומנו בשדה עלי-דגל משלושה זנים שהיו בעלי רמות כיסוי שונות במיכלאים, נמדד בהם, כאמור, הלחץ הדרוש להוצאת טיפת מים ראשונה מהעורק הראשי של העלה. בדיקה זו נמצאה בלתי-מתאימה לקביעת השפעתה של המחלה על פוטנציאל המים, משום שברמת כיסוי של 60-70 אחוזים מכלל שטח העלה הנבדק, מספיק השטח שנשאר חופשי ממיכלאי הפטריה לספק את טיפת המים בלחצים הדומים לאלה הנדרשים בעלים בריאים. רק ברמות כיסוי גבוהות ביותר - כלומר, 80-90 אחוזים משטח העלה הנבדק - מתבטאת התייבשות הרקמות בעלייה חדה של פוטנציאל המים. שלושת הזנים שנבדקו לא נבדלו זה מזה בפוטנציאל המים בכל רמות הכיסוי שנבחנו (ציור 36).

מהשוואת שיעורי הפחיתה במרכיבי היבול השונים של זני החיטה (ציור 37), אפשר לעמוד על כמה נקודות:

1. רמת הכיסוי במיכלאי הפטריה בחלקות הניסוי, בעונת 1975/1976, היתה גבוהה והתבטאה: בזן הרגיש והפגיע 'בית-דגן 233' - בשיעור של 84%, בזן 'לכיש' - בשיעור של 81%, ובזן 'מרים' - בשיעור של 82%, בממוצע לשלושת העלים העליונים והנדן.
2. בזן הרגיש והפגיע 'בית-דגן 233' פחת היבול כדי 50%, לעומת חלקות הביקורת, בעקבות פעילות הפטריה *S. tritici*; בזן 'לכיש' היו הפסדי היבול מתונים יחסית, ובזן 'מרים' - נמוכים מאלה של 'לכיש', על-אף רמת הכיסוי הגבוהה במיכלאים שנמצאה בשני זנים אלה.
3. הפסדי היבול מקציר הקומביין היו קרובים לאלה שנמצאו במידגמים האקראיים של 1 מ"ר, שנדגמו מכל חלקת ניסוי.
4. הפחיתה בגודל הגרגר (משקל 1000-זרעים) מהווה כשני-שלישים משיעור הפחיתה ביבול, בעוד שהפחיתה במספר הגרגרים לשיבולת היתה כשליש מהפסד היבול הכללי.

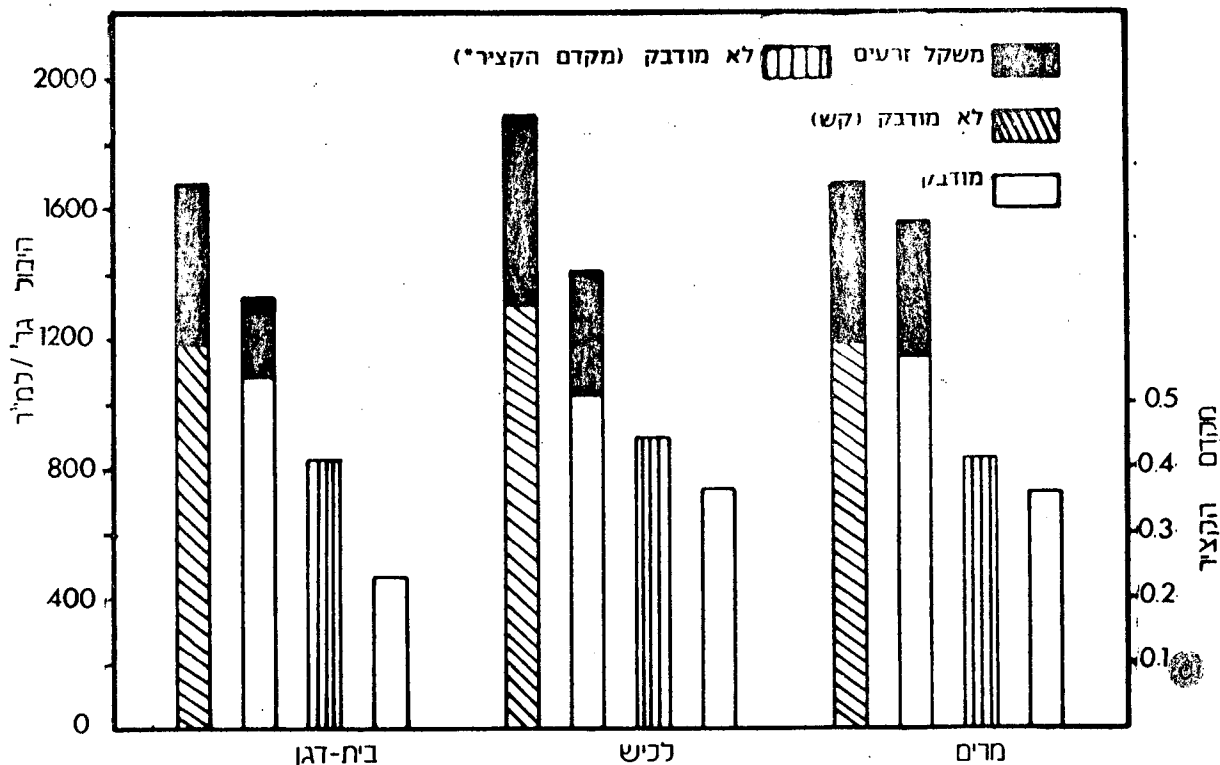
של שלושה זני חיטה, שנקצרו בשיטות שונות (בית-דגן,

1976/1975)



ציור 38: השינוי במקדם הקציר (Harvest Index) בעקבות הפעילות

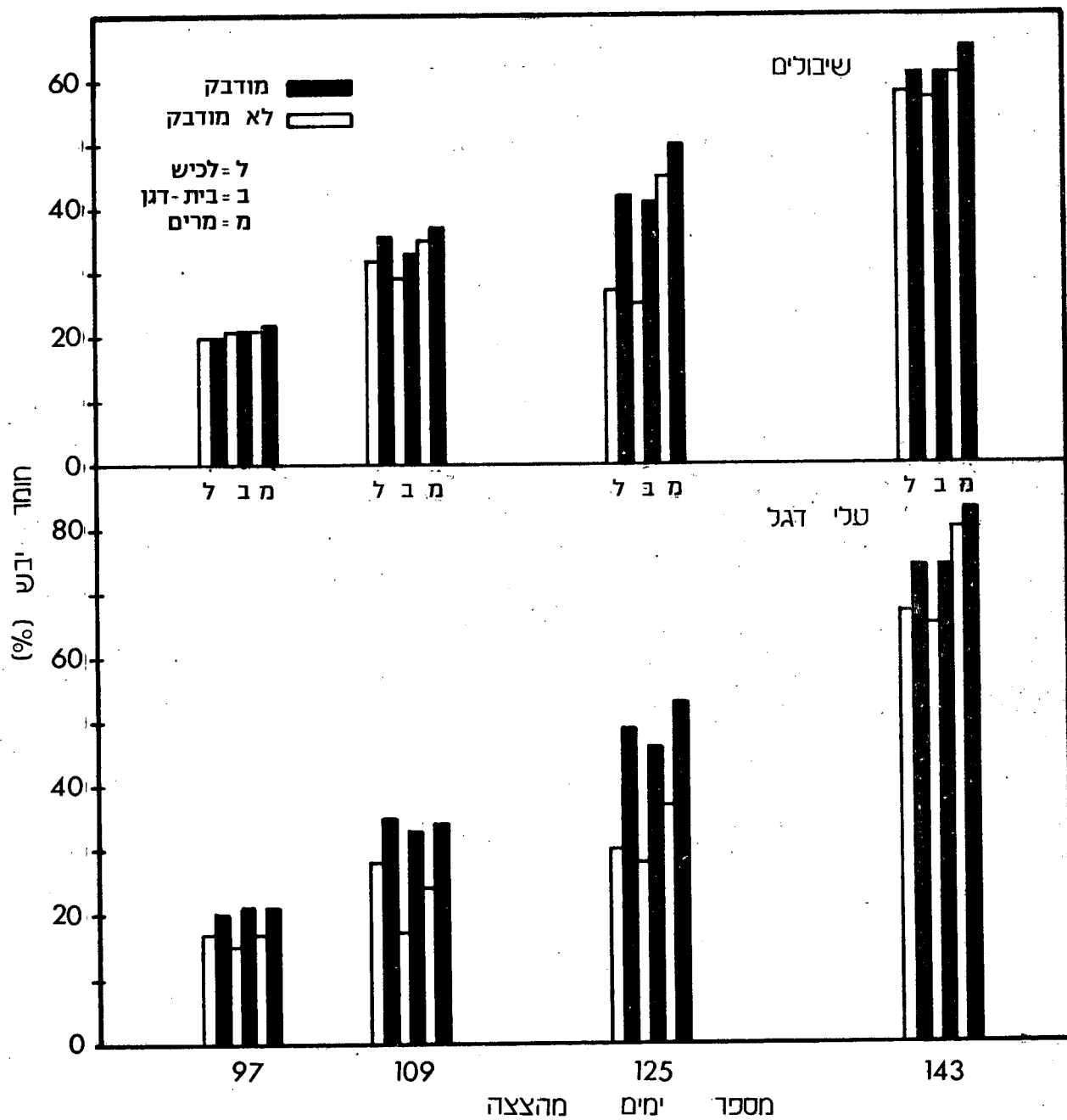
הפאתוגנית של הפטריה *S. tritici* (בית-דגן, 1976/1975)



* מקדם הקציר = $\frac{\text{משקל זרעים (חומר יבש)}}{\text{משקל הקש (" ")}}$

ציור 39: התליכשות עלי-הדגל והשיבולים כתוצאה מפעילות הפטריה

S. tritici בשלושה זני חיטה (בית-דגן, 1976/1975)



5. הפחיתה במשקל היבש של הקש בכל שלושת הזנים היתה נמוכה, יחסית לפחיתה ביבול הגרגרים ובמשקל 1000-זרעים. השפעת המחלה על היחס שבין המשקל היבש של הגרגרים למשקל היבש של הקש (מקדם הקציר = Harvest Index) מתוארת בציור 38.

מתוך עיון בציור 38 עולה, שהירידה במדד הקציר בכל זן התאימה לשיעור הפחיתה במשקל הגרגרים, מאחר שמשקל הקש אינו משתנה, כאמור, במידה ניכרת בעקבות פעילות הפטריה. אמנם, בזן הפגיע 'בית-דגן 233' התבטאה הפחיתה הגבוהה במשקל הגרגרים (כתוצאה מגורם המחלה) בירידה מתאימה במדד הקציר (HI), בעוד שבשני הזנים האחרים היו השינויים בערכים אלה מתונים, יחסית. במקרים אחדים נמצא, אמנם, שגורמים המפחיתים את משקל הגרגרים ואינם משפיעים על צמיחת החיטה, גורמים לירידה ב-HI (52, 141).

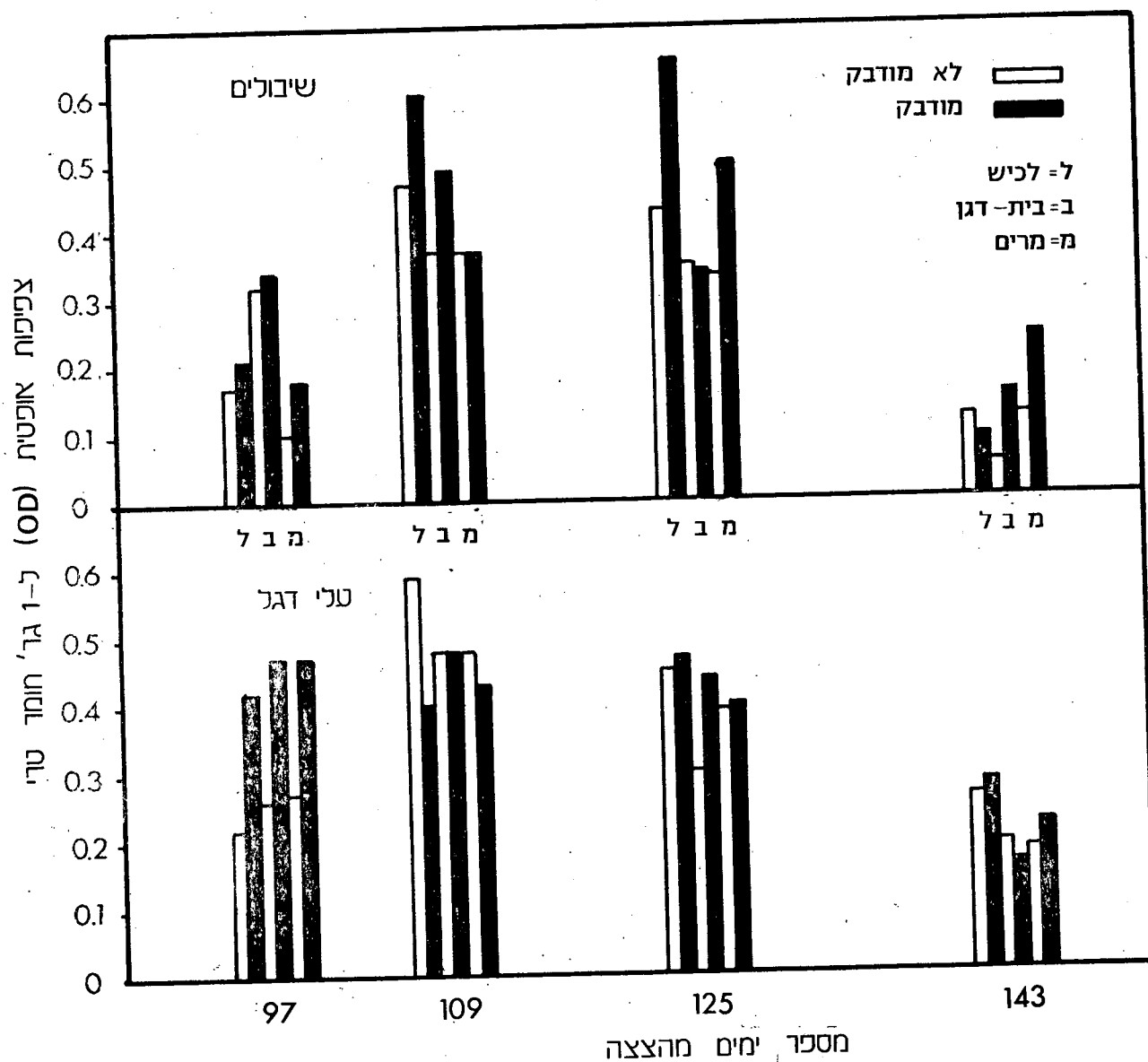
בכל אחד מארבעת מועדי הבדיקות נקבע אחוז הרטיבות של עלי-הדגל והשיבולים, כדי שאפשר יהיה לייחס את התוצאות למשקל טרי או יבש, ולערוך ביניהם השוואה. מתוצאות הבדיקה (ציור 39) מתברר, כי בעלי-הדגל הנגועים חלה ירידה באחוז הרטיבות כבר לאחר 97 ימים מההצצה, בעוד שבשיבולים התבטאה הפחיתה באחוז הרטיבות רק כ-125 ימים לאחר ההצצה. 143 ימים לאחר ההצצה מיטשטש ההבדל באחוז הרטיבות בין צמחים נגועים ובריאים, מאחר שבמועד זה החלו הצמחים להתייבש לקראת סיום הבשלתם. בכל המקרים לא היה הבדל מובהק בין הזנים השונים מבחינת דרגת ההתייבשות.

בכמה מחקרים שבהם נבדקה תכולת חומצות אמיניות חופשיות בעלים שהודבקו בגורמי מחלות שונים, דווח על עלייה בריכוז החומצות האמיניות בקטעי העלה המודבקים (32, 104, 129). עלייה זו מוסברת בעיקר על-ידי פעילותו של גורם המחלה ברקמה הצמחית, פעילות הגורמת לסינתסה מואצת של חלבונים, הן בתפטיר הפטרייתי והן ברקמת העלה הנגועה. בניסוי זה בולטת (ציור 40) עלייה בריכוזן של חומצות אמיניות חופשיות בעלי-הדגל הנגועים, במועד הבדיקה הראשון (97 ימים מההצצה). עלייה בריכוז החומצות האמיניות החופשיות נמצאה בשיבולים במועד מאוחר יותר. על-אף המגמה הכללית של עלייה בריכוזן של חומצות אמיניות חופשיות בעלים ובשיבולים של צמחים נגועים, לעומת צמחי

ציור 40: השינוי בתכולת החומצות האמיניות החופשיות בעלי-הדגל

ובשיבולים של שלושה זני חיטה בעקבות פעילות הפטריה

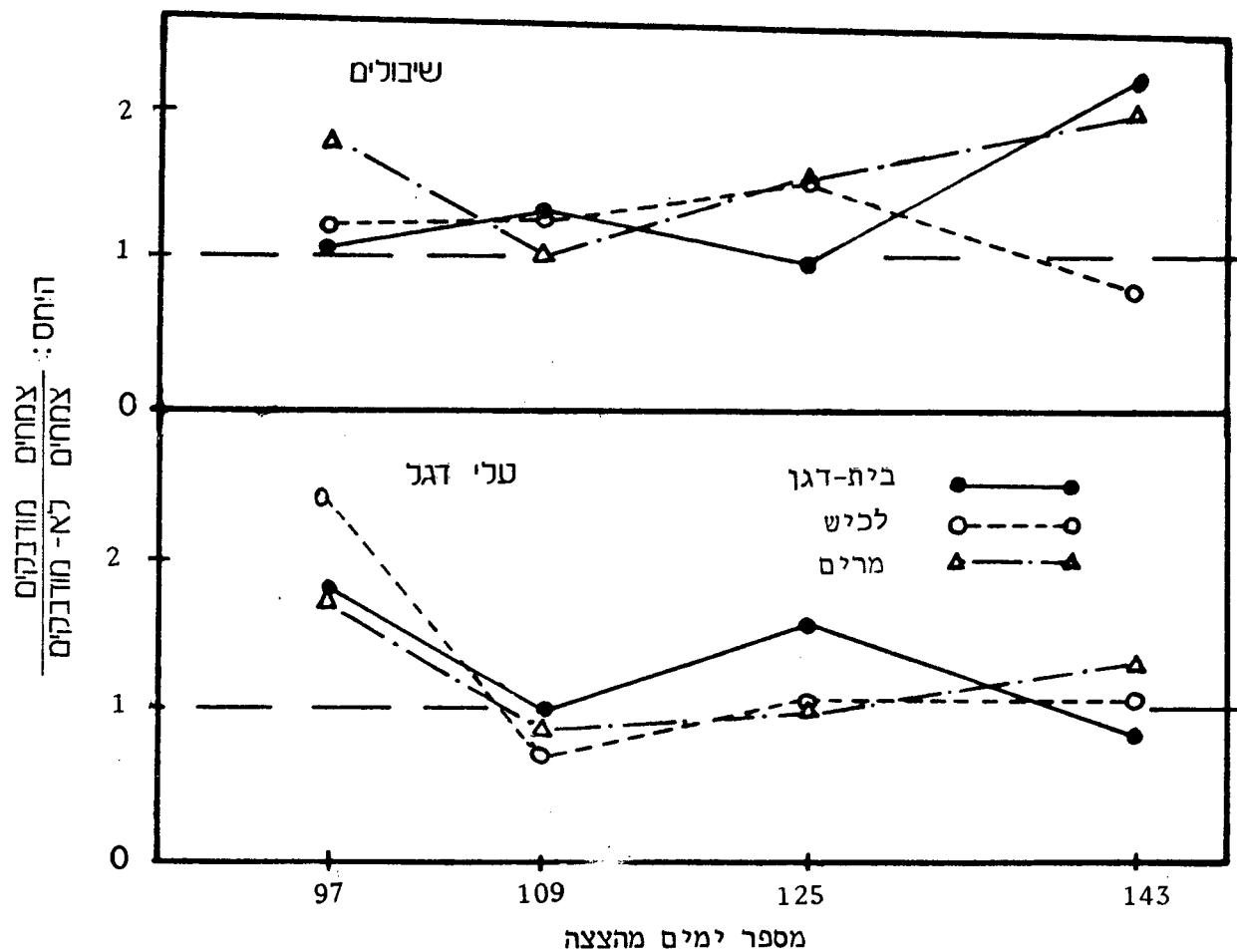
S. tritici (בית-דגן, 1976/1975)



ציור 41: היחס בין תכולתן של חומצות אמיניות חופשיות בצמחים

הנגועים לתכולתן בצמחים הבריאים בשלושה זני חיטה

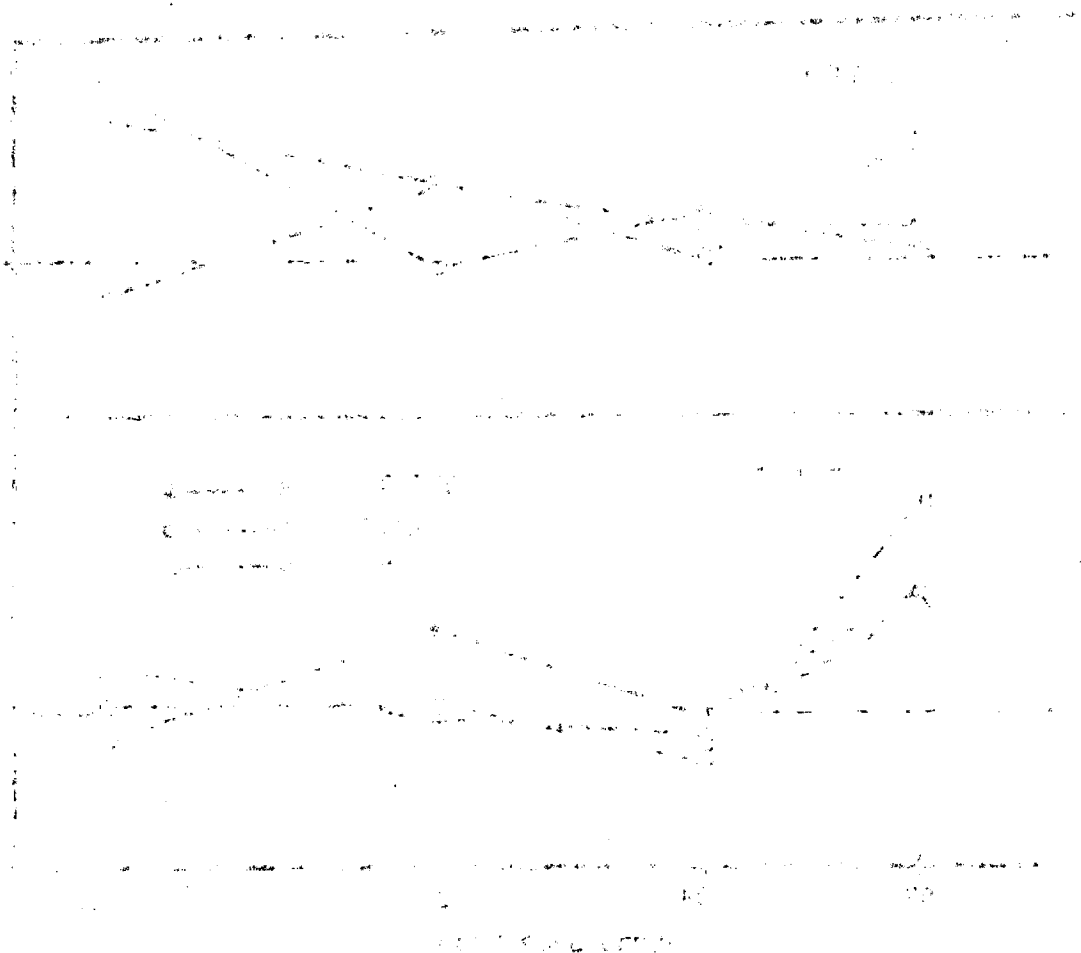
(בית-דגן, 1976/1975)



1. The first part of the report is a general introduction to the subject of the study.

2. The second part of the report is a detailed description of the methods used in the study.

3. The third part of the report is a discussion of the results of the study.

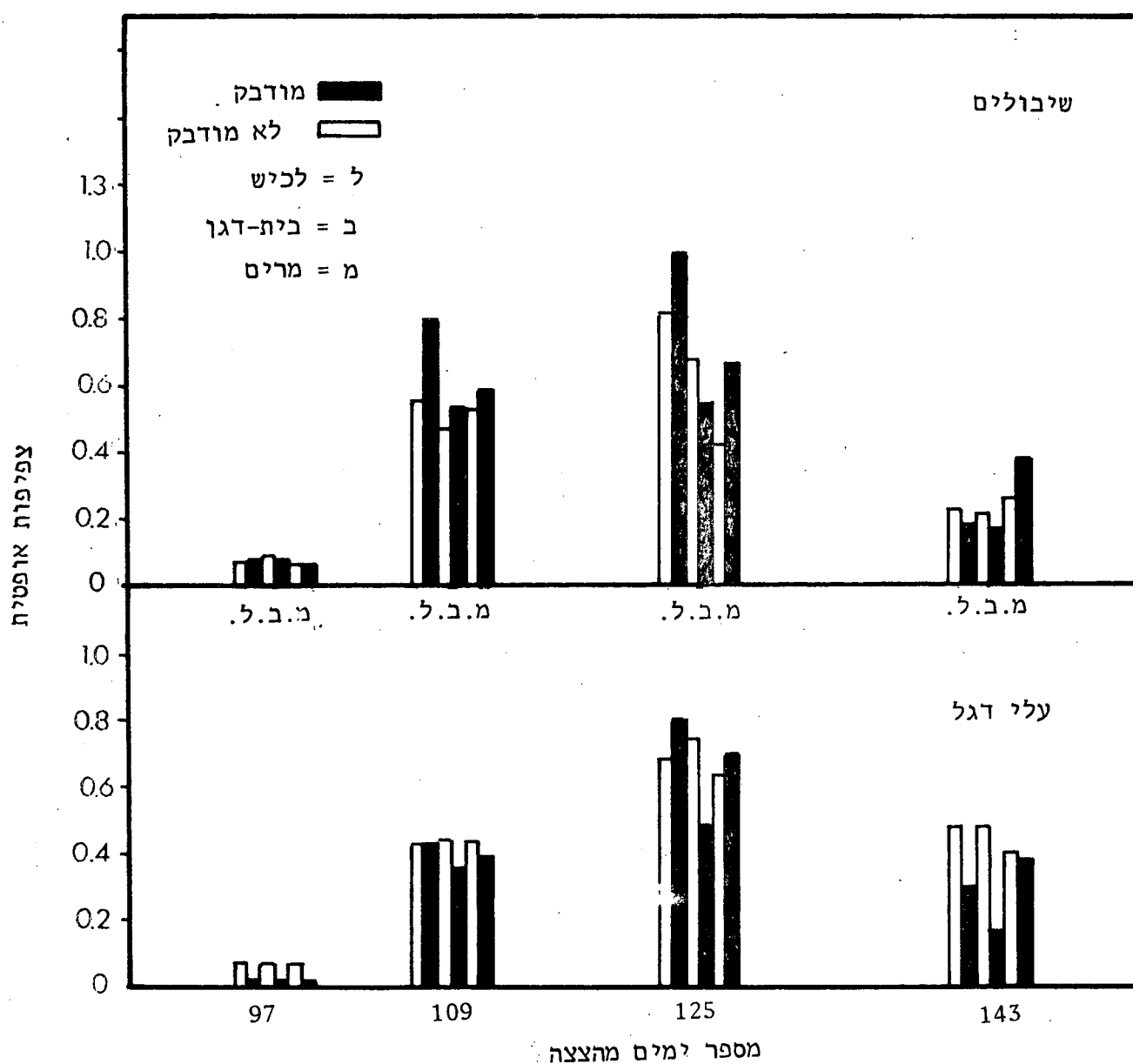


הביקורת, הרי בכמה מקרים נמצאה מגמה בלתי-אחידה. ייתכן, שאי-היציבות בתגובת הזנים, המתבטאת בשינוי בריכוז החומצות האמיניות, נובעת בחלקה מהבדלים ברמות הכיסוי של עלי המידגם במיכלאים. בשל השונות הגבוהה, בדרך-כלל, שבין החזרות באותו הזן והטיפול, הרי ההבדל בין הזנים אינו מובהק, ברוב המקרים. לא נמצאה תגובה המאפיינת זן אחד על-פני הזנים האחרים בבדיקה זו. המגמה הכללית היא (ציורים 40 ו-41) - עליה בריכוזן של החומצות האמיניות החופשיות בחלקי הצמח הנגועים, לעומת הצמחים הבריאים.

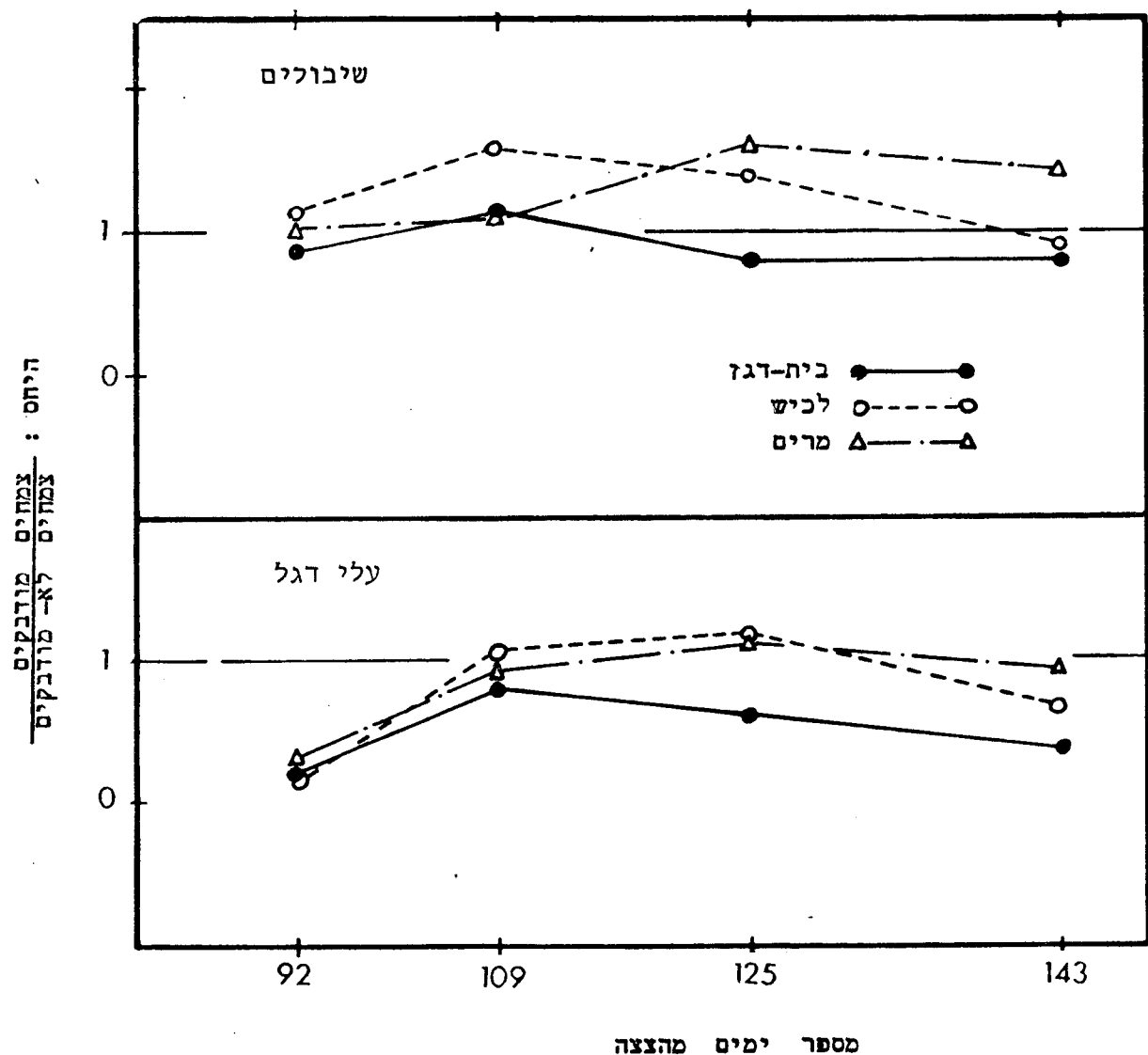
בכמה מחקרים נמצאו שינויים ברמת הסוכרים שנמצאו ברקמות צמחיות אשר היו נגועות בגורמי מחלות שונים, אך לא ידוע על מימצאים דומים לגבי מחלת ספטורית-העלים של החיטה. כמה חוקרים (45, 94) דיווחו על מציאת עליה ברמת הסוכרים המחזרים כ-10 ימים לאחר הדבקת הצמחים. עליה זו מוסברת בקאטאבוליסם מהיר, יחסית, של הפחמימות הלא-מסיסות שהצטברו ברקמות הצמח, והפיכתן לחד-סוכרים, לצורך ניצולם כמקור אנרגיה על-ידי הפאתוגן ורקמת הפונדקאי. במחקר אחר (19) דווח על ירידה ברמת הסוכרים במהלך התפתחות המחלה ברקמת הפונדקאי, ירידה הנובעת מניצול תוצרי ההטמעה כמקור אנרגיה על-ידי הפאתוגן. הדיווחים השונים קשורים בגורמי מחלות שונות, וכולם מתייחסים לחקר תא-צמיחה בשלב הנבט. על-כן, לא ניתן להוציא מהם גזירה שווה לגבי המימצאים של הניסוי המתואר כאן.

מתוצאות הבדיקות שנערכו בעונת 1975/1976, ואשר בהם נקבעה רמת הסוכרים המחזרים בשלושה זני חיטה ובארבעה מועדי בדיקה (ציורים 42 ו-43) נראה, שאין להצביע על מגמה אחידה וקבועה ברמת הסוכרים המחזרים בזנים ובמועדי הבדיקה השונים. תוצאות אלו מתבטאות, בדרך-כלל, בהבדלים לא-משמעותיים ולא-מובהקים בין הצמחים הנגועים לבין צמחי הביקורת. בשלב הבשלת החלב של הצמחים, שחלה לרוב 125 ימים לאחר ההצצה, ניכרת עלייה מסוימת ברמת הסוכרים המחזרים בזנים 'לכיש' ו'מרים', בצד ירידה יחסית בזן 'בית-דגן 233'. במועד הבדיקה האחרון חלה ירידה ברמת הסוכרים המחזרים בצמחים הנגועים, לעומת צמחי הביקורת.

S. tritici בשלושה זני חיטה (בית-דגן, 1976/1975)



ציור 43: היחס בין רמת הסוכרים המחזרים בצמחים הנגועים במחלת הספטוריה לבין רמתם בצמחים בריאים של שלושה זני חיטה (בית-דגן, 1975/1976)



ייתכן, שהירידה היחסית ברמת הסוכרים המחזרים שנמצאה בזן הפגיע 'בית-דגן' 233', בהשוואה לזן שנמצאה בזנים 'לכיש' ו'מרים', מצביעה על קשר אפשרי בינה לבין הפסדי היבול הגבוהים שנמצאו בזן זה.

לפי מקורות אחדים (54, 80, 98), מתבטאת פעילותם של גורמי מחלות שונים ברקמות צמחיות, בעליית שיעור הזרחה באותן רקמות, זמן קצר (5-10 ימים) לאחר ההדבקה. כעבור כמה ימים נוספים, חלה ירידה ברמת הפוספאט (45), עקב ניצולו בתהליך הנשימה על-ידי גורם המחלה והרקמה הצמחית הפגועה כאחד.

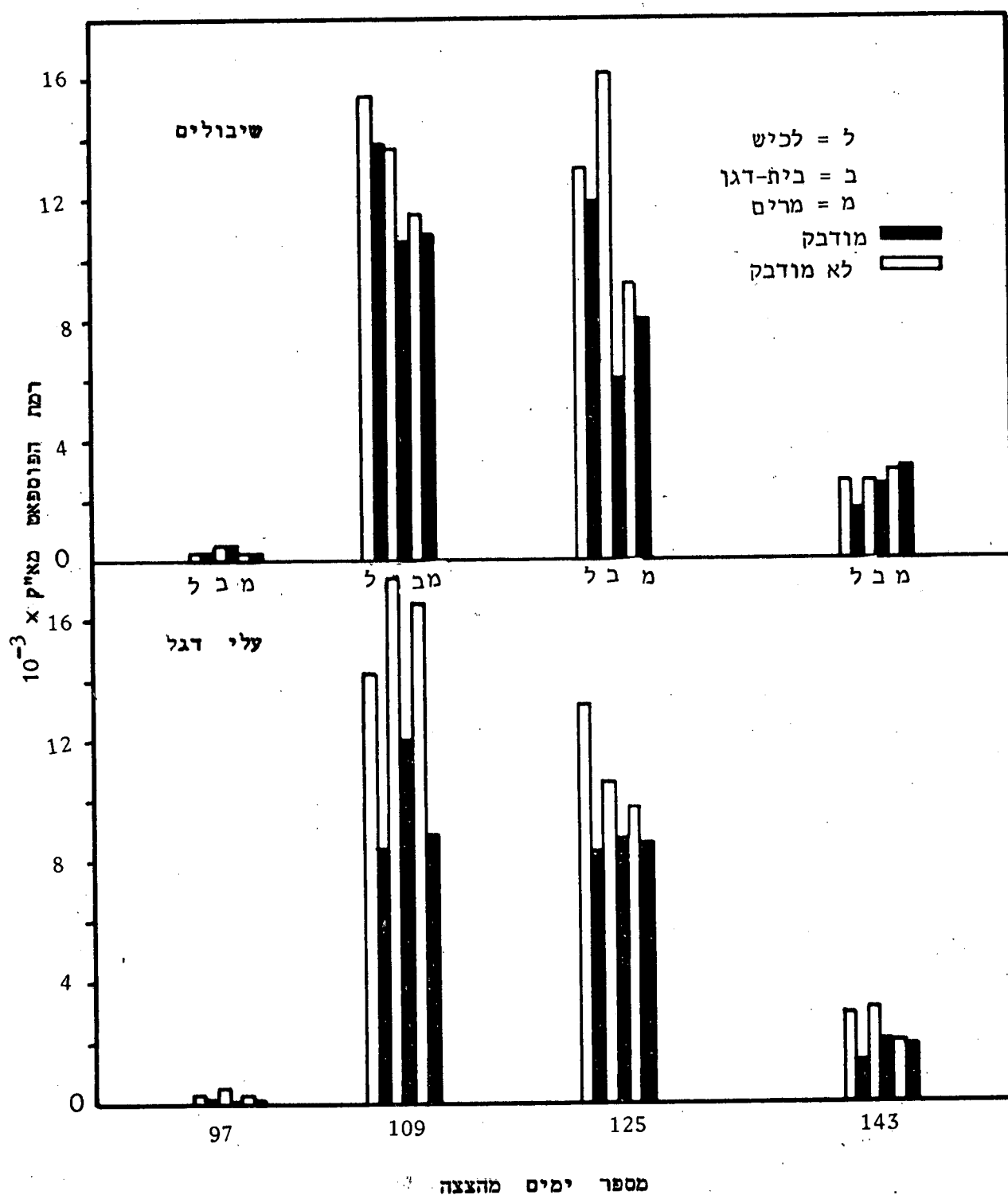
מבדיקות של רמת הפוספאט (ציורים 44 ו-45) נראה, ש-109 ו-125 ימים לאחר ההצצה בולטת מגמה של ירידה ברמת הזרחה בעלי-הדגל ובשיבולים של צמחי שלושת זני החיטה הנבחנים, שהיו נגועים בפטריה *S. tritici*. בשלב הבשלת הדונג של הגרגרים (143 ימים מההצצה) לא נמצאו הבדלים מובהקים ברמת הפוספאט בין הצמחים הנגועים לבין הצמחים הבריאים. בכל המקרים לא נמצא שוני מהותי בין תגובת זן אחד לבין זן של הזנים האחרים. נראה, שבמועדי הבדיקה שבהם חלה פחיתה משמעותית ברמת הזרחה בצמחים הנגועים, אין לציין זן אחד על-פני האחרים.

בבדיקות כימיות שנערכו בעלי חיטה שהודבקו בחלדון-עלה של החיטה (104), נמצאה עלייה ברמת החנקן הכללי, באמוניה ובחומצות אמיניות חופשיות בעלים המודבקים של זני חיטה רגישים. עלייה זו קשורה, על-פי כמה מקורות (90, 108, 132) - בהריסת מירקמי תאים על-ידי הפטריה, בפעילות מוגברת של אנזימים פרוטאוליטיים ובסינתסת חלבונים על-ידי הפאתוגן.

תוצאות העבודה המתוארת כאן (ציורים 46 ו-47) מראות, כי בכל מועדי הבדיקות הכימיות ובשלושת זני החיטה חלה עלייה בריכוז הניטראטים בעלי-הדגל שהודבקו בפטריה *S. tritici*. בשיבולים לא נמצאו הבדלים מובהקים בין כל הזנים ומועדי הבדיקה. נראה, שהעלייה שנמצאה ברמת הניטראטים בעלי-הדגל הנגועים קשורה בפעילות ישירה של הפטריה בעלים הנגועים. העלייה ברמת הניטראט בלטה במיוחד בזן הפגיע 'בית-דגן' 233',

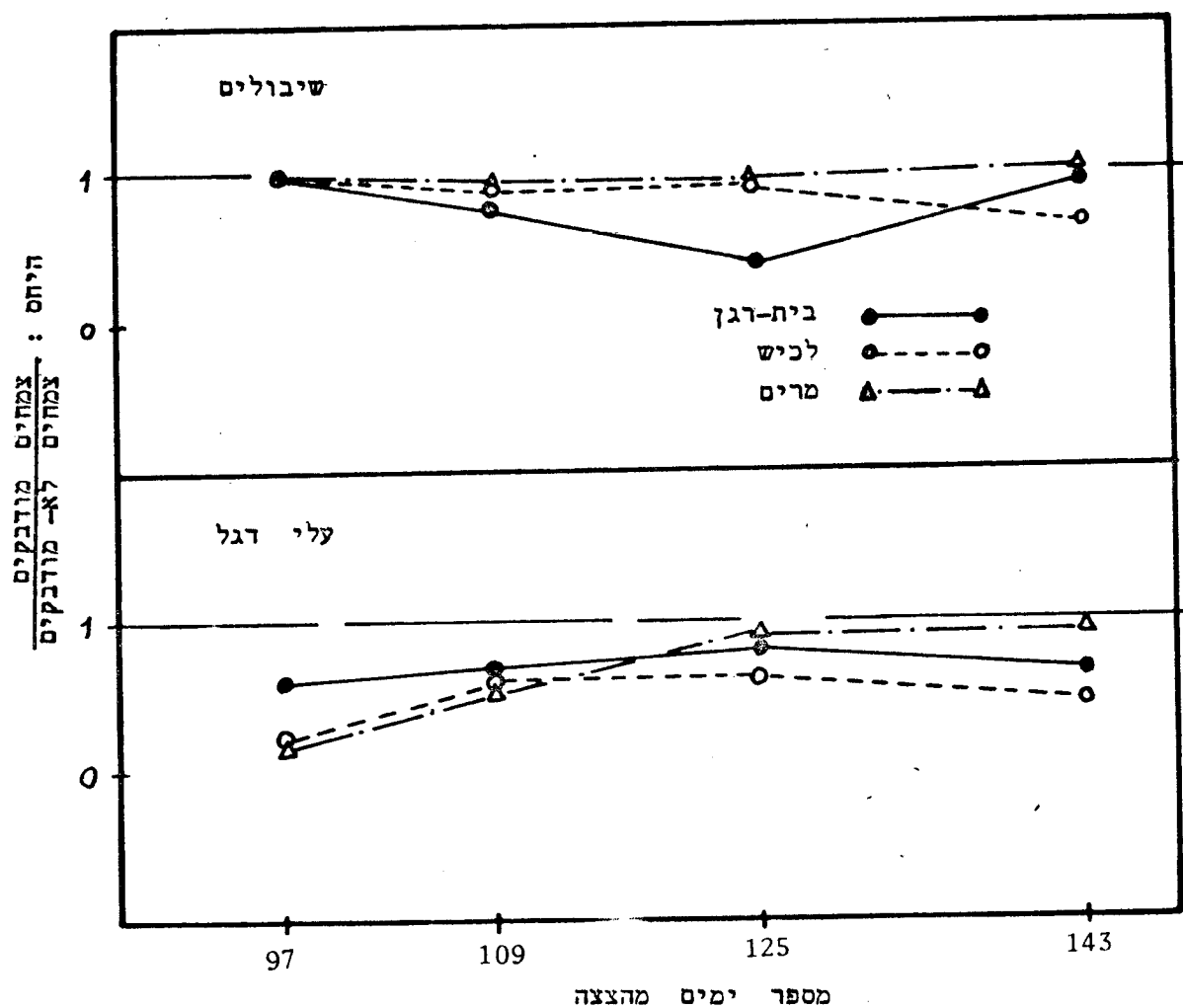
שלושה זני חיטה, שנגרמו על-ידי הפטריה *S. tritici*

(בית-דגן, 1976/1975)



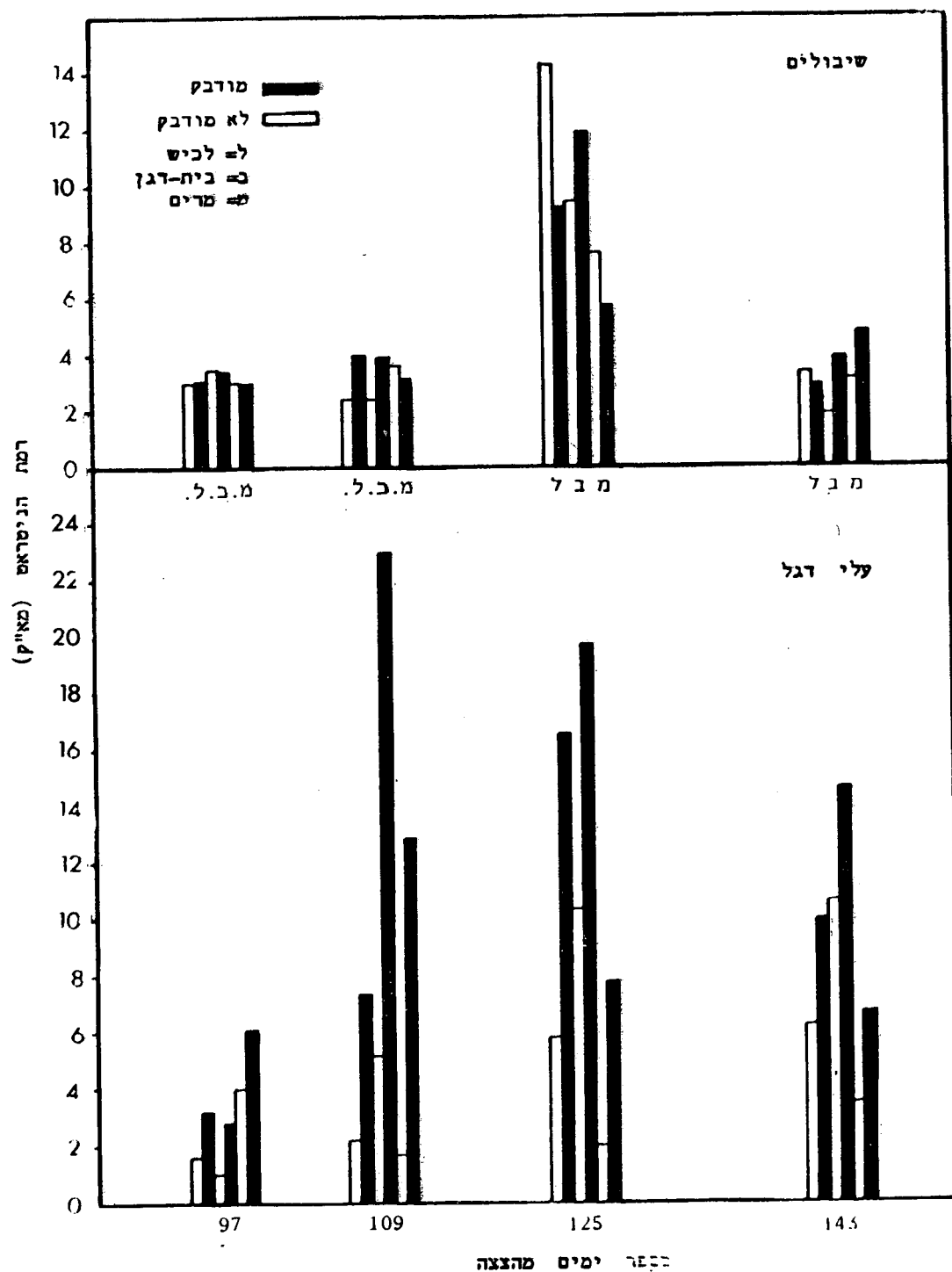
ציור 45: היחס ברמות הפוספאט בין צמחים נגועים לצמחים בריאים

של שלושה זני חיטה (בית-דגן, 1976/1975)



השפעת הפטריה *S. tritici* על רמת הניטראטים בעלי-הדגל ובשיבולים של צמחים נגועים משלושה זני חיטה (בית-דגן, ל= לכיש, מ= בית-דגן, מ= מרים)

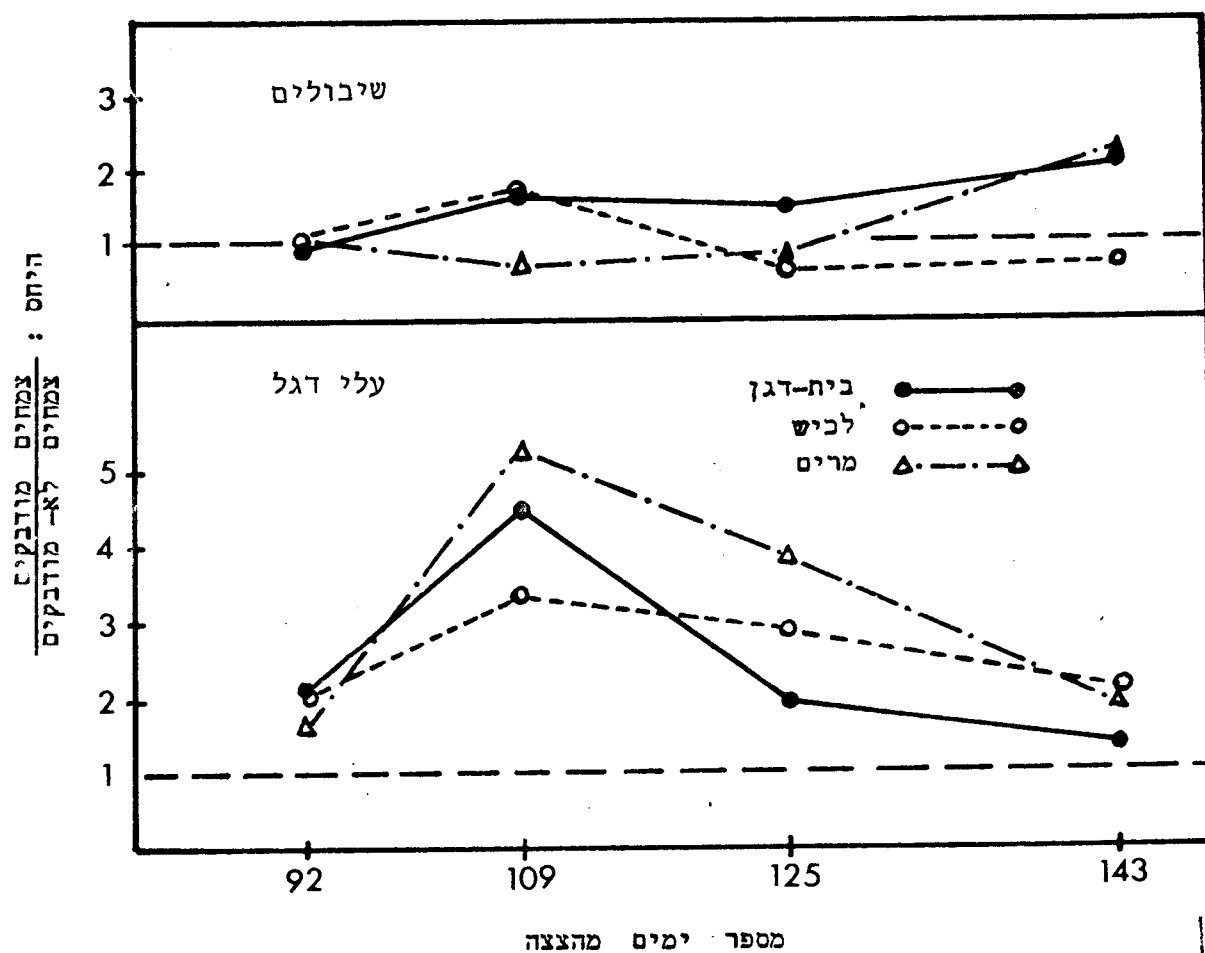
(1976/1975)



ציור 47: היחס בין רמת הניטראטים שנמצאה בעלי-הדגל ובשיבולים של

צמחים נגועים לבין זו שנמצאה בצמחים בריאים משלושה זני

חיטה (בית-דגן, 1976/1975)



והיא קשורה, כנראה, ברמת נגיעותו הגבוהה יותר במיכלאי הפטריה, בהשוואה לזו של הזנים 'לכיש' ו'מרים'. תגובת שלושת הזנים אינה מצביעה על התנהגות שונה של אחד מהם לעומת האחרים.

קשירת $^{14}\text{CO}_2$ בעלי-הדגל ותנועת מוטמעים מעלה-הדגל לשיבולת

בניסוי זה נבדקה ההנחה, שבעלים נגועים חלה פחיתה בקשירת CO_2 , לעומת עלים בריאים, וכי חלה האטה בתנועת המוטמעים, המתבטאת בהצטברותם בשיבולת. בכמה מחקרים (6, 78, 91, 155) דווח על פחיתה בקשירת מוטמעים בעלים נגועים ועל האטה בקצב הצטברותם במיבלע.

על-אף שינויים החלים בקצב קשירת CO_2 על-ידי עלי דגניים בשלבי גידול שונים של הצמח, טוען Lupton (91), שקצב הטראנסלוקאציה מהעלים לשיבולת נשמר יציב כעבור 2-5 שעות ממתן פולס רדיואקטיבי לעלים. לפי מימצאיו, מצטברים בשיבולת, כעבור 24 שעות ממתן הפולס, 10%-20% מסה"כ החומר הרדיואקטיבי הנקשר על-ידי העלה.

הבדיקות הרדיואקטיביות בניסוי זה נערכו, כאמור, בשלושה זני חיטה, לאחר שרמת כיסויים של עלי-הדגל במיכלאי הפטריה הגיע ל-40%-60% מכלל שטח העלה (98 ימים לאחר ההצצה).

מתוצאות המנייה הרדיואקטיבית בעלי-הדגל הנגועים והבריאים ובשיבולים (ציור 48), אפשר לעמוד על כמה נקודות:

1. נמצאו הבדלים בקשירת $^{14}\text{CO}_2$ בין מועדי הבדיקה השונים, והם נובעים, כנראה, מתנאי הניסוי בכל מועד. מסיבה זו נערכה ההשוואה בין הזנים והטיפולים בכל מועד בנפרד. הירידה שחלה בקשירת ה- $^{14}\text{CO}_2$ במועד הבדיקה האחרון נבעה, כנראה, מירידה בפעילות עלי-הדגל עקב התייבשותם החלקית בסמוך לשלב הבשלת-הדונג של הגרגרים.

2. בכל מועדי הבדיקה לא נמצאו הבדלים משמעותיים ומובהקים בין הזנים והטיפולים

מבחינת קשירת $^{14}\text{CO}_2$ לעלי-הדגל. כנראה, שההבדלים ברמת הקשירה של CO_2 בין עלים נגועים ובריאים מיטשטשים עקב פעילותם של קטעי רקמות-עלה שנשארו חופשיים מפעילות פאתוגנית והיו מפורזים בין קטעי העלה הנגועים. חיזוק להנחה זו מתקבל מהשוואת הקשירה של $^{14}\text{CO}_2$ בחצאי עלים נגועים לזו שבחצאי עלים לא-נגועים; המנייה נערכה באותו אתר על-פני העלה, שבו נמצאה מחציתו כשהיא מכוסה במיכלאים, בעוד שמחציתו השניה נשמרה חופשית ממיכלאי הפטריה.

טבלה 19: מניית התפרקויות רדיואקטיביות (CPM) בחצאי עלה נגוע ובחצאי

עלה בריא בשלושה זני חיטה (בית-דגן, 1976/1975)

הטיפול	'לכיש'	'בית-דגן 233'	'מרים'
$\frac{1}{2}$ עלה מכוסה במיכלאים	182.7*	201.3	179.6
$\frac{1}{2}$ עלה חופשי ממיכלאים	3019.5	3648.9	3481.5

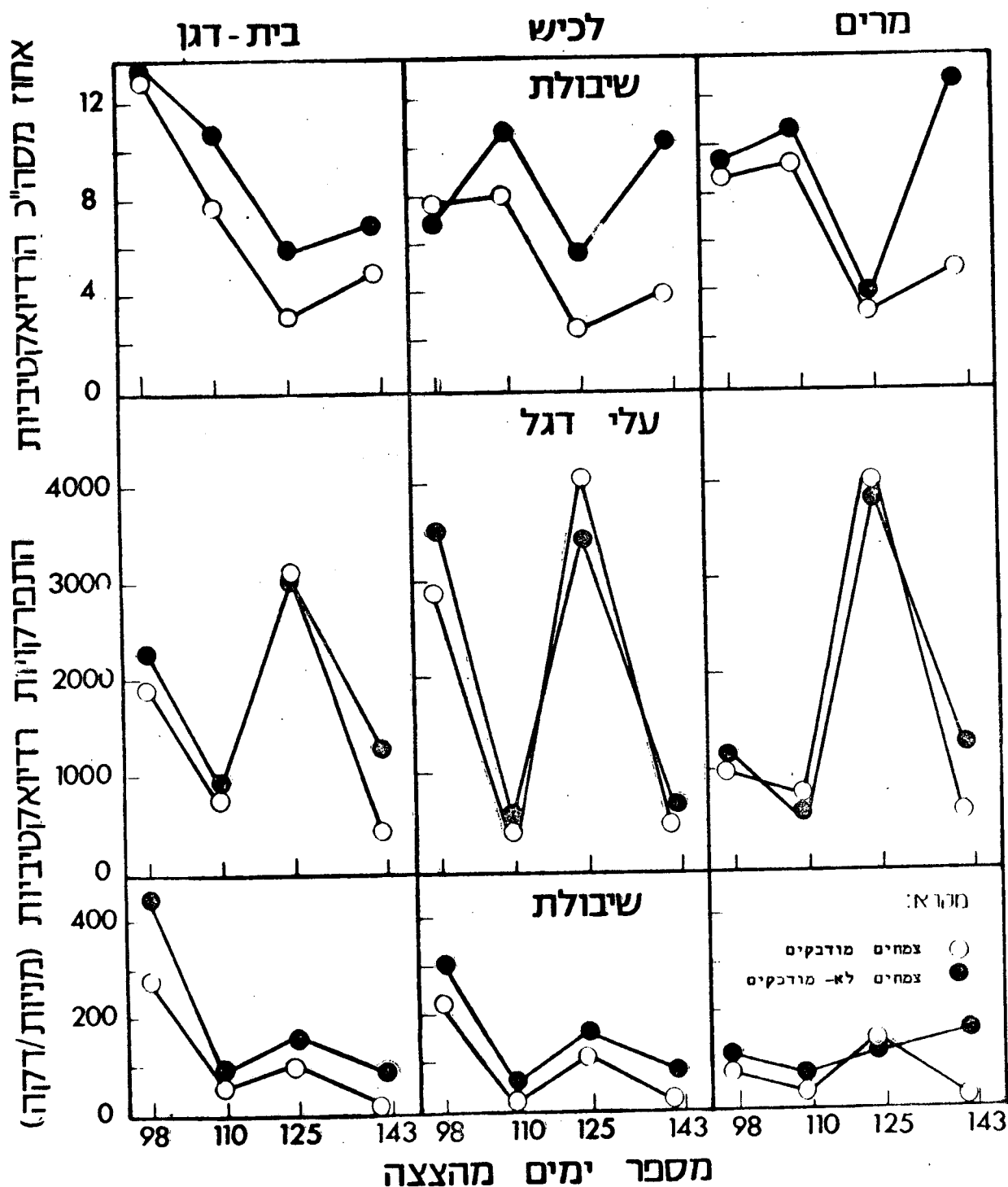
* CPM

מהתוצאות המובאות בטבלה 19 נמצא, שבקטע העלה שנשאר חופשי ממיכלאי הפטריה עלתה המנייה הרדיואקטיבית פי 10-20 מזו שנמצאה בקטעי העלה הנגועים, באותו האתר על-פני העלה. לפיכך, בקטעי העלה הנגועים כמעט שלא נקשר CO_2 , בעוד שקטעי עלה בריאים בעלה הנגוע קושרים CO_2 כמו עלה בריא.

3. על-פי רמת הרדיואקטיביות שנמצאה בשיבולים - שחושבה כאחוז מסה"כ הרדיואקטיביות שנקלטה בעלה-הדגל - לא נמצא הבדל מובהק בין צמחים נגועים לבריאים, להוציא את מועד הבדיקה האחרון (143 ימים מההצצה), שבו החלו הצמחים הנגועים להתייבש. מתוצאות הניסוי נראה, שאין הפרעות בטראנסלוקאציה של מוטמעים מעלה-הדגל לשיבולת בצמחים הנגועים. קצב תנועת המוטמעים נמצא קבוע למדי במשך 24 השעות

ציור 48: קשירת $^{14}\text{CO}_2$ על-ידי עלי-הדגל ותנועתם מעלי-הדגל

לשיבולים של שלושה זני חיטה (בית-דגן, 1976/1975)



של אחר הפולס הרדיואקטיבי, בצמחים הנגועים והבריאים כאחד.

מניתוח תוצאות הניסויים בשלושת הכיוונים שנחקרו (ראה בתחילת "המבוא" לפרק זה), אפשר לעמוד על כמה מגמות, שהתבררו במהלך הבדיקות: בכמה מהבדיקות נמצאה השפעה מובהקת לפעילות הפאתוגנית של הפטריה *S. tritici* בכל הזנים, והיא התבטאה במיוחד - בהרס הכלורופיל, בהתייבשות קטעי העלה הנגועים, בעליית ריכוז החומצות האמיניות החופשיות, בירידת תכולת הפוספאט ובעליית תכולת הניטראט. אי-אפשר להצביע על הבדלים מובהקים בין הזנים לגבי אותם הממצאים.

על-אף השוני ברמת ההפסדים במרכיבי היבול השונים בין הזנים השונים, לא נמצא שוני דומה בתכולת החומרים הכימיים שנבדקו, העשוי להסביר את פגיעותם השונה של הזנים לפעילות הפאתוגנית של הפטריה *S. tritici*. כאמור, מבוקרת כנראה תכונת הסבילות על-ידי כמה גנים (26, 120, 135, 152) וקיים פיצוי הדדי בין תהליכים שונים בצמח, בתנאי גידול שונים (84, 159). כמו-כן, קשה לבודד מרכיב אחד מכלל הגורמים המשפיעים על כושר הנבת הצמחים בתנאי שדה לא-מבוקרים (58, 80). ואמנם, על-אף שהושקעה עבודה מרובה בחיפוש אחר מדד כימי-פיסיולוגי הקשור לסבילותו של זן החיטה למחלת הספטוריה, טרם פורסמה הצלחה בכיוון זה. גם בעבודה המתוארת כאן, לא הצלחנו להבחין בהבדל משמעותי בין הזנים, העשוי להסביר את תגובתם השונה לפעילות הפאתוגנית של הפטריה.

ת ק צ י ר
=====

בעשור האחרון הסתמנה עלייה גוברת בביקוש למוצרי מזון בסיסיים בעקבות הגידול באוכלוסייתן של ארצות נחשלות והפיתוח של כלכלת הרווחה בארצות המפותחות (13, 14, 21). הדגניים, ובמיוחד החיטה, הם מקור האנרגיה העיקרי בסל המזונות העולמי. בעקבות תהליכים אלה, הולכת וגוברת תלותן של רוב ארצות העולם בייצור הגרגרים של אמריקה הצפונית, ובייחוד - של ארצות-הברית; כ-84% מכלל הייצוא של גרגרי החיטה בעולם מיוצר כיום בארה"ב (13).

העלייה במחירי הדלק ובתשומות מגבילה את כושר ייצורם של הגרגרים. על-כן, החלה להתמשש תכנית רבת-היקף, שמומנה בעיקרה על-ידי קרן רוקפלר בארצות-הברית, ותכליתה - להגביר את ייצור הגרגרים בעולם, ובמיוחד את גרגרי החיטה (14). תכנית זו, שכונתה מאוחר יותר בשם "המהפכה הירוקה", הביאה לטיפולם ולהפצתם של זני חיטה עתירי-יבול ובלתי רגישים לפוטופריודה, בחלקי עולם רבים. במהלך אימוצם של זני החיטה שמקורם בתכנית הטיפול של CIMMYT, התברר, שגורמים מקומיים מקשים על קליטתם של זני החיטה, ובמיוחד גורמי מחלות חיטה בעלי אופי מקומי (13).

אחת ממחלות החיטה, שחשיבותה הכלכלית עלתה מאוד לאחרונה היא - מחלת ספטוריית-העלים של החיטה (*Septoria leaf blotch*), הנגרמת על-ידי הפטריה *Septoria tritici* Rob. ex Desm (21, 43, 118). מחלה זו נפוצה בחלקי עולם שונים (118), לרבות ישראל (43). המחלה גורמת פחיתה בשיעור של 20-40 אחוזים מיבולי החיטה בשנות מגיפה (30, 46, 57, 118).

הפטריה *S. tritici* נפוצה בשנים גשומות באמצעות נבגי מיכלא (*pycnidiospores*); 5-6 ימים לאחר ההדבקה מופיעים כתמים כלורוטיים על-גבי עלי החיטה, ואלה הופכים להיות נאקרוטיים כעבור 4-6 ימים, ומתכסים במיכלאים כהים המכילים את נבגי המיכלא

(4, 32, 99). הפטריה עשויה להתקיים בעונות היובש על דגני-בר שונים (25, 48) ועל-גבי שלף חיטה שהיתה נגועה בגורם המחלה (38).

נגיעותם של צמחי החיטה בגורם המחלה מוערכת על-פי מקורות שונים (4, 33, 34, 48, 70) לפי אחוז שטח הנוף המכוסה במיכלאי הפטריה, שהוערך על-פי סולמות-הערכה שונים.

בניסויי-שדה, שמטרתם לאמוד את השפעת המחלה על יכולת החיטה, אפשר להבטיח התפתחות מגיפה על-ידי הדבקה מלאכותית, שעיקרה - ריסוס הצמחים בתרחיף של נבגי מיכלא של הפטריה (116), או - פיזור קש של חיטה שהיתה נגועה בעונה הקודמת (41, 45). במקרה שמאחרים מוקדי הדבקה ממקורות-תדביק טבעיים בחלקות הביקורת של הניסוי, מקובל להגן על הצמחים על-ידי ריסוסים בקוטלי-פטריות (16, 32, 46, 49, 73).

נזקי המחלה הקשים מתבטאים בעיקר בהצטמקותם של הגרגרים ובירידת משקל 1000-זרעים, ופחות מכך - במספר גרגרים קטן לשיבולת (20, 41, 95, 120).

מנגנוני העמידות של צמחי חיטה בפני הפטריה *S. tritici* אינם מובנים עדיין (24, 33, 115, 120), על-אף שאותרו כבר מקורות-עמידות מבין זני חיטה תרבותיים (60, 99) או מקרובי הבר של החיטה (61, 111). נמצא (120), שעמידות המבוקרת על-ידי גן יחיד אינה יציבה לאורך ימים, ועל-כן הוחל בחיפוש אחר צורות התגוננות נוספות נגד הפטריה *S. tritici*, שתהיינה יציבות במשך זמן רב. אחת מדרכי ההתגוננות החשובות מבוססת על סבילותם (tolerance) של צמחים לגורמי מחלות שונים. הסבילות מוגדרת על-ידי Caldwell (25, 27), Schafer (120) ו-Simons (135) כ"יכולתו של צמח לשאת התקפה חריפה של הפתוגן, בלא שיופחת יכולו במידה משמעותית, ובניגוד למצבו של צמח נגוע שאינו סביל". רווחת הדעה, שתכונת הסבילות של צמחים לגורמי מחלות אינה ספציפית לוואריאנט מסוים בתוך אוכלוסיית הפתוגן המגוונת (20, 31, 74, 128). דעה זו מסבירה מדוע תכונת הסבילות אינה מושפעת מהשינויים החלים תדירות בהרכבה של אוכלוסיית הפתוגן בטבע, ואת סיבת היותה יציבה במשך זמן רב.

היכולת להוריש את תכונת הסבילות לצאצאי הכלאות היא הבסיס לטיפולם של זנים הסבילים לגורמי מחלות. בדיקת הורשתן של תכונות המבוקרות על-ידי כמה גנים מבוססת על ניתוח העברתן של תכונות שונות בתנאי מגיפה לצאצאי הכלאות. ניתוח זה מבוסס (1, 62) על השפעתם של הורי ההכלאה על התפצלותן של תכונות שונות באוכלוסיית הצאצאים, והשוואת התפצלות זו להתפצלותן של אותן התכונות באוכלוסיות ההורים, שמקורה בעיקר בגורמי סביבה. בכמה מקרים נמצא, שהסבילות אכן מורשת לצאצאי הכלאות (16, 53, 120), ועל-כן אפשר לשלב את התכונה בתכניות טיפוח.

טרם פורסם הסבר המצביע על מנגנון, או מנגנונים צמחיים המאפשרים קיום משולב של הפונדקאי והטפיל, תוך שמירה על רמת היבולים. הקושי בבדיקת התופעה נובע, כנראה, מהיותה קשורה בכמה תהליכים השלובים זה בזה והמפצים זה את זה. לימוד תופעת הסבילות מחייב לימוד התהליכים המשפיעים על היכול מחד-גיסא, ומהות ההפרעות הנובעות מפעילותו של הפאתוגן ברקמת הצמח מאידך-גיסא. לפיכך, קשה ביותר לבדד מתוך המערכת המורכבת תהליך יחיד העשוי להצביע על סיבת קיומה של הסבילות בזנים מסוימים.

העבודה המתוארת כאן עסקה בארבעה נושאים עיקריים:

פרק א': איתורם של זני חיטה, הסבילים למחלת ספטוריה-העלים של החיטה בתנאי שדה מבוקרים.

פרק ב': תגובת זני חיטה שונים להדבקה מבוקרת באיזולאטים שונים של הפטריה.

פרק ג': בחינת אופן הורשתן של תכונות צמחיות שונות לצאצאי הכלאות, ועריכת השוואה, מבחינה זו, בין צמחים נגועים לצמחים בריאים.

פרק ד': בדיקת היבטים פנולוגיים ופיסיולוגיים הקשורים בפעילות הפאתוגנית של הפטריה *S. tritici* בזנים סבילים ובזנים פגיעים.

פרק א': איתורם של זני חיטה הסבילים לפטריה *S. tritici*

תגובתם של זני חיטה וקווי טיפוח מתקדמים נבחנה בניסויים שנערכו באיזור לכיש ובאיזור הגליל התחתון, בתחנות הניסויים של מינהל המחקר החקלאי. תגובת הזנים נבחנה על-פי השוואת נגיעותם ורמת יכולתם בתנאי מגיפה, לרמתם בחלקות ביקורת מוגנות.

ממצאי ניסוי זה (טבלות 2 ו-3) אפשר לעמוד על הנקודות להלן:

1. כל זני החיטה וקווי הטיפוח, למעט זן 'יפית', נמצאו רגישים למחלת ספטוריה-העלים של החיטה, על-פי אמות-המידה ששימשו להערכת הנגיעות.
2. על-אף שזני החיטה הרגישים לא נבדלו במידה משמעותית, ברמת נגיעותם נמצא שוני משמעותי ביניהם, בתגובתם לפעילות הפטריה. חלקם הפסידו כדי 20-30 אחוזים מיכולם, בעוד שחלקם (ובמיוחד הזנים 'מרים' ו'שיאון') לא הפסידו מיכולם, על-אף שהיו נגועים במידה רבה במיכלאי הפטריה; זנים אלה סווגו כסבילים למחלה, בהשוואה לזנים שנפגעו על-ידי המחלה.
3. הזן 'יפית' נמצא כנושא עמידות מסוימת בפני המחלה, מאחר שרמת נגיעותו נפלה במידה משמעותית מזו של יתר הזנים.

היכול הכללי של הזנים פורק למרכיביו השונים (טבלות 4-6) ונמצא, שכ-2/3 משיעור הפחיתה ביכול הכללי נובעים מהצטמקות הגרגרים ומפחיתת משקל 1000-זרעים; רק כ-1/3 מפחיתת היכול הכללי נובעת מירידה בחספר הגרגרים בשיבולת. כמו-כן, נמצא שהשפעת פעילותה של הפטריה *S. tritici* מתבטאת בעיקר בסעיפי הצמח הצדדיים, ופחות מכך - בסעיף המרכזי של הצמח. ביטוי לכך מובא בצירוף 5, המבוטא על-ידי ערך יחס ההסתעפות (tillers ratio). לעובדה זו יש משמעות מעשית באשר להתפצלות הצמחים ולהשפעתה על יכולם בתנאי מגיפה.

פרק ב': תגובת זני חיטה שונים להדבקה מבוקרת בתבדידים (איזולאטים) שונים
של הפטריה S. tritici

בניסוי זה אומתה ההנחה, שסבילותם של זני חיטה למחלת ספטורית-העלים של החיטה אינה ספציפית לוואריאנט מסוים מתוך אוכלוסיית הפאתוגן. לניסוי זה נבחרו: זני חיטה שנמצאו סבילים לפטריה S. tritici ('מרס', 'שיאון'), זן החיטה שהצטיין בשיעורי כיסוי נמוכים במיכלאי הפטריה ('יפית'), וזנים שיבולם נפגע במידה רבה מפעילות הפטריה S. tritici ('בית-דגן', 'ברקאי').

התבדידים שנבחרו לניסוי זה נבדקו לפני-כן בתנאי מעבדה והצטיינו באלימותם כלפי זני חיטה רבים. בניסויים שולבו חלקות ביקורת המוגנות על-ידי קוטלי-פטريات, וחלקות ביקורת בלתי-מודבקות, שנועדו לאבחן הדבקה טבעית בחלקות הניסוי. החלקות המודבקות הודבקו כמה פעמים במשך עונת הגידול בתרחיף של נבגי מיכלא של התבדידים, שהוכן במיוחד לצורך זה. הניסוי נערך במשך שתי עונות גידול (1974/1975, 1975/1976) כתחנת הניסויים שבמרכז מינהל המחקר החקלאי בבית-דגן.

מעיון בתוצאות הניסוי (טבלות 7-14), אפשר לעמוד על הנקודות להלן:

1. בזנים הפגיעים - 'בית-דגן' ו'ברקאי' - פחת היבול כדי 40 אחוזים, ומשקל 1000-זרעים - כדי 30 אחוזים, לעומת צמחי הביקורת.
2. יציבות סבילותם של הזנים הסבילים - 'מרס' ו'שיאון' - נשמרה לגבי כל הטיפולים, והיא התבטאה בפחיתה קטנה ביבול ובמשקל 1000-זרעים. תגובתם של הזנים הסבילים אינה ספציפית לתבדיד מסוים של הפאתוגן.
3. בזן 'יפית', שהצטיין בשיעורי כיסוי נמוכים במיכלאי הפטריה, אופיינה תגובה ספציפית לגבי תבדיד 213.

פרק ג': הורשת סבילות לצאצאי הכלאות, ויחסים בין תכונות צמחיות שונות

נערך ניתוח של אוכלוסיות צאצאי הכלאות (דורות F_3 ו- F_4) בין הזן הסביל 'מרים' לבין הזן הפגיע 'בית-דגן' 233, ובין הזן הסביל 'מרים' לבין הזן העמיד 'יפית'.

הניסוי נמשך שתי עונות-גידול (1974/1975, 1975/1976) בתחנת הניסויים שבמרכז מינהל המחקר החקלאי בבית-דגן. הצמחים גודלו בשיטת Hill polts, במרווחי זריעה של 20×20 ס"מ, במטרה להקטין את השפעת התחרות שבין הצמחים על מרחב מחייה ועל האור. בצד אוכלוסיות הצאצאים ($n = 300$) נזרעו אוכלוסיות של הורי ההכלאות ($n = 50$), באותם תנאי הגידול, כדי לעמוד על הגורמים המשפיעים על התפצלותן של תכונות שונות באוכלוסיית הצאצאים המתפצלת, תוך השוואה להתפצלותן באוכלוסיית הורי ההכלאות. מחצית החלקות הודבקה בתרחיף של נבגי מיכלא של הפטריה *S. tritici*, שמונה פעמים במשך עונת הגידול, ומחציתן נשמרה חופשית מגורם המחלה על-ידי ריסוסה בקוטלי פטריות. כל הצמחים נעקרו לאחר הבשלתם, ולגבי כל אחד מהם בנפרד הוערכו - רמת הנגיעות, משקל ומספר הזרעים לשיבולת, ומשקל 1000-זרעים.

מתוצאות הניסויים בשתי עונות הגידול (טבלות 15 ו-16), אפשר לעמוד על

הנקודות להלן:

1. בשתי עונות הגידול התפתחה מגיפה קשה באוכלוסיית הורי ההכלאות וצאצאיהן, ורמת הכיסוי במכלאים היתה בתחום שבין 60 ל-80 אחוזים.
2. הנזק העיקרי נבע מפחיתת משקל 1000-זרעים, ובמידה פחותה הרבה יותר - מירידת מספר הזרעים לשיבולת.
3. סבילותו של הזן 'מרים' נשמרה במשך שתי עונות הגידול, בצד פגיעה קשה (30-60 אחוזים) ביבול הזן 'בית-דגן' 233.

ניתוח ערכי ההורשה (heritability), שהתבסס על השוונות באוכלוסיית הצאצאים, בהשוואה לשוונות באוכלוסיית הורי ההכלאה לפי Mahmud and Kramer (91) ו-Hooker (65)

מעלה (טבלה 17) שערכים אלה מתאימים לערכי ההורשה שנמצאו בעבודות אחרות (18, 53, 135), ומצביע על כמה נקודות:

1. ערכי הורשה גבוהים נמצאו לגבי גובה הצמחים ומשקל 1000-זרעים, והם מצביעים על-כך, שתכונות אלו הן יציבות בהורי ההכלאות ומתפצלות במידה רבה באוכלוסיות הצאצאים.
 2. ערכי הורשה נמוכים יותר נמצאו לגבי יכול הזרעים לשיבולת, בכל המקרים, ועל-כן אפשר להניח שתכונה זו מבוקרת על-ידי תהליכים רבים.
 3. ערכי הורשה של האוכלוסיות המוגנות נופלים, בכל המקרים (במיוחד בהכלאה 'מרים' × 'בית-דגן' 233), מאלה שנמצאו באוכלוסיות המודבקות. עובדה זו מצביעה על-כך, שבתנאי לחץ של הפאתוגן עולה התפצלותם של מרכיבי היבול באוכלוסיות הצאצאים, אך היא נשמרת במידה רבה באוכלוסיות הורי ההכלאה. עובדה זו מקילה על איבחונם של צמחים סבילים מתוך אוכלוסיית הצאצאים המתפצלת.
- בבחינת היחסים שבין תכונות צמחיות שונות לבין רמת הנגיעות באוכלוסיות הצאצאים (ציורים 24-30), לא נמצא קשר בין רמת נגיעותם של צאצאי שתי ההכלאות לבין גובה הצמחים (ציור 24), יכול הזרעים לשיבולת (ציור 25) ומשקל 1000-זרעים (ציור 26). לפיכך, אפשר להסיק, שאוכלוסיית הצאצאים המתפצלת כוללת צמחים שיבולם, או משקל 1000-זרעים שלהם, לא נפגעו ברמות כיסוי גבוהות, בצד צמחים שיבולם נפגע, ועל-כן לא ניתן ביטוי לקשר שבין רמת הנגיעות לבין מרכיבי היבול באוכלוסיות המתפצלות. לעומת זאת, אפשר להצביע על קשר סטטיסטי הדוק ($r = 0.8-0.9$) ומובהק ($p = 0.01$): בין גובה הצמחים לבין יכול הזרעים לשיבולת (ציור 27), בין גובה הצמחים לבין משקל 1000-זרעים (ציור 28), ובין גובה הצמחים לבין מספר הזרעים לשיבולת (ציור 29).
- מהנתונים לעיל עולה, במיוחד כשמדובר בתנאי מגיפה, שצאצאי ההכלאה 'מרים' × 'בית-דגן' 233 גבוהי-הקומה (בדומה לזן הסביל 'מרים') נפגעו מעט יחסית במרכיבי יכוליהם, לעומת הצאצאים נמוכי-הקומה (בדומה לזן הפגיע 'בית-דגן' 233), שיבוליהם

ומשקל ה-1000-זרעים שלהם פחתו במידה רבה.

הצמחים שהצטיינו ביכול זרעים גבוה לשיכולת, הצטיינו גם במספר רב של זרעים

לשיכולת, כפי שהדבר מתבטא מהקשר ההדוק ($r = 0.8$) והמובהק ($p = 0.01$), המוצג
בציור 30.

קשר דומה, באותה רמת מובהקות, נמצא גם בין גודל הגרגר (משקל 1000-זרעים) לבין
יכול הזרעים לשיכולת (ציור 31). קיום קשר כזה בין מרכיבי היכול העיקריים לבין
היכול הכללי מצביע על אפשרות להשתמש במרכיב יכול כמדד ליכול הכללי. יש לציין,
אמנם, שבשיטת הגידול המסחרית, שבה גבוהה צפיפות הצמחים (כ-250 צמחים למ"ר),
עשויים להתמתן היחסים שנמצאו במירווחי הגידול של הניסוי (20×20 ס"מ). קשר
סטטיסטי חיובי נמצא בניסוי זה גם בין גודל הגרגר (משקל 1000-זרעים) לבין מספר
הזרעים לשיכולת (ציור 32).

פרק ד': היבטים מורפולוגיים ופיסיולוגיים של סכילות זני חיטה שונים למחלת ספטורית-תעלים של החיטה

במערכת הבדיקות שתוארה בפרק זה נבדק אם אפשר למצוא קשר בין תכונות מורפולו-
גיות, תהליכים פיסיולוגיים ותכולת חומרים כימיים שונים, לבין סכילות או פגיעות
של זני חיטה לפטריה *S. tritici*. הבדיקות נערכו - בזן הסכיל 'מרים', בזן בעל
הסכילות הבינונית 'לכיש', ובזן הפגיע 'בית-דגן'.

במהלך הבדיקות נמצאה ירידה רבה בתכולת הכלורופיל בעלי-החיטה הנגועים בפטריה
S. tritici (ציור 34), אך חזנים השונים לא נבדלו זה מזה בעוצמת חרס הכלורופיל
ברקמותיהם. השפעה קשה של פעילות הפטריה *S. tritici* על דרגת המיום של רקמות נגועות
(ציור 35) נמצאה בכל הזנים, בלא שנמצא הבדל ביניהם בגורם זה. בדיקת היחסים שבין
משקל הזרעים לשיכולת לבין משקל הקש, שבוטא כמדד הקציר (Harvets index) (ציור 38),
מצביעים על ירידה תלולה בערך זה בזן הפגיע 'בית-דגן', בצד פחיתה מתונה ולא-
משמעותית בזן הסכיל 'מרים', וכינונית - בזן 'לכיש'.

לאור הבדיקות הכימיות שנערכו במידגמים אקראיים של צמחי שלושת הזנים שנבחנו

('מרים', 'לכיש', 'בית-דגן') והשוואת התוצאות בצמחים נגועים לאלה של הצמחים

הבריאים, אפשר להצביע על הנקודות להלן:

1. בעלים הנגועים של כל הזנים עלתה רמתן של חומצות אמיניות חופשיות, בלא שנמצא הבדל בין הזנים לבין עצמם (ציור 40).

2. לא אופיינה מגמה אחידה לגבי תכולת סוכרים-מחזרים בטיפולים ובזנים השונים, ורק לקראת סיום הבשלתם של כל שלושת הזנים נמצאה ירידה מסוימת בתכולת הסוכרים המחזרים בצמחים הנגועים, לעומת צמחי הביקורת (ציור 42).

3. ניכרת מגמה של ירידה ברמת הפוספאט בצמחים הנגועים מכל שלושת הזנים, לעומת צמחי הביקורת (ציור 44).

4. עלייה רבה ומשמעותית בריכוז הניטראט חלה בעלי כל שלושת הזנים שהיו נגועים בגורם המחלה.

5. לא נמצאו הבדלים מובהקים בקצב הטראנסלוקאציה בין צמחים נגועים לצמחים בריאים מכל שלושת הזנים. נראה, שלא נגרמת הפרעה לזרימת המוטמעים בצמחי חיטה שהיו נגועים בפטריה *S. tritici* (ציור 48).

מאחר שיכול הגרגרים מבוקר על-ידי גנים אחדים (20, 120, 135, 152), ומכיוון שקיים פיצוי בין התהליכים השונים במקרה של עיכוב באחד מהם (84, 159), קשה לבודד מרכיב או תהליך מסוימים מתוך כלל הגורמים המשתתפים בכיטוי כושר ההנבה של הצמחים.

ממימצאי פרק זה אי-אפשר להצביע על אחד מהתהליכים או החומרים שנבדקו, כבעל

השפעה על סבילותו של זן חיטה לפטריה *S. tritici*, או על פגיעותו ממנה.

ה ר ר פ ב
=====

1. Allard, R.W. (1960). Principles of Plant Breeding. John Wiley & Sons Inc., New-York.
2. Allen, R.E. and Vogel, D.A. (1963). F_2 monosomic analysis of culm length in wheat crosses involving semi-dwarf Norin 10xBrevor 14 and the Chinese spring series. Crop Sci. 3:538-540.
3. Appel, P., Tschäpe, M., Schalldach, I. and Aurich, D. (1973). Role of kernels in relation to photosynthetic rate and dry matter production in wheat. Photosynthetica 7: 132-139.
4. Arsenijevic, M. (1966). Septoria tritici Rob. ex. Desm. A parasite of wheat in Serbia. Zast. Bilja. 16: 5-70. (Rev. appl. Mycol. 45: 1349).
5. Asana, R.D. and Mani, V.S. (1950). Studies in physiological analysis of yield. I. Varietal differences in photosynthesis in the leaf, stem, and ear of the wheat. Physiologia Pl. 3: 32-39.
6. Austin, R.B. and Edrich, J. (1975). Effect of ear removal and photosynthesis, carbohydrate accumulation and on the distribution of assimilates ^{14}C in wheat. Ann. Bot. 39: 141-152.
7. Back, A. and Richmond, A. (1969). An interaction between the effects of Kinetin and Gibberellin in retarding leaf senescence. Physiologia Pl. 22: 1207-1216.

8. Barnett, R.D. and Luke H.H. (1976). The effect of fungicides on disease development, seed contamination and grain yield of wheat.
Pl. Dis. Reprtr. 60: 117-119.
9. Beach, W.S. (1919). Biologic specialization in the genus *Septoria*.
Am. J. Bot. 6: 1-33.
10. Bhatt, G.M. (1972). Inheritance of heading date, plant height, and kernel weight in two spring wheat crosses. Crop. Sci. 12: 95-97.
11. Bingham, J. (1967). Investigations on the physiology of yield in winter wheat, by comparisons of varieties and by artificial variation in grain number per ear. J. Agr. Sci. 68: 411-422.
12. Borlaug, N.E. (1968). Wheat breeding and its impact on world food supply. Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp., Sydney, Australia. Eds. K.W. Finlay and K.W. Shepherd, Butterworths.
13. --- (1975). The role of fertilizers - especially nitrogenous - in increasing world food production. in: 3rd Regional Wheat Workshop, Tunis, Tunisia. pp. 218-242.
14. --- (1976). The green revolution: Can we make it meet expectations? Proc. Am. Phytopathol. Soc. 3: 6-21.
15. Briggie, L.W. and Vogel, D.A. (1968). Breeding short-stature, disease resistant wheats in United States. Euphytica 1: 1007-1030.
16. Brönnimann, A. (1968). Zur toleranz des weizens gegenüber *Septoria nodorum* Berk. Phytopathol. Z. 62: 365-370.

17. Brönnimann, A. (1969). Ursachen der unterschiedlichen verträglichkeit des weizens gegenüber befall durch *Septoria nodorum* Berk.. Phytopathol. Z. 66: 353-364.
18. --- (1975). Beitrag zur genetik der toleranz auf *Septoria nodorum* Berk. bei weizens (*Triticum aestivum*). Z. Pfl-zucht 75: 138-160.
19. Brönnimann, A. Fossati, A. and Häni, F. (1973). Ausbreitung von *Septoria nodorum* Berk., und scüdigung bei künstlich induzierten holmlüge mutanten der winter weizensorte 'Zenith' (*Triticum aestivum*). Z. Pflzücht 70: 230-245.
20. Brönnimann, A., Sally, B.K. and Sharp, E.L. (1972). Investigation on *Septoria nodorum* in spring wheat in Montana. Pl. Dis. Repr. 56: 188-191.
21. Brown, L.R. and Eckholm, E.P. (1975). Aspects of food production in the world. Overseas Development Council. FAO Food Prod. Bull. 4: 67-83.
22. Bushnell, W.R. (1970). Patterns in the growth, oxygen uptake and nitrogen content of single colonies of wheat stem rust on wheat leaves. Phytopathol. 60: 92-99.
23. Bushnell, W.R and Allen, P.J. (1962). Respiratory changes in barley leaves produced by a single colony of powdery mildew. Pl. Physiol. 37: 751-758.

24. Caldwell, R.M. (1969). Breeding for general and/or specific plant disease resistance. Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp.
Eds. K.W. Finlay and K.W. Shepherd. Canberra, Australia.
pp. 263-272.
25. --- (1976). Development of the wheat Septoria blight problem in the U.S.A. over the period 1922 to 1975. in: Proc. Septoria Diseases of Wheat Workshop. Spec. Publ. Ga. Agric. Exp. Stn.
4: 3-6.
26. Caldwell, R.M. and Narvaez, I. (1960). Losses to winter wheat from infection by *Septoria tritici*. Phytopathology 50: 630
(Abstr.).
27. Caldwell, R.M. and Schafer, J.F. (1958). Tolerance to cereal leaf rust. Science, N.Y. 128: 714-715.
28. Callbeck, L.C. (1954). A progress report on the effect of zinc as a constituent of potato fungicides. Am. Pot. J. 31: 341-348.
29. Calpouzos, L., Madson, M.E. and Welsh J.R. (1971). The effect of harvest technique on recovery of wheat from experimental plots with and without stem rust. Phytopathology 61: 1022-1024.
30. Chiarappa, L. (1976). Disease appraisal and crop loss information. in: Proc. Septoria Diseases of Wheat Workshop. Spec. Publ. Ga Agric. Exp. Stn. 4: 34-39.
31. Clark, R.V. and Johnston, H.W. (1973). Tolerance of oats to the Septoria disease. Can. J. Pl. Sci. 53: 471-475.

32. Cooke, B.M. and Jones, D.G. (1970). A field inoculation method for *Septoria tritici* and *Septoria nodorum*. Pl. Pathol. 19: 72-74.
33. Cooke, B.M. and Jones, D.G. (1970). The epidemiology of *Septoria tritici* and *Septoria nodorum*. II. Comparative studies of head infection by *Septoria tritici* and *Septoria nodorum* in spring wheat. Trans. Br. Mycol. Soc. 54: 365-404.
34. Cooke, B.M. and Jones, D.G. (1971). The epidemiology of *Septoria tritici* and *Septoria nodorum*. III. The reaction of spring and winter wheat varieties to infection by *Septoria tritici* and *Septoria nodorum*. Trans. Br. Mycol. Soc. 56: 121-135.
35. Cunfer, B.M. (1976). Water potential of ergot honeydew and its influence upon colonization by microorganisms. Phytopathology 66: 449-452.
36. Dalry, J.M. and Krupka, L.R. (1962). Effect of *Puccinia graminis tritici* on organic acid content of wheat leaves. Pl. Physiol. 37: 277-282.
37. Davidson, J.L. (1965). Some effects of leaf area control on the yield of wheat. Aust. J. Agric. Res. 16: 721-731.
38. Donald, C.M. (1962). In search of yield. J. Aust. Inst. Agric. Sci. 21: 171-178.
39. Donald, C.M. (1968). The breeding of crop ideotypes. Euphytica 17: 385-403.

40. Doodson, J.K., Manners, J.G. and Myers, A. (1964). Some effects of yellow rust (*Puccinia striiformis*) on ¹⁴carbon assimilation and translocation in wheat. J. Exp. Bot. 47: 304-317.
41. Dyck, P.L. and Baker, R.J. (1975). Variation and covariation of agronomic and quality traits in two spring wheat populations. Crop Sci. 15: 161-165.
42. Ellis, R.T. (1954). Tolerance to the maize rust *Puccinia polysora* Andrew. Nature 174: 1021.
43. Ephrat, J. (1974). Some ideas about wheat breeding for higher yields after the "green revolution" breakthrough. Z. Pflzücht 72: 39-45.
44. Evans, L.T. and Rawson, H.M. (1969). Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of ear during grain development in wheat. Aust. J. Biol. Sci. 23: 245-254.
45. Eyal, Z. (1971). The kinetics of pycnospore liberation in *Septoria tritici*. Can. J. Bot. 49: 1095-1099.
46. --- (1972). Effects of *Septoria* leaf blotch on the yield of spring wheat in Israel. Pl. Dis. Repr. 56: 983-985.
47. --- (1976). Research on *Septoria* leaf blotch of wheat caused by *Septoria tritici* in Israel. in: *Proc. Septoria Diseases of Wheat Workshop*. Spec. Publ. Ga Agric. Exp. Stn. 4: 49-53.
48. Eyal, Z. and Brown, M.B. (1975). A quantitative method for estimating density of *Septoria tritici* pycnidia on wheat leaves. Phytopathology 66: 11-13.

49. Eyal, Z. and Ziv, O. (1974). The relationship between epidemics of Septoria leaf blotch and yield losses in spring wheat. Phytopathology 64: 1385-1389.
50. Fazal, R., Ross, J.G. and Waynes, G. (1974). Tolerance to Wheat Streak Mosaic Virus in spring and winter wheat cultivars. Crop Sci. 14: 178-181
51. Fischer, R.A. (1975). Yield potential in a dwarf spring wheat and the effect of shading. Crop Sci. 15: 607-613.
52. Fischer, R.A. and Kortesz, Z. (1976). Harvest index in spaced population and grain weight in microplots as indicators of yielding ability in spring wheat. Crop Sci. 16: 55-59.
53. Fossati, A. and Brönnimann, A. (1975). Obtention de mutants tolérants à Septoria nodorum Berk, chez la blé tendre (Triticum aestivum L.). Z. Pflzücht 75: 205-216.
54. Fournet, J. (1969). Propriétés et rôle du cirrhi Septoria nodorum Berk. Ann. Phytopathol. 1: 87-94.
55. Frey, K.J. (1954). The use of F_2 lines in predicting the performance of F_3 selection in two barley crosses. Agron. J. 46: 541-545.
56. Frey, K.J. and Horner, T. (1957). Heritability in standard units. Agron. J. 49: 59-62.
57. Ghodbance, A., Djerbi, M. and Scharen, A.L. (1976). Search for Septoria resistance germplasm in Tunisia. in: Proc. Septoria Diseases of Wheat Workshop. Spec. Publ. Ga. Agric. Exp. Stn. 4: 54-56.

1. The first part of the document is a letter from the President of the United States to the Congress.

2. The second part is a report from the Secretary of the Treasury.

3. The third part is a report from the Secretary of the Interior.

4. The fourth part is a report from the Secretary of the Navy.

5. The fifth part is a report from the Secretary of the War.

6. The sixth part is a report from the Secretary of the State.

7. The seventh part is a report from the Secretary of the Army.

8. The eighth part is a report from the Secretary of the Navy.

9. The ninth part is a report from the Secretary of the War.

10. The tenth part is a report from the Secretary of the State.

11. The eleventh part is a report from the Secretary of the Army.

12. The twelfth part is a report from the Secretary of the Navy.

13. The thirteenth part is a report from the Secretary of the War.

14. The fourteenth part is a report from the Secretary of the State.

15. The fifteenth part is a report from the Secretary of the Army.

16. The sixteenth part is a report from the Secretary of the Navy.

17. The seventeenth part is a report from the Secretary of the War.

18. The eighteenth part is a report from the Secretary of the State.

19. The nineteenth part is a report from the Secretary of the Army.

20. The twentieth part is a report from the Secretary of the Navy.

21. The twenty-first part is a report from the Secretary of the War.

22. The twenty-second part is a report from the Secretary of the State.

23. The twenty-third part is a report from the Secretary of the Army.

24. The twenty-fourth part is a report from the Secretary of the Navy.

58. Goodman, R.N., Kiraly, Z. and Zaitlin, M. (1967). The Biochemistry and Physiology of Infectious Plant Diseases. D. Van Nostrand Co., N.Y.
59. Gottlieb, D. and Garner, J.M. (1946). Rust and phosphorus distribution in wheat leaves. Phytopathology 36: 557-564.
60. Gough, F.J. and Smith, E.L. (1976). Field reaction of wheat to Septoria leaf blotch. Pl. Dis. Repr. 60: 698-700.
61. Hann, C.A. and Griffiths, E. (1976). Change in virulence of Septoria nodorum and Septoria tritici after passage through alternative hosts. Trans. Br. Mycol. Soc. 66: 337-340.
62. Hanson, W.D. and Robinson, H.F. (1963). Statistical genetics and plant breeding. Spec. Bull. N. Carol. St. Coll. 982: 609-614.
63. Hilu, H.M. and Bever, W.M. (1957). Inoculation, oversummering, and suscept-pathogen relationship of Septoria tritici on Triticum species. Phytopathology 57: 474-480.
64. Holmes, S.J.I. and Colhoun, J. (1975). Straw-borne inoculum of Septoria nodorum and Septoria tritici in relation to incidence of disease on wheat plants. Pl. Pathol. 24: 63-66.
65. Hooker, A.L. (1960). Inheritance of reaction to Septoria avenae in oats. Agron. J. 52: 139-143.
66. Horsfall, J.G. and Barratt, R.W. (1945). An improved system for measuring plant diseases. Phytopathology 35: 655-658.

67. Ibrahim, A.F., Abdul-Naas, A.A. and Mahamoud, I.M. (1974). Inter-and intra-class correlation between eight quantitative characters in spring wheat cultivars. Z. Pflzücht 73: 131-140.
68. Inmann, R.E. (1962). Disease development, disease intensity and carbohydrate levels in rusted bean plants. Phytopathology 52: 1207-1211.
69. Jackson, M.L. (1958). Soil Chemical Analysis. Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J., pp. 195-197.
70. James, W.C. (1971). An illustrated series of assessment keys for plant diseases, their preparation and usage. Can. Pl. Dis. Surv. 51: 39-65.
71. --- (1971). Importance of foliage diseases of winter wheat in Ontario. Can. Pl. Dis. Surv. 51: 24-31.
72. --- (1974). Assessment of plant diseases and losses. An. Rev. Phytopathol. 12: 27-48.
73. James, W.C., Shin, C.S., Hodgson, W.A. and Callbeck, L.C. (1972). The quantitative relationship between blight of potato and loss in tuber yield. Phytopathology 62: 92-96.
74. Jedlinski, H. (1972). Tolerance to two strains of Barley Yellow Dwarf Virus in oats. Pl. Dis. Reprtr. 56: 230-234.
75. Jensen, S.G. (1968). Photosynthesis, respiration, and other physiological relationships in barley infected with Barley Yellow Dwarf Virus. Phytopathology 58: 204-208.

76. Jones, G.D. and Odebunmi, K. (1971). The epidemiology of *Septoria tritici* and *Septoria nodorum*. IV. The effect of infection at different growth stages and on different plant parts. Trans. Br. Mycol. Soc. 56: 281-288.
77. Khalifa, M.A. and Qualset, C.O. (1975). Intergenotypic competition between tall and dwarf wheat. II. In hybrid bulks. Crop Sci. 15: 640-644.
78. King, R.W., Wardlaw, I.F. and Evans, L.T. (1967). Effect of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat. Planta 77: 261-276.
79. Knott, D.R. and Talukdar, B. (1971). Increasing seed weight in wheat and its effect on yield, yield components, and quality. Crop Sci. 11: 280-283.
80. Kranz, J. (1974). Epidemics of Plant Diseases. Springer Verlag, Berlin.
81. Krenzer, E.G. and Dale, N.M. (1975). Carbon dioxide enrichment effects upon yield and yield components in wheat. Crop Sci. 15: 71-74.
82. Krupinsky, J.M. (1976). Techniques for screening wheat for *Septoria* resistance. in: Proc. *Septoria* Diseases of Wheat Workshop. Spec. Publ. Ga Agric. Exp. Stn. 4: 28-33.
83. Krupinsky, J.M. and Scharen, A.L. (1973). Pathogenic variation in *Septoria nodorum* (Berk.) Berk. in relation to organ specificity, apparent photosynthetic rate and yield of wheat. Physiol. Pl. Pathol. 3: 187-194.

84. Kuc, J. (1966). Resistance of plant infectious agents. A. Rev. Microbiol. 20: 337-370.
85. Large, E.C. (1954). Growth stage in cereals. Illustration of the Feekes scale. Pl. Pathol. 3: 128-129.
86. --- (1966). Measuring plant disease. A. Rev. Phytopathol. 4: 2-28.
87. Large, E.C. and Doling, D.A. (1962). The measurement of cereal mildew and its effect on yield. Pl. Pathol. 11: 47-57.
88. Law, C.N. (1967). The location of genetic factors controlling a number of quantitative characters in wheat. Genetics 56: 445-461.
89. Livne, A. (1964). Photosynthesis in healthy and rust-affected plants. Pl. Physiol. 39: 614-621.
90. Luke, H.H., Barnett, R.D. and Pfahler, P.L. (1975). Inheritance of horizontal resistance to crown rust in oats. Phytopathology 65: 631-632.
91. Lupton, F.G.H. (1966). Translocation of photosynthetic assimilates in wheat. Ann. Appl. Biol. 57: 355-364.
92. --- (1968). The analysis of grain yield of wheat in terms of photosynthetic ability and efficiency of translocation. Ann. Appl. Biol. 61: 109-119.
93. Lush, J.L. (1940). Intra-sire correlations or regression of offspring on dam as a method of estimating heritability of characteristics. Proc. Am. Soc. Fd. Prod. 3: 293-301.
94. Mackie, W.W. (1929). Resistance to *Septoria tritici* in wheat. Phytopathology 19: 1139-1140 (Abstr.).

95. Mahmud, I. and Kramer, H.H. (1951). Segregation for yield height, and maturity following a soybean cross. Agron. J. 43: 605-609.
96. Milthroe, F.L. and Moorby, J. (1974). An Introduction to Crop Physiology. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England.
97. Monyo, J.H. and Whittington, W.J. (1973). Genotypic differences in flag leaf area and their contribution to grain yield in wheat. Euphytica 22: 600-606.
98. Mukherjee, K.L. and Shaw, M. (1962). The physiology of host-parasite relations. XI. The effect of stem rust on the phosphate fractions in wheat leaves. Can. J. Bot. 40: 975-985.
99. Narvaes, I.M. (1957). Studies on Septoria Leaf Blotch of Wheat. PhD thesis, Purdue Univ., Lafayette, Indiana.
100. --- (1958). Studies on Septoria leaf blotch of wheat. Dis. Abstr. 18: 357-358.
101. Nass, H.G. (1973). Determination of characters for yield selection in spring wheat. Can. J. Pl. Sci. 53: 755-762.
102. Nelson, L.R. (1972). Stabilizing racial populations of plant pathogens by use of resistance genes. J. Environ. Qual. 1: 40-43.
103. Nelson, L.R., Holmes, M.R. and Cunfer, B.M. (1976). Multiple regression accounting for wheat yield reduction by Septoria nodorum and other pathogens. Phytopathology 66: 1375-1379.
104. Nosberger, J. and Therne, G.N. (1965). The effect of removing florets or shading the ear of barley on production and distribution of dry matter. Ann. Bot. 29: 635-644.

105. Patanothai, S., Michel, L.J. and Simons, M.D. (1975). Comparison of different hill-plot designs for evaluating quantitative response to oat crown rust. Crop Sci. 15: 803-806.
106. Pepe, J.F. and Heiner, R.E. (1975). Plant height, protein percentage, and yield relationship in spring wheat. Crop Sci. 15: 793-797.
107. Pfahler, P.L. (1971). Heritability estimates for grain yield in oats (*Avena* sp.). Crop Sci. 11: 378-381.
108. Pozsor, B.I., Krister, K and Kiraly, Z. (1966). Rust resistance induced by amino-acid. A decrease of the enhanced protein synthesis in rust-infested bean leaves. Acta Phytopath. Acad. Scient. Hung. 1: 203-208.
109. Rasmusson, D.C. and Cannell, R.Q. (1970). Selection for grain yield and components of yield in barley. Crop Sci. 10: 51-54.
110. Rawson, H.M. and Evans, L.T. (1970). The pattern of grain growth within ears of wheat. Aust. J. Biol. Sci. 23: 753-764.
111. Rillo, A.D. (1968). Genetics of resistance to wheat leaf blotch (*Septoria tritici* Rob ex. Desm.) in *Triticum aestivum* sp. Vulgare var. Bulgaria 88. Diss. Abstr. 28B: 4378-4381.
112. Rillo, A.D., Caldwell, R.M. and Glover, D.V. (1970). Cytogenetics of resistance to wheat leaf blotch (*Septoria tritici*) in backcross derivatives of an *Agroticum* line. Crop Sci. 10: 223-227.
113. Romero, G.E. and Frey, K.J. (1973). Inheritance of semidwarfness in several wheat crosses. Crop Sci. 13: 334-337.

114. Romig, R.W. and Calpouzos, L. (1970). The relationship between stem rust and loss in yield of spring wheat. Phytopathology 60: 1801-1805.
115. Rosielle, A.A. (1972). Sources of resistance in wheat to speckled leaf blotch caused by *Septoria tritici*. Euphytica 21: 152-161.
116. Rosielle, A.A. and Frey, K.J. (1975). Estimates of selection parameters associated with harvest index in oat lines derived from bulk. Euphytica 24: 121-131.
117. Saari, E.E. and Prescott, M. (1975). A scale for appraising the foliar intensity of wheat diseases. Pl. Dis. Repr. 59: 377-380.
118. Saari, E.E. and Wilcoxson, D. (1974). Plant disease situation of high-yielding dwarf wheats in Asia and Africa. A. Rev. Phytopathol. 12: 49-68.
119. Sanderson, F.R. (1964). Effect of leaf spot (*Septoria tritici*) in autumn-sown wheat crops. N. Z. Wheat Rev. 9: 56-60.
120. Schafer, J.F. (1971). Tolerance to plant disease. A. Rev. Phytopathol. 9: 235-251.
121. Scharen, A.L. (1963). Effect of age of wheat tissues on susceptibility to *Septoria nodorum*. Pl. Dis. Repr. 47: 952-955.
122. --- (1964). Environmental influence on development of glum blotch in *Septoria nodorum*. Phytopathology 56: 580-581.
123. --- (1966). Cyclic production of pycnidia and spores in dead wheat tissue by *Septoria nodorum*. Phytopathology 56: 782-784.

124. Scharen, A.L., Eyal, Z. and Krupinsky, J.M. (1976). Host-parasite interaction in ten spring and winter wheat cultivars inoculated with fourteen isolates of *Septoria nodorum* (Berk.) Berk. Proc. Am. Phytopathol. Soc. 3: 320 (Abstr.).
125. Scharen, A.L. and Krupinsky, J.M. (1969). Effect of *Septoria nodorum* infection on CO₂ absorption and yield of wheat. Phytopathology 59: 1298-1301.
126. Scharen, A.L. and Taylor, J.M. (1968). CO₂ assimilation and yield of little club wheat infected by *Septoria nodorum*. Phytopathology 58: 447-451.
127. Seely, G.R. and Jensen, R.G. (1965). Effect of solvent on the spectrum of chlorophyll. Spectrochim. Acta 21: 1836-1838.
128. Shaner, G. (1976). Epidemiology of *Septoria* leaf blotch caused by *Septoria tritici*. in: Proc. *Septoria* Diseases of Wheat Workshop. Spec. Publ. Ga. Agric. Exp. Stn. 4: 13-20.
129. Shaner, G., Fenney, R.E. and Patterson, F.L. (1975). Expression of effectiveness of resistance to *Septoria* leaf blotch. Phytopathology 65: 761-766.
130. Sharp, E.L., Sally, B.K. and McNeal, F.H. (1976). Effect of pyrenophora wheat leaf blight on the thousand kernel weight of 30 spring wheat cultivars. Pl. Dis. Reprtr. 60: 135-138.
131. Sharp, E.L., Brönnimann, A. and McNeal, F.H. (1972). Reaction of selected spring wheat varieties to infection by *Septoria nodorum*. Pl. Dis. Reprtr. 56: 761-764.

132. Shaw, M. and Colotelo, N. (1961). The physiology of host-parasite relation. VII. The effect of stem rust on the nitrogen and amino-acid in wheat leaves. Can. J. Bot. 39: 1351-1372.
133. Shipton, W.A. (1968). The effect of Septoria diseases on wheat. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 8: 89-93.
134. Shipton, W.A., Boyd, W.R.J., Rosielle, A.A. and Shearer, B.I. (1971). The common Septoria diseases of wheat. Bot. Rev. 37: 231-262.
135. Simons, M.D. (1965). Relative tolerance of oat varieties to the crown rust fungus. Phytopathology 56: 36-40.
136. --- (1969). Heritability of crown rust in oats. Phytopathology 59: 1329-1331.
137. --- (1971). Modification of tolerance of oat crown rust by mutation induced with ethyl methanesulfonate. Phytopathology 61: 1108-1113.
138. --- (1972). Polygenic resistance to plant disease and its use in breeding resistant cultivars. J. Environ. Qual. 3: 232-240.
139. --- (1975). Heritability of field resistance to the oat crown rust fungus. Phytopathology 65: 324-328.
140. Simpson, G.M. (1968). Association between grain yield per plant and photosynthetic area above the flag leaf node in wheat. Can. J. Pl. Sci. 48: 253-260.
141. Singh, I.D. and Stoskopf, N.C. (1971). Harvest index in cereals. Agron. J. 63: 224-226.

142. Spiertz, J.H.J. (1973). Effects of successive applications of maneb and benomyl on growth and yield of five wheat varieties of different heights. Neth. J. Agric. Sci. 21: 282-296.
143. Sprague, R. (1950). Diseases of Cereals and Grasses in North America. The Ronald Press Co., N.Y.
144. Statler, D.G. (1972). A genetic analysis of leaf rust resistance in Red River 68 wheat. Phytopathology 62: 866-869.
145. Steel, R.G.D. and Torrie, J.H. (1960). Principles and Procedures of Statistics. McGraw-Hill Book Co.
146. Stewart, D.M., Hafiz, A. and Abdel Hak, T. (1972). Disease epiphytotic threats to high-yielding and local wheat in the Near-East. FAO Pl. Prot. Bull. 20: 50-57.
147. Stoy, V. (1963). The translocation of C¹⁴-labelled photosynthetic products from the leaf to the ear in wheat. Physiologia Pl. 16: 851-865.
148. Syme, J.R. (1970). A high-yielding Mexican semidwarf wheat and the relationship of yield to harvest index and other varietal characteristics. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 10: 350-353.
149. Thomas, M.H. (1962). Factors Affecting Glum Blotch Development on Wheat and Variation in the Causal Organism, *Septoria nodorum*. Ph.D. thesis, Univ. of North Carolina.
150. Thorne, G.N. (1965). Photosynthesis of ears and flag leaves of wheat and barley. Ann. Bot. N.S. 29: 317-329.

151. Thorne, G.N. (1966). Physiological aspects of grain yield in cereals.
in: Milthorpe, F.L. and Ivins, J.D., eds. The Growth of
Cereals and Grasses. pp. 88-105.
152. Van der Plank, J.E. (1966). Horizontal (polygenic) and vertical
(oligogenic) resistance against blight. Am. Pot. J. 43:
43-52.
153. Voldeng, H.D. and Simpson, G.M. (1967). The relationship between
photosynthetic area and grain yield per plant in wheat.
Can. J. Pl. Sci. 47: 359-365.
154. Walpole, P.R. and Morgan, D.G. (1973). The effects of floret sterili-
zation on grain number and grain weight in wheat ears.
Ann. Bot. 37: 1041-1048.
155. Walton, P.D. (1971). The genetics of yield in spring wheat (*Triticum*
aestivum L.). Can. J. Genet. Cytol. 13: 110-114.
156. Wardlaw, I.F. (1964). The velocity and pattern of assimilate translo-
cation in wheat plants during grain development. Aust. J.
Biol. Sci. 18: 260-281.
157. Wenham, H.T. (1959). Studies on Septoria leaf blotch disease of wheat
(*Triticum aestivum* L.) caused by *Septoria tritici* Desm.
N. Z. Jl. Agric. Res. 2: 208-213.
158. Williams, R.F. and Rijven, A.H.G.C. (1965). The physiology of growth
in the wheat plant. Aust. J. Biol. Sci. 18: 721-743.
159. Yarwood, C.F. and Jacobson, L. (1955). Accumulation of chemicals in
diseased areas of leaves. Phytopathology 45: 43-48.

160. Ziv, O. and Eyal, Z. (1976). Evaluation of tolerance to Septoria leaf blotch in spring wheat. Phytopathology 66: 485-488.
161. Ziv, O. and Eyal, Z. (1976). Assessment of losses in yield components of spring wheat cultivars, caused by selected isolates of Septoria tritici. Proc. Am. Phytopathol. Soc. 3: 322 (Abstr.).

3. In infected plants there was a decline in the content of phosphate in all three cultivars (Fig. 44).
4. The content of the nitrates was markedly increased in Septoria-infected plants.
5. The translocation dynamic was similar in infected plants of all cultivars.
It is suggested that there is no disturbance in the flow of assimilates in infected wheat plants.

The yield of wheat is controlled by many genes. There is compensation among several processes in case one physiological process is disturbed. It is therefore not probable that the potential yielding capacity or the ability to endure losses in yield is controlled by a single chemical constituent or process.

weights may serve as an indicator of high yields, provided that hill plots are indicative of dense populations of wheat plants in commercial fields (250 plants/m²). A positive correlation was found between 1000-kernel weight and number of kernels per head (Fig. 32).

Chapter D

The purpose of this study was to evaluate the relationship between morphological traits, physiological processes and certain chemical constituents in the wheat plant on the one hand, and tolerance and vulnerability of wheat cultivars to *S. tritici* on the other hand. The study was conducted on the tolerant cv. 'Miriam', the moderately vulnerable cv. 'Lakhish', and the vulnerable cv. 'Bet Dagan' 233.

During the infection process a significant decline in the chlorophyll content was found in all cultivars tested (Fig. 34). No differences were found among the wheat cultivars with regard to water loss from infected tissue (Fig. 35). The relationship between the weight of kernels per head and straw weight, which was expressed as harvest index (Fig. 38), indicated a sharp decline in the harvest index in the cv. 'Bet Dagan', while the other cultivars were less affected. In the chemical analysis of random samples of both infected and non-infected plants of the three cultivars, the following was found:

1. In infected leaves there was an increase in the free aminoacid content, with no differences among cultivars (Fig. 40).
2. There was no uniform trend with relation to the content of reducing sugar in infected plants (Fig. 42).

parents were crossed ('Miriam' x 'Bet Dagan' 233).

It is suggested that the pressure exerted on the segregating population by the pathogen tends to separate more clearly the segregating population into distinct groups. The population of the parents does not respond strongly to such pressure. The tendency of the segregating populations of the cross 'Miriam' x 'Bet Dagan' 233 (tolerant x vulnerable) to segregate into two peaks similar to those of the means of the parents, may suggest that a rather small number of genes is associated with tolerance.

The relationships between certain agronomic traits and disease severity in the segregating populations are presented in Figures 24-30. Non-significant correlation values were found between disease severity of segregating populations and plant height (Fig. 24), yield per head (Fig. 25), and 1000-kernel weight (Fig. 26). It is suggested that the segregating population includes wheat plants whose yields and 1000-kernel weight were not affected by the pathogen, as well as vulnerable plants.

Significant correlation values ($r = 0.8-0.9$) at $p = 0.01$ were found between plant height and the following parameters: yield per head (Fig. 27), 1000-kernel weight (Fig. 28), and number of kernels per head (Fig. 29). Segregating wheat plants with a height resembling that of 'Miriam' exhibited low losses in yield components, while a segregating dwarf plant which resembled 'Bet Dagan' 233 - suffered severe losses in yield like the vulnerable parent. Many wheat plants which were characterized by a high yield per head, possessed prolific heads (Fig. 30). Highly significant correlations were found between 1000-kernel weight and yield per head (Fig. 31). High 1000-kernel

Populations of the parents ($n = 50$ plants) were grown together with the segregative bulk population ($n = 300$ plants) in each experimental block. One block was inoculated eight times during the season with a suspension of *S. tritici* conidiospores, while the block was kept free of the disease with weekly sprays of fungicides. Each plant was harvested separately and assessed for the following parameters: disease severity, plant height, disease height, number of tillers, yield, number of kernels per head, and 1000-kernel weight. The results of this trial are presented in Tables 15 and 16, from which the following conclusions can be drawn:

1. During the two growth seasons, severe epidemics developed in the inoculated blocks, where disease severity in the segregating population ranged between 60 and 80%.
2. The tolerant cv. 'Miriam' continued to exhibit non-significant losses in yield, while the vulnerable parent 'Bet Dagan' 233 suffered 30-60% losses in yield.

The heritability of tolerance was calculated according to the relation between the variances of the segregating population to that of the homozygous parents (Table 17). It was found that:

1. The heritability values were rather high for the parameters - plant height and 1000-kernel weight, which indicates that these two traits are stable in the parents and segregate in the segregating populations.
2. Lower heritability values were found in all cases for the yield per head, which indicates that this trait is controlled by many genes.
3. The heritability values of the protected population were in all cases lower than those of the inoculated plots, especially when two susceptible

Experimental treatments, replicated four times, were: inoculation with four isolates of *S. tritici*, applied separately or in mixture; wheat plots in which infested straw was spread at the tillering stage, to obtain conditions similar to natural infection; protected wheat plots with 4-5 applications of benomyl (600 g/ha); and uninoculated and unprotected wheat plots.

The results are presented in Tables 7-14, from which the following conclusions can be drawn:

1. In the vulnerable cvs. 'Barkai' and 'Bet Dagan', losses of 40% in yield, and 1000-kernel weight were recorded.
2. The consistent non-significant losses in both yield and 1000-kernel weight of the tolerant cvs. 'Cee'on' and 'Miriam' were maintained in all treatments.
3. Tolerance of the wheat cvs. 'Cee'on' and 'Miriam' is nonspecific in nature to the damaging effect of the *S. tritici* cultures tested. The longterm usefulness of tolerance in protecting productivity is thus strengthened by its ability to alter non-specificity, the consequence of *S. tritici* infection.
4. In the moderately resistant cv. 'Yafit', a specific interaction was obtained for *S. tritici* isolate # 213.

Chapter C

An analysis was made of the F_3 and F_4 segregating populations of the crosses 'Miriam' x 'Bet Dagan' 233 and 'Miriam' x 'Yafit'. The plants were planted in "hill plots" at a spacing of 20 x 20 cm.

caused such losses in vulnerable cultivars. These two cultivars were therefore classified as being tolerant to *Septoria* leaf blotch.

3. The wheat cv. 'Yafit' possessed moderate levels of resistance to *Septoria tritici*, based on low pycnidial coverages and no losses in yield.

Assessment of yield components (Tables 4, 5, 6) suggests that 2/3 of the loss in yield is a result of grain shriveling and of decline in 1000-kernel weight. Only 1/3 of the loss can be attributed to a decrease in the number of kernels per head.

The major effect of the disease is exhibited by the lateral tillers of the wheat plant, and to a lesser extent by the primary tiller. The ratio between the lateral tillers and the primary tiller was referred to as the tillers ratio, which is characteristic for each wheat cultivar (Fig. 5). The practical implication of tillers ratio is associated with the spread of the disease in relation to the density of the wheat stand: under dense stands, the wheat plant develops fewer lateral tillers.

Chapter B

A trial was carried out to assess the relationship between yield components of nontolerant, tolerant, and resistant cultivars to *Septoria* epidemics incited by selected variants of *Septoria tritici*.

The trial was conducted over two growing seasons (1974/75 and 1975/76), at the Bet-Dagan Experiment Station. The wheat cultivars used in the trial were: vulnerable cvs. 'Barkai' and 'Bet Dagan', tolerant cvs. 'Cee'on' and 'Miriam', and the resistant cv. 'Yafit'. The *S. tritici* isolates were selected according to their origin and to their virulence on a differential set of wheat cultivars.

The present work dealt with the following topics:

- A) Detection and evaluation of tolerant cultivars to *Septoria* leaf blotch under field conditions.
- B) Assessment of losses in yield components of spring wheat cultivars caused by selected isolates of *Septoria tritici*.
- C) The mode of inheritance of certain traits in segregating populations subjected to severe epidemics of *Septoria* leaf blotch.
- D) Preliminary investigations on the phenological and physiological aspects correlated with the pathogenic action of *Septoria tritici* in tolerant and vulnerable wheat cultivars.

Chapter A

The detection and evaluation of tolerance in spring wheat cultivars (commercial varieties and advanced lines) were studied in artificially inoculated wheat plots in which the yield and yield components were compared with those in plots protected by fungicides. The trials were conducted over two growing seasons in two geographic regions.

The results are presented in Tables 2 and 3, from which the following conclusions can be drawn:

1. All varieties and lines tested except the cv. 'Yafit' were found to be susceptible to *Septoria* leaf blotch.
2. Despite the equivalence in severity, the losses in yield and yield components of the cultivars were statistically different among themselves. Yield losses ranged between 20 and 30%, whereas 'Cee'on' and 'Miriam' did not sustain appreciable losses at a disease severity that

The severity of infection is assessed by the extent of the necrotic area and of the leaf area covered by pycnidia of the fungus.

Susceptible wheat cultivars sometimes sustain 20-50% losses in yield and produce shriveled grain unfit for milling. There is a strong correlation between severity of infection and loss in yield in highly susceptible cultivars. The damage to the wheat plants is manifested by shriveled kernels and a sharp decline in grain (1000 - kernel weight) (19, 41, 95, 120).

Resistant germplasm is scarce, and the mode of inheritance is not well understood (60, 61, 99, 111). Resistance confirmed by a single gene was found to be ephemeral (120).

Among various control measures, tolerance is considered by many to have high priority. Tolerance may be defined as the inherent or acquired capacity of plants that appear susceptible to a disease, to endure losses in yield or quality. Tolerance has a significant theoretical advantage over resistance in that new biotypes of a pathogen have no selective advantage over existing types. Evidence suggests that tolerance is inherited additively and is polygenic in nature. The future of tolerance depends on an ability to incorporate it in common breeding procedures. An understanding of the traits that confer the capacity to endure disease, their heritability and breeding techniques for their use, is still lacking.

The ability of a tolerant cultivar to survive losses is probably a multifaceted mechanism resulting from the host-parasite interaction. It is therefore difficult to isolate a single mechanism which is responsible for the ability of the tolerant cultivar to endure losses in yield under severe epidemic conditions.

Genetic, phenological and physiological aspects
associated with tolerance of spring wheat
cultivars to Septoria leaf blotch
=====

O. Ziv

English Summary

During the last decade there has been an increasing demand for basic foods, as a result of rapid population growth in the developing countries in addition to the demands of the more affluent nations (13, 14, 21). Cereals, and in particular wheat, are the major source of energy for human consumption. The major grain producers are the U.S.A. and Canada, with the U.S.A. supplying 84% of the world's needs in wheat grain (13).

In the early 1960's the first high-yielding wheat cultivars, bred in the CIMMYT program in Mexico, were distributed over large areas in many parts of the world. In several instances these cultivars were found to be extremely susceptible to pathogens of lesser economic importance (13). Septoria leaf blotch of wheat, caused by the fungus *Septoria tritici* Rob. in Desm., soon became a disease of major economic importance; it was reported to cause severe losses in yield (20-50%) in many parts of the world, including Israel (42).

Epidemics of Septoria leaf blotch are associated with rainy years. The splashing rain drops spread the pycnidiospores of the fungus. The first chlorotic symptoms appear 5-6 days after inoculation, and on the 10-14th day the lesions become necrotic bearing pycnidia of the pathogen (4, 32, 99). The fungus can survive from one season to another on infested plant refuse or on other graminaceous species (25, 48).

T A B L E O F C O N T E N T S

=====

	<u>Page</u>
Introduction.....	1
Chapter A: Detection and evaluation of tolerant cultivars to Septoria leaf blotch under field conditions.	
* Materials and methods	21
* Results and discussion	27
Chapter B: The assessment of losses in yield components of spring wheat cultivars caused by selected isolates of Septoria tritici.	
* Materials and methods	43
* Results and discussion	47
Chapter C: The mode of inheritance of tolerance to progeny of crosses between tolerant and non-tolerant wheat varieties.	
* Materials and methods	65
* Results and discussion	68
Chapter D: Phenological and physiological aspects of tolerance of spring wheat varieties to S. tritici epidemics.	
* Materials and methods	103
* Results and discussion	108
Summary in Hebrew	131
Summary in English.	
Bibliography.	

AGRICULTURAL RESEARCH ORGANIZATION

INSTITUTE OF FIELD CROPS

הספרייה המרכזית
למדעי החקלאות

GENETICAL, PHENOLOGICAL AND
PHYSIOLOGICAL ASPECTS ASSOCIATED WITH
TOLERANCE OF SPRING WHEAT CULTIVARS
TO SEPTORIA LEAF BLOTCH

By

O. ZIV and Z. EYAL

Pamphlet No. 177

Division of Scientific Publications
The Volcani Center Bet Dagan
Israel