

ס' תרנ"ב

מינהל המחקר החקלאי
המכון לגידולי - שדה וגן

פיסילוגיה השוואתית של זני בר
ותרבות של כרפס ריחני
(APIUM GRAVEOLENS L.)
תוך שימת לב מיוחדת לפריחה

מאת

א' פרסמן, מ' נגבי

בולטין חס' 222

המחלקה לפירסומים מדעיים
מרכז וולקני בית-דגן

1980



מכון
לחקר
הצומח
במחנה
החקר

א
מכין

תוכן ענינים

עמוד

1	תקציר
5	הקדמה
6	1. <u>נביטת זרעים</u>
6	1.1 מבוא
7	1.2 שיטות וחומרים
9	1.3 תוצאות
9	1.3.1 אור וטמפרטורה
11	1.3.2 השפעת משך ההארות הקצרות ותדירותן
13	1.3.3 מעורבות הפיטוכרום
14	1.3.4 השפעת חלופי טמפרטורה
15	1.3.5 טפול מוקדם בטמפרטורה גבוהה
18	1.3.6 נביטה בתנאי עקת מלח
19	1.3.7 השפעת רסוס צמח האם בג'יברלין
21	1.3.8 גידול העובר בזרע לפני הנביטה
21	1.4 דיון
26	2. <u>גידול וגטיבי, הפרגה ופריחה</u>
26	2.1 מבוא
32	2.2 שיטות וחומרים
34	2.3 תוצאות
34	2.3.1 השפעת גיל הצמח על הרגישות לקיוט
36	2.3.2 הקשר בין גיל הצמח ומשך הקיוט
39	2.3.3 השפעת משך הקיוט ותנאי הטמפרטורה לפניו ואחריו
	2.3.4 השפעת הפוטופריודה וטיב האור בזמן הקיוט על
40	ההפרגה והפריחה
46	2.3.5 השפעת הפוטופריודה לאחר הקיוט על ההפרגה והפריחה
	2.3.6 השפעת הטפולים בטמפרטורות גבוהות ומשטרי
48	ההארה במשתלה על ההפרגה

עמוד

55	השפעת טמפרטורת בית השורשים על ההפרגה	2.3.7
58	השפעת סוג הג'יברלין על ההפרגה	2.3.8
61	השפעת גיל הצמח על הרגישות לטיפול בג'יברלין	2.3.9
69	השפעת קרור מוקדם על תגובת הצמח לטיפול בג'יברלין	2.3.10
72	השפעת הטמפרטורה על תגובת הצמח לטיפול בג'יברלין	2.3.11
81	השפעת הפוטופריודה על תגובת הצמחים לטיפול בג'יברלין	2.3.12
88	הקשר בין כמות הג'יברלין ומינוו	2.3.13
90	דכוי הפרגה בעזרת חומרים מנבסים	2.3.14
92	הסטולוגיה של הקודקוד בעמוד התפרחת	2.3.15

דיון 2.4

94	בחירת החומר הצמחי	2.4.1
94	השפעת גיל הצמח על רגישות לקיט	2.4.2
95	הקשר בין משך הקיט וגיל הצמח	2.4.3
96	השפעת הטמפרטורה לפני ואחרי הקיט	2.4.4
96	השפעת הפוטופריודה וטיב האור על התגובה לקיט	2.4.5
99	השפעת חמום השתילים לפני השתילה בשדה	2.4.6
100	השפעת טמפרטורת הקרקע על ההפרגה	2.4.7
101	השפעת גיל הצמח על הרגישות לטיפול בג'יברלין	2.4.8
102	השפעת כמות הג'יברלין	2.4.9
103	השפעת סוג הג'יברלין	2.4.10
103	השפעת הגומלין של קיט מוקדם וטיפול בג'יברלין	2.4.11
104	השפעת הטמפרטורה על תגובת הצמח לטיפול בג'יברלין	2.4.12
105	השפעת אורך היום על תגובת הצמח לטיפול בג'יברלין	2.4.13
106	דכוי הפרגה ע"י חומרים מנבסים	2.4.14
107	הקשר בין כמות הג'יברלין ומינוו	2.4.15
107	הקשר בין הפרגה ופריחה	2.4.16
108	השפעת גודל העציץ על גובה עמוד התפרחת	2.4.17
108	ההתפתחות הוגגטיבית של הצמח:	2.4.18
108	I קצב יצור עלים	
110	II אורך העלים	
112	III זווית העלים	
113	IV יצור צמחי בת	
115	סכום	
117	רשימת ספרות	
I-IV	סיכום באנגלית	

ת ק צ י ר

נביטת זרעים

נביטת הזרעים, בזן בר מקומי (גדל במעגן-מיכאל) ושני זני תרבות של כרפס ריחני (*Apium graveolens* L.), דורשת נוכחות אור ומבוקרת ע"י מערכת הפיטוחרום. בתנאי טמפרטורה של 20 מ"צ זרעי הזן פלורידה (כרפס עלים) רגישים מאוד לאור, והנביטה מעודדת ע"י אור ירוק (הנחשב לאור שאינו משרה נביטה) או ע"י הארה קצרה באדום רחוק. לעומתם, זרעי זן הבר לא הגיבו להארה באדום רחוק והגיבו פחות מהזן פלורידה להארה באור ירוק. בתנאי טמפרטורה מיטביים, הארה רצופה באור לבן הביאה לידי נביטה מלאה בכל הזנים. בזן פלורידה יכולה הדרישה לאור להיות מסופקת ע"י שתי הארות יומיות קצרות, בזן הבר היו דרושות יותר משש הארות קצרות, ובזן אלבסטר (כרפס שורש) הביאו הארות קצרות לידי נביטה בשיעור קטן בהרבה בהשוואה להארה רצופה.

זרעי הזן פלורידה וזן הבר שונים ברגישותם לטמפרטורות גבוהות. נביטת זרעי זן הבר היא תרמופילית יותר מאשר זו של הזן פלורידה.

ניתן להשרות תרדמת חום (thermodormancy) בזרעי כרפס ע"י חשיפתם לטמפרטורה גבוהה (35 מ"צ), למשכי-זמן קצרים. יחסית, מיד עם ההשריה או לאחר השריה מוקדמת לזמן קצר בטמפרטורה אופטימלית לנביטה. תרדמת החום מושרית בזן פלורידה אחר משכי-זמן קצרים יותר מאשר בזן הבר. נוכחות אור בזמן השהייה ב-35 מ"צ מגבירה את השפעת הטמפרטורה, כאשר החלק האדום רחוק של הספקטרום הוא הגורם הפעיל, גם כאשר הטמפרטורה הגבוהה ניתנת לאחר שהזרעים עברו השריה מוקדמת ב-20 מ"צ.

עקת מלח מגדילה את מספר התארות הקצרות הנחוצות לנביטה.

ריסוס GA₃ על הצמח בזמן הפריחה מגדיל את כושר הנביטה וההצצה של הזרעים הנוצרים בתפרחות אלה, בתנאי טמפרטורה גבוהה ובמים מלוחים.

אנדוספרם שומני ממלא את רוב נפחו של זרע הכרפס, ואילו העובר תופס חלק קטן בלבד מנפח הזרע. מעקב היסטולוגי אחר מהלך הנביטה מגלה, שבתנאים נוחים לנביטה קיימת גדילה של העובר בתוך הזרע. גדילה זו מתבטאת בהתארכות ניכרת של תת-הפסיג ובהתארכות הפסיגים. במהלך הגדילה נעכל האנדוספרם סמוך לעובר, בצורה דומה

מאוד לעיכול האנדוספרם ע"י ג'יברלין אקסוגני בזרע חסר עובר. רק לאחר שהעובר מגיע לגודל מסוים מגיח השורשון מבעד לקליפות הזרע והפרי. בתנאים בלתי נוחים לנביטה (חושך, מליחות) אין העובר מתארך, והוא נותר בגודלו הראשוני.

* הפרגה ופריחה

בעבודה זו נבחנו גם השפעת תנאי הסביבה: טמפרטורה ומשטר ההארה והשפעת הטיפול בחומרי צמיחה אקסוגניים על הפרגה והפריחה ועל תופעות וגטיביות שונות בצמח הכרפס. כרפס ריחני דורש קיוט כדי להפריג ולפרוח. ללא קיוט הוא נשאר בשלב השושנת. אפשר לגרום להפרגה מאולצת, שאינה מלווה בפריחה, ע"י טיפול בג'יברלין אקסוגני. מאידך גיסא, במקרים מסוימים אפשר לקבל גם פריחה ללא הפרגה מוקדמת. מכאן שבכרפס (וביחוד בכרפס שורש) אפשר להפריד בין ההפרגה ובין הפריחה.

מבין הזנים שנבחנו בעבודה זו, כרפס השורש אלבסטר וכרפס הבר ממעגן-מיכאל מפריגים מהר יותר מכרפס עלים פלורידה, הן בעקבות קיוט והן בעקבות הטיפול בג'יברלין אקסוגני. שני הזנים הראשונים מפתחים גם עמודי-תפרחת גבוהים יותר בתגובה לטיפולים הנ"ל. עובדות אלה מצביעות על אפשרות להשתמש בג'יברלין לסלקציה מוקדמת של פרטים מפריגים, כאשר עוסקים בטיפול או בבירור זנים עמידים להפרגה. בשלושת הזנים לא נמצאה תקופת יובנליות מוחלטת, שבה הצמח אינו מגיב לקיוט; צמחים צעירים מאוד מפריגים בתגובה לקיוט, אף כי עצמת תגובתם פחותה בהשוואה לזו של צמחים מבוגרים יותר.

GA₃ נמצא יעיל בעידוד ההפרגה יותר מאשר GA₄₊₇. התגובה לטיפול בג'יברלין תלויה בכמותו ובמינונו, וגם בתגובה לטיפול בג'יברלין אין יובנליות מוחלטת. תגובת הצמחים לקיוט או לטיפול בג'יברלין, כפי שהיא מתבטאת באחוז הצמחים המפריגים והפורחים, בקצב ההפרגה והפריחה או בגובה עמודי התפרחת - גדלה עם עוצמת הטיפול, אף כי הדבר קשור בגיל הצמח. מנת-יתר לגיל מסוים תביא לידי דיכוי התגובה.

גידול הצמחים בטמפרטורה גבוהה לפני הקיוט גורם לאנטי-ורנליזציה (anti-vernalization), המתבטאת בהחלשת השפעתו של הקיוט: הקטנת אחוז הצמחים המפריגים והפורחים והקטנת גובה עמודי התפרחת. חשיפת הצמחים לטמפרטורה גבוהה מיד לאחר הקיוט גורמת לדה-ורנליזציה (devernalization), המבטלת כליל את השפעתו.

* הפרגה בעבודה זו פרושה התארכות הגבעול (אף במקרים בהם התופעה אינה מלווה בפריחה).

הרצון ליצא כרפס בראשית האביב - דורש הכנת משתלה בתחילת החורף, וגידול הצמחים בשדה במשך החורף. צמחים כאלה צפויים להפרגה מהירה באביב, לאחר שגדלו בתנאי הטמפרטורה המשרה של החורף - גם במשתלה וגם בהמשך הגידול שבשדה. אפשר לדכא או לדחות את ההפרגה בצמחים אלה ע"י החזקתם בטמפרטורה גבוהה במשך זמן קצר יחסית לפני שתילתם בשדה. העובדה שצמחי הכרפס מסוגלים לעבור דה-ורנליזציה ע"י טמפרטורה גבוהה ורה-ורנליזציה (revernalization) כאשר הם נחשפים פעם נוספת לטמפרטורה משרה - מעידה כי תהליך הקיוט הוא רוורסיבלי. מבין הנוסחאות המתארות את תהליך הקיוט בצמח מקובלת עלינו נוסחתם של Gregory & Purvis, כיון שזו הנוסחה היחידה המתארת תהליך רוורסיבלי.

גידול מערכת השורשים של הצמח בטמפרטורה גבוהה (24 מ"צ ומעלה), כאשר הנוף כולל קודקוד הצמיחה, נתון בטמפרטורה משרה, מונעת הפרגה ופריחה. מניעת הפרגה ופריחה התקבלו גם לאחר שהיית השורשים בטמפרטורה גבוהה במשך 3 חדשים כשבעקבותיה הועברו הצמחים לשדה. מכאן ייתכן: א) שקודקוד הצמיחה איננו האבר היחיד בצמח הקולט את הגירוי והמגיב לגירוי זה, אלא גם למערכת השורשים תפקיד נכבד בקליטת הגירוי, או שהיא משתתפת פעילה בשרשרת התהליכים ההופכים את הגירוי להפרגה ופריחה, או ב) שמערכת השורשים, בטמפרטורה גבוהה, מייצרת מעכבי הפרגה ופריחה.

ההפרגה, החלה בעקבות הטיפול בג'יברלין, מדוכאת אם הטיפול ניתן בתנאי טמפרטורה נמוכה; הדבר מתבטא בעמודי תפרחת נמוכים יותר. גם הטיפול ב-2,2-N-dimethyl amino succinic acid (B-9) עשוי להקטין את גובה עמודי התפרחת, אף כי אינו משפיע על הפריחה ומהווה הוכחה נוספת לאי-תלות בין שני התהליכים והגורמים האנדוגניים המשפיעים עליהם. לטיפול ב-B 9 יש תופעות-לואי שליליות, כגון הקטנת אורך העלים.

תנאי יום ארוך (י"א), או שבירת לילה בזמן הקיוט או בזמן הטיפול בג'יברלין, דוחים את תחילת ההפרגה ואת קצבה ומביאים לידי יצירת עמודי תפרחת נמוכים יותר. לעומת זאת, לאחר הקיוט מדכאים תנאי יום קצר (י"ק) את ההפרגה והפריחה ותנאי י"א גורמים להגבהת עמודי התפרחת וזירוז הפריחה. להארה קצרה באור אדום או אדום רחוק, שניתנה בסוף כל יום במשך הקיוט, לא היתה השפעה על ההפרגה ולא על הפריחה.

קצב ייצור העלים ומספרם הסופי קטנים בהשפעת הטיפול בג'יברלין ובהשפעת טמפרטורות נמוכות בשל המעבר מהשלב הווגטיבי לשלב הרפרודוקטיבי. עם זה, העלים מתארכים. י"א או שבירת לילה משפיעים בצורה דומה על העלים למרות שהם מדכאים את השפעת הקיט והג'יברלין על ההפרגה והפרחה. בזן אלבסטר ובזן הבר קצב ייצור העלים מהיר יותר מאשר בזן פלורידה. בתנאי י"א ושבירת לילה, וכן בתגובה לטיפול בג'יברלין או לקיט, מזדקפים עלי הצמח.

ייצור צמחי-בת בחיקי העלים מהווה דרך לריבוי וגטיבי מהיר של צמחי הכרפס. בזן הבר, שמקורו במעגן-מיכאל או בהולנד, קצב ייצור צמחי-הבת הוא מהיר מאוד, ואילו בזן פלורידה נוצרים מעט מאוד צמחי-בת. מספר צמחי-הבת מושפע מחומרי צמיחה אקסוגניים. הוא פוחת בעקבות הטיפול ברמות גבוהות של ג'יברלין וגדל בעקבות הטיפול ב-B 9.

שני סוגי הג'יברלין שנבחנו בעבודה זו נבדלים בהשפעתם על ההפרגה (GA_3 משפיע יותר מ- GA_{4+7}), אולם אין הבדלים בהשפעתם על עוצמת השינויים והתופעות הווגטיביות הנזכרות. מכיון ש- GA_{4+7} יעיל יותר בהשראת נביטה של זרעי כרפס בתנאים בלתי נאותים, הרי שלג'יברלינים השונים תפקיד שונה בתופעות מורפוגנטיות שונות במהלך חלי הצמח.

ה ק ד מ ה

הכרפס הריחני (*A. graveolens* L.) נמנה עם משפחת הסוככיים. כצמח בר הוא נפוץ באזורים נרחבים בעולם. אפשר למצאו מהאיים הקנריים עד להודו, אוסטרליה, אמריקה הצפונית והדרומית. צמח הבר היה מוכר באזור הים התיכון למצרים הקדמונים, ליוונים ולרומאים (Becker, 1962). לצמח זה עלים בלתי אכילים, כיון שהם חלולים ובעלי טעם וריח חריפים. לכן השתמשו בו, בעולם העתיק, בתור צמח רפואה ופולחן. לא ידוע מתי לראשונה נערכה סלקציה לצמחים בעלי פטטרות מוצקות ומלאות; אבל דבר זה התרחש, כנראה, באזור הים התיכון. לפי O.J. Thompson (מחברת Ferry-Morse - אינפורמציה אישית), העדות הראשונה לשימוש בכרפס כצמח תבלין התפרסמה בצרפת ב-1623. כצמח בעל עלים למאכל הוא התפרסם לראשונה, כנראה, בשנת 1686 וגודל לראשונה בארה"ב בשנת 1806. פיסיוולוגיה משווה בין שני זני תרבות, כרפס עלים מהזן פלורידה וכרפס שורש מהזן אלבסטר, עם זן בר הגדל בארץ - נועדה לבחון את השינויים שחלו בזני התרבות. העבודה עסקה בשני נושאים עיקריים - א. נביטת זרעים; ב. הפרגה ופריחה - אף כי גם לאספקטים וגטטיביים הוקדשה תשומת-לב.

1. נביטת זרעים

1.1 מ ב ו א

מחקרים ראשונים בזרעי כרפס הראו, שנביטתם מתרחשת בתנאי טמפרטורה נמוכה, בהעדר אור. עם העלייה בטמפרטורה פוחתים שיעורי הנביטה אלא אם הזרעים נחשפים לאור או למשטר של טמפרטורות מתחלפות (Harrington, 1923; Morinaga, 1926). Thompson (1974) בחן השפעת משטרי טמפרטורות מתחלפות על נביטת הזרעים בחמישה זנים של כרפס, ומצא שהזרעים מגיבים אף להבדלים ב-2 מ"צ. אולם בנסויים אלה נחשפו הזרעים לאור בעוצמה חלשה לפחות במשך 8 שעות ביממה.

במספר עבודות, החל בשנת 1971, דווחו תומס וחובריו על הגברת הנביטה של זרעי כרפס בחושך - ע"י החדרת ג'יברלין (GA_{4+7}) אקסוגני לזרעים, ועל כך שנוכחות ציטוקינינים מגבירה את השפעתו (ראה Thomas et. al., 1975). Thomas (1974) הראה שמספר פונגצידים סיסטמיים מקבוצת ה-benzimidazol פועלים כציטוקינינים ומעודדים את השפעת הג'יברלין על נביטת זרעי כרפס. באשר לציטוקינינים אנדוגניים בנביטה הראו Thomas et. al. (1978a), שבעקבות הארה באור אדום חל היפוך (conversion) של ציטוקינינים אנדוגניים בזרע מציטוקינינים נמסים במים לנמסים בבוטנול. לא נמצאה השפעה הפוכה של אור אדום-רחוק.

נביטה לקויה של זרעי כרפס עשויה לנבוע, בנוסף לחוסר אור, גם מתנאי טמפרטורה בלתי מתאימים (Robinson, 1954). בתנאי טמפרטורה העולים על 30 מ"צ אין הזרעים נובטים גם בנוכחות אור. טמפרטורה גבוהה של הקרקע, בייחוד בשכבות העליונות שבהן נזרעים זרעי הכרפס, גורמות ליקויים בנביטה (Guzman, 1964). אפשר להתגבר על תרדמת החום ולהגביר את הנביטה וההצצה במשתלה ע"י החדרת GA_{4+7} לזרעים בתמיסה בעלת pH נמוך (2.2) או בעזרת EDTA (Palevitch and Thomas, 1978). טיפולים אלה הביאו לידי הגברת הנביטה גם בזרעים מצופים (Thomas et. al., 1978b). Taylor (1949) הראה, כי אפשר לשפר את נביטת הזרעים בתנאים בלתי נוחים ע"י טיפול ב- $NaOCl$. ולאחר שנמצא כי אפשר לזרז נביטה ע"י השריה מוקדמת של הזרעים ב-Polyethylene glycol (PEG) במשך מספר ימים (Heydecker et. al., 1973) -

פותחה שיטת ה-priming, המאפשרת שיפור הסינכרוניזציה והגדלת שיעורי הנביטה ע"י טיפול מוקדם ב-PEG או בתערובת של KNO_3 ו- K_3PO_4 (Salter and Darby, 1976). כיום נמצאים בפיתוח כלים מיוחדים לזריעת זרעים מטופלים, כשהם נמצאים בנוזל (Darby and Salter, 1976).

לזרעי הכרפס אנדוספרם תאי בעל דפנות עבים, המכילים גרגרי אלוריון ושומן ואין הוא מכיל עמילן (Kondo, 1919; Hayward, 1938).

בעבודה זו נבחנה האפשרות להחליף את ההארה הרצופה - בהארות קצרות (Koller, 1972; Koller et al., 1964b). כמו כן נבחנו מעורבות מערכת הפיטוכרום, השפעות האור והטמפרטורה והיחסים ביניהם על נביטת זרעי הכרפס, תוך מעקב אחר השינויים האנטומיים המתרחשים בזרע במהלך הנביטה. ענין מיוחד היה לנו להשוות את הנביטה של זן בר מקומי (Zohary and Feinbrun, 1966), הנחשב להורה העתיק של הזנים התרבותיים (Becker, 1962), עם הנביטה של הזנים פלורידה ואלבסטר. להשוואה זו היו שתי מטרות:

- 1) לגלות שינויים אפשריים שחלו במשך דורות התרבות של הכרפס.
- 2) ללמוד על רגישותם למליחות, כיון שזן הבר גדל בבית-גידול מלוח (ראה "שיטות וחומרים") ואילו זני התרבות גדלים בקרקעות בלתי מלוחים. השפעתה של תמיסת מלח על הדחיה בתחילת הנביטה, הקטנת קיצבה והפחתה באחוז הנביטה הסופי תוארה עוד בשנת 1946 ע"י R. Uhvitz (Am. J. Bot. 33:278-285). הנוסף לכך נבחנה האפשרות לשפר את נביטתם של הזרעים בתנאים בלתי נוחים - על-ידי ויסוס ג'יברלין על צמח-האם בשעת הפריחה.

רוב הניסויים המתוארים בפרק זה כבר פורסמו על-ידי Pressman et al. (1977).

1.2 שיטות וחומרים

זרעי זן הבר (*A. graveolens*, L. var. *lusitanicum* (Miller DC.)) נאספו בחודשים יולי ואוגוסט 1973-1975 לאורך תעלת ניקוז בשטח בריכות הדגים של קיבוץ מעגן-מיכאל. הבריכות מקבלות את מימיהן מנהל תנינים. הריכוז המינימלי של מלחים במים אלה הוא כ-1000 מ"ג לליטר בעונת החורף.

זרעי כרפס עלים (*A. graveolens* L. var. *dulce* (Miller) Perse.) מהזן פלורידה נקנו בחברת Ferry-Morse ארצות-הברית, ובשנים 1974-1975 נאספו בחלקות הניסוי בבית-דגן. זרעי כרפס שורש (*A. graveolens* L. var. *rapaceum* (Miller) DC.) מהזן אלבסטר נקנו מחברת Tezier Freres, צרפת.

הניסויים בוצעו בצלחות פטרי בקוטר 5 ס"מ, שהכילו נייר סינון ווטמן מס' 1 ו-50 זרעים. לכל צלחת הוספו 2 סמ"ק מים מזוקקים או תמיסה, והן נעטפו בשתי שכבות פוליאתילן כדי למנוע איבוד מים. בטיפול חושך הוכנסו הצלחות לקופסאות אטומות לאור. השוואת זרעים שהוחזקו בחושך במשך כל הניסוי לאלה שאוררו ע"י פתיחת הצלחות מדי יום - הראתה שלא היו הבדלים בנביטתם.

מערכת אור ירוק כללה נורת פלואורסצנט ירוקה (TL 20W/17, Philips), שתי שכבות פלקסיגלס כחול (Rohm and Haas, Philadelphia, Pa.) ושלוש שכבות סינמואיד ירוק (No. 277 Bates Lighting Co., Los-Angeles Calif.). עוצמת האש היתה $7\mu W. cm^{-2}$.

הניסויים בוצעו באינקובטורים תרמוסטטיים ($0.1 \pm$ מ"צ) אשר הוארו בתערובת של אור מנורות פלואורסצנט (Cool-White-Atlas) ונורות להט (פיליפס-ארגנטה). עוצמת האור בגובה הצלחות היתה $400\mu W. cm^{-2}$. מעורבות הפיטוכרום נבדקה על-ידי שימוש בפילטרים של איבוך (B-40, Balzers, Lichtenstein) המעבירים אור אדום באורך גל $665 \pm 10 nm$ או אור אדום רחוק באורך גל $736 \pm 10 nm$. מקור האור היה נורת להט 150W של מקרן שקופיות. השפעת ספקטרום האור נבחנה על-ידי שימוש בפילטר סינמואיד אדום וכחול (Bates) - (על טיב האור בנסויים אלה ראה Koller et. al 1964a). ציורים 1 ו-2 (עמ' 80). מחזורים יומיים של חילופי טמפרטורה נעשו כל 12 שעות, כאשר הטמפרטורה הגבוהה שררה בין 08.00 בבוקר ו-20.00. מי-ים הובאו מחוף הים-התיכון ו-NaCl נקנה מחברת Merck בגרמניה.

הארות קצרות יומיות ניתנו באינקובטורים או בעת הספירה בחדר באור טבעי ובאור פלואורסצנטרי.

ריסוס ג'יברלין 500 ח"מ, לצמחים הפורחים נעשה בעזרת מרסס-יד. החל מ-17.6.76 ניתנו 3 רסוסים במרווחים של 5 ימים בין ריסוס לריסוס. קבוע הזרעים לצורך בדיקות היסטולוגיות נעשה על-ידי FAA והדהידרציה בשיטת הכוהל הבוטילי. האינפילטרציה היתה בפרפין. הזרעים נחתכו במיקרוטום מדגם Spencer 80 (American Optical, ארצות-הברית) לעובי 10 מיקרון ונצבעו בספרנין-פסט-גרין (Sass, 1958).

לבדיקת נביטה נפתחו הצלחות. הזרעים ששורשיהם בקעו נחשבו נובטים, נספרו והורחקו. הנביטה בחושך רצוף נספרה רק לאחר שכל הזרעים באור הרצוף סיימו את נביטתם. התוצאות המובאות להלן מייצגות ניסויים, שכל אחד מהם בוצע פעמים לפחות. כל ניסוי בוצע בארבע חזרות, 50 זרעים בצלחת.

ההצצה נבדקה במיכלי קל-קר $20 \times 10 \times 10$ ס"מ, שהכילו תערובת של קרקע וכבול ביחס 1:1, נספרו הנבטים בעלי פסיגים.

אנליזה סטטיסטית של התוצאות נעשתה על-ידי מבחן ניומן-קולאס.

1.3 תוצאות

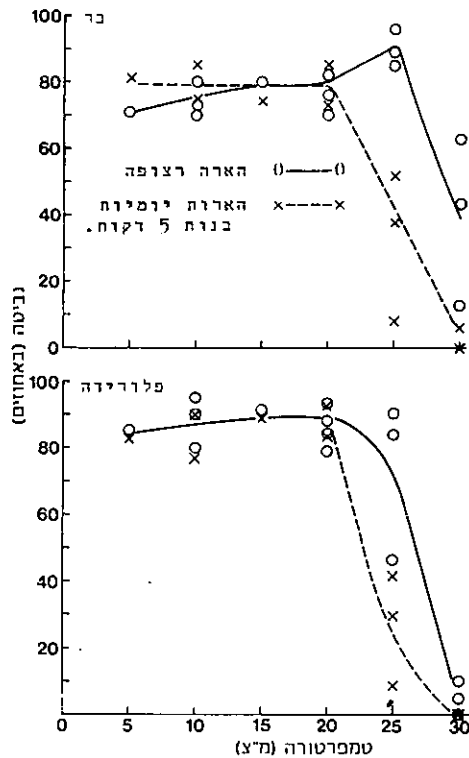
1.3.1 השפעת האור והטמפרטורה

זרעי הזן פלורידה וזן הבר הגיעו לנביטה מקסימלית בתנאי אור רצוף בתחום טמפרטורה בין 5 ל-25 מ"צ. ב-30 מ"צ חלה ירידה תלולה באחוז הנביטה (ציור 1.1). שיעורי הנביטה בטמפרטורה הסופראופטימלית (בתנאי אור רצוף) היו וריאביליים יותר מאשר בתחום האופטימלי (5 עד 25 מ"צ). התוצאות של שלושה ניסויים נפרדים, המובאות בציור 1.1, מראות שבכל ניסוי היה שיעור נביטת זרעי הבר ב-30 מ"צ גדול יותר מזה של זרעי הזן פלורידה (15% לעומת 5%, 40% לעומת 24%, ו-60% לעומת 0%, בהתאם).

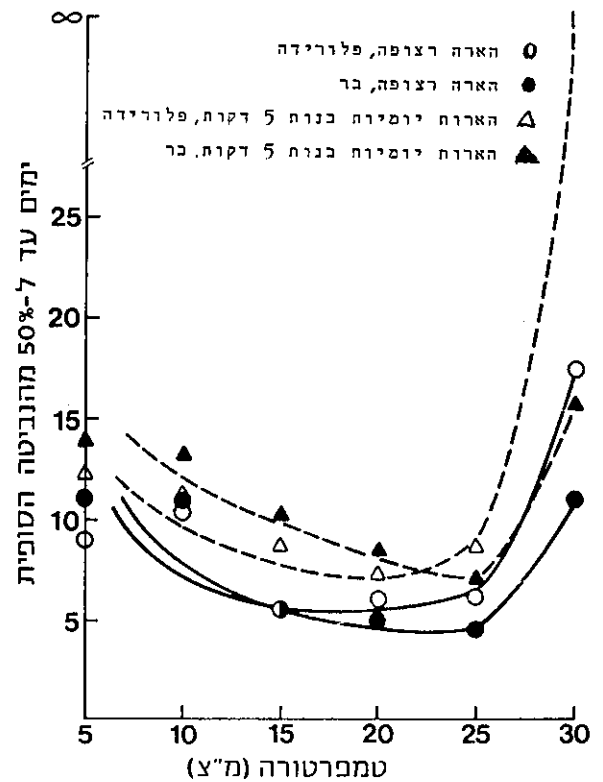
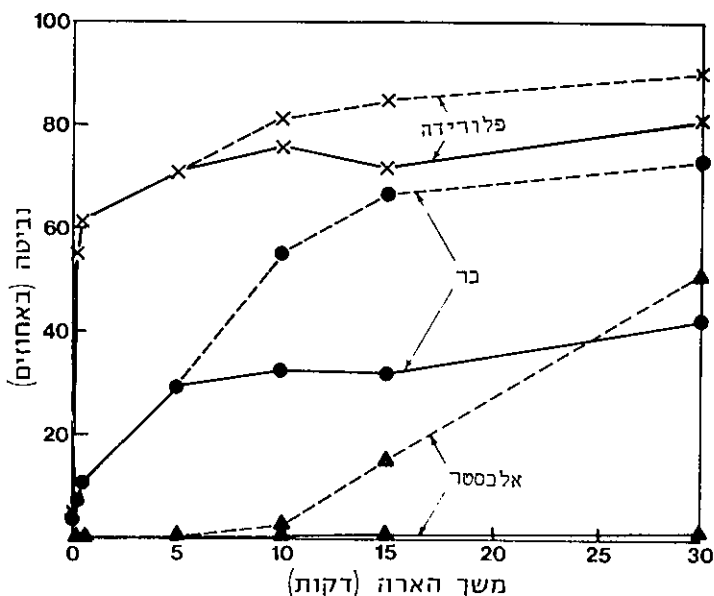
הארות יומיות קצרות (5 דקות כל אחת) בטמפרטורות קבועות של 5 עד 20 מ"צ הביאו לידי נביטה זהה לזו שבאור רצוף בשני הזנים. אולם ב-25 מ"צ הארות קצרות לא היו יעילות כהארה רצופה, וב-30 מ"צ שני הזנים כמעט שלא נבטו במשטר של הארות יומיות קצרות (ציור 1.1).

ההבדל בין שני הזנים ניכר גם בקצב הנביטה, כפי שהוא מבוטא בזמן עד 50% מהנביטה המקסימלית (ציור 1.2). במשטר של אור רצוף או הארות קצרות, זרעי הזן פלורידה נבטו מהר יותר ב-15 או 20 מ"צ, ואילו בטמפרטורה גבוהה יותר היתה נביטת זרעי זן הבר מהירה יותר. הבדלים דומים בנביטה התקבלו גם בשנים שאחרי-כן מזרעים שנקנו או נאספו.

ציור 1.1: השפעת הטמפרטורה ומשטר ההארה על אחוז הנביטה הסופי של זרעי כרפס. כל נקודה מייצגת אחוז נביטה ממוצע של ניסוי אחד.



ציור 1.2: השפעת הטמפרטורה ומשטר ההארה על קצב הנביטה של זרעי כרפס.



ציור 1.3: השפעת משך ההארות היומיות והקצרות ומספרן על אחוז הנביטה הסופי של זרעי כרפס ב-20 מ"צ. ההארות החלו אחרי שהיה של 4 ימים בחושך — הארות יומיות 5 דקות כ"א. — הארה יחידה באורך שונה.

השפעת משך ההארות הקצרות ותדירותן

זרעי הזן פלורידה וזן הבר הגיבו מירבית להארה בודדת בת 5 דקות ביום הרביעי לאינקובציה בחושך ב-10 או 20 מ"צ. בשני הזנים לא הביאה הארה בודדת לידי נביטה מלאה, כפי שהתקבלה בתגובה למשטרי הארה רצופה או הארות בודדות. השפעת הארות בודדות בנות חצי דקה עד 30 דקות או של 10, 15 ו-30 דקות מחולקות ל-2, 3 ו-6 הארות יומיות קצרות בנות 5 דקות כ"א הושוותה בשלושת הזנים (ציור 1.3). זרעי הזן פלורידה הגיבו להארה בודדת בת 30 שניות בכ-60% נביטה, ובתגובה ל-5 דקות הארה היתה הנביטה כמעט מקסימלית. התוספת בנביטה, שהתקבלה בתגובה להארה או שתיים נוספות, היתה שולית. תגובת זרעי זן הבר היתה פחותה בהרבה. רק כ-30% נבטו בתגובה להארה בודדת בת 5 דקות והארות בודדות, ארוכות יותר, לא הביאו לידי תוספת בנביטה. אולם פיצול משך ההארה לשתיים, שלוש או שש הארות יומיות קצרות ועוקבות, בנות 5 דקות כ"א, הגדיל בצורה ניכרת את אחוזי הנביטה. זרעי הזן אלכסטר לא הגיבו כלל להארה בודדת, אפילו של 30 דקות. אבל הגיבו להארות יומיות רצופות והגיעו ל-50% נביטה לאחר 6 הארות יומיות. זרעי הזן פלורידה וזן הבר נבטו בתגובה לשלוש הארות קצרות באור ירוק (טבלה 1.1).

טבלה 1.1: השפעת הארות יומיות קצרות באור ירוק על נביטות זרעי כרפס. בוצע ב-20 מ"צ. הנביטה נספרה ביום ה-14.

ה ז נ	חושך	שלוש הארות יומיות*	אור רצוף**
פלורידה***	Oc	40 b	84 a
זן הבר***	Oc	19 b	92 a

- * הארות באור ירוק (פרטים בשיטות וחומרים): הארה ראשונה ביום הרביעי לאחר ההשריה, 5 דקות הארה בכל אחד משלושת הימים.
- ** הארה באור לבן מעורב (פרטים בשיטות וחומרים).
- *** בכל זן ערכים המלווים באותה אות אינם נבדלים זה מזה בצורה מובהקת (P = 0.05).

ניסוי דומה נערך בטמפרטורות סובאופטימליות (5 מ"צ), אופטימלית (15 מ"צ) וסופראופטימלית (25 מ"צ, טבלה 1.2). ב-5 מ"צ רק הארה רצופה הביאה לידוי נביטה בשני הזנים שנבחנו ובזן הבר הנביטה הגיעה רק ל-60% מזו שבטמפרטורה האופטימלית. שתי הארות רצופות סיפקו את דרישות האור בזן פלורידה בתנאי טמפרטורה אופטימלית, ואילו בזן הבר לא הסתיימה הנביטה (השווה להארה רצופה) אפילו אחרי שש הארות יומיות. בטמפרטורה הסופראופטימלית מתגלים הבדלים גדולים בין שני הזנים; בעוד ששני הזנים מגיבים להגדלת מספר ההארות, אור רצוף דיכא נביטה בזן פלורידה (בהשוואה להארות קצרות), ואילו בזן הבר אור רצוף עודד נביטה.

טבלה 1.2: השפעת מספר הארות יומיות קצרות באור לכן על נביטת זרעי כרפס בשלושה משטרי טמפרטורה. אחוז הנביטה נקבע 10 ימים לאחר ההארה האחרונה בכל טיפול.

אחוז נביטה בטמפרטורה (מ"צ)						מספר הארות יומיות *
25	15	5	25	15	5	
	זן הבר			פלורידה		
0 f	1 e	0	0 d	13 c	3 b	0
0 f	8 d	0	1 d	60 b	0	1
7 e	10 d	0	18 c	73 b	0	2
16 d	37 c	0	26 b	71 ab	0	3
45 b	63 b	0	30 b	82 a	0	4
43 b	69 b	0	38 b	73 ab	0	5
29 c	61 b	0	49 a	87 a	4 b	6
65 a	91 a	54	23 b	86 a	78 a	אור רצוף

* 1 = הארה אחת בת 5 דקות ביום הרביעי, 2 = הארה ביום הרביעי וביום החמישי וכו'. בכל עמודה ערכים מלווים באותה אות אינם נבדלים זה מזה בצורה מובהקת (P = 0.05).

1.3.3 מעורבות הפיטוכרומ

מעורבות מערכת הפיטוכרומ נלמדה בתנאי טמפרטורה אופטימלית (20 מ"צ, טבלה 1.3). נביטת זרעי הזן פלורידה זורזה על-ידי הארה קצרה באור אדום או אדום-רחוק באותה מידה כמו על-ידי הארה קצרה באור לבן. יתר על כן, הארה באדום-רחוק לא ביטלה את השפעת האור האדום. מאידך גיסא, נביטת זרעי זן הבר זורזה על-ידי אור אדום לרמה גבוהה יותר מאשר על-ידי אור לבן, ולא עודדה על-ידי אדום-רחוק. יתר על כן, בזן הבר הארה באדום-רחוק ביטלה את השפעת האור האדום. רק בטמפרטורה סופראופטימלית (25 מ"צ) הוכחה מעורבות הפיטוכרומ בצורה קלאסית גם בזן פלורידה. בטמפרטורה זו השפעת האור האדום בוטלה על-ידי אדום-רחוק בשני הזנים, גם אם הטיפול ניתן שש פעמים (טבלה 1.4).

טבלה 1.3: השפעת הארה קצרה באדום (665nm) ובאדום רחוק (736nm) על נביטת זרעי כרפס ב-20 מ"צ בחושך. אחוזי הנביטה נקבעו 10 ימים לאחר ההארה אשר ניתנה 4 ימים אחרי ההשריה.

נביטה (%)		הטיפול	נביטה (%)		הטיפול
זן הבר	פלורידה		זן הבר	פלורידה	
13 de	64 bc	5 דקות אדום ← 30 דקות אדום רחוק	6 e	20 d	חושך רצוף
11 de	58 bc	10 דקות אדום רחוק	25 c	68 b	5 דקות אור לבן
10 de	46 c	20 דקות אדום רחוק	59 b	74 b	5 דקות אדום
6 e	59 bc	30 דקות אדום רחוק	31 c	57 b	5 דקות אדום ← 10 דקות אדום רחוק
91 a	91 a	אור לבן רצוף	23 c	67 b	5 דקות אדום ← 20 דקות אדום רחוק

בכל זן ערכים מלווים באותיות זהות אינם נבדלים זה מזה בצורה מובהקת (P = 0.05).

טבלה 1.4 : השפעת הארות קצרות באדום (665nm) מלוות באדום רחוק (736nm)

על נביטת זרעי כרפס בחושך בטמפרטורה 25 מ"צ. מתן הארות יומיות קצרות החל ביום הרביעי להשריה. 10 ימים לאחר תחילת ההארות נקבע אחוז הנביטה.

זן הבר	פלורידה	ט י פ ו ל
0 c	0 c	חושך רצוף
87 a	70 a	שש הארות יומיות באדום (5 דקות כ"א)
27 b	15 b	6 הארות יומיות באדום 5 דקות ← 20 דקות אדום רחוק
93 a	60 a	אור לבן רצוף

בכל זן, ערכים מלווים באותיות זהות אינם נבדלים זה מזה בצורה מובהקת ($P = 0.05$).

ההבדלים בחלק מהתוצאות בניסויים השונים נבעו, ככל הנראה, מהבדלים קטנים בטמפרטורה (טבלה 1.4), כיון שהבדלים קטנים בטמפרטורה, בתחום הטמפרטורות הגבוהות, עלולים לגרום שינויים משמעותיים בנביטה (ציור 1.1).

1.3.4 השפעת חילופי טמפרטורה

ארבעה-עשר מחזורים של חילופי טמפרטורה הביאו לידי נביטה רבה בזרעי הזן פלורידה ובזן הבר בחושך מוחלט (טבלה 1.5). זרעי הזן פלורידה הגיבו בצורה זהה להפרשים של 10 מעלות בתחום שבין 10 ו-30 מ"צ. זרעי זן הבר נבטו טוב יותר בתנאי הטמפרטורה הגבוהה. זרעי הזן אלבסטר נבדקו רק במשטר 10-20 מ"צ והגיעו ל-12% נביטה בלבד. הם לא נבטו כלל בחושך בתנאי טמפרטורה קבועה.

טבלה 1.5: השפעת טמפרטורות מתחלפות על נביטת זרעי כרפס בחושך מוחלט. אחוזי נביטה נקבעו 15 ימים לאחר תחילת הניסוי.

משטרי הטמפרטורה (מ"צ)						ה ז ן
מתחלפות			קבועות			
30-20	30-10	20-10	30	20	10	
80 a	80 a	81 a	0 c	15 b	9 b	פלורידה
76 a	67 a	56 b	0 d	9 e	0 d	בר
-	-	12	-	0	0	אלבסטר

בזן פלורידה ובזן הבר ערכים מלווים כאותיות זהות אינם נבדלים זה מזה באופן סטטיסטי ($P = 0.05$).

1.3.5 טיפול מוקדם בטמפרטורה גבוהה

בסדרת ניסויים אשר בוצעו בשנים 1975, 1976 נמצא שהשרית זרעים של הזן פלורידה ושל זן-הבר למשכי-זמן שונים בטמפרטורה 35 מ"צ גרמה להפחתה בנביטה, בהשוואה לזרעים שהונבטו ב-20 מ"צ באור (ציור 1.4). ההפחתה בנביטה בתנאים האופטימליים (20 מ"צ באור) היתה איטית יותר כאשר הזרעים הושרו בחושך, ובמידת-מה רבה יותר בזן פלורידה (50% עיכוב הושרו על ידי 3.8 ימים), מאשר בזן הבר (50% עיכוב הושרו על-ידי 6.5 ימים). באור נגרם העיכוב על-ידי תקופות קצרות יותר מאשר בחושך (50% עיכוב נגרמו בזן פלורידה על-ידי 2.2 ימי אינקובציה, ובזן הבר על-ידי 2.7 ימים). השריה מוקדמת באור למשך 7 ימים גרמה דיכוי מוחלט של הנביטה. השריה מוקדמת ב-30 מ"צ גרמה אף היא הפחתה בנביטה לאחר ההעברה ל-20 מ"צ, אבל רק לאחר שהייה ממושכת ובנוכחות אור.

האיזור האדום רחוק של הספקטרום הוא הפעיל בדיכוי נביטה כאשר הזרעים מוארים בזמן שהותם ב-35 מ"צ (ציור 1.5). גם האור שעבר דרך הפילטר הכחול, ואשר מכיל כחול ואדום-רחוק, גרם לדיכוי מוחלט, וניתן להניח שהאור הכחול עצמו אינו משרה תרדמה. הפילטר האדום מעביר אף הוא

ציור 1.4: השראת תרדמת-חום

בנביטת זרעי כרפס

בר (a) והזן

פלורידה (b). בעקבות

שהייה ב-30 מ"צ (---)

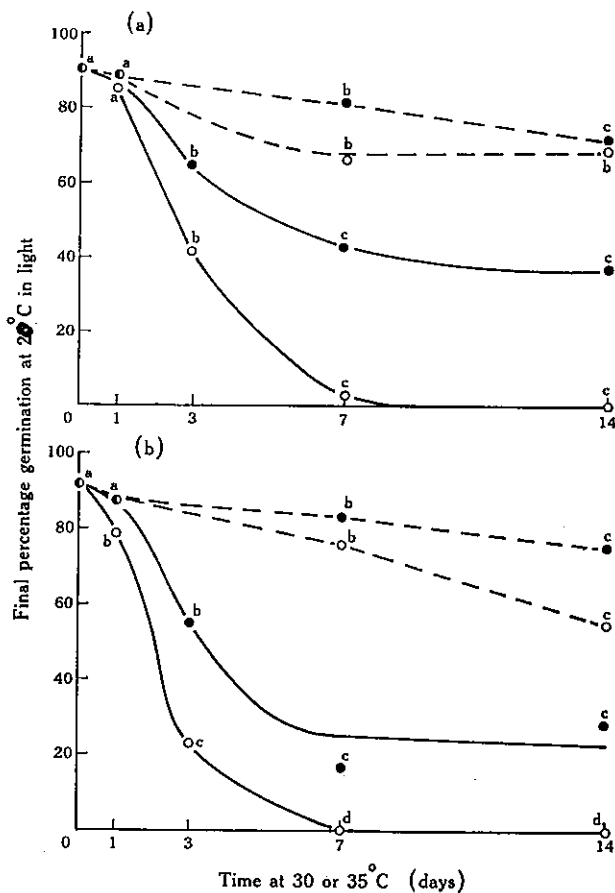
או 35 מ"צ (—)

באור (○) או בחושך

(●), הזרעים הועברו

לטמפרטורה 20 מ"צ

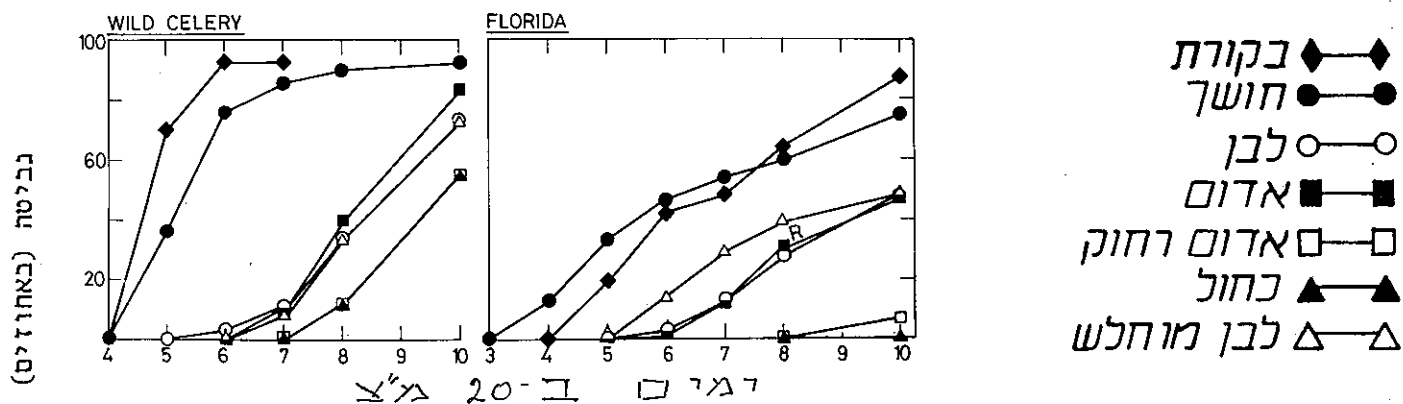
באור.



זמן ב-30 או 35 מ"צ (בלימים)

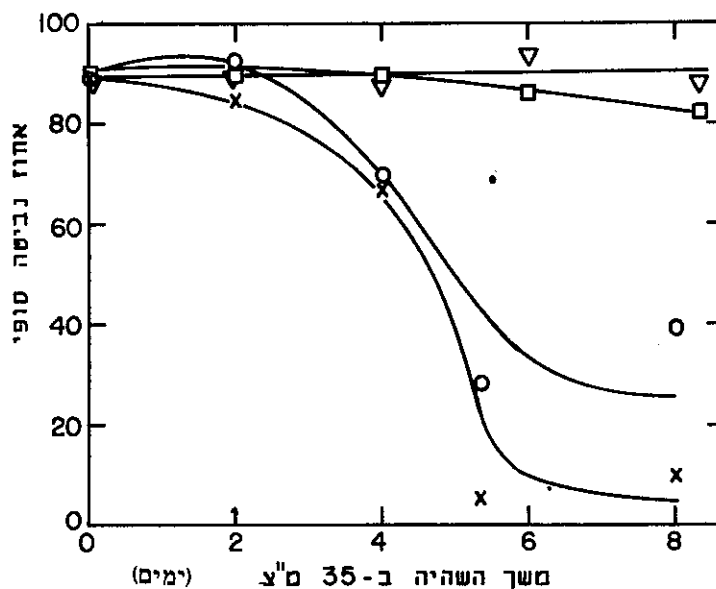
אדום-רחוק, אולם השפעתו על השראת תרדמת דומה לזו של אור לבן בגלל ההשפעה המזרזת של החלק האדום של הספקטרום. אור לבן מוחלש (הוחלש ע"י סינון האור דרך מספר ניירות פרגמנט) ואדום משפיעים על הנביטה כמו אור לבן. שלושת סוגי אור אלה מדכאים נביטה בהשוואה לטיפול החושך, אולם מדכאים פחות מאדום-רחוק או כחול.

נביטת זרעי הזן פלורידה, שהתקבלו בשנים 1977 ו-1978, לא דוכאה בעקבות הנבטה ב-35 מ"צ (אפילו במשך 14 ימים), אם הזרעים הועברו לטמפרטורה הגבוהה מיד עם ההשריה. אולם אם הזרעים הושרו במים בטמפרטורה אופטימלית (20 מ"צ) במשך יום אחד עד שלושה ימים לפני העברתם ל-35 מ"צ - דוכאה נביטתם. שהייה בת 4 ימים

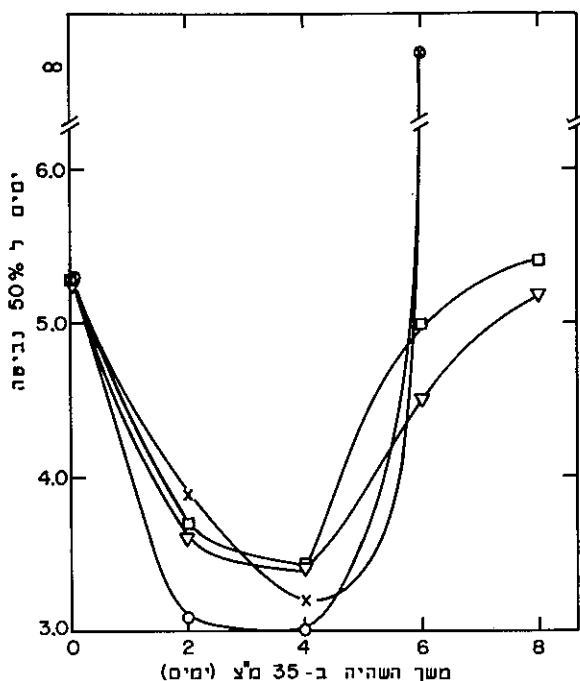


ציור 1.5: השפעת הספקטרום על השראת תרדמת תום בזרעי כרפס. הזרעים הועברו לטמפרטורה של 20 מ"צ.

ציור 1.6: השפעת משך שהייה בטמפרטורה 35 מ"צ לאחר שהייה של 3 ימים בטמפרטורה 20 מ"צ ומשטר ההארה בשני משטרי טמפרטורה אלה על השראת תרדמת תום בזרעי כרפס מהזן פלורידה. הזרעים הועברו ל-20 מ"צ באור.



ציור 1.7: השפעת משך שהייה ב-35 מ"צ לאחר שהייה של 3 ימים ב-20 מ"צ ומשטר ההארה בשני משטרי טמפרטורה אלה על קצב הנביטה של זרעי כרפס מהזן פלורידה בטמפרטורה 20 מ"צ באור.



סימנים לציורים 1.6 ו-1.7:

- ▽ 20 מ"צ חושך 35 מ"צ אור
- 20 מ"צ חושך 35 מ"צ חושך
- x 20 מ"צ אור 35 מ"צ אור
- 20 מ"צ אור 35 מ"צ חושך

ב-20 מ"צ לפני ההעברה ל-35 מ"צ גרמה למות הזרעים, אשר חלקם החל אף לנבוט. שיעורי הנביטה הסופיים (ב-20 מ"צ) של זרעים מהזן פלורידה, אשר שהו משכי-זמן שונים בטמפרטורה של 35 מ"צ לאחר הנבטה מוקדמת במשך 3 ימים ב-20 מ"צ, והשפעת נוכחות האור בשני תנאי הטמפרטורה - מתוארים בצירור 1.6. זרעים ששהו ב-35 מ"צ במשך יומיים - שיעור נביטתם לא הופחת. לא נפגם גם כושר הנביטה של הזרעים אשר שהו לפני העברתם ל-35 מ"צ ב-20 מ"צ בחושך. זרעים אשר שהו ב-20 מ"צ באור, שיעור נביטתם פחת עם התארכות משך שהותם בטמפרטורה הגבוהה, כאשר נוכחות אור בטמפרטורה הגבוהה הגבירה את השפעתה המדכאת. קצב הנביטה, כפי שהוא מתבטא במשך הזמן ל-50% נביטה, גבר לאחר שהיה קצרה (2 עד 4 ימים) ב-35 מ"צ (צירור 1.7). אולם לאחר 6 ימים ויותר ב-35 מ"צ, הזרעים אשר שהו קודם לכן ב-20 מ"צ באור הגיעו בתום הניסוי לנביטה בשיעור של כ-35% (אין-סוף ימים ל-50% נביטה). קצב הנביטה של הזרעים אשר שהו ב-20 מ"צ בחושך היה מהיר יותר אם הם הועברו ל-35 מ"צ באור.

1.3.6 נביטה בתנאי עקת מלח

עקת מלח כוללת עקה אוסמוטית והרעלה יונית. בתנאי טמפרטורה אופטימליים (15-20 מ"צ) ובנוכחות אור (רצוף או קטוע) עיכבו מי-ים שנמהלו ל-35% ו-NaCl בריכוז 1.7% את נביטתם של זרעי הזן פלורידה וכרפס הבר. השפעת מספר שונה של הארות יומיות קצרות בנות 5 דקות והארה רצופה על נביטת שני הזנים במיהולים שונים של מי-ים מתוארת בצירור 1.8. בנוכחות אור רצוף, נביטת זרעי הזן פלורידה עוכבה במעט כליל ע"י ריכוז יחסי של 0.3 מי-ים, בעוד שנביטת זרעי כרפס הבר כמעט שלא הושפעה (צירור 1.8b). הגדלת הריכוז היחסי של מי-ים הגדילה את דרישות האור של זרעי שני הזנים. עובדה זו באה לידי ביטוי בהגדלת אחוז הזרעים הנובטים עם הגדלת מספר ההארות היומיות (צירור 1.8a). בזרעי כרפס הבר, הירידה בהשפעת ההארות עם העלייה בריכוז היחסי של מי הים, היתה בולטת יותר מאשר בזרעי הזן פלורידה. הגדלת משך ההארה היומית מ-5 ל-15 דקות לא יכולה להחליף את השפעת 3 הארות יומיות בנות 5 דקות כ"א. לגבי זרעים של כרפס הבר, הארות בנות 5, 10 או 15 דקות הביאו לידי תוצאות דומות כאשר ניתנו בנוכחות ריכוז יחסי מסוים של מי-ים. עובדה זו מזכירה את דרישות האור של שלושת הזנים, כפי שהן באות לידי ביטוי בצירור 1.3.

ציור 1.8: השפעת ריכוזי מי ים על

נביטת זרעי כרפס מהזן

פלורידה (—) וכרפס

בר (----) בתגובה

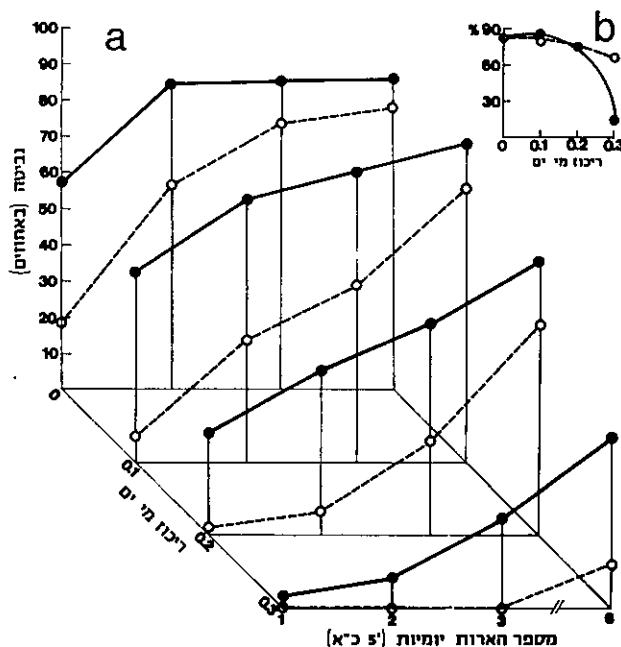
להארות יומיות בנות 5

דקות בטמפרטורה 20

מ"צ (a) במשטר של מספר

הארות יומיות עולה (b)

בנוכחות אור רצוף.



1.3.7 השפעת ריכוז צמח-האם בג'יברלין

זרעים שנזערו על צמחים שקיבלו שלושה ריכוזים ב- GA_3 בריכוז 500 ח"מ, בזמן הפריחה ("זרעים מרוססים") נבטו בתנאים בלתי נוחים טוב יותר מזרעי הביקורת (טבלה 1.6). הריכוזים ניתנו ברווחים של 5 ימים.

בתנאי טמפרטורה סופראופטימליים (28 מ"צ) וב-20 מ"צ בחושך ובמים מלוחים (0.4 מ-ים) היה שיעור הנביטה של הזרעים המרוססים גדול מזה של זרעי הביקורת.

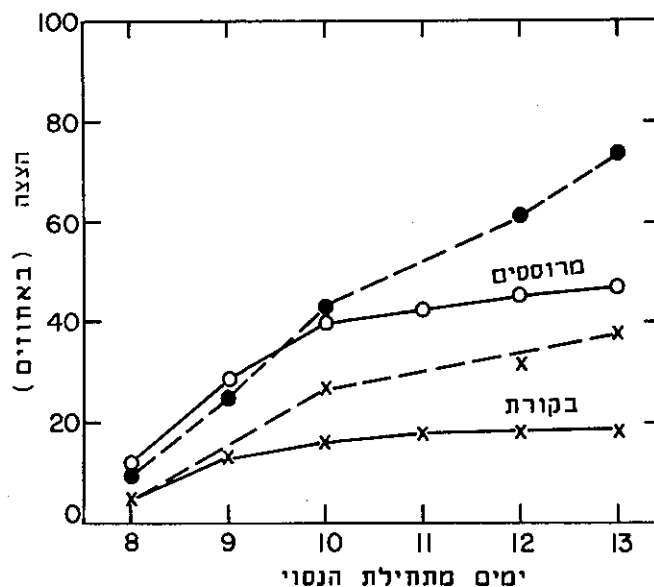
שילוב של טמפרטורה סופראופטימלית ומים מלוחים (0.2 מ-ים) הקטין את שיעור הנביטה של זרעי הביקורת מ-97% ל-3% ואת זה של הזרעים המרוססים מ-96% ל-16%. שילוב של טמפרטורה סופראופטימלית ו-0.4 מ-ים מונע כליל נביטה, גם בזרעים המטופלים.

טבלה 1.6: השפעת הריסוס בג'יברלין (GA_3) שניתן לצמח-האם בזמן הפריחה על כושר הנביטה של זרעי כרפס מהזן פלורידה (ב-%). הנתונים בטבלה זו מהווים סיכום של שורת ניסויים אשר נמשכו כשנה לאחר אסיף הזרעים.

משטר הטמפרטורה				תנאי הנביטה
28 מ"צ		20 מ"צ		
מרוססים	ביקורת	מרוססים	ביקורת	
82 ± 7.2	44 ± 9.1	95 ± 1.1	97 ± 3.3	אור רצוף
5 ± 1.6	0	56 ± 0.0	8 ± 0.9	חושך
16 ± 3.1	3 ± 1.3	96 ± 2.1	98 ± 1.8	0.2 מל-ים *
0	0	52 ± 3.1	20 ± 3.2	0.4 מל-ים *

* בנוכחות אור רצוף.

כושר ההצצה של הזרעים המרוססים ב- GA_3 היה גדול מזה של זרעי הביקורת הן ב-20 מ"צ והן ב-28 מ"צ (ציור 1.9). גודל הזרעים לא השתנה בעקבות הריסוס. משקל האלף של הזרעים המטופלים היה 364 מ"ג, לעומת 359 מ"ג בזרעי הביקורת.



ציור 1.9: השפעת ריסוס צמחי-האם בג'יברלין על ההצצה של זרעי כרפס מהזן פלורידה, (—) 28 מ"צ, (---) 20 מ"צ.

1.3.8 גידול העובר בתוך הזרע לפני הנביטה

לזרע הברפס עובר קטן מוקף אנדוספרם עבה, אף כי בצד השורשון מפרידות כ-3 שכבות של תאי אנדוספרם בין העובר ובין קליפת הזרע (תמונה 1.1 (1)). סביב העובר מצוי חלל שנגרם, כנראה, כתוצאה מהתפרקות האנדוספרם בזמן הבשלת הזרע. בתנאים נוחים לנביטה חלה התארכות מהירה של תת-הפסיג והפסיגים גדלים תוך פירוק האנדוספרם הסמוך לעובר (תמונה 1.1 (2)). כ-5 ימים לאחר ההשריה תופס העובר חלק ניכר מנפח הזרע, ואז חלה הנביטה כאשר השורשון פורץ את מעטפות הזרע והפרי (תמונה 1.1 (3)). בתנאים בלתי נוחים לנביטה (חושך, מליחות) העובר אינו גדל ונשאר בגודלו הראשוני (תמונה 1.1 (4)).

1.4 ד י ו ן

הזרעים משלושת הזנים שנבחנו דורשים אור לנביטתם בתנאים של טמפרטורה קבועה. הם רגישים להארה באור ירוק (טבלה 1.1; Thomas et. al., 1975) עד כדי כך שצריך להימנע מהארה באור זה כאשר בודקים נביטה בחושך (Koller et. al., 1964a). יתר על כן, זרעי הזן פלורידה רגישים להארה קצרה באדום-רחוק בתנאי טמפרטורה אופטימלית (טבלה 1.3), בדומה ללענה חד-זרעית (Koller et. al., 1964b), נשרן הדוחן (Negbi and Koller, 1964) וזרעי חסה בתרדמת חום (Blaauw-Jansen and Blaauw, 1976).

דרישות האור לנביטה בזרעי כרפס תלויים בטמפרטורה. אפשר לספק את דרישות האור על-ידי הארות יומיות קצרות (לפעמים דרושות יותר משש הארות) בטמפרטורה של 20 מ"צ (ציור 1.2, טבלה 1.2). ב-20 מ"צ יכולות הארות קצרות רבות להיות יעילות כמו הארה רצופה (ציור 1.1), או אפילו יעילות יותר (טבלה 1.2). ב-25 מ"צ הארות קצרות אינן מספקות מפני שטמפרטורה זו מתקרבת לתחום הסופראופטימלי (בסביבות 30 מ"צ). ב-30 מ"צ זרעי הזן פלורידה אינם נובטים למעשה, בעוד שזרעי זן הבר עדיין מגיבים לאור רצוף. בנביטת זרעיו, כרפס הבר תרמופילי יותר מהזן פלורידה - משך הזמן להשגת 50% נביטה בתנאים סופראופטימליים קצר יותר בזן הבר מאשר בזן פלורידה (ציור 1.2). התרמופיליות של זן הבר מתבטאת גם בצורך הבולט יותר לתקופה של 30 מ"צ במחזור, כאשר הנביטה בחושך נגרמה על-ידי חילופי טמפרטורה (טבלה 1.4).

תמונה 1.1: שלבים בהתפתחות העובר של זרע כרפס בזמן הנביטה. 1. זרע יבש. 2. תחילת התארכות העובר בעקבות הרטבה וחשיפה לאור. 3. פריצת השורשון את עטיפות הזרע. 4. עובר בלתי מתפתח בתאי חושך רצוף.



מן הראוי לציין שנביטת זרעי הזן פלורידה, בתגובה לחומרי צמיחה בחושך, תרמופילית יותר מזו של זרעי הזן Latham Blanching (1975, Thomas et. al.).

היכולת להתגבר על דרישות האור על-ידי חילופי טמפרטורה ידועה בזרעים שונים כמו למשל בחסה - Cohen, 1958, אולם בזרעי כרפס נבדקה התופעה לראשונה בעבודה זו (טבלה 1.5). Harrington (1923) ו-Morinaga (1926) כנראה לא היו ערים לעובדה שחשיפה לאור, לזמן קצר, במעבר מאינקובטור לאינקובטור ובזמן ספירת הזרעים, תשפיע על הנביטה. לכן מתארות תוצאותיהם נביטה בתנאי טמפרטורה קבועים או חילופי טמפרטורה במשטר של הארות קצרות. Thompson (1974) ערך מחקר מקיף על תגובת חמישה זנים של כרפס לחילופי טמפרטורה בנוכחות אור בעוצמה קטנה בתקופת הטמפרטורה הגבוהה. הוא סיכם שנביטת זנים אלה מותאמת לתנאי התירבות שלהם והניח שבדומה למינים אחרים התירבות השפיע במעט על רגישות הזרעים. אולם אנו מצאנו הבדלים בולטים בין זני התרבות לזן הבר.

ההבדלים בין הזנים, כפי שהם מתוארים בעבודה זו, בין זן שנחשב תורה לזני התרבות לבין שני זני תרבות, אינם דומים להבדלים שנמצאו במקרים אחרים, שבהם הושוותה נביטת זני הבר וזני תרבות. בדרך-כלל לזרעים של צמחי בר תחום טמפרטורות צר יותר לנביטה מאשר לזני התרבות שהתפתחו מהם (השווה ל-Horovitz et. al., 1975). ככלל, מה שכנראה קרה לזרעי הכרפס בתרבות - הוא שהם פיתחו יכולת להגיב לכמויות קטנות יותר של אור ולעשות זאת בתנאי טמפרטורה נמוכים יותר.

זרעי כרפס אינם נובטים בטמפרטורה מעל 30 מ"צ אפילו בנוכחות אור רצוף (תוצאותינו, Palevitch and Thomas, 1974; Thompson, 1974; Thomas et. al., 1975). יתר על כן, חשיפת הזרעים לטמפרטורה של 35 מ"צ גרמה לתרדמת חום (thermodormancy), כפי שזו מבוטאת פה בהגדרתה המוחלטת; ז"א הפחתה או עיכוב בנביטה לאחר העברת הזרעים לתנאים אופטימליים. נוכחות האור במשך זמן השתילה ב-35 מ"צ הגדילה את השפעת החום על התרדמה. בהקשר זה שוב, זרעי זן הבר היו עמידים להשרית תרדמת-חום יותר מאשר זרעי הזן פלורידה (ציור 1.4).

הגבלת הנביטה על-ידי טמפרטורות גבוהות ותרדמת חום נלמדה היטב בזרעי חסה (Poljakoff-Mayber, 1958; Reynolds and Thompson, 1973; Keys et. al., 1975). בזרעים אלה, הארה קצרה באור אדום בעקבות טיפול מוקדם בטמפרטורה גבוהה הביאה לידי הקטנה מסוימת בעיכוב (Evenari, 1961). בכרפס, הארה רצופה באור לבן

הגבירה את תרדמת החום. החלק האדום-רחוק של הספקטרום הוא החלק הפעיל בדכוי הנביטה (ציור 1.5). האור פועל פה על-ידי אפקט האור הרצוף, המעכב (Negbi et. al., 1968; Koller, 1970). מערכת זו אחראית, כנראה, גם לעיכוב הנביטה של הזן פלורידה על-ידי אור רצוף בתנאי טמפרטורה גבוהה (טבלה 1.2) או בנוכחות ריכוז גבוה של מי-ים בתנאי טמפרטורה אופטימליים (ציור 1.8). בשני התנאים הארות יומיות קצרות עודדו נביטה.

העובדה שבשנים 1977 ו-1978 נכנסו זרעים מהזן פלורידה לתרדמת-חום בעקבות חשיפתם לטמפרטורה 35 מ"צ רק אם הושרו קודם לכן בטמפרטורה 20 מ"צ למשך שניים או שלושה ימים (ציורים 1.6, 1.7) - מעידה, כנראה, על כך, שזרעים אלה היו בתרדמה חזקה, ובמצב זה לא הושפעו מהטמפרטורה הגבוהה. תומכת בהשערה זו העובדה, שלאחר שהייה ב-20 מ"צ בחושך, תנאים שאינם מביאים לידי התעוררות הזרע (ראה הפרק על התארכות העובר - תמונה 1.1 (4)) - הזרעים לא היו רגישים לטמפרטורה הגבוהה, בעוד שבזרעים אשר שהו ב-20 מ"צ באור הושרתה תרדמת חום. נוכחות אור בזמן הטיפול ב-35 מ"צ מקטינה את שיעורי הנביטה של הזרעים אשר שהו קודם לכן ב-20 מ"צ באור (ציור 1.6) ומקטינה את קצב נביטתם, אף כי היא מגבירה את קצב הנביטה בזרעים אשר שהו כ-20 מ"צ בחושך (ציור 1.7). הנביטה בכרפס מבוקרת על ידי מערכת הפיטוכרומ (טבלאות 1.3, 1.4). בטמפרטורה 20 מ"צ ההשפעה המעודדת של האור האדום ניתנת לביטול על-ידי אדום-רחוק רק בזרעי זן הבר. הבדל זה בין הזנים ומספר ההארות הקטן יותר שבהן אפשר לספק את דרישות האור של זרעי הזן פלורידה, בהשוואה לזרעי זן הבר (טבלה 1.2, ציור 1.3), יכולים להצביע על כך שהם שונים בכמות ה-Pr שלהם או בגורם המעכב את ביטוי ה-Pfr הנוצר בעקבות ההארה. תוצאות הציסוי במי-ים מתיישבים עם האפשרות השנייה. זרעי הכרפס דורשים מספר גדול של הארות יומיות קצרות עם העלייה בריכוז מי-הים. לא מתקבל על הדעת, שהעקה האוסמוטית תשנה את כמות הפיטוכרומ או את הפיכותו. מאידך גיסא אפשר לטעון, שמיום הפיטוכרומ (Kendrick et. al., 1969) עוכב על ידי העקה האוסמוטית. בזרעי חסה מושפעת הדרישה לאור ממספר גורמים, כמו עקה כימית כדוגמת הקומריין (Evenari, 1961), טמפרטורה סופראופטימלית, נוכחות האנדוספרם וקליפות הזרעון סביב העובר ועקה אוסמוטית (Kahn, 1960). לא סביר שגורמים אלה, פרט לאוסמוטיקום, משפיעים על המיום של הפיטוכרומ. לפיכך אפשר להניח שבזרעי הכרפס, כמו בזרעי חסה, גורמים המגבילים את פוטנציאל הגידול של העובר - יגרמו דרישות לאור. היכולת לגרום דרישות לאור על-ידי טמפרטורה סופראופטימלית או סובאופטימלית (טבלה 1.2)

ועל-ידי המלחה (ציור 1.8), מביאה אותנו לידי הנחה, שהבדלים בין הזנים בדרישות לאור (ציור 1.3) משקפים מעצורים אחרים. מעצורים כאלה יכולים להיות בקליפת הזרע או הפרי או בתכולת חומרים מעכבים או חומרים מעודדים נביטה בזרע. בזנים השונים, הבדלים בעובי המעטפות סביב העובר: קליפת הפרי, קליפת הזרע והאנדוספרם יכולים לגרום לעוצמה שונה של עקה על העובר או להשפיע על חדירות האור לעובר.

להבדלים בכשר הנביטה בין הזנים יכולים להיות השלכות מעשיות בטיפול זן כרפס, שזרעיו יהיו רגישים פחות לטמפרטורה הגבוהה בעונת הזריעה המוקדמת.

תוספת ג'יברלין אקסוגני לזרעים מאפשרת, כידוע, נביטה בתנאי טמפרטורה גבוהה (Poljakoff-Mayber et. al., 1958). בכרפס נמצא שהחדרת תערובת GA 4+7 לזרעים מעודדת נביטה בתנאי טמפרטורה גבוהה יותר מאשר GA₃ ושנוכחות ציטוקינינים משפרת את פעולת הג'יברלין (Palevitch and Thomas, 1974). Black and Naylor (1959) הראו שבמקום לטפל ישירות בזרעים, אפשר לשבור תרדמת גרגרים בשעורה על-ידי הגמעת השיכולים, בשלב הבשלת חלב, בתמיסת ג'יברלין. Zeevaart (1966) השקה צמחי חבלבל יפני (*Pharbitis nil*) ב-C.C.C מתחילת הפריחה עד סופה ומצא ירידה ברמת הג'יברלין האנדוגני בזרעים ובצאצאי הצמחים המטופלים. Felipe and Dale (1968) מצאו, שטיפול בג'יברלין בצמחי שעועית בני 7 ימים הביא לידי הגדלת אורך הפרקים בצאצאי הצמחים המטופלים, וטיפול ב-C.C.C גרם לנינוסם. הם ליחסו זאת להצטברות חומרי הצמיחה בזרעים. אפשר להניח שבעקבות ריסוס צמחי הכרפס הפורחים הצטבר הג'יברלין בזרעים, ושהצטברות זו הביאה לידי הגדלת כושר נביטתם בתנאי טמפרטורה גבוהה ובמים מלוחים (טבלה 1.6) ולהגדלת כושר הצצתם בתנאי טמפרטורה גבוהה (ציור 1.9).

לממצאים אלה עשויה להיות השלכה מעשית, שכן אפשר לספק ג'יברלינים לזרע ע"י ריסוס צמח-האם ולהימנע מהרטבת הזרעים לצורך החדרת ג'יברלין (Palevitch and Thomas, 1978) ולייבשם לאחר מכן.

הג'יברלין משרה סינתזה de novo של אנזימים הידרוליטיים בשכבת האלוירון בזרעי הדגניים (Varner and Ho, 1976). השפעת הג'יברלין על אנדוספרם זרעי הכרפס אשר תאיו מכילים גרגרי אלוירון וטיפות שומן נחקרה על ידינו (Jacobsen et. al., 1976). במחקר זה נמצא, שבחצאי זרעים ללא העובר, הטיפול בג'יברלין אקסוגני מביא לידי פירוק האנדוספרם לתאים בודדים, תוך עיכול רוב דפנות תאיו, כשהתאים שהיו הקרובים לעובר (לפני שהורחק לצורך הניסוי), הגיבו ראשונים לטיפול.

תגובה זו היתה אופיינית לג'יברלין, ולא התקבלה בתגובה לחומרי צמיחה אחרים כגון אתילן, קינטין, חומצה אבסציסית או חומצה אינדול אצטית. האנדוספרם מתפרק ומתעכל באופן דומה בסמוך לעובר המתארך בזמן הנביטה (תמונה 1.1 (2)). מכאן אפשר לשער שגם בזרע הכרפס יוצר העובר ג'יברלינים המופרשים לאנדוספרם שמסביבו, והם האחראים לפירוקו ומאפשרים, על-ידי כך, את גידול העובר (תמונות 1.1 (2, 3)). השפעתו הישירה של הג'יברלין על התארכות העובר, ובייחוד על התארכות ההיפוקוטיל, מן הראוי שתיבדק.

2. גידול וגטטיבי, הפרגה ופריחה

2.1 מ ב ו א

הכרפס הריחני (*Apium graveolens* L.) הוא צמח שושנת ממשפחת הסוככיים, הדורש קיוט לצורך הפרגה ופריחה. זרעי הכרפס אינם מסוגלים לעבור קיוט, והצמח צריך להגיע לגודל קריטי מסוים על מנת להיות רגיש לקיוט (Vince-Prue, 1975). צמחי הכרפס יפריגו ויפרחו בשנתם הראשונה אם ייחשפו לטמפרטורה נמוכה בגיל מבוגר יותר (Thompson, 1929). לעובדה זו חשיבות כלכלית מכרעת, כיון שבשדות מסחריים נשתלים הצמחים בהיותם בני 60 עד 80 ימים, בגיל שבו הם רגישים ומסוגלים להפריג בתגובה לקיוט ע"י טמפרטורות החורף הנמוכות. צמחים שהחלו לפתח עמודי-תפרחת לפני האסיף - אינם ראויים לשיווק, וככל שגדלה כמותם גדל הנזק למגדל.

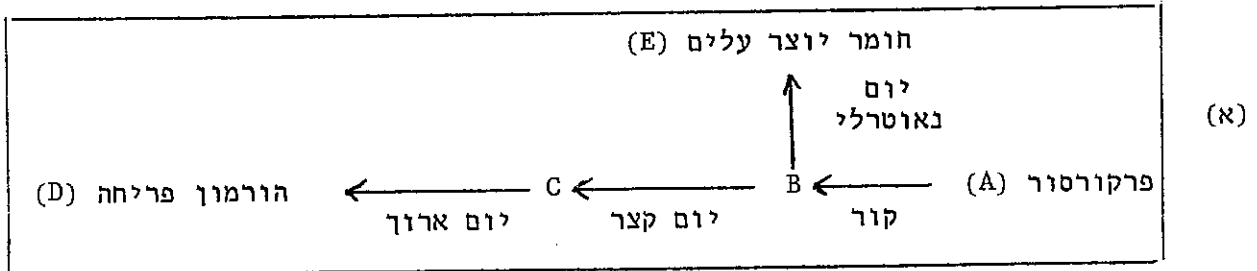
במונח קיוט (vernalization) השתמשו להשפעת טיפול מוקדם בטמפרטורה נמוכה על תופעות הקשורות בשבירת תרדמה או עידוד פריחה. כאן הוא יוגבל להשפעת הטמפרטורה נמוכה על עידוד איניציאציה לפריחה כאשר היא ניתנת לצמחים צעירים.

Purvis (1961) הציעה שטיפול קיוט בעצמם אינם מעוררי פריחה; הם רק מבטיחים שהצמח יוכל להגיב לתנאים אופטימליים של אור וטמפרטורה, כפיצוי (קומפנסציה) פיסיולוגי על העדר גנים הדרושים לכך. חיזוק לדעה זו הביאה Vince-Prue (1975) באומרה, שתהליך הקיוט איננו מעורר פריחה, ואחרי שנגמר תהליך זה - עדיין אין איניציאליים של פרחים. הם עוברים דיפרנציאציה רק כאשר הצמח מועבר לטמפרטורה גבוהה יותר, ובמקרים רבים גם למשטר פוטופריודי מסוים.

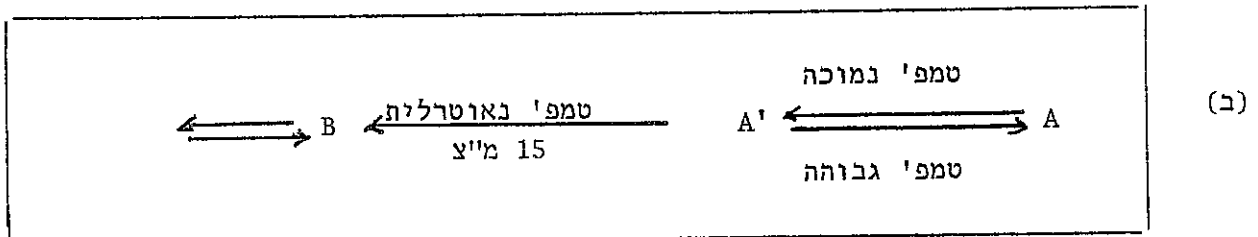
ב-1939 הוצע ע"י Melchers (מצוטט ב-Purvis, 1961) שבעקבות הקיוט נוצר החומר "ורנלין". חומר זה עובר בהרכבות והוא מקביל לפלורוגן.

Barendse (1964) טען, שהתוצר המידי של קיוט הוא יותר "מצב" בלתי יציב מאשר "חומר", אף כי יתכן שקיימת מעורבות של חומרים מסוימים ברמה התאית. לעומת זאת האמינו חוקרים רבים, שבעקבות הקיוט נוצרים חומרים מסוימים, ואף הוצעו היפותזות המתארות את דרך ההתהוות של אותם חומרים. Purvis (1961) התייחסה לחשובות שבהיפותזות אלה:

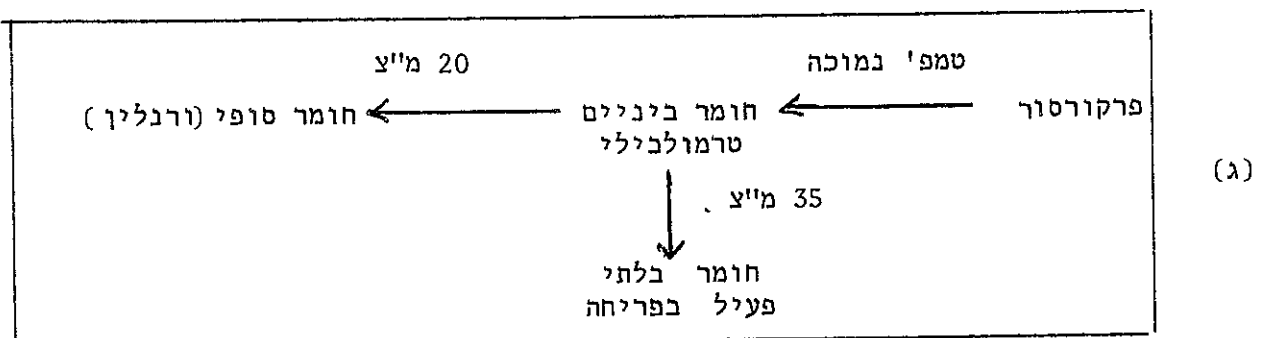
בעקבות עבודתם בדגניים הציעו Gregory & Purvis (1948) את הנוסחה הבאה:



B, לפי היפותזה זו הוא התוצר הסופי של הקיוט ומחייב מרכיב מסוים בריאקציה פוטופריודית המביאה לידי פריחה; יתכן שהוא פרקורסור לשינויים כימיים היוצרים הורמון פריחה מסוים. חומר זה הוא בעל תכונות דומות לחומר "ורנלין". לאחר שגילו את תופעת ביטול הקיוט (דה ורנליזציה), ע"י טמפרטורה גבוהה בזרעי שיפון נובטים, הכניסו Gregory & Purvis תיקון בנוסחה. תיקון זה, שאיפשר להם להסביר גם את מהות הקיוט מחדש (רה ורנליזציה) בזרעים או בצמחים שעברו תהליך ביטול הקיוט, הוא:

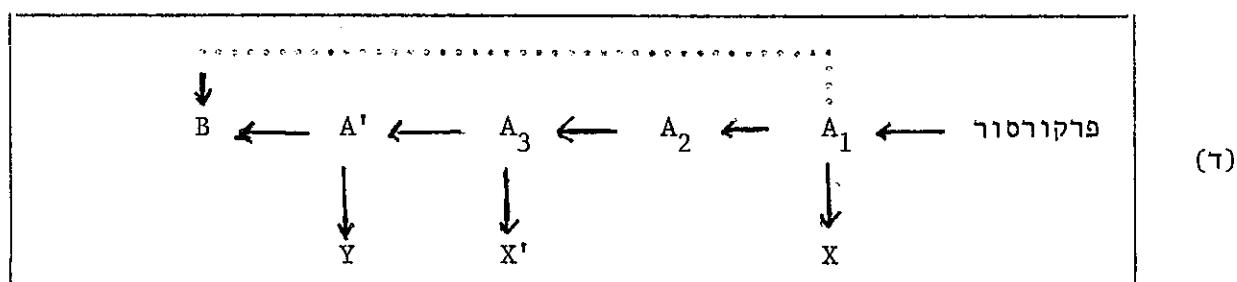


Lang & Melchers (1947) הציעו נוסחה שונה על-סמך עבודתם בשכרון (*Hyoscyamus niger*)



על-פי Purvis (1961) לא נבדק בשכרון אפקט הקיוט מחדש. לכן לא מוצע בנוסחה זו תהליך רוורסיבלי. היא טענה, שאם בזמן ביטול הקיוט נוצר מספיק פרקורסור שיכול לעבור קיוט מחדש - לא יתכן שחומר הביניים ייצא מהמערכת ובעקבותיו גם הפרקורסור, אלא חומר הביניים חוזר למצבו הראשוני בריאקציה רוורסיבלית, כפי שמוצע בנוסחה (ב).

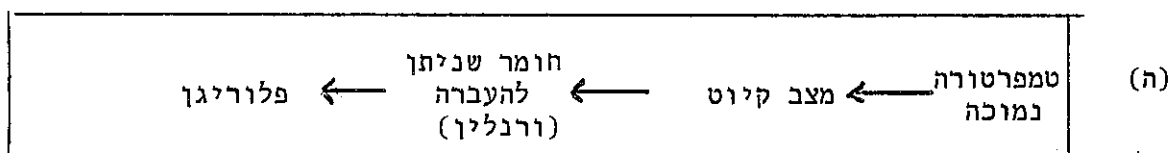
ב-1953 עבד Napp-Zinn (מצוטט ב-Purvis (1961)) עם הצמח תודרנית (*Arabidopsis thaliana*), והוא הציע נוסחה אחרת:



A_1, A_3, A' הם שלבי ביניים טרמולביליים.

A_2 נאגר בזמן הקיוט. כאשר הצמח מועבר לטמפרטורה גבוהה הוא איננו משתנה, ואם הצמח מועבר שנית לטמפרטורה נמוכה - הוא ממשיך ליצור A' דרך A_3 . B הוא החומר הסופי, ואיננו מושפע מטמפרטורה גבוהה. X, X', Y הם חומרים בלתי פעילים בפריחה.

Vince-Prue (1975) טענה, שבניסויים השונים שבהם הצליחו להעביר גורם לפריחה מצמחים שקיבלו קיוט לצמחים שלא קיבלו - הצמח התורם היה תמיד במצב פריחה, וייתכן שאפקט הקיוט נעקף ע"י יצירה והעברה של פלוריגן, כך שהטמפרטורה הנמוכה אולי לא הביאה במישרין לידי יצירת הורמון ספציפי אלא גרמה שינויים מקומיים בתאים, שאיפשרו להם ליצור פלוריגן בתנאים המתאימים. היא קיבלה את הנוסחה הבאה להשפעת הקיוט (Lang, 1965):



עד היום אין אפשרות לברר את מהותו של החומר ורנלין, כי לא הצליחו למצות ולבודד אותו; אולם מקובל שהאזור הרגיש לקיוט הוא קדקוד הצמיחה של הנצר (Curtis and Chang, 1930; Fisher, 1956; Schwabe, 1954), או אזורים בעלי פעילות מריסטמית בצמח, כולל העלים הצעירים או שורשים (Wellensiek, 1964). (Negbi et. al., 1964) מציעים שפעילות מיטוטית ואורינטצית כשור חלוקת התאים במריסטמה האפיקלית של שכרון תלויים בפקטורים המגיעים מהעלים.

עוצמת הקירור משפיעה על תגובת הצמח. בצמחי כרפס נמצא, שקיוט בטמפרטורה של 3.3 מ"צ היה פחות יעיל מטמפרטורה של 6 עד 9 מ"צ (Honma, 1959); ואילו בטמפרטורה של 10-15 מ"צ היה דרוש זמן רב כדי להביא לידי הפרגה (Thompson, 1929).

בטמפרטורה אינדוקטיבית, ככל שגדל משך הקיוט - מתקצר הזמן עד לתחילת ההפרגה (Thompson, 1953) וגדל אחוז הצמחים המפריגים (Thompson, 1933). גם גיל הצמח משפיע על תגובתו לקיוט. Pawar and Thompson (1950) מצאו שצמחי כרפס צעירים הפריגו זמן רב אחרי צמחים בוגרים אשר קיבלו קיוט שווה. הם חיזקו בכך ממצאים קודמים (Thompson, 1929). צמחי כרפס, שקיבלו קיוט והועברו מיד אחרי לטמפרטורה גבוהה מ-20 מ"צ, לא הפריגו (Curtis and Chang, 1930; Thompson, 1933; Wolf, 1963). צמחים שהועברו לטמפרטורה בינונית של 15-20 מ"צ אחרי הקיוט, הפרגתם זורזה בהשוואה לצמחים שהועברו לטמפרטורה נמוכה (Thompson, 1929). העברת צמחים, שתוך כדי הקיוט החלו לפתח עמודי תפוח, לטמפרטורה גבוהה - גרמה לזירוז ההפרגה בהשוואה להעברתם לטמפרטורה בינונית (Thompson, 1953).

גם תנאי הטמפרטורה לפני הקיוט השפיעו על מהירות ההפרגה בכרפס. גידול הצמחים בטמפרטורה גבוהה לפני השראה בטמפרטורה נמוכה גרם דחיה בהפרגה ואף ביטולה (Thompson, 1929, 1953).

לגידול צמחי כרפס בטמפרטורות חילופין, כשהמינימום 5-10 מ"צ והמקסימום 15-20 מ"צ והשינויים חלים כל 12 או כל 24 שעות, היה אפקט על הפריחה כאילו גדלו הצמחים במחצית הזמן בטמפרטורה משרה קבועה של 5-10 מ"צ (Thompson, 1950).

צמחים רבים, הדורשים קיוט בטמפרטורה נמוכה, דורשים - לצורך פריחה - חשיפה ליום ארוך לאחר הקיוט (Lang, 1965). אבל יש גם מספר צמחים אדישים לאורך היום (Aitkin, 1955), וידוע לפחות צמח אחד (חרצית) הדורש בעקבות הקיוט ימים

קצרים (Vince-Prue, 1975). הקשר בין אורך היום ובין הקיוט כמעט לא נבדק בצמחי כרפס. נמצא שהארכת היום, עד 15 שעות לאחר הקיוט, גרמה להקטנת אחוז הצמחים המפריגים, אף כי ההפרגה החלה קצת מוקדם יותר (Thompson, 1953). (Hanisova & Krekule, 1975) מצאו, שהחזקת צמחים של כרפס שורש בתנאי אור רצוף דיכאה הפרגה וזירזה את הפריחה. חוקרים אלה ואחרים (Vince-Prue, 1975) מתייחסים אל הכרפס כאל צמח אדיש לאורך היום. גם גזר הגינה (*Dacus carota*, הנמנה עם משפחת הסוככיים) נחשב לצמח אדיש לאורך היום, המגיב לקיוט (Fisher, 1956; Shar and Thompson, 1942). אולם Fisher (1956) מצא בגזר, שפוטופריודות קצרות (12 שעות) לפני הקיוט גרמו להקדמה ולעוצמה רבה יותר של הפריחה, ולעומת זאת ימים ארוכים (18 שעות) לאחר הקיוט עודדו את הפריחה.

השבת (*Anethum graveolens* - סוככיים) נחשב צמח יום ארוך (Lane et al., 1965), והוא הגיב בפריחה אפילו ליום ארוך אחד (Naylor, 1941). (Walquist, 1968) מצא הבדלים בדרישות אורך היום והטמפרטורה בין שמונה נציגים של משפחת הסוככיים, וביניהם צמחי תרבות וצמחי בר באותו מין. כך, למשל, גזר תרבותי פרח רק בעקבות חשיפה ל-5 מ"צ ובתנאי יום ארוך, בעוד שגזר בר פרח גם ב-25 מ"צ, ללא קשר לאורך היום. הבדלים, פחות קיצוניים, נמצאו גם בין גזר לבן בר (*Pastinaca sativa*) וגזר לבן תרבותי.

מספר גדול של צמחי שושנת מפריגים ופורחים בתנאים בלתי משרים לאחר שקיבלו טיפול בג'יברלין. נמצא שהג'יברלין מגביר את חלוקת התאים באזור המריסטמה האפיקלית (Sachs, 1965) ומשפיע על אוריינטצית כשור החלוקה בתאים אלה (Negbi et al., 1964). במקרים רבים אחרים חלה, בעקבות טיפול דומה, הפרגה שאיננה מלווה בפריחה (Lang, 1965). (Bukovac and Wittwer, 1957) מסרו על הפרגה בכרפס ובעקבותיה פריחה מקרית, מוגבלת, בתגובה לטיפול ב- GA_3 , וזאת כאשר הצמחים הוחזקו בטמפרטורה גבוהה במקצת מהטמפרטורה המשרה. על-סמך עבודה זו הוגדר הכרפס כצמח הפורח בתגובה לטיפול בג'יברלין בתנאים בלתי משרים (Lang, 1965). אולם אותם חוקרים דווחו, שצמחי כרפס שהוחזקו בטמפרטורה של 18 מ"צ ומעלה הפריגו אבל לא פרחו בעקבות הטיפול בג'יברלין (Wittwer and Bukovac, 1957a). נציגים אחרים ממשפחת הסוככיים פרחו בהשפעת הטיפול בג'יברלין, אף שגדלו בתנאי טמפרטורה בלתי משרה. כך הדבר בגזר (Bukovac and Wittwer, 1957; Wittwer and Bukovac, 1957a) ובשבת (Bukovac and Wittwer, 1958; Wittwer and Bukovac, 1957b); ואילו בפטרוסלינון, טיפול יום יומי ב-5 מיקרוגרם GA_3 לצמח במשך 6 חודשים גרם תגובה חלקית - רק חלק מהצמחים יצרו פקעי פריחה זעירים (Lang and Reinhard, 1961).

ג'יברלינים שונים משפיעים בצורה היעילה ביותר על ההפרגה והפריחה של מיני צמחים שונים. ב-Lunaria (Zeevaart, 1968), בציפרנית (Silene) וזכריני (Myosotis) (Michniewicz and Lang, 1962) GA_7 היה יעיל יותר מאשר GA_3 . ב-Hieracium (משפ' המורכבים) התגובה היתה תלויה בזן (Peterson and Young, 1972). בד"כ, בשל הקושי להשיג ג'יברלינים אחרים, הטיפול ניתן ב- GA_3 (Peterson and Young, 1972). לאורך היום השפעה על תגובת הצמח לג'יברלין אקסוגני. Caso & Kefford (1968) מצאו ב-Chondrilla, שג'יברלין מחליף את דרישות הקור רק בתנאי יום ארוך. ב-Centaureum, תוספת קטנה של ג'יברלין הביאה לידי הפרגה הן ביום ארוך והן ביום קצר. אולם התארכות שנייה, מלווה בפריחה, חלה רק ביום ארוך (McComb, 1967). בהרציות גרם GA_3 הפרגה ופריחה בזנים אדישים לאורך היום, והפרגה בלבד בזנים של יום קצר (Vince-Prue, 1975).

גם השפעת חומרי צמיחה אחרים על ההפרגה נבחנה בכרפס; מלאיק הידרזיד (M.H), שניתן בריכוז של 50 עד 100 ח"מ לפני הקיוט, גרם לפריחת צמחים שאילמלא כן היו נשארים וגטטיביים, וריכוז גבוה יותר (500-1000 ח"מ), גרם לדיכוי פריחה (Wittwer et al., 1954). בעבודה אחרת נמצא ש-M.H הגביר הפרגה בריכוזים עד 1000 ח"מ, ורק בריכוזים גבוהים יותר דיכא הפרגה וגרם נזקים לצמח (Westgate and Forbes, 1960). (Wittwer et al., 1947) הצליחו לדכא הפרגה בצמחי כרפס על-ידי שימוש ב- α -orthochlorophenoxypropionic acid (CLPP). אולם בעבודה שנעשתה מאוחר יותר לא השפיע חומר זה, באותו ריכוז, על ההפרגה בכרפס, אף כי דיכא הפרגה בחסה (Clark and Wittwer, 1949). תוספת קינטין גרמה לדיכוי הפרגה בכמה מיני סוככיים, ואילו באחרים (כולל כרפס) לא השפיעה על קצב ההפרגה והפריחה ולא על הגובה הסופי של עמודי התפרחת (Walquist, 1968).

התארכות עלי כרפס כתגובה לטיפול בג'יברלין נבדקה ע"י Kline (1958). נמצא שהגיל קובע את תגובת העלים יותר מאשר המינון. העלים הפנימיים בקולס התארכו יותר מהחיצוניים. Guzman (1969) מצא שטיפול ב- GA_3 הגדיל את משקל הקולס, את אורך הפטוטרת ואת גובה הצמחים בארבעה זני כרפס. ניסויים נוספים ושימושים מעשיים ברחבי העולם, שבהם נבדקה השפעת הטיפול בג'יברלין, מתוארים במקום אחר (Weaver, 1972).

קצב התפתחות העלים בצמחי כרפס מטופלים בג'יברלין היה איטי יותר מאשר בצמחי הביקורת (Kline, 1958). לעומת זאת, בצמחים אחרים כגון לפופית (Njoko, 1958) או אקליפטוס (Schurfield and Moore, 1958) הוגבר קצב ייצור העלים בעקבות הטיפול בג'יברלין.

בעבודה זו נבחנו השפעות הקיוט וטיפולים בג'יברלין, בשילוב עם גורמי סביבה אחרים כגון אורך היום, טמפרטורה ושילוב ביניהם - על ההפרגה והפריחה ועל אפקטים פיסיולוגיים אחרים הקשורים בהתפתחות צמחי כרפס.

2.2 שיטות וחומרים

מקור הזרעים

זרעי זן הבר (*A. graveolens* L. var. *lusitanicum* (Miller) DC.) נאספו לאורך תעלת מים המנקזת את כריכות הדגים של מעגן-מיכאל אל נחל התנינים והם מכילים כ-1000 מיליגרם/ליטר מלחים בתקופת החורף. זרעי כרפס העלים (*A. graveolens* L. var. *dulce* (Miller) Pers.) מהזן פלורידה מקורם בחברת Ferry-Morse מארה"ב וזרעי כרפס השורש (*A. graveolens* L. var. *capaceum* (Miller) DC.) מהזן אלבסטר מחברת Tezier Frères מצרפת.

זריעה וגידול שתילים

הזריעה בוצעה בארגזי קל-קר או במגשי "חישתיל" שהכילו תערובת של כבול וורמיקוליט ביחס 1:1. מגש "חישתיל" בנוי מקל-קר או מפלסטיק והוא מורכב ממספר גדול של "עציצונים" בעלי צורת חרוט הפוך מחוברים זה לזה בשפת בסיס החרוט. גודל כל "עציצון" נקבע ע"י שטח בסיסו (לדוגמה 4.2x4.2 ס"מ), גובהו בד"כ כ-7 ס"מ. לאחר התפתחותם הועתקו השתילים לעציצי חרס בקוטר 10 עד 20 ס"מ. העציצים הכילו תערובת של אדמה, כבול וורמיקוליט ביחס 1:2:2 (במקום ורמיקוליט השתמשנו לפעמים בטוף וולקני).

טיפול קיוט וחיסום

קיוט מלאכותי ניתן בתאי צמיחה (חברת Percival או חברת "גלילי"), שהוארו בנוורות להט ובנוורות פלואורסצנט 12 שעות ביממה (טפול יום). עוצמת האור בתאים היתה $1200 \mu W \cdot cm^{-2}$ בגובה העלוות. טמפרטורה גבוהה הושגה בחורף בחממה אשר חוממה בשעות הלילה ע"י קיטור (טמפרטורת המינימום לא ירדה מתחת ל-17

מ"צ); או בפליטורן בפקולטה לחקלאות ברחובות. טיפולים של טמפרטורה גבוהה לדחילת הפרגה ניתנו בתאי צמיחה בנויים זכוכית; בקרת הטמפרטורה בתא נעשתה ע"י מזגני אוויר. טיפולי טמפרטורה גבוהה למערכת השורשים ניתנו במערכת של אמבטים בעלי טמפרטורת מים מבוקרת.

טיפול אורך יום

תנאי יום אורך, 16 שעות אור ביממה, התקבלו בפליטורן ע"י תוספת אור מלאכותי מנורות להט בעוצמה של $1000 \mu W \cdot cm^{-2}$ שניתן לפני הזריחה ולאחר השקיעה. תנאי יום קצר (8 שעות אור ביממה) הושגו בפליטורן ע"י הכנסת הצמחים לחדרים אפלים. בשעה 1600 והוצאתם בשעה 0800. אמצעים אחרים להשגת אורכי יום שונים ותנאי הארה מיוחדים יפורטו במקומות המתאימים.

ג'יברלינים

תערובת הג'יברלינים A_4 ו- A_7 (GA_{4+7}) בצורת אבקה, וג'יברלין A_3 (GA_3) סופקו ע"י חברת I.C.I. GA_3 סופק כמלח אשלגני של החומצה בצורת אבקה המכילה 90% חומר פעיל או בצורת טבליות. האבקות היו בלתי מסיסות במים, לכן הומסו בבסיס (KOH) ואחרי המיהול הובאה התמיסה ל-pH 6.5 - 7.0 ע"י טיטור בחומצה (HCl). הטבליות מסיסות במים.

חומרים מננסיים

B9 (2,2-N-dimethyl amino succinamic acid) נקנה בחברת האחים מילצ'ן, כאלאר 85. C.C.C. (2-chloroethyl trimethyl ammonium chloride) נקנה בחברת "אגן" כימיקלים.

חומר משטח

כל התמיסות הכילו Tween-20 בריכוז 0.05%.

מתן החומרים הכימיים

בד"כ ניתן הטיפול בחומרי הצמיחה ע"י טפטוף בעזרת פיפטה לקודקוד הצמח כאשר בסיסי העלים לוכדים את הטיפה. במקרים שבהם ניתן ריסוס הוא נעשה במרסס-יד קטן.

תכנית הניסויים

על פי רוב בוצעו הניסויים ב"אקראיות גמורה" או ב"בלוקים באקראי"; כאשר הצמחים היו בעציצים - שימש צמח בודד כחזרה. מספר הצמחים בניסוי נע בין 5 ל-20, בהתאם לגודל הניסוי. בניסוי-שדה היתה התכנית בלוקים באקראי.

קביעת זמן ההפרגה והפריחה

כתחילת ההפרגה או הפריחה בקבעה הזמן, שבו הגיעו הצמחים ל-1/6 מאחוז ההפרגה או הפריחה הסופיים שלהם (ראה - Koller, 1957).

קביעת מספר העלים

לקביעת מספר העלים בשושנת נספרו כל העלים עד לעלה הצעיר ביותר הנראה לעין. על עמוד התפרחת נספרו כל העלים עד לעלה העליון, שבחיקו לא נוצרה תפרחת (במקרה של קיוט) או ענף צדדי (במקרה של טיפול בג'יברלין), כי עלים שבחיקם נוצרים תפרחת או ענף שונים בצורתם מעלים וגטטיביים.

אנטומיה של הקוקוד

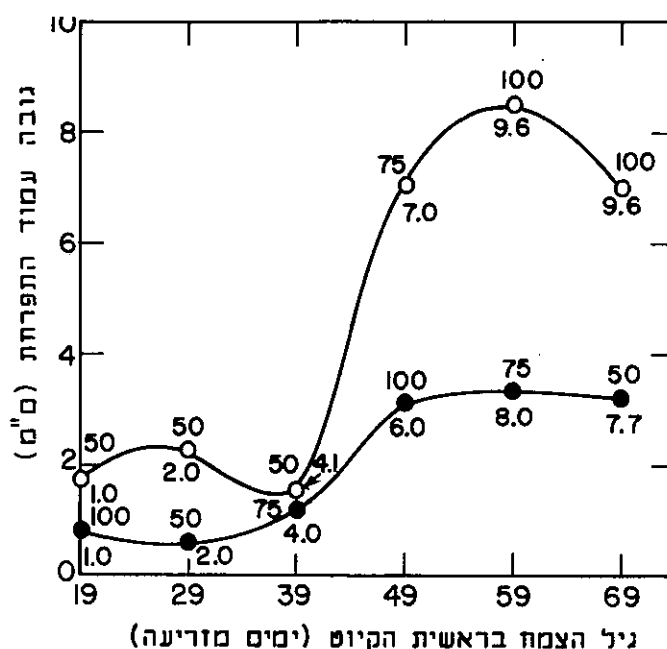
קיבוע הקודקודים נעשה ב-F.A.A. הדהידרציה נעשתה בשיטת הכוהל הבוטילי ואינפילטרציה בפרפין. הקודקודים נחתכו במיקרוטום סיבובי מדגם Spencer 820, תוצרת American Optical - ארה"ב, לעובי 10 מיקרונים ונצבעו בספרנין פסט-גרין (Sass, 1958).

2.3 ת ו צ א ו ת

2.3.1 השפעת גיל הצמח על הרגישות לקיוט

א. הזנים פלורידה וכרפס בר נזרעו בעציצים בקוטר 10 ס"מ בבית רשת, החל מ-17.5.74, שש פעמים, בהפרשים של 10 ימים בין זריעה לזריעה. כך נתקבלו שש קבוצות גיל. הצמחים הועברו לקיוט בתא צמיחה במשטר טמפרטורה ותאורה של 10 מ"צ במשך 12 שעות יום ו-5 מ"צ בלילה, בהיות הצעירים ביותר בעלי עלה אמיתי אחד (19 ימים מזריעה) והבוגרים ביותר בעלי 8 או 9 עלים (69 ימים מזריעה). בתום 60 ימי טיפול הועברו הצמחים לפיטוטרון, מחציתם למשטר טמפרטורה של 32/27 מ"צ ומחציתם למשטר טמפרטורה

של 22/17 מ"צ, כולם בתנאי יום ארוך. אחוז הצמחים המפריגים וגובה עמודי התפרחת מסוכמים בצירוס מס' 2.1.



ציור 2.1: השפעת גיל הצמח על הרגישות לקיט בשני זנים של כרפס. פלורידה (○) וכרפס בר (●). המספר מעל הנקודה - אחוז צמחים מפריגים. המספר מתחת לנקודה - מספר עלים בראשית הקיט (ניסוי 2.3.1 א').

ב. חמישה גילים של שתילים מהזנים פלורידה, אלבסטר וזן הבר התקבלו ע"י זריעה מדורגת במגשי חישתיל 4.2×4.2 ס"מ בחממה החל מ-22.11.76. הצמחים הועברו לקיט במשך 77 ימים במשטר טמפרטורה של 12/6 מ"צ לחילופין כל 12 שעות, כאשר הצעירים ביותר היו בעלי 3 עלים והבוגרים בעלי 8 עלים. בתקופת הטמפרטורה הגבוהה נחשפו הצמחים ל-8 שעות אור. בתום הקיט הוחזרו הצמחים לחממה. השפעת גיל הצמח על אחוז הצמחים המפריגים ועל גובה עמודי התפרחת מתוארת בטבלה 2.1.

נתוני התוצאות בצירוס 2.1 הם רק ממשטר הטמפרטורה של 22/17 מ"צ, כיון שבמשטר הטמפרטורה של 32/27 מ"צ לא הפריגו הצמחים. בתנאים אלה הגיעו הצמחים הבוגרים בזן הבר לאחוזי הפרגה גדולים יותר ולעמודי תפרחת גבוהים יותר מאשר הצמחים

שקיבלו קיוט בגיל צעיר יותר. בזן פלורידה, צמח בעל 6 עלים היה הרגיש ביותר מבחינת אחוזי ההפרגה, אולם לא היו הבדלים בגובה עמודי התפרחת בין גיל זה והגילים הבוגרים יותר. אחוז ההפרגה הגבוה (100%) של צמחי זן זה בגיל 19 ימים אינו ברור. יתכן שהדבר נובע מקשלי החלטה אם הגבעול התארך או לא. עמודי התפרחת של זן הבר היו גבוהים יותר מאלה של הזן פלורידה.

טבלה 2.1: השפעת גיל הצמח על אחוז הצמחים המפריגים וגובה עמודי התפרחת בשלושה זנים של כרפס לאחר קיוט. (הצמחים גדלו במשך כל הנסוי במגשי "חישתיל"). (ניסוי 2.3.1 ב).

גובה עמודי התפרחת (ס"מ)			אחוז צמחים מפריגים			גיל הצמח (בעלים)
פלורידה	בר	אלבסטר	פלורידה	בר	אלבסטר	
0.2	0.9	1.9	30	100	100	3.0
0.2	0.4	2.2	30	100	100	4.0
0.2	0.3	0.6	40	100	100	5.3
0.2	2.2	1.7	80	100	100	6.5
0.3	0.6	2.6	80	100	100	8.0

בטבלה מס' 2.1 אפשר לראות שבזן אלבסטר ובזן הבר הפריגו כל הצמחים בתגובה ל-74 ימי קיוט, ובזן פלורידה גדל אחוז הצמחים המפריגים עם העלייה בגיל הצמח. עמודי התפרחת בשלושת הזנים היו נמוכים מאוד ולא היו תלולים בגיל הצמח. בכלי קיבול קטנים מפתחים צמחי הכרפס עמודי תפרחת נמוכים מאוד בהשוואה לצמחים הגדלים בכלי קיבול גדולים או ישירות בקרקע.

2.3.2 הקשר בין גיל הצמח ובין משך הקיוט

מאחר שכבר בניסויים הראשוניים הסתבר שקשה להפריד בין השפעת גיל הצמח ובין משך הקיוט - נערכו הניסויים הבאים לבחינת קשר זה.

א. ניסוי הקדמי. צמחים מהזן פלורידה בשלוש קבוצות גיל - בעלי 11 עלים (90 ימים), 6 עלים (50 ימים) ו-4.5 עלים (40 ימים) וקבוצת גיל אחת של צמחים מזן הבר בעלי 11 עלים (90 ימים) - גדלו, החל מחודש מרס 1975, בעציצים בקוטר 15 ס"מ בבית רשת. הצמחים הועברו לקיוט

בטמפרטורה של 12/6 מ"צ במשך 20, 40 או 60 ימים (בנוכחות 12 שעות אור). בתום הטיפול הוחזרו הצמחים לבית הרשת ונבדק קצב ההפרגה. בניסוי זה, 70% מצמחי זן הבר אשר קיבלו 60 ימי קיוט החלו להפריג חודש לאחר הקיוט. חודש מאוחר יותר הפריגו 15% נוספים. צמחים שקיבלו 20 או 40 ימי קיוט לא הפריגו. 40% מצמחי הזן פלורידה, שבגיל 6 עלים קיבלו 60 ימי קיוט, הפריגו חודשיים לאחר הטיפול. שאר הצמחים בני אותו גיל וצמחים בני גיל אחר לא הפריגו.

ב. ארבעה גיליים של צמחים מהזנים פלורידה וזן הבר התקבלו ע"י זריעה מדורגת, בחממה, בעציצים בקוטר 10 ס"מ כל 10 ימים החל ב-6.12.76. הצמחים הועברו לקיוט בטמפרטורה של 12/6 מ"צ במשך (0), 8, 10, ו-12 שבועות בהיותם בעלי 4, 6, 8 ו-10 עלים. קצב ההפרגה והפריחה, גובה עמודי התפרחת וקצב ייצור העלים מתוארים בציורים 2.2-2.4 ובטבלה 2.2.

טבלה 2.2: השפעת גיל הצמח (א) ומשך הקיוט (ב) על ההפרגה והפריחה בשני זני כרפס (נסוי 2.3.2 ב').

(א)

גיל הצמח (עלים)		תחילת הפרגה (שבועות)		אחוז מפריגים		תחילת פריחה (שבועות)		אחוז פורחים	
		בר	פלורידה	בר	פלורידה	בר	פלורידה	בר	פלורידה
4	3.5 \pm 1.3	4.1 \pm 1.6	89 \pm 11	86 \pm 7	6.9 \pm 1.7	∞	47 \pm 13	0	0
6	4.2 \pm 1.0	4.5 \pm 0.8	93 \pm 7	100 \pm 0	7.1 \pm 0.8	∞	45 \pm 19	0	0
8	3.6 \pm 1.1	4.9 \pm 0.9	100 \pm 0	78 \pm 11	6.4 \pm 0.8	8.2 \pm 2.0	83 \pm 10	58 \pm 60	58 \pm 60
10	2.9 \pm 0.0	4.6 \pm 0.9	100 \pm 0	89 \pm 11	5.8 \pm 0.7	7.0 \pm 1.2	89 \pm 5	30 \pm 11	30 \pm 11

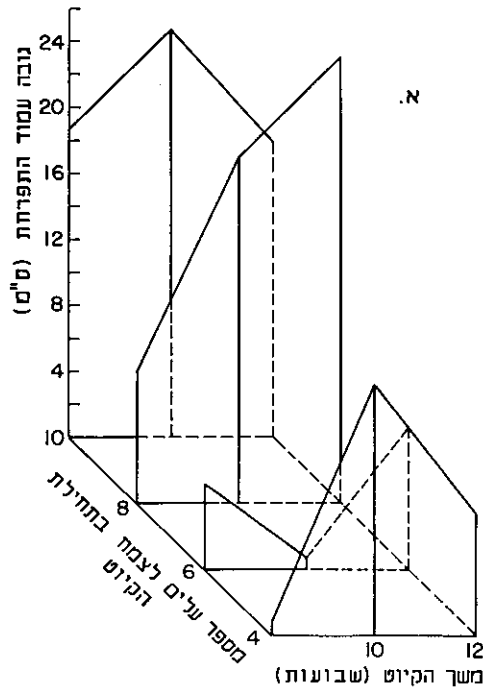
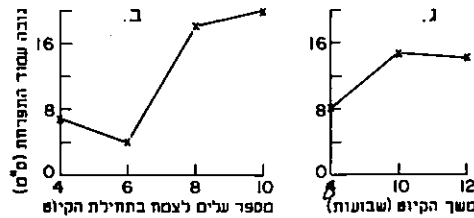
(ב)

משך קיוט (שבועות)		תחילת הפרגה (שבועות)		אחוז מפריגים		תחילת פריחה (שבועות)		אחוז פורחים	
		בר	פלורידה	בר	פלורידה	בר	פלורידה	בר	פלורידה
8	5.4 \pm 0.3	6.0 \pm 0.5	92 \pm 8	79 \pm 8	8.1 \pm 0.7	***	55 \pm 13	-	-
10	3.2 \pm 0.5	3.9 \pm 1.2	95 \pm 5	85 \pm 8	6.3 \pm 0.7	-	61 \pm 18	-	-
12	2.0 \pm 0.1	3.7 \pm 0.5	100 \pm 0	100 \pm 0	5.2 \pm 0.3	-	82 \pm 11	-	-

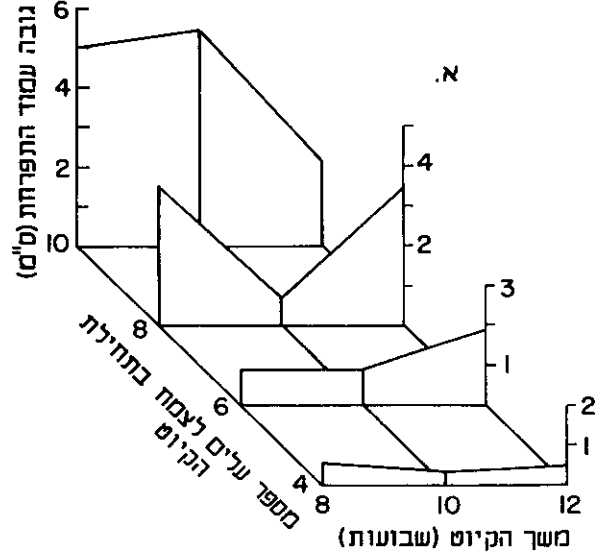
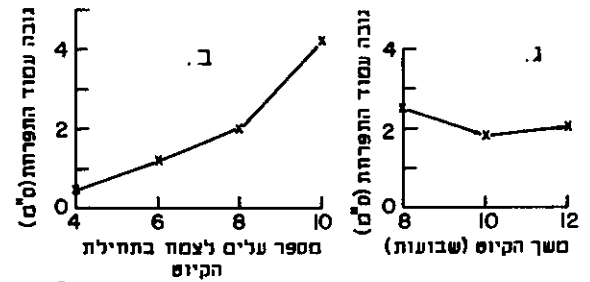
* חושב לגבי כל משכי הקיוט.

** חושב לגבי כל הגיליים.

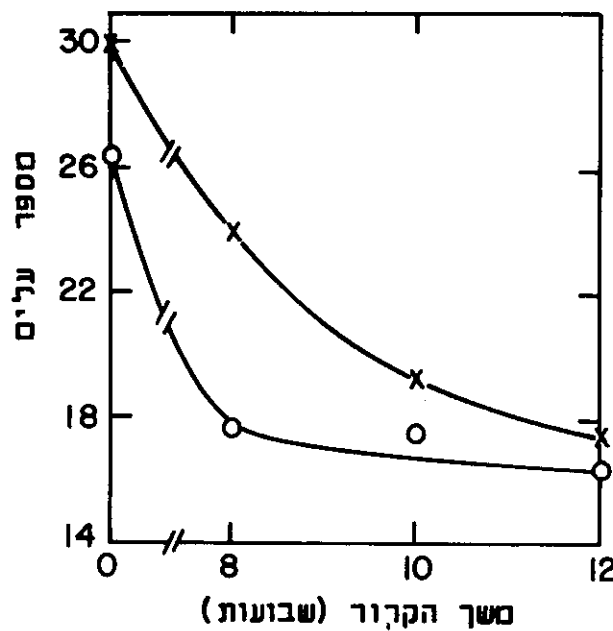
*** לא ניתן לחישוב בגלל וריאביליות גדולה בתוצאות.



ציור 2.3: השפעת האנטראקציה בין משך הקיום ומספר העלים לצמח על ההפרגה בצמחי כרפס בר. ב. כולל את כל משכי הקיום ו-ג כולל את כל גילאי הצמחים (ניסוי 2.3.2 ב').



ציור 2.2: השפעת האנטראקציה בין משך הקיום ומספר העלים לצמח על ההפרגה בצמחי כרפס מהזן פלורידה. ב. כולל את כל משכי הקיום ו-ג כולל את כל גילאי הצמחים (ניסוי 2.3.2 ב').



ציור 2.4: מספר העלים שנוצרו בשני זמנים של כרפס פלורידה (X) וכרפס בר (O) בתגובה למשכי קירור שונים. בכל משך קירור המספר הוא ממוצע של כל גילאי הצמחים (ניסוי 2.3.2 ב').

גובה עמודי התפרחת בזן פלורידה עלה ככל שעלה הגיל שבו ניתן הקיוט (ציורים 2.2 א', 2.2 ב'). מאידך גיסא, לגיל שבו ניתן הקיוט לא היתה השפעה על מועד תחילת ההפרגה ועל אחוז הצמחים המפריגים (טבלה 2.2 א'). הארכת משך הקיוט מ-8 ל-12 שבועות לא העלתה את גובה עמודי התפרחת בזן זה (ציור 2.2 ג'), אבל קיצרה את משך הזמן עד תחילת ההפרגה והראתה נטייה להעלות את אחוז המפריגים (טבלה 2.2 ב'). בזן הבר, קיוט בצמחים בוגרים יותר הביא לידי עלייה בגובה עמודי התפרחת (ציורים 2.3 א', 2.3 ב'), קיצור משך הזמן עד לתחילת ההפרגה והפריחה, ועלייה בולטת באחוז הצמחים הפורחים (טבלה 2.2 א'). הגדלת משך הקיוט מ-8 ל-10 שבועות גרמו להעלאת גובה עמודי התפרחת (ציור 2.3 ג') אולם שבועיים נוספים לא הביאו לתוספת גובה. בשני הזנים הפחיתה הארכת משך הקיוט את קצב ליצור העלים (ציור 2.4), כאשר בזן פלורידה חלה ירידה הדרגתית במספר העלים הסופי, ואילו בזן הבר לא נמצא קשר כזה. בזן הבר היה הגובה הממוצע של עמודי התפרחת, בכל גיל או בכל משך קיוט, גדול בהרבה מזה של עמודי הפריחה בזן פלורידה (השווה ציור 2.2 ל-2.3).

2.3.3 השפעת משך הקיוט ותנאי הטמפרטורה לפניו ואחריו

הזן פלורידה נזרע ב-3.8.74 בבית רשת וב-17.10.74 הועתקו הצמחים לעציצים בקוטר 20 ס"מ בהיות הצמחים בעלי 10 עלים (7.11.74) הועברה מחציתם לתא צמיחה, שבו שררה טמפרטורה של 6-7 מ"צ, ומחציתם - לתא צמיחה שבו שררה טמפרטורה של 25 מ"צ. כעבור חודש חולקה כל קבוצה לשלוש קבוצות משנה ואלה הועברו לשלושה משטרי טמפרטורה, כמתואר בטבלה 2.3 שם הם שהו במשך חודש נוסף ואחריו הועברו הצמחים לתא צמיחה שבו שררה טמפרטורה של 15 מ"צ. ב-4.3.75 הועברו הצמחים בחזרה לבית הרשת. השפעת הטיפולים על קצב ליצור העלים, ההפרגה והפריחה מתוארת בטבלה 2.3.

קיוט ב-6 מ"צ במשך חודש אחד דיו כדי להביא לידי הפרגה ופריחה, בתנאי שהטמפרטורה שבה שהו הצמחים אח"כ לא תהיה גבוהה מדי - השווה טיפולים 1, 2, ו-3 לטיפול 5.

צמחים שקיבלו קיוט במשך חודש לאחר ששהו ב-25 מ"צ (טיפול 2), קצב הפרגתם וקצב פריחתם זהים לאלה של הצמחים שקיבלו קיוט במשך 2 חודשים (טיפול 1), אף כי הראשונים פיתחו עמודי תפרחת קצרים יותר (ההבדל ביניהם

טבלה 2.3: השפעת הטיפול התרמי על ההתפתחות הווגטיבית, ההפרגה והפריחה בכרפס מהזן פלורידה. (נסוי 2.3.3 א').

מספר עלים ממוצע בתאריך	אחוז צמחים מפרגים	אחוז צמחים פורחים	גובה עמודי התפרחת (ס"מ)	תנאי הנסוי (מ"צ)			
				בית רשת	תאי צמיחה	בית רשת	מספר עלים ממוצע בתאריך
7.11	4.3	26.3	16.3	4.3	15.1	3.12	7.11
10.0	10.7	14.3	23.9	32.0	62.5	100	25
17.9+2.8	10.0	14.7	17.2	35.6	62.5	100	25
13.1+2.7	10.0	11.0	17.4	27.0	33.4	25.0	0
12.9+3.5	10.0	14.0	19.4	24.6	34.4	0	0
0	10.0	12.3	18.6	25.0	33.5	0	0
0	10.0	14.3	24.2	28.0	33.0	0	0

אינו מובהק מבחינה סטטיסטית). צמחים אשר קויטו לאחר שהיו בבית ושת (טיפול 3); אחרו בהפרגה ובפריחה. גובה עמודי התפרחת שלהם דמה לזה שבטיפול 2. צמחים שהועברו מיד לאחר הקיט ל-25 מ"צ (טיפול 5) לא הפריגו.

טמפרטורה נמוכה האטה את קצב ליצור העלים (השווה טיפולים 1, 3 ו-5, 2 ו-4 ו-6 בתקופה 7.11-3.12). העברת הצמחים מטמפרטורה גבוהה לנמוכה (טיפול 2) האטה את קצב ליצור העלים. העברת הצמחים מטמפרטורה נמוכה לטמפרטורה גבוהה זירזה את קצב ליצור העלים (השווה טיפולים 3 ו-5 לטיפול 1 בתקופה 3.12-15.1).

2.3.4 השפעת הפוטופריודה וטיב האור בזמן הקיט על ההפרגה והפריחה

צמח הכרפס נחשב עד כה כאדיש לאורך היום (ראה הקדמה) והניסויים הבאים נועדו לבחון הנחה זו.

א. הזן פלורידה נזרע במגשי חישתיל בבית רשת ב-31.10.74. בהיות הצמחים בני חודשיים הם הועתקו לעציצים בקוטר 20 ס"מ והועברו למנהרה מקורה ביריעת פלסטיק יחידה, שצידיה וקצותיה היו פתוחים. הצמחים קויטו ע"י טמפרטורות החורף הנמוכות וחולקו ל-4 קבוצות

שהופרדו ע"י יריעות פוליאתילן שחור, אשר היו נפרשות כל יום לפני שקיעת השמש ומגוללות בחזרה כל בוקר לפני זריחת השמש.

קבוצה 1: שהתה בתנאי אורך יום טבעי אשר היה בראשית הניסוי $9 \frac{3}{4} \pm \frac{1}{4}$ שעות והתארך בסופו עד $12\frac{1}{2} \pm \frac{1}{4}$ שעות.

קבוצה 2: קיבלה בסוף כל יום, בעת שקיעת השמש, הארה במשך כ-30 דקות ב-FR בעוצמה של $500-700 \mu W.cm^{-2}$ בגובה העלווה. FR הושג ע"י אור מנורות טונגסטן-יודיד, שסונן דרך פילטר מחזיר חום ופילטר F.R.F (פלקסיגלס, ארה"ב). האור העובר דרך פילטר זה הוא באורך גל 700 nm ומעלה.

קבוצה 3: קיבלה טיפול של שבירת לילה (ש"ל) משעה 23.00 עד 01.00 באור אדום (R) בעוצמה של $50-100 \mu W.cm^{-2}$ מנורות פלואורסצנט גרו-לוקס. (פרטים לגבי R ו-F.R. ראה בקדמן זהבי, אפרת ובן יעקב, פרסום מיוחד מס' 12, מינהל המחקר החקלאי, 1978)

קבוצה 4: קיבלה בסוף כל יום FR ובאמצע הלילה ש.ל. ב-R.

ב. צמחים מהזן פלורידה, שגדלו בחממה, הועברו ב-22.1.76, בהיותם בעלי 8 עלים, למנהרה הנ"ל - ובנוסף לארבעת הטיפולים, כבניסוי א', ניתנו עוד שני טפולים:

קבוצה 5: קיבלה הארה ב-R (במשך 30 דקות) בסוף היום.

קבוצה 6: קיבלה הארה בסוף היום ב-R וש"ל ב-R.

ג. חזרה מדויקת על ניסוי ב' בוצעה החל מ-29.12.76 בצמחים בעלי 7 עלים. תוצאות הניסויים מתוארות בטבלאות 2.4 ו-2.5.

ד. הזנים פלורידה, אלבסטר וכרפס בר נזרעו ב-17.9.75 בחממה. ב-11.11.75, בהיותם בעלי 7 עלים, הוצאו החוצה, נשתלו בעציצים בקוטר 15 ס"מ וחולקו לשלוש קבוצות:

קבוצה א': קיבלה ש"ל, בעזרת נורות להט (8 נורות 60W כל אחת) במשך שעתיים, מ-23.00 עד 01.00.

קבוצה ב': קיבלה טיפול יום ארוך (י"א) ע"י תוספת אור מלאכותי מנורות להט כנ"ל משקיעת השמש עד להשלמת 16 שעות אור.

טבלה 2.4: השפעת שבירת לילה (ש"ל) ו/או הארה באדום, או באדום רחוק בסוף היום (+) על יצור העלים. ההפרגה והפריחה בכרפס מהזן פלורידה (ממוצע משלשה נסויים - 2.3.4 א', ב', ג').

הטיפול	מספר עלים עד תחילת ההפרגה (1)	גובה עמוד התפרחת (ס"מ) (2)	אחוז צמחים:	
			מפריגים (2)	בעלי תפרחות (3)
ש"ל	15.4	5.1	36.0	26.0
ש"ל+	15.9	5.6	40.9	21.0
ל"ט	17.8	7.9	84.0	52.0
ל"ט+	16.9	11.1	86.0	49.0

ל"ט = אורך יום טבעי

(1) 58 עד 69 ימים מתחילת הניסוי במנהרה.

(2) 105 עד 126 " " " "

(3) 125 עד 140 " " " "

טבלה 2.5: השפעת הפוטופריודה וטיב האור בסוף היום על אורך העלה מספר 10 בצמחי כרפס מהזן פלורידה (ניסוי 2.3.4 ג').

סוג האור בסוף היום	אורך עלה מספר 10 (בס"מ)		
	ללא שבירת לילה	עם שבירת לילה	תוספת אורך (ס"מ) כתוצאה משבירת לילה
-	32.4 ± 4.5	41.1 ± 3.0	8.7
אדום	31.4 ± 2.6	38.6 ± 4.4	7.2
אדום רחוק	37.7 ± 3.0	40.8 ± 1.8	3.1

קבוצה ג': שימשה כביקורת ולא קיבלה תוספת הארה מעבר לאורך היום הטבעי (ל"ט). אורך היום הטבעי בתחילת הניסוי היה $10 \frac{1}{4} \pm 1/4$ שעות, התקצר עד $9 \frac{3}{4} \pm 1/4$ שעות, ולקראת תום הניסוי התארך ל- $12 \frac{3}{4} \pm 1/4$ שעות. אופי הצימוח, קצב ייצור העלים, ההפרגה והפריחה, כפי שהם מושפעים מטיפולי אורך היום - מתוארים בתמונה 2.1 ובטבלאות 2.6, 2.7.

טבלה 2.6: השפעת משטר ההארה בזמן הקיוט על הקצב והאחוז הסופי של צמחים מפריגים ופורחים בשלושה זני כרפס. (ניסוי 2.3.4 ד').

הזן	משטר הארה	למלים להתחלת הפרגה	למלים ל-50% הפרגה	אחוז הפרגה סופי	למלים לתחילת פריחה	למלים ל-50% פריחה	אחוז פריחה סופית
אלבסטר	ל"ט *	83	122	100.0	117	129	100.0
	ש"ל	119	127	87.5	123	138	87.5
	ל"א **	128	142	75.0	138	153	75.0
	ממוצע	110	130	87.5	126	140	87.5
בר	ל"ט	86	115	100.0	129	143	100.0
	ש"ל	125	128	100.0	139	150	100.0
	ל"א	130	137	75.0	131	150	25.0
	ממוצע	114	126	91.6	133	148	75.0
פלורידה	ל"ט	129	135	100.0	143	150	87.5
	ש"ל	132	143	100.0	147	153	37.5
	ל"א	132	140	87.5	147	153	37.5
	ממוצע	131	137	95.8	144	152	54.1

* 9 3/4 - 12 3/4 שעות אור ביממה

** 16 שעות אור ביממה.

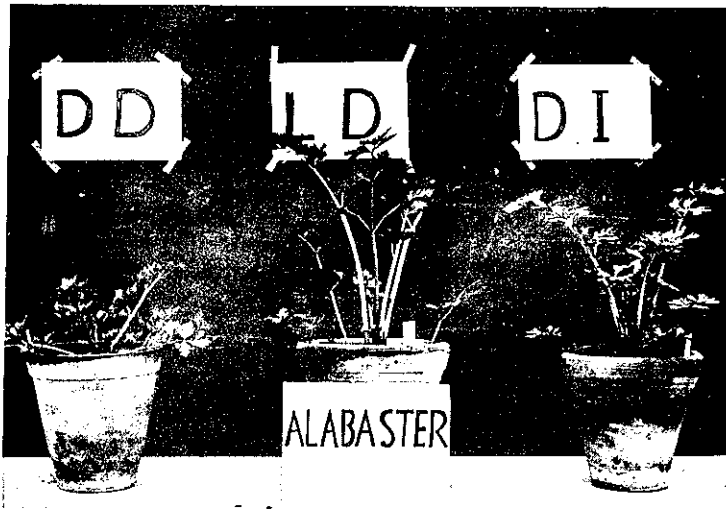
טבלה 2.7: השפעת משטר ההארה בזמן הקיוט על גובה עמודי התפרחת (בס"מ) ועל מספר העלים שנוצרו לפני תחילת התפרגה (עד ל-27.1.76). (ניסוי 2.3.4 ד').

הזן	אלבסטר		ב ר		פלורידה		ממוצע	
פוטו-פריודה	גובה עמודי התפרחת	מספר עלים שנוצרו	גובה עמודי התפרחת	מספר עלים שנוצרו	גובה עמודי התפרחת	מספר עלים שנוצרו	גובה עמודי התפרחת	מספר עלים שנוצרו
ל"ט	37.3 \pm 5.2	16.3 \pm 0.3	36.0 \pm 5.2	11.6 \pm 0.4	23.4 \pm 3.4	14.0 \pm 0.5	32.3 \pm 4.6	13.9 \pm 0.4
ש"ל	38.7 \pm 9.0	14.3 \pm 0.6	32.7 \pm 5.0	11.4 \pm 0.3	12.4 \pm 2.7	13.0 \pm 0.6	28.0 \pm 6.1	12.9 \pm 0.5
ל"א	22.9 \pm 7.5	14.0 \pm 0.4	17.2 \pm 8.9	11.1 \pm 0.4	14.0 \pm 2.8	11.6 \pm 0.5	18.0 \pm 6.0	12.2 \pm 0.4
ממוצע *	32.9 \pm 7.4	14.8 \pm 0.5	28.6 \pm 6.6	11.4 \pm 0.4	19.9 \pm 3.0	12.8 \pm 0.5		

* חישוב ה-S.E. של הממוצעים ע"פ הנוסחה

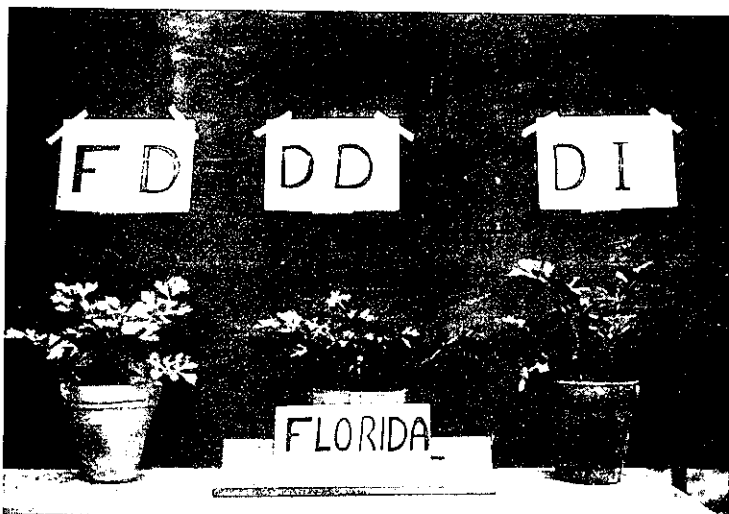
$$\sqrt{\frac{S.E._1^2 + S.E._2^2 + S.E._3^2}{n}}$$

כאשר n מצוין את מספר המשתנים.



תמונה 2.1: השפעת הפוטופריודה על הגידול הווגטטיבי של שלושה זני כרפס.

DD = אורך יום טבעי
LD = יום ארוך (16 שעות אור)
DI = שבירת לילה (2 שעות הלילה).



תמונה 2.2: השפעת הפוטופריודה על הגידול הווגטטיבי של צמחי כרפס מהזן פלורידה.

FD = הארה ב-FR כמשך $\frac{1}{2}$ שעה בסוף כל יום.
DD = אורך יום טבעי
DI = שבירת לילה (2 שעות בלילה).

ה. כדי לבחון אם יש קשר בין המוצא הגיאוגרפי של הצמח ובין רגישותו לאורך היום נערך הניסוי הבא:

זרעים של כרפס בר, שמקורם בישראל או בהולנד (נאספו באוקטובר 1974 ב-Yerseke - מערב הולנד), נזרעו בחממה ב-21.11.76. בהיותם בעלי 7 עלים הם הועתקו לעציצים בקוטר 15 ס"מ והוצאו החוצה, חצילים לתנאי אורך יום טבעי וחצילים לתנאי יום ארוך. אורך היום הטבעי בזמן הוצאת הצמחים, 11.1.77, היה $10 \pm 1/4$ שעות, והוא התארך עד $12 \pm 1/4$ שעות בתום הניסוי. תנאי יום ארוך התקבלו ע"י תוספת אור מ-7 נורות להט 60W. כל אחת, שהאירו מסוף היום ועד להשלמת 16 שעות אור.

טבלה 2.4 מהווה ממוצע של שלושת הניסויים במנהרה. כל הצמחים שנבחנו בניסויים אלה ואשר קיזטו ע"י טמפרטורת החורף הפריגו ופרחו עד תום הניסויים אולם שבירת לילה (ש"ל) באור אדום במשך שעותיים גרמה האטה בייצור העלים עד תחילת ההפרגה, דחייה במועד תחילת ההפרגה והפריחה, והקטנת גובה עמודי התפרחת, בהשוואה לתנאי אורך יום טבעי. להארה באדום או באדום רחוק בסוף היום לא היתה השפעה קבועה אף לא על אחת מהתופעות הנ"ל, והצמחים התנהגו כאילו לא קיבלו את הטיפול. במידה שההארות בסוף היום השפיעו על תכונה מסוימת (ראה גובה עמודי התפרחת), הרי שבניסוי אחד השפיעה ההארה באדום ואילו ההארה באדום רחוק לא השפיעה; בניסוי האחר ההשפעה היתה הפוכה, ובניסוי שלישי אף אחת מהן לא השפיעה. יש לציין כי הנתונים המובאים בטבלה זו מייצגים את המצב במועד מסוים, כיון שבהמשך הפריגו כל הצמחים ואף פרחו. שבירת לילה גרמה להארכת העלים, כמיוצג ע"י עלה 10 (טבלה 2.5). תוספת אור אדום רחוק בסוף היום גרמה להגדלת אורך העלים בצמחים אשר לא קיבלו שבירת לילה (תמונה 2.2) ולא השפיעה על התארכות נוספת בצמחים שקיבלו שבירת לילה. אור אדום בסוף היום לא השפיע על אורך העלים.

השפעת הפוטופריודה נבחנה בשלושה זנים (טבלה 2.6). בזן אלבסטר קצב ההפרגה והפריחה שהיו מהירים ביותר בתנאי יום טבעי (י"ט) הואטו ע"י יום ארוך (י"א). אחוז הצמחים המפריגים והפורחים בזן זה הגיע ל-100% בתנאי י"ט והופחת ע"י י"א. בכל המדדים הנ"ל נמצאו הצמחים שקיבלו שבירת לילה (ש"ל) במצב ביניים.

בכרפס הבר היו ההבדלים בין י"א ו-ש"ל בולטים פחות מאשר בזן אלבסטר. שני תנאי ההארה הללו דחו את ההפרגה והפריחה בהשוואה ל"ט, ואילו אחוזי ההפרגה והפריחה קטנו רק בהשפעת י"א, בעוד ש-ש"ל לא השפיעה.

בזן פלורידה האטו י"א ו-ש"ל במידה קטנה את קצב ההפרגה ואת קצב הפריחה. אחוז הצמחים המפריגים הושפע במידה מועטה רק מטפול י"א, אולם תוספת אור בשתי הצורות הפחיתה במידה ניכרת את אחוז הצמחים הפורחים.

גובה עמודי התפרחת בזן אלבסטר היה בתנאי י"א 23 ס"מ, בתנאי ל"ט, 37 ס"מ, וב-ש"ל 39 ס"מ (טבלה 2.7). גם בזן הבר היה גובה עמודי התפרחת בתנאי ל"ט ו-ש"ל דומה, ובשניהם גבוה יותר מאשר בתנאי י"א. ואילו בזן פלורידה פעלה ש"ל כמו י"א: שניהם הביאו לידי עמודי תפרחת נמוכים יותר. תוספת הארה, בשתי צורותיה, הקטינה את מספר העלים בזן אלבסטר, בזן הבר לא היתה השפעה, ואילו בזן פלורידה רק י"א הקטין במקצת את מספר העלים.

תוספת אור (י"א או ש"ל) גרמה, בנוסף להגדלת אורך העלים, גם להזדקפותם בשלושת הזנים (תמונות 2.1, 2.2).

בניסוי שבו הושוותה התגובה בין צמחי הבר שמקורם בישראל ובין אלה שמקורם בהולנד, נמצא שכל הצמחים שמקורם בישראל הפריגו בתנאי אורך יום טבעי 104 ימים לאחר תחילת טיפולי ההארה והחלו לפרוח 15 ימים לאחר מכן, ואילו הצמחים שמקורם בהולנד לא הפריגו ולא פרחו. בתנאי י"א, מבין 20 צמחים שמקורם בישראל רק צמח אחד הפריג 138 ימים מתחילת הטיפול ופרח כעבור 28 ימים. מבין הצמחים שמקורם בהולנד אף צמח אחד לא הפריג, אך שני צמחים יצרו תפרחות קטנות מאוד ובלתי מפותחות (ללא הפרגה!).

2.3.5 השפעת הפוטופריודה לאחר הקינט על ההפרגה והפריחה

צמחים מהזן פלורידה נזרעו במשתלה בשרה ב-9.8.76, הועתקו ב-5.11.76 לעציצים בקוטר 15 ס"מ והועברו לתא צמיחה, שבו שרר משטר טמפרטורה של 10/5 מ"צ בנוכחות 20 שעות אור, משעה 7.00 עד שעה 3.00 למחרת. חילופי הטמפרטורה נעשו כל 12 שעות. לאחר 3 חודשי טיפול הועברה מחצית הצמחים למשטר טמפרטורה של 27/22 מ"צ (בפיטורון) - מחציתם לתנאי י"א ומחציתם לתנאי ל"ט; המחצית השנייה של הצמחים מכל תא הועברה לחממה. מחציתם גדלו בה בתנאי אורך יום טבעי (ל"ט) ומחציתם קיבלו תוספת אור מלאכותי

מנורות פלואורסצנט לבנות עד 16 שעות אור ביממה (י"א). הנורות סיפקו אור בעוצמה של $1800\mu W \cdot cm^{-2}$ בגובה העלווה. תוצאות הניסוי מובאות בטבלה 2.8.

טבלה 2.8: השפעת אורך היום לאחר קיוט* במשך 3 חדשים על ההפרגה והפריחה של צמחי כרפס מהזן פלורידה (ניסוי 2.3.5).

גובה עמוד התפרחת (ס"מ)	אחוז פורחים	אחוז מפריגים	אורך היום	
5	0	36	יום קצר	בפיטורון**
95	73	91	יום ארוך	
13	57	93	יום טבעי	בחממה***
22	50	88	יום ארוך	

* 10/5 מ"צ לחילופין כל 12 שעות. הטמפרטורה הגבוהה ו-8 שעות ראשונות בטמפרטורה הנמוכה היו מלוות באור (ובסה"כ 20 שעות אור).

** בפיטורון במשטר טמפרטורה 27/22 מ"צ.

*** אורך היום הטבעי בחממה בתחילת הניסוי היה $10\frac{1}{2}+1/4$ שעות ובסופו הגיע ל- $12\frac{1}{2}+1/4$ שעות. הטמפרטורה לא ירדה למטה מ-15 מ"צ.

קבוצה נוספת של צמחים, שקניטה במשך 4 חודשים בתא צמיחה שבו שרר משטר טמפרטורה של 12/6 מ"צ לחילופין כל 12 שעות ובנוכחות 8 שעות אור בזמן מתן הטמפרטורה הגבוהה, הועברה לחממה אחרי הקיוט - מחציתם לתנאי יום טבעי (י"ט), ומחציתם לתנאי יום ארוך (י"א).

העברת הצמחים לתנאי י"ק (8 שע') בפיטורון לאחר קיוט שניתן ב-10/5 מ"צ בתנאי יום ארוך (20 שע') גרמה לדיכוי ההפרגה בהשוואה לתנאי י"א (טבלה 2.8). עמודי התפרחת של הצמחים שגדלו בי"א היו גבוהים בהרבה מאוד מאלה שגדלו בתנאי י"ק, ורק צמחים שגדלו בתנאי י"א פרחו. מאידך גיסא לא נמצא הבדל בולט באחוז הצמחים המפריגים בין צמחים שהועברו לאחר הקיוט ל-י"א או ל-י"ט. (10.5-12.5 שע') בחממה. גם אחוז הצמחים הפורחים היה דומה (7 או 8 אחוזים מייצגים, במקרה זה, צמח אחד), ורק עמודי התפרחת שהתפתחו בתנאי י"א, היו גבוהים יותר מעמודי התפרחת שהתפתחו בתנאי י"ט.

75 אחוזים מהצמחים שקויטו במשך 4 חודשים ב- $12^0/16^0$ מ"צ ובנוכחות 8 שעות אור הפריגו בחממה בשני תנאי אורך היום. גובה עמודי התפרחת בתנאי ל"ט היה 17 ס"מ בממוצע, וגובה עמודי התפרחת בל"א, היה 41.6 ס"מ (תמונה 2.3). כל הצמחים שהפריגו הגיעו לפריחה עד תום הניסוי.



תמונה 2.3: ההפרגה והפריחה בצמחי כרפס מהזן פלורידה, כפי שהן מושפעות מהפוטופריודה לאחר 4 חודשי קיוט.
Ver. = קיוט; ND = אורך יום טבעי; LD = יום ארוך.

2.3.6 השפעת הטיפולים בטמפרטורות גבוהות ומשטרי ההארה במשתלה על ההפרגה
ניסויים אלה נועדו לבחון את השפעת משטרי ההארה במשתלה ואת האינטראקציה ביניהם ובין טיפולים בטמפרטורות גבוהות לפניי ההעברה של הצמחים מהמשתלות לשדה.

א. הזן פלורידה נזרע ב-22.10.75 בחממה. ב-11.11.75, בהיות הצמחים בעלי 1.5 עלים, הם הוצאו החוצה, ובהיותם בעלי 6 עלים חולקו לשלוש קבוצות:

קבוצה א' הועברה לטמפרטורה 1 ± 35 מ"צ בתנאי אורך יום טבעי.

קבוצה ב' הועברה לאותה טמפרטורה וקיבלה טיפול שבירת לילה (ש"ל) במשך שלוש שעות בלילה (2.00 - 11.00) משתי נורות להט, 60W כל אחת, שנמצאו במרחק 40 ס"מ מהצמחים.

קבוצה ג' שימשה קבוצת ביקורת ונשארה בחוץ.

מחצית הצמחים בקבוצות א' ו-ב' הוצאו מהחימום אחרי 8 ימים ונשתלו בשדה בבית-דגן, ומחציתם האחרת - אחרי 16 ימים. השפעות הטיפולים על ההפרגה והפריחה מסוכמות בטבלה 2.9.

טבלה 2.9: השפעת החימום ושבירת לילה (ש"ל) על ההפרגה והפריחה בצמחי כרפס מחזן פלורידה (ניסוי 2.3.6 א').

הטיפול	שבועות לתחילת הפרגה	אחוז מפריגים סופי	גובה עמוד התפרחת	עוצמת פריחה *	גודל הצמח **
ביקורת ללא חימום	9.6	100	33.1	2.3	2.8
חימום 8 ימים	10.3	91	34.6	2.3	2.9
חימום 8 ימים + ש"ל	10.2	100	34.1	2.1	2.2
חימום 16 ימים	11.3	55	23.4	0.9	2.5
חימום 16 ימים + ש"ל	11.2	71	27.7	1.5	2.1

* עוצמת פריחה נקבעה בשדה מ-0 = ללא פריחה, 1 = תחילת הופעת הסוככים, 2 = הופעת פקעי פריחה, 3 = תחילת אנטזיס ברוב הסוככים עד 5 = אנטזיס בכל הסוככים.

** גודל הצמח נקבע מ-1 = צמח קטן עד 5 = צמח גדול.

ב. הזן פלורידה נזרע ב-20.11.75 בחממה. הנבטים הוצאו החוצה מיד עם הצצתם. ב-22.12.75, בהיות לנבטים 2 עלים אמיתיים, הם הועברו למנהרות גבוהות מקורות יריעות פלסטיק ופתוחות בצדדים. שם חולקו הצמחים לשלוש קבוצות, בנות 90 צמחים כל אחת.

קבוצה א' קיבלה טיפול יום ארוך (י"א) ע"י תוספת אור מלאכותי מנורות להט עד 16 שעות אור.

קבוצה ב' קיבלה טיפול שבירת לילה (ש"ל) שעתיים בלילה (0100-2300) ע"י נורות להט.

קבוצה ג' שימשה כביקורת ללא תוספת אור.

ב-5.2.76, בהיות הצמחים בעלי 7.5 עלים, חולקה כל קבוצה לשלוש קבוצות משנה:

- קבוצה 1 הועברה לטמפרטורה $2 + 35$ מ"צ וקיבלה תוספת אור מלאכותי משקיעת השמש עד לשעה 24.00 (חימום + אור).
קבוצה 2 קיבלה טיפול חום זהה ללא תוספת הארה.
קבוצה 3 לא קיבלה טיפול חום ולא הארה.

טיפול החום נמשכו 14 ימים. בסיומם הועברו הצמחים לשתילה בשדה בחוות הניסויים בלכיש. כל טיפול נשתל ב-2 חזרות, 16 צמחים בכל חזרה. אחוז הצמחים המפריגים ועוצמת ההפרגה נבחנו, והם מסוכמים בטבלה 2.10.

ג. הזן פלורידה נזרע ב-22.10.75 בחממה. בהיותם בעלי 1.5 עלים חולקו הצמחים ל-3 קבוצות והועברו למנהרות כמו בניסוי 6 ב'. ב-29.12.75, בהיותם בעלי 5-6 עלים, חולקה כל קבוצה לשלוש קבוצות משנה, ואלה קיבלו טיפולי חום כמו בניסוי 2.3.6 ב'. עם סיום החימום הועברו הצמחים לשתילה בשדה בחוות הניסויים בלכיש. השפעת הטיפולים על ההפרגה והפריחה מתוארת בטבלה 2.11.

ד. בניסוי זה השתמשנו בשני זנים נוספים של כרפס עלים - Slow Bolting No. 12 והזן Tendercrisp, שניהם מחברת Ferry Morse, ארה"ב. שני הזנים נזרעו במשתלה בשדה בחוות הניסויים בלכיש בחודש אוקטובר 1975.

בראשית ינואר 1976 הועתקו הצמחים מהמשתלה לעציצי חרס והוכנסו לתא צמיחה ששררה בו טמפרטורה של 25-30 מ"צ כאשר הטמפרטורה הגבוהה מלווה בהארה בעוצמת אור קטנה. לאחר 11 ימי חימום נשתלו הצמחים בשדה ב-2 חזרות - 20 צמחים בחזרה. כביקורת שימשו צמחים מאותה משתלה אשר לא עברו חימום והועתקו לחלקת הניסוי בזמן שתילת הצמחים המתאימים. תוצאות הניסוי מסוכמות בטבלה 2.12.

טבלה 2.10: השפעת טיפול האור במשתלה או בזמן חימום ב-35 מ"צ למשך 14 יום על ההפרגה של צמחי כרפס מהזן פלורידה (ניסוי 2.3.6 ב').

טיפולי אור במשתלה -22/12/75 (5/2/76)	ללא חימום			חימום (5.2.76-19.2.76) * ללא אור			חימום (5.2.76-19.12.76) * אור +			גודל * גודל * הצמח
	גובה * עמוד התפרוח	אחוז צמחים מפריגים (חדשים)	אחוז צמחים מפריגים (חדשים)	גובה * עמוד התפרוח	אחוז צמחים מפריגים (חדשים)	אחוז צמחים מפריגים (חדשים)	גובה * עמוד התפרוח	אחוז צמחים מפריגים (חדשים)	אחוז צמחים מפריגים (חדשים)	
	3	2	3	2	3	2	3	2	3	
ז"ט	100	100	100	66	90	66	14.3	-86	100	3.5
ז"ט+ש"ל	100	100	100	48	80	48	12.1	56	85	3.3
יום ארוך	84	95	95	47	75	47	5.1	43	80	3.5

* 19.2.76 נשתלו הצמחים בחוות הניסויים בלכיש.

* גובה עמוד התפרוח וגודל הצמח נקבעו 3 חודשים לאחר השתילה. גודל הצמח נקבע מ-1 = צמח קטן עד 5 = צמח גדול.
השפעת משטר האור במשתלה ובעת חימום השתילים (במשך שבועיים) על ההפרגה והפריחה של צמחי כרפס מהזן פלורידה (ניסוי 2.3.6 ב').

תנאי תאורה במשתלה עד 29.12.75	ללא חימום			חימום (29.12.75-11.1.76) * ללא אור			חימום (29.12.75-11.1.76) * אור +			עוצמת פריחה
	גובה * עמוד התפרוח	אחוז צמחים מפריגים (שבועות)	אחוז צמחים מפריגים (שבועות)	גובה * עמוד התפרוח	אחוז צמחים מפריגים (שבועות)	אחוז צמחים מפריגים (שבועות)	גובה * עמוד התפרוח	אחוז צמחים מפריגים (שבועות)	אחוז צמחים מפריגים (שבועות)	
ז"ט	100	100	100	94	94	94	2.4	61	61	2.5
ז"ט + ש"ל	9.0	100	100	46	10.1	10.1	1.3	80	80	1.9
ז"א	9.3	100	100	63	10.1	10.1	1.3	73	73	1.8

* ב-11.1.76 הופסק החימום והשתילים הועברו לשתילה בחוות הניסויים בלכיש.

* עוצמת הפריחה נקבעה מ-0 = לא פורח עד 5 = פריחה מלאה. (ראה טבלה 2.9)

טבלה 2.12: השפעת חימום השתילים על ההפרגה בשני זנים של כרפס, 16 ו-19 שבועות מהשתילה (ניסוי 2.3.6 ד').

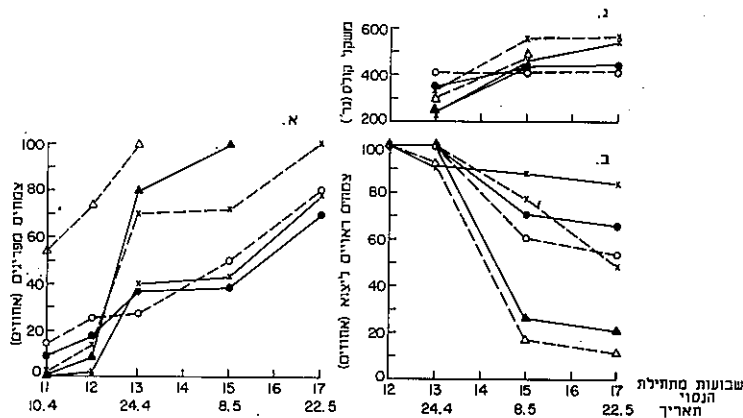
ה ז ן	שבוע 16				שבוע 19	
	אחוז מפריגים		גובה עמוד התפרחת (ס"מ)		אחוז מפריגים	
	ביקורת	מחומם	ביקורת	מחומם	ביקורת	מחומם
טנדרקיספ	97	64	8.8	4.9	100	100
S.B. 12	28	0	3.0	0	72	38

ה. מכיון שבניסוי הקודם (2.3.6 ד') נדחתה ההפרגה גם בזן S.B.12, שהוא בעל הפרגה איטית, בתגובה לחימום במשך שבועיים - נבחנו ההיבטים המעשיים של הטיפול בניסוי חצי-מסחרי. לצורך זה נבחרו שלושה זנים המיועדים ליצוא באביב: פלורימרט, S.B.12 ו-S.B.96. שלושת הזנים נזרעו ב-22.10.76 במשתלת "דגן" במושב נחלים - חציים בתנאי יום טבעי וחציים בתנאי י"א (18 שעות ביממה שהתקבלו ע"י תוספת אור מנורות להט 150W. עוצמת האור היתה כ-150 lux). ב-24.12.76 היה מספר העלים הממוצע בשתילים שגדלו בתנאי אורך יום טבעי 7.2, ובאלה שגדלו בתנאי י"א 5.9. במועד זה הועברה מחצית השתילים מכל טיפול לטמפרטורה של 35 מ"צ למשך שבועיים, והמחצית השנייה הועברה לטמפרטורה של 16 מ"צ. בתום טיפול החום נשתלן הצמחים בחוות הניסויים בלכיש. קצב ההפרגה, אחוז הצמחים הראויים ליצוא (צמחים בעלי עמוד תפרחת קצר מ-10 ס"מ) ומשקל הקולסים המקובלים מתוארים בציור 2.5. מכיון שתוספת אור במשתלה לא השפיעה אף לא על אחד מהמדדים הנ"ל - מובא בציור זה ממוצע של שני טיפולי האור (י"א ויום טבעי).

חשיפת השתילים, שקויטו ע"י טמפרטורת החורף עד היותם בעלי 6 עלים, לטמפרטורה של 35 מ"צ במשך 8 ימים, לא השפיעה במידה ניכרת על ההפרגה בהמשך גם כאשר החימום היה מלווה בשבירת לילה (טבלה 2.9). חימום במשך 16 ימים הביא לידי דחייה (כשבועיים) במועד תחילת ההפרגה, הקטין את אחוז הצמחים המפריגים, את גובה עמודי התפרחת ואת עוצמת הפריחה, בעוד שגודל הצמח לא השתנה בעקבות החימום (תמונה 2.4). שבירת לילה בשעת החימום הקטינה את השפעתו על הפחתת אחוז המפריגים, גובה עמודי התפרחת ועוצמת הפריחה. טיפול זה לא השפיע על מועד תחילת ההפרגה, אך הקטין את הצמח.



תמונה 2.4: השפעת חימום שתילים במשך 16 ימים לפני העברתם לשתילה בשדה (בצד ימין) על ההפרגה והפריחה.



תמונה 2.5: חימום שתילים במשך שבועיים והשפעתו על - א. קצב ההפרגה; ב. אחוז צמחים ראויים לשווק; ג. משקל קולט מקובב - בשלושה זנים של ברפס: פלורימרט (Δ), S.B 12 (\times), ו-S.B 96 (\bullet), (—) מחומם. (----) בקורת.

בשני ניסויים נוספים נבחנה השפעת משטרי ההארה במשתלה ובזמן חימום השתילים במשך שבועיים לפני העברתם לשתילה בשדה על ההפרגה בצמחים מהזן פלורידה. בניסוי הראשון (טבלה 2.10) הסתבר, שהארכת היום או שבירת לילה באור להט במשתלה, תוך חימום השתילים לפני השתילה - גרמו להקטנת אחוז הצמחים המפריגים ולהקטנת גובה עמודי התפרחות, ואילו גודל הצמח לא הושפע (בשלושה מבין ארבעת הטיפולים). טיפול יום ארוך במשתלה גרם האטה בקצב ההפרגה והקטנת גובה עמודי התפרחת גם בצמחים שלא קיבלו חימום. השפעת שבירת הלילה על צמחים אלה ניכרת רק בגובה עמודי התפרחת. בניסוי השני נמצא שתוספות אור במשתלה הביאו לידי דחייה בכשבוע במועד תחילת ההפרגה (טבלה 2.11), אף כי לא השפיעו על אחוז הצמחים המפריגים או על גובה עמודי התפרחת. חימום השתילים שקיבלו תוספת אור במשתלה הביא לידי דחייה נוספת במועד תחילת ההפרגה (10.1 שבועות, לעומת 8.2 שבועות), הפחית את מספר הצמחים המפריגים (בכ-50%), את גובה עמודי התפרחת ואת עוצמת הפריחה. תוספת אור מלאכותי בשעת החימום לא הגבירה את השפעות החימום, ובמקרים אחדים אף החלישה אותן.

חימום שתילים נוסה אף בשני זנים שהם פחות מפריגים מהזן פלורידה: בזן טנדרקריספ הביא החימום לידי דחייה מסוימת במועד ההפרגה והקטנת גובה עמודי התפרחת, ובזן מס' S.B-12. לידי דחייה ניכרת בשיעור ההפרגה (טבלה 2.12).

מבין שלושת הזנים המיועדים לאסיף באביב, הזן פלורימרט החל ראשון להפריג ו-13 שבועות לאחר השתילה הפריגו כל צמחי הביקורת (ציור 2.5 א'). אמנם החימום גרם דחייה במועד תחילת ההפרגה, אולם לא הקטין את אחוז המפריגים ו-15 שבועות לאחר השתילה (8.5.77) היו רק 20% מהצמחים ראויים ליצוא (ציור 2.5 ב'). לפני מועד זה היו הקולסים בזן פלורימרט קטנים מאוד (250 עד 300 גרם - ציור 2.5 ג'). בשני הזנים האחרים, S.B.12, ו-S.B.96, הנוטים פחות להפרגה - גרם החימום להקטנת אחוז המפריגים ולהגדלת אחוז הצמחים הראויים ליצוא. דבר זה אמור ביחוד בזן S.B-12 אף כי בזן זה גרם החימום לעלייה מתונה יותר במשקל הקולס.

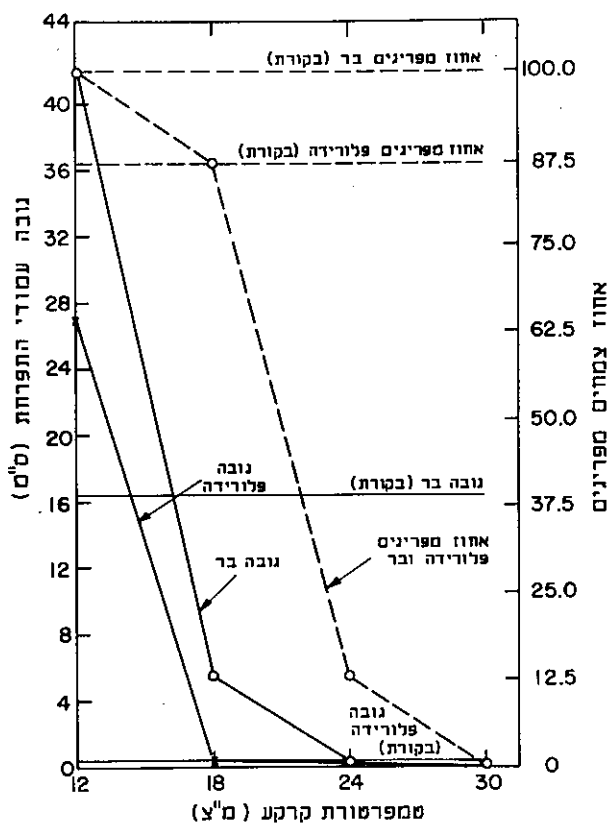
2.3.7 השפעת טמפרטורות בית השורשים על ההפרגה

השפעת הטמפרטורה של מערכת השורשים בזמן קיוט על ההפרגה נבדקה בניסויים הבאים:

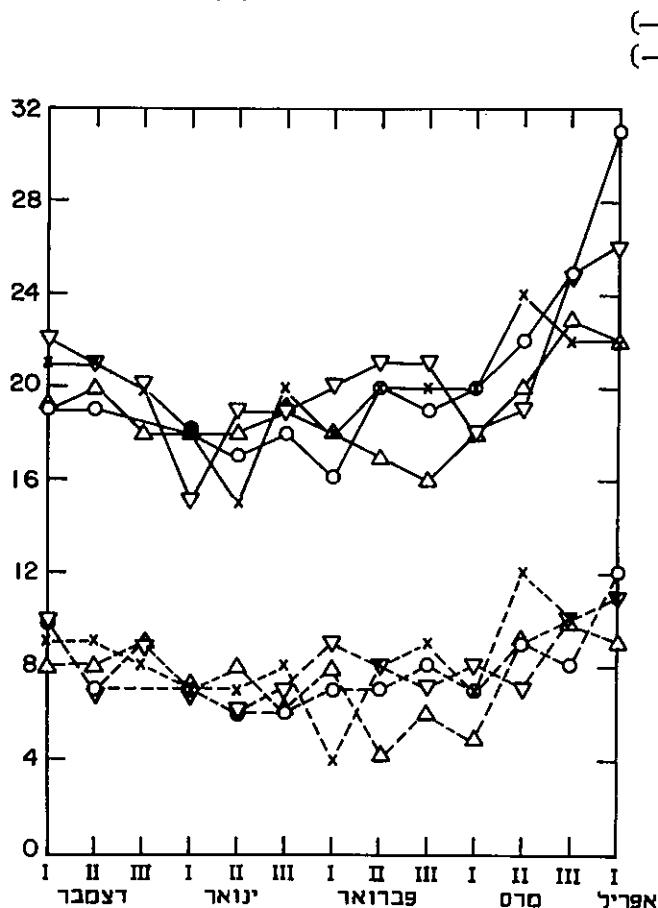
א. שני זנים של כרפס, פלורידה וזן הבר, נזרעו בחממה ב-21.9.75 וגדלו בה עד היותם בעלי 8.5 עלים. ב-17.12.75 הועתקו הצמחים לעציצי פלסטיק אטומים למים בקוטר 20 ס"מ וחולקו ל-5 קבוצות. 4 קבוצות הוכנסו לאמבטי מים (ויסקובסין) בטמפרטורות של 12 ± 1 מ"צ, 18 ± 1 מ"צ, 24 ± 1 מ"צ ו- 30 ± 1 מ"צ, שעמדו בבית זכוכית. פני הקרקע בעציצים היו בגובה פני המים שבאמבטים. קבוצה חמישית שימשה כביקורת ונשארה בטמפרטורת בית הזכוכית שבו עמדו האמבטים. ב-26.3.76, לאחר שהחלה ההפרגה, הוצאו הצמחים מהאמבטים ונותרו בבית הזכוכית עד תום הניסוי. טמפרטורת בית הזכוכית במשך הניסוי היתה דומה לטמפרטורות הסתיו והחורף אשר שררו בחוץ (ראה ציור 2.7), כיון שכל החלונות והדלתות היו פתוחים במשך כל הניסוי. השפעת הטיפול על ההפרגה מתוארת בציור מס' 2.6.

ב. הזן פלורידה נזרע ב-10.10.76 בחממה. בהיותם בעלי 7 עלים נשתלו הצמחים בשקיות פלסטיק שחור, בקוטר 15 ס"מ ובאורך 25 ס"מ. ב-29.12.76 חולקו הצמחים ל-5 קבוצות, ואלה קיבלו טיפולים כמו בניסוי א'. אך כדי למנוע (או להקטין) את השפעת טמפרטורת המים על קודקוד הצמיחה ועל העלווה - הוכנסה השקית למים רק בחלקה התחתון (כ-15 ס"מ). טמפרטורת המינימום בבית הזכוכית בזמן הניסוי היתה 5-8 מ"צ וטמפרטורת המקסימום - 18-32 מ"צ, בדומה לטמפרטורה בחוץ. טמפרטורת האוויר וטמפרטורת הקרקע ליד קודקוד הצמיחה נבדלו מטמפרטורת החדר, לכל היותר, במעלת צלסיוס אחת. ב-27.3.77 הוצאו הצמחים מהאמבטים ונשתלו בשדה, ושם נבדקו ההפרגה והפריחה (בדיקה אחרונה נערכה ב-15.6.77). מספר העלים שנוצרו באמבטים, ההפרגה והפריחה בשדה - מתוארים בטבלה 2.13.

בניסוי 2.3.7. א' הפריגו כל צמחי הביקורת מזן הבר ו-90% מצמחי הביקורת מהזן פלורידה (ציור 2.6). גובה עמודי התפרחת בזן הבר היה כ-16 ס"מ ובזן פלורידה פחות מט"מ אחד. כל הצמחים מהזן פלורידה ומזן הבר, שמערכת השורשים שלהם הוחזקה ב-12 מ"צ, הפריגו. גובה עמודי התפרחת בזן פלורידה היה 27 ס"מ ובזן הבר 42 ס"מ. העלאת טמפרטורת



ציור 2.6: השפעת טמפרטורת הקרקע על אחוז הצמחים המפריגים (-----) ועל גובה עמוד התפוח (—) בשני זנים של כרפס. פלורידה (X) וכרפס בר (O) (נסוי 2.3.7 א').



ציור 2.7: טמפרטורת המינימום (-----) וטמפרטורת המקסימום (—) בחודשי החורף של השנים 74/5 (O), 1973/4 (X), 75/6 (Δ), 76/7 (▽). כל נקודה מליצגת ממוצע של 10 ימים.

בית השורשים מ-18 מ"צ עד 30 מ"צ גרמה הקטנת הדרגתיות של אחוז הצמחים המפריגים בשני הזנים- פלורידה וזן הבר (50% הפרגה ב-20 מ"צ), והפחתה דרסטית בגובה עמודי התפרחת בזן הבר.

טבלה 2.13: מספר העלים, ההפרגה והפריחה בצמחי כרפס מהזן פלורידה הגדלים בשדה לאחר שמערכות השורשים שלהם הוחזקו בטמפרטורות שונות כאשר הנוף קויט ע"י טמפרטורות החורף בבית זכוכית (ניסוי 2.3.7 ב').

אחוז צמחים פורחים	גובה עמוד התפרחת (ס"מ)	אחוז הפרגה סופי	ימים*		מספר עלים במשך הטיפול המוקדם	טמפרטורת המים באמבט (מ"צ)
			ל-50% הפרגה	לתחילת הפרגה		
0	0	0	∞	∞	13.2	30
0	0	0	∞	∞	12.5	13
65	23	43	43	25	9.3	18
100	75	100	18	10	8.4	12
71	23	100	37	30	10.6	בקורת

* מחושב ממועד השתילה בשדה.

השפעת טמפרטורת הקרקע על ההפרגה ניכרת גם כאשר הצמחים הוצאו מהאמבטים לפני תחילת ההפרגה. מעיון בטבלה 2.13 אפשר ללמוד, שצמחי כרפס מהזן פלורידה אשר גדלו 85 ימים בבית זכוכית ומערכת השורשים שלהם הוחזקה בטמפרטורה של 24 או 30 מ"צ - לא הפריגו, לאחר שנשתלו בשדה, עד תום הניסוי (15.6.77). כל הצמחים ששורשיהם הוחזקו בטמפרטורה של 12 מ"צ הפריגו כצמחי הביקורת, אך הקדימו להפריג וקצב הפרגתם היה מהיר יותר משל צמחי הביקורת. עמודי התפרחת של צמחים אלה היו גבוהים יותר משל צמחי הביקורת והם הגיעו ל-100 אחוז פריחה, לעומת 70 אחוזים בביקורת. מבין הצמחים ששורשיהם הוחזקו בטמפרטורה של 18 מ"צ הפריגו כ-40 אחוזים; גובה עמודי התפרחת ואחוז הצמחים הפורחים היו דומים לביקורת. הצמחים ששורשיהם הוחזקו ב-24 וב-30 מ"צ יצרו, עד הוצאתם לשדה, עלים רבים יותר מצמחי הביקורת, ואילו צמחים ב-12 מ"צ וכן גם צמחים ב-18 מ"צ יצרו פחות עלים בפרק-זמן זה.

כדי לבחון את ההשפעה של טמפרטורת המים באמבט על טמפרטורת הקודקוד, נמדדה טמפרטורת הקודקודים של הצמחים ששורשיהם גדלו בטמפרטורה של 30 מ"צ או 9 מ"צ בעזרת צמד חומני (תרמוקפלים) שקצותיהם הוחדרו לקודקודים. כאשר טמפרטורת החדר היתה 16.5 מ"צ - טמפרטורת הקודקוד בצמחים ששורשיהם גדלו ב-30 מ"צ היתה 18 מ"צ, ובצמחים ששורשיהם גדלו ב-9 מ"צ היתה טמפרטורת הקודקוד 14 מ"צ. כאשר טמפרטורת החדר היתה 5 מ"צ - טמפרטורת הקודקוד בצמחים ששורשיהם גדלו בטמפרטורה 30 מ"צ היתה 8 מ"צ, ואילו בצמחי הביקורת (שורשיהם גדלו במים בטמפרטורת החדר), טמפרטורת הקודקוד היתה 5 מ"צ.

2.3.8 השפעת סוג הג'יברלין על ההפרגה

א. הזן פלורידה נזרע בראשית חודש אפריל בבית רשת. בהיותם בעלי 6-7 עלים הועתקו הצמחים לעציצים בקוטר 15 ס"מ והועברו לתא צמיחה לקיוט בטמפרטורה של 13/8 מ"צ לחילופין, כל 12 שעות, במשך חודש, כאשר הטמפרטורה הגבוהה, 13 מ"צ, מלווה בהארה. 4 ימים לאחר הוצאתם מהקיוט והחזרתם לבית הרשת חולקו הצמחים, שהיו בעלי 7-8 עלים, לשתי קבוצות. קבוצה ראשונה חולקה ל-5 קבוצות משנה, ואלה קיבלו את הטיפולים הבאים:

הטיפול	מק"ג לצמח, פעם בשבוע במשך 4 שבועות	בסה"כ מק"ג לצמח
1. GA ₃	1	4
2. GA ₃	20	80
3. GA ₄₊₇	1	4
4. GA ₄₊₇	20	80
5. קבוצת ביקורת, ללא טיפול בג'יברלין.		

מיד עם תום הטיפול לקבוצה ראשונה החל טיפול דומה לקבוצה שנייה, שהיתה אז בעלת 12 עלים. השפעת הטיפולים על הגובה הסופי של עמודי התפרחת מתוארת בטבלה 2.14.

טבלה 2.14: השפעת סוג הג'יברלין על הגובה (בס"מ) של עמודי התפרחת בצמחי כרפס מהזן פלורידה, ששהו בטמפרטורה נמוכה במשך חודש (ניסוי 2.3.8 א').

מועד הטיפול	GA ₃		GA ₄₊₇		ביקורת ללא טיפול
	4 מק"ג	80 מק"ג	4 מק"ג	80 מק"ג	
א	0	41.3±6.6	0	25.3±3.8	0
ב	0	30.5±5.4	0	15.6±2.7	0

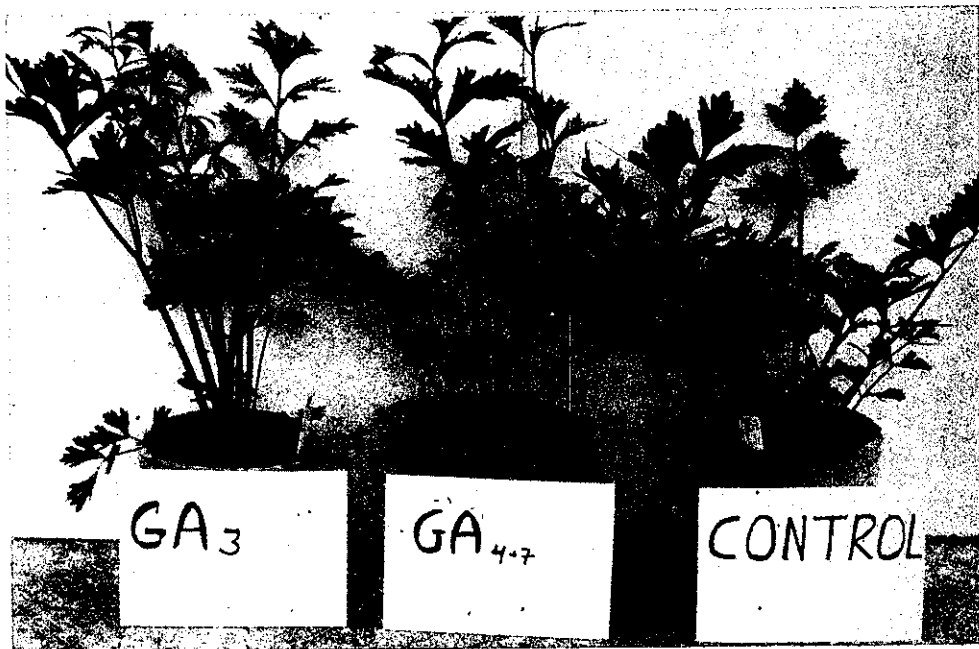
ב. צמחי כרפס מהזן פלורידה בעלי 9 עלים, שנזרעו ב-17.9.75 במגשי חישתיל 3.7×3.7 ס"מ בחממה, חולקו לשתי קבוצות (לאחר שהועתקו לעציצים בקוטר 10 ס"מ): קבוצה אחת הועברה, בהיותה בעלת 10 עלים, לתא צמיחה וקיבלה קיוט בטמפרטורה של 12/6 מ"צ במשך 3 שבועות. באותו זמן 1/3 מהצמחים שנשארו בחממה טופלו ב-GA₃, 30 מיקרוגרם לצמח, פעמיים בשבוע במשך שבועיים, ובסה"כ 120 מיקרוגרם לצמח. 1/3 טופל בדומה ובאותה כמות ב-GA₄₊₇. שאר הצמחים שימשו כביקורת. 10 ימים לאחר שהקבוצה הראשונה יצאה מהקיוט נחלקה אף היא ל-3 קבוצות משנה שטופלו כג"ל. השפעת הטיפולים על ההפרגה ועל מספר העלים ואורכם מתוארת בטבלה 2.15.

טבלה 2.15: השפעת הטיפול ב-GA₃ או GA₄₊₇ על ההפרגה ומספר העלים הסופי בכרפס מהזן פלורידה לאחר קירור או ללא קירור ועל אורך העלים בצמחים שלא קיבלו קירור. נבדק 60 ימים לאחר הטיפול האחרון בג'יברלין (ניסוי 2.3.8 ב').

סוג הג'יברלין	ללא קירור מוקדם		לאחר קירור מוקדם		אורך העלה בצמחים ללא קירור מוקדם	
	גובה עמוד התפרחת (ס"מ)	מספר עלים סופי	גובה עמוד התפרחת (ס"מ)	מספר עלים סופי	עלה 10	עלה 15
GA ₃	1.3±0.1	21.6±0.5	5.0±0.3	24.8±1.3	29.0±1.4	45.4±0.6
GA ₄₊₇	0.2±0	21.7±0.3	0.3±0.1	25.5±0.9	30.4±0.9	41.6±1.3
ביקורת	0	22.6±0.4	0	27.5±0.3	29.7±1.3	33.8±1.0

כמות קטנה של ג'יברלין, 4 מיקרוגרם לצמח משני הסוגים שנבחנו GA_{4+7} ו- GA_3 , לא הביאה לידי הפרגה (טבלה 2.14). הגדלת הכמות ל-80 מיקרוגרם לצמח השפיעה על יצירת עמודי תפרחת בשני מועדי הטיפול, והטיפול ב- GA_3 היה אפקטיבי יותר מאשר GA_{4+7} . לא היה הבדל סטטיסטי מובהק בגובה עמודי התפרחת בשני סוגי הג'יברלין, בין שני מועדי הטיפול.

השפעת שני סוגי הג'יברלין על צמחים שקיבלו קירור מוקדם ועל כאלה שלא קיבלו קירור מוקדם הראתה (טבלה 2.15) שהקירור המוקדם בעצמו, בדומה לניסוי הקודם, לא השפיע על יצירת עמודי תפרחת. גם בניסוי זה גרם הטיפול ב- GA_3 ליצירת עמודי תפרחת גבוהים יותר מאשר הטיפול ב- GA_{4+7} בשתי קבוצות הצמחים. אורך העלים נמדד רק בצמחים שלא קיבלו קירור מוקדם (תמונה 2.5). אורכו של עלה מספר 10 (שהיה קיים בזמן הטיפול) לא הושפע מהטיפולים בשני סוגי הג'יברלין, ואילו עלה מספר 15 התארך בכ-12 ס"מ בעקבות הטיפול ב- GA_3 וב-8 ס"מ בעקבות הטיפול ב- GA_{4+7} . מספר העלים הסופי בניסוי זה לא הושפע מהטיפול בשני סוגי הג'יברלין.



תמונה 2.5: השפעת הטיפול ב- GA_3 או בתערובת GA_{4+7} על אופי הצמיחה הווגטיבי של צמחי כרפס מהזן פלורידה (ניסוי 2.3.8).

2.3.9 השפעת גיל הצמח על הרגישות לטיפול בג'יברלין

2.3.9

מכיון שהתברר כי גיל הצמח משפיע על רגישותו לקיוט, עלתה השאלה אם קיים קשר דומה בין גיל הצמח ובין רגישותו לטיפול בג₃GA. לצורך זה בוצעו הניסויים הבאים:

א. צמחים מהזן פלורידה ומזן הבר התקבלו על-ידי זריעה מדורגת כל שבוע, החל ב-25.1.74, בחממה, בעציצים בקוטר 10 ס"מ. כאשר הצמחים הצעירים ביותר היו בעלי עלה אמיתי אחד והבוגרים ביותר בעלי 6 עלים - הם קיבלו טיפול יחיד ב-10 מיקרוגרם GA₃ לצמח.

ב. הזנים פלורידה וזן הבר נזרעו החל מ-24.4.74 בחממה תשע פעמים, אחת לשבעה ימים, בעציצים בקוטר 10 ס"מ. כאשר הצמחים הצעירים ביותר היו בעלי עלה אמיתי אחד והבוגרים בעלי 9 עלים - טופלו כל הצמחים ב-10 מ"ג GA₃ לצמח, וכיון שבניסוי הקודם הסתבר, שכמות זו קטנה מדי - טופלו הצמחים שבוע לאחר מכן ב-4 מ"ג נוספים לצמח. תוצאות הניסוי מובאות בצירור 2.8.

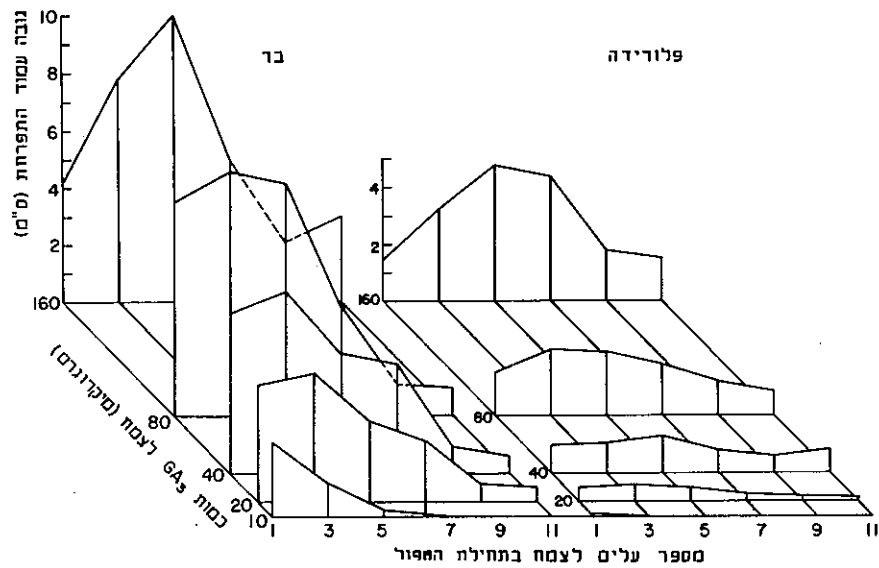
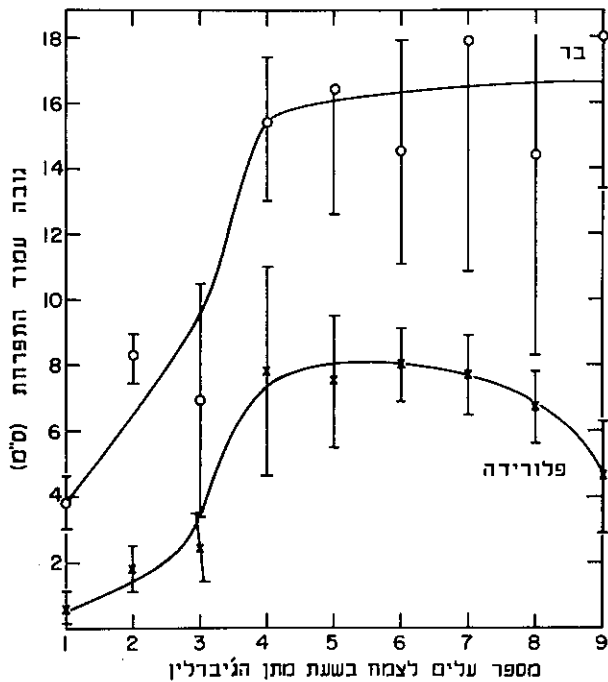
ג. הקשר בין רמת הג'יברלין ובין גיל הצמח נבדק בצורה הבאה: 6 גילים של צמחים מהזנים פלורידה וזן הבר התקבלו ע"י זריעה מדורגת כל 10 ימים, החל מ-6.12.75, במגשי חישתיל 3.7x3.7 ס"מ בחממה. כאשר הנבטים הצעירים ביותר היו בעלי עלה אמיתי אחד והבוגרים בעלי 11 עלים - הועתקו הצמחים בעלי 11, 9, 7 ו-5 עלים לעציצים בקוטר 10 ס"מ, וכל קבוצת גיל קיבלה טיפול ב-10, 20, 40, 80 או 160 מיקרוגרם GA₃ לצמח. מועדי הטיפולים מתוארים בלוח הבא.

לוח מספרי הטיפולים וכמויותיהם (x מסמל מתן 10 מיקרוגרם GA₃ לצמח).

ימי טיפול								GA ₃ /צמח (מיקרוגרם)
8	7	6	5	4	3	2	1	
xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	* xx	160
x	x	x	x	x	x	x	x	80
		x	x	x	x			40
			x	x				20
			x					10
								0

* שתי המנות ניתנו באותו יום, בהפרש של 6 שעות.

צילור 2.8: השפעת גיל הצמח על גובה עמוד התפרחת בשני זנים של כרפס בעקבות הטיפול ב- GA_3 (ניסוי 2.3.9 ב')



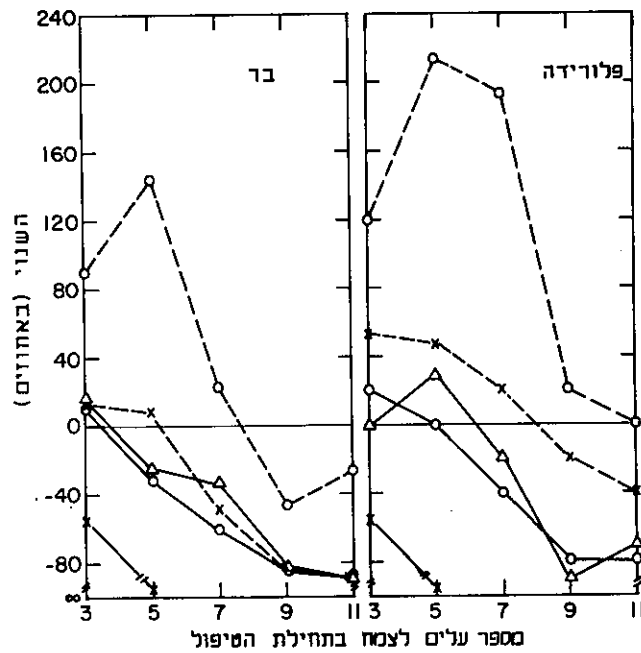
צילור 2.9: השפעת גיל הצמח על גובה עמוד התפרחת אשר נוצרו בתגובה לרמות שונות של GA_3 , בשני זנים של כרפס (ניסוי 2.3.9 ג').

בשל השוני בגודל וביכולת הקליטה של הצמחים קיבלו, בכל טיפול, שני הגילאים הבוגרים 0.1 מ"ל תמיסה, הגילאים הבינוניים 0.02 מ"ל תמיסה, והצעירים ביותר 0.01 מ"ל תמיסה, כאשר כמות הג'יברלין נשארה 10 מיקרוגרם לצמח. בניסוי זה נבדקה השפעת הטיפולים על גובה עמודי התפרחת (ציורים 2.9, 2.10, 2.11, על מספר הפרקים ועל אורך ממוצע של פרק בעמודי התפרחת (ציור 2.12), על מספר העלים ואורכם (ציור 2.13) ועל צמחי-הבת בזן הבר (ציור 2.14).

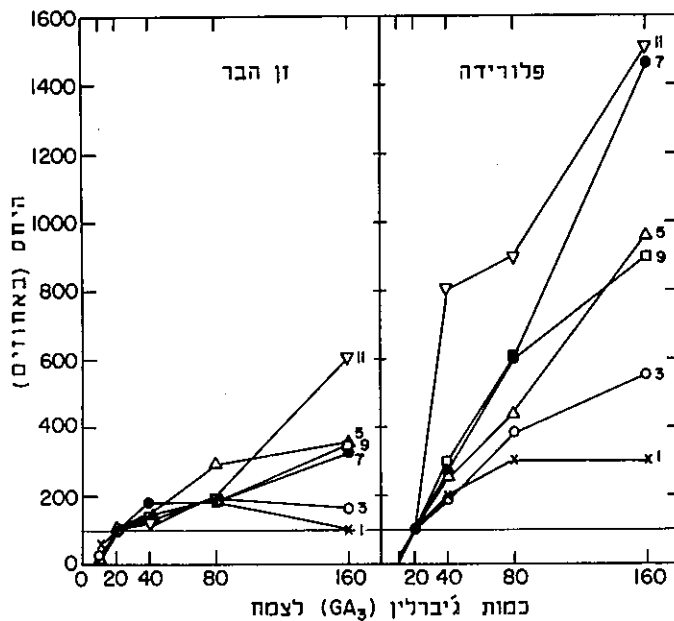
ד. חמישה גילאי צמחים בעלי 4, 5, 6, 7 ו-8 עלים התקבלו על-ידי זריעה מדורגת כל 8 ימים החל מ-22.11.76 בעציצים בקוטר 10 ס"מ, בשלושה זנים של כרפס: פלורידה, אלבסטר וכרפס בר. צמחי כל גיל חולקו ל-4 קבוצות, ואלה קיבלו מנה יומית של 0, 1, 4 או 16 מיקרוגרם GA_3 לצמח במשך 10 ימים. השפעת הטיפולים על גובה עמודי התפרחת מתוארת בציור 2.15, ועל מספר הפרקים בעמודי התפרחת - בטבלאות 2.16 ו-2.17.

טבלה 2.16: השפעת כמות הג'יברלין (GA_3) לצמח על מספר הימים עד תחילת ההפרגה בשלושה זני כרפס בגילאים שונים. מחושב מתום הטיפולים (ניסוי 2.3.9 ד').

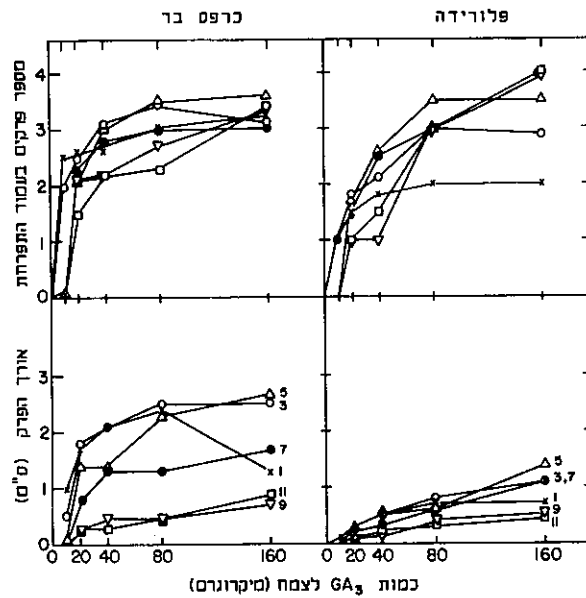
אלבסטר				ב ר				פלורידה				מס' עלים לצמח
ממוצע	160	40	10	ממוצע	160	40	10	ממוצע	160	40	10	
13 ₋₇	17 ₊₈	12 ₋₄	11 ₋₉	20 ₋₇	17 ₊₉	16 ₋₄	26 ₊₈	29 ₋₄	26 ₊₅	28 ₊₆	32 ₊₂	4
16 ₋₅	20 ₊₅	13 ₋₄	14 ₊₅	25 ₊₆	21 ₊₇	26 ₊₆	29 ₊₅	32 ₊₅	27 ₊₇	32 ₊₆	38 ₊₀	5
18 ₋₄	18 ₋₅	15 ₋₄	22 ₋₄	20 ₊₈	22 ₊₆	18 ₊₉	17 ₊₉	33 ₊₃	26 ₊₅	34 ₊₃	38 ₊₀	6
22 ₊₅	22 ₊₅	20 ₊₃	25 ₊₈	25 ₊₇	21 ₊₈	25 ₊₆	29 ₊₈	31 ₊₆	30 ₊₅	31 ₊₇	33 ₊₆	7
24 ₊₆	19 ₊₃	23 ₊₅	30 ₊₈	28 ₊₇	24 ₊₆	25 ₊₉	34 ₊₅	35 ₊₃	33 ₊₆	35 ₊₃	38 ₊₀	8
19 ₊₅	19 ₊₅	17 ₊₄	20 ₊₇	23 ₊₇	21 ₊₇	22 ₊₇	27 ₊₇	32 ₊₄	28 ₊₆	32 ₊₅	36 ₊₃	ממוצע



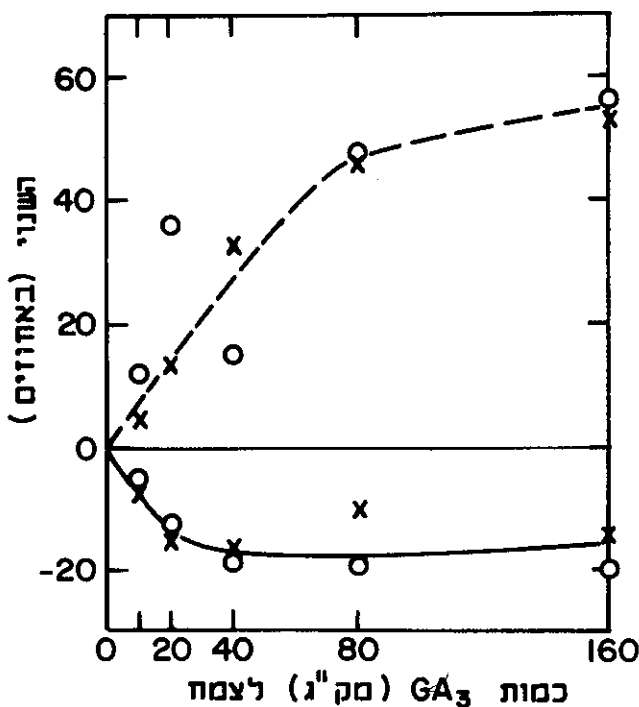
ציור 2.10: הגובה היחסי של עמודי התפרחת אשר נוצרו בצמחי כרפס בגילים שונים בתגובה לרמות שונות של GA_3 10 מק"ג (X—X), 20 מק"ג (O—O), 40 מק"ג (O—O), 80 מק"ג (X—X), 160 מק"ג (O—O). הגובה יוחס לעמוד התפרחת בצמח בעל עלה אחד (ניסוי 2.3.9 ג').



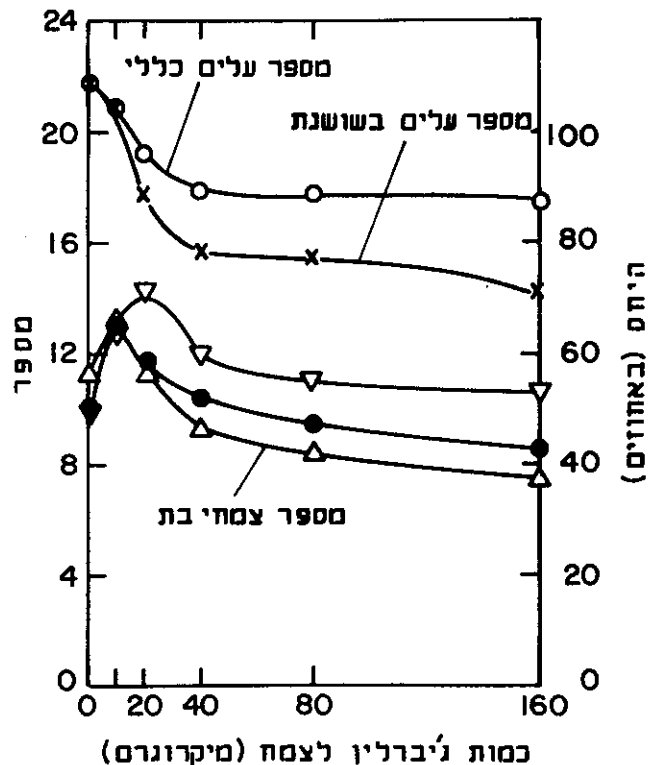
ציור 2.11: ההשפעה היחסית של כמויות שונות של GA_3 על גובה עמוד התפרחת בצמחי כרפס בגילים שונים. בכל גיל יוחס הגובה לעמוד התפרחת שהתפתח בתגובה לטיפול ב-20 מק"ג GA_3 (ניסוי 2.3.9 ג').



ציור 2.12: השפעת האינטראקציה בין גיל הצמח וכמות הג'יברלין לצמח על מספר הפרקים בעמוד התפרחת ועל אורך פרק ממוצע בשני זנים של כרפס. (ניסוי 2.3.9 ג').



ציור 2.13: השפעת כמות הג'יברלין שמקבל צמח בעל 11 עלים על השנוי במספר העלים (—) ובאורך עלה 15 (---) בשני זנים של כרפס: פלורידה (x) וכרפס בר (○). מספר העלים בצמחי הביקורת של הזן פלורידה היה 7.2 ובכרפס הבר 13.0. אורך עלה 15 בצמחי הביקורת של הזן פלורידה היה 18.1 ובכרפס בר 22.0 ס"מ (ניסוי 2.3.9 ג').



ציור 2.14: השפעת כמות הג'יברלין שניתנה לצמח כרפס בר בעל 14 עלים על מספר העלים הכללי (○) מספר העלים בשושנת (x) מספר צמחי הבת (Δ) ועל היחס בין מספר צמחי-הבת ומספר העלים הכללי (◆) ומספר העלים בשושנת (▽) (ניסוי 2.3.9 ג').

טבלה 2.17: השפעת גיל הצמח, בעת הטיפול בג'יברלין, על מספר הפרקים בעמודי התפרחת אשר בוצרו בהשפעת הטיפול בכמויות שונות של GA_3 בשלושה זנים של כרפס (ניסוי 2.3.9 ד').

גיל הצמח (עלים)	כמות GA_3 לצמח (מיקרוגרם)	פלורידה	אלבסטר	ב ר
4	10	1.0	1.7	1.0
	40	1.0	2.0	1.6
	160	1.5	2.0	1.9
5	10	1.8	2.0	1.6
	40	1.5	2.0	1.9
	160	2.0	2.0	2.0
6	10	1.0	2.0	2.0
	40	1.0	2.0	2.0
	160	2.0	2.0	2.0
7	10	1.0	1.9	1.2
	40	1.0	2.0	1.6
	160	1.8	2.0	1.6
8	10	1.0	2.0	1.0
	40	1.3	2.0	1.9
	160	1.6	2.0	2.0

בניסוי הראשון נבחנה תגובת צמחים מגיל עלה אחד עד גיל 6 עלים לטיפול יחיד ב-10 מיקרוגרם GA_3 לצמח. בניסוי זה הפריגו רק צמחים מזן הבר, והראשונים שהחלו להפריג היו הצמחים הצעירים ביותר (גיל עלה אחד) ואחריהם צמחים בוגרים יותר. צמחים בעלי 5 או 6 עלים לא הפריגו כלל.

אחרי-כן נבחנה השפעת כמות אחידה של GA_3 , שניתנה בשתי מנות לצמחים בגילים שונים. בזן פלורידה גבהו עמודי התפרחת ככל שהצמח התבגר בזמן הטיפול מגיל עלה אחד עד גיל 4 עלים (ציור 2.8); צמחים בוגרים יותר פיתחו עמודי תפרחת באותו גובה או נמוכים יותר. בזן הבר גבהו עמודי התפרחת עם התבגרות הצמח מגיל עלה אחד עד 4 עלים, אולם לא חלה ירידה משמעותית בצמחים מבוגרים יותר.

על הקשר בין גיל הצמח ובין כמות הג'יברלין שהוא מקבל אפשר לעמוד בציור 2.9. בזן פלורידה נמצאה תלות ישרה בין גובה עמודי התפרחת ובין כמות הג'יברלין שקיבלו הצמחים בני כל הגילים. לרמות הגבוהות של ג'יברלין הגיבו הצמחים הצעירים פחות מאשר הצמחים הבינוניים. בצמחים הבוגרים (9 ו-11 עלים) חלה ירידה בתגובה בכל המינונים. בזן הבר נוצרו בכל הגילים עמודי תפרחת גבוהים יותר מאשר בזן פלורידה. גם בזן זה גבהו עמודי התפרחת עם הגדלת כמות הג'יברלין, אולם בגיל עלה אחד חלה ירידה בגובה עמודי התפרחת בעקבות הטיפול ב-160 מיקרוגרם לצמח. הגובה היחסי של עמודי התפרחת, הנוצרים בתגובה לכמויות שונות של ג'יברלין (10 עד 80 מיקרוגרם לצמח), פוחת בשני הזנים עם העלייה בגיל הצמח (ציור 2.10).

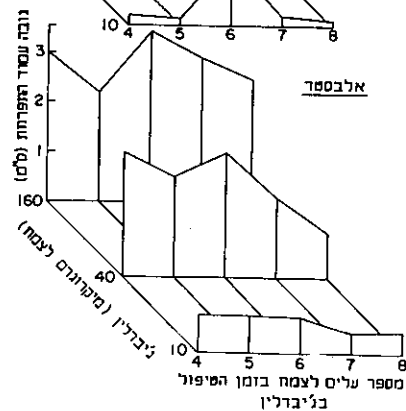
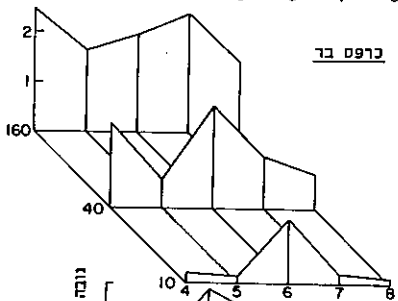
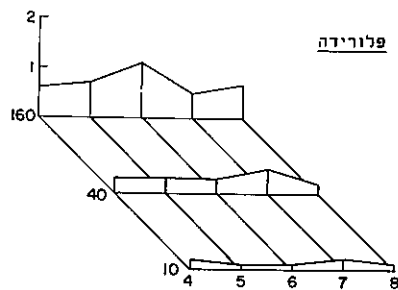
בתגובה ל-160 מיקרוגרם GA_3 חלה עלייה בגובה היחסי של עמודי התפרחת בצמחים בעלי 3 עד 7 עלים בזן פלורידה, ובצמחים בעלי 3 עד 5 עלים בזן הבר. בצמחים מבוגרים יותר חלה ירידה תלולה בגובה היחסי של עמודי התפרחת.

השפעת כמויות שונות של ג'יברלין על הגובה היחסי של עמודי התפרחת מתוארת בציור 2.11. בזן פלורידה הביאה הגדלה בכמות הג'יברלין לידי עלייה בגובה היחסי של עמודי התפרחת בכל הגילים, ובצמחים בעלי 5, 7 ו-9 עלים היתה התוספת היחסית גדולה יותר מאשר בגילים האחרים. בזן הבר היתה התגובה דומה בצמחים בעלי 5 עלים ויותר, אף כי השינוי באחוזים היה קטן יותר מאשר בזן פלורידה. בצמחים בעלי 1 ו-3 עלים חלה עלייה בגובה היחסי של עמודי התפרחת עם הגדלת כמות הג'יברלין מ-10 עד 80 מיקרוגרם לצמח, אולם הגדלה נוספת בכמות הג'יברלין גרמה ירידה בגובה היחסי של עמודי התפרחת. הצמחים הבוגרים (7 עד 11 עלים) פיתחו עמודי תפרחת נמוכים יותר מאשר הצמחים הצעירים יותר.

מספר הפרקים בעמודי התפרחת גדל עם הגדלת כמות הג'יברלין (ציור 2.12), אולם אין קשר ברור בין מספר הפרקים ובין גיל הצמח (מגיל 3 עלים ויותר) בזן פלורידה, ואין קשר בין גיל הצמח ובין מספר הפרקים בזן הבר. אורך הפרק הממוצע גדל עם הגדלת כמות הג'יברלין (ציור 2.12) בכל הגילים (פרט לגיל עלה אחד בזן הבר, שבו חלה ירידה באורך הפרק), כאשר לצמחים בעלי 3 עד 7 עלים פרקים ארוכים יותר מאשר לצמחים בעלי 9 או 11 עלים.

הג'יברלין השפיע על תופעות פיסיולוגיות נוספות. עם הגדלת כמות הג'יברלין פחת מספר העלים וגדל אורכם (ציור 2.13 וציור 2.14 שתי עקומות עליונות). מספר צמחי-הבת, בזן הבר, היה תלוי בכמות הג'יברלין שקיבל צמח-האם. בתגובה לטיפול ב-10 מיקרוגרם GA_3 גדל מספר צמחי-הבת, אולם עם הגדלת הכמות חלה ירידה ניכרת במספרם אף לרמה פחותה מאשר בביקורת ללא ג'יברלין (ציור 2.14). מספר צמחי-הבת ביחס למספרם של העלים בשושנת גבוה יותר ב-20 מק"ג מאשר בכל ריכוז אחר של ג'יברלין, מספרם ביחס למספר העלים הכללי גבוה ביותר ב-10 מק"ג ג'יברלין.

טבלה 2.16 וציור 2.15 מתארים את תגובת הצמחים משלושה זנים של כרפס לכמויות שונות של ג'יברלין שניתנו בו-זמנית לצמחים בני גיל שונה.



ציור 2.15: השפעת גיל הצמח על גובה עמודי התפרחת שנוצרו בתגובה לכמויות שונות של ג'יברלין (GA_3) בשלושה זנים של כרפס (ניסוי 2.3.9 ד').

הגדלת כמות הג'יברלין לצמח הביאה לידי הקדמת מועד תחילת ההפרגה בשלושת הזנים וכמעט בכל הגילים (פרט לאלבסטר בגילים הצעירים 4, 5 ו-6 עלים ויתכן ש-160 מק"ג מהווה מינון-יתר לגילים אלה. טבלה 2.16) השפעת גיל הצמח על התגובה לכמויות השונות של ג'יברלין איננה קבועה, אף כי הצמחים הצעירים ביותר הקדימו תמיד את הצמחים הבוגרים ביותר בכל הזנים ובתגובה לכל כמויות הג'יברלין. מבין שלושת הזנים, בפלורידה היה מועד תחילת ההפרגה המאוחר ביותר בכל הטיפולים. גובה עמודי התפרחת עולה עם הגדלת כמות הג'יברלין (ציור 2.15). פרט למספר יוצאים מהכלל (גיל 6 עלים בזן הבר) היו הבדלים קטנים מאוד בין הגילאים השונים בגובה עמודי התפרחת, שנוצרו בתגובה לכמויות שונות של ג'יברלין בזנים השונים. בזן פלורידה נוצרו עמודי תפרחת נמוכים מאוד, בהשוואה לשני הזנים האחרים, בכל הגילים ובתגובה לכל כמויות הג'יברלין.

האינטראקציה בין כמות הג'יברלין ובין גיל הצמח והשפעתה על מספר הפרקים בעמודי התפרחת מתוארת בטבלה מס' 2.17. בזן אלבסטר היו כל עמודי התפרחת בעלי שני פרקים, ללא תלות בכמות הג'יברלין. בפלורידה ובזן הבר גדל מספר הפרקים עם הגדלת כמות הג'יברלין, להוציא גיל 5 עלים בפלורידה וגילים 5 ו-6 עלים בבר, שהגיבו תגובה מירבית או כמעט מירבית כבר ל-10 מיקרוגרם GA_3 .

2.3.10 השפעת קירור מוקדם על תגובות הצמח לטיפול בג'יברלין

א. צמחי כרפס מהזן פלורידה נזרעו באמצע יולי 1974, ובהיותם בעלי 6 עלים הועתקו לעציצים בקוטר 20 ס"מ. בהיותם בעלי 11 עלים חולקו לשתי קבוצות: הקבוצה הראשונה הועברה לתא צמיחה עשוי זכוכית, שבו שררו טמפרטורה של 25 מ"צ ואורך יום טבעי, וקבוצה שנייה הועברה לתא צמיחה לקיוט בטמפרטורה של 5 מ"צ ובנוכחות 12 שעות אור במשך שלושה שבועות. משך-זמן זה נבחר כיון שבניסוי מוקדם הסתבר, שהוא עצמו אינו אינדוקטיבי להפרגה (ראה גם טבלאות 2.14, 2.15).

קבוצה ראשונה חולקה ל-5 קבוצות משנה, ואלה קיבלו את הטיפולים הבאים:

1. 20 מיקרוגרם GA_3 לצמח פעם בשבוע במשך 4 שבועות ובסה"כ 80 מיקרוגרם GA_3 לצמח
2. 20 מיקרוגרם GA_3 לצמח פעמיים בשבוע במשך 4 שבועות ובסה"כ 160 מיקרוגרם GA_3 לצמח.

3. 20 מיקרוגרם GA_3 לצמח פעמיים בשבוע במשך 8 שבועות ובסה"כ 160 מיקרוגרם GA_3 לצמח
4. 20 מיקרוגרם GA_3 לצמח פעמיים בשבוע במשך 8 שבועות ובסה"כ 320 מיקרוגרם GA_3 לצמח.
5. ביקורת, ללא טיפול ב- GA_3 .

הקבוצה השנייה הוצאה מהקירור, ולאחר שהועברה ל-25 מ"צ - חולקה ל-3 קבוצות משנה, ואלה קיבלו את הטיפולים כמו קבוצות משנה 1, 2 ו-5. השפעת הטיפולים על ההפרגה מסוכמת בטבלה 2.18.

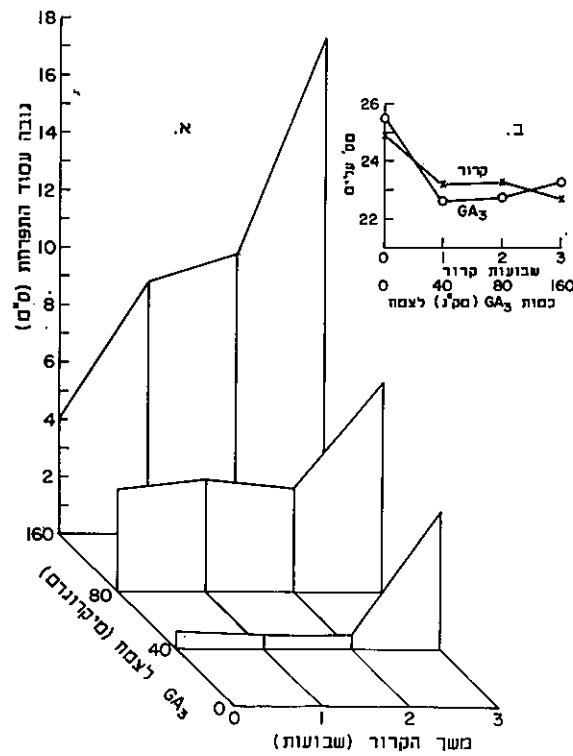
טבלה 2.18: השפעת קירור מוקדם* על ההפרגה של צמחי כרפס מהזן פלורידה בהשפעת GA_3 (ניסוי 2.3.10 א').

הטיפול בג'יברלין		גובה עמוד התפרחת		ימים מתום הטיפול לתחילת הפרגה	
מינון**	סה"כ מיקרוגרם לצמח	ללא קירור	לאחר קירור	ללא קירור	לאחר קירור
-	0	0	0	∞	-
1x4	80	0	8.6 \pm 1.0	∞	40
2x4	160	6.3 \pm 0.9	14.0 \pm 2.3	35	17
1x8	160	6.0 \pm 0.6	-	10	-
2x8	320	21.8 \pm 5.2	-	-1	-

* במשך שלושה שבועות ב-5 מ"צ.

** הספרה מימין מציינת את מספר הנתינות בשבוע (1 או 2) והספרה משמאל את משך הטיפול בשבועות (4 או 8), בכל נתינה 20 מיקרוגרם GA_3 לצמח.

ב. זן הבר נזרע בחממה ב-31.10.74. בהיותם בעלי 8 עלים חולקו הצמחים, שגדלו בעציצים בקוטר 10 ס"מ, ל-4 קבוצות אשר קיבלו 0, 1, 2, 3 שבועות קיוט בטמפרטורה של 12/6 מ"צ, כאשר הטמפרטורה הגבוהה מלווה בהארה. בתום הקיוט חולקה כל קבוצה ל-4 קבוצות משנה, ואלה קיבלו 0, 10, 20, 40 מיקרוגרם GA_3 פעם אחת בשבוע במשך 4 שבועות, המסתכמים ב-40, 80 ו-160 מיקרוגרם GA_3 לצמח בהתאם. השפעת הטיפולים על גובה עמודי התפרחת ועל מספר העלים הסופי של הצמחים מתוארת בציור 2.16.



ציור 2.16: השפעת האינטראקציה בין - קירור מוקדם ורמת הג'יברלין לצמח על גובה עמודי התפרחת (א) ועל מספר העלים הסופי לצמח (ב) בכרפס בר (ניסוי 2.3.10 ב').



תמונה 2.6: השפעת הטיפול ב-GA₃ על ההפרגה של צמח כרפס מהזן פלורידה ו"צמח-בת" שלו. בחיקי העלים נוצרים ענפים וגטטיביים ("צמח הבת" בצד שמאל) (ניסוי 2.3.10 ב').

בצמחים שלא קיבלו קיוט מוקדם הביאה הגדלת כמות הג'יברלין לידי הגבהת עמודי התפרחות (טבלה 2.18). בצמחים שקיבלו 160 מיקרוגרם GA_3 לא השפיע המינון על גובה עמודי התפרחת, אולם טיפול אחד בשבוע במשך 8 שבועות גרם להקדמה במועד תחילת ההפרגה בהשוואה לשני טיפולים בשבוע במשך 4 שבועות. קיוט הצמחים, במשך שלושה שבועות, הביא לידי הפרגה בתגובה לכמויות GA_3 שללא קיוט מוקדם לא גרמו הפרגה. אינטראקציה בין קיוט ו-160 מיקרוגרם GA_3 הכפילה את גובה עמודי התפרחת וקיצרה במחצית את משך הזמן עד לתחילת ההפרגה. מן הראוי לציון, שאף אחד מהצמחים אשר הפריגו בתגובה לטיפולים אלה לא פרח (תמונה 2.6).

השפעת משכי קיוט קצרים משלושה שבועות מתוארת בציור 2.16. קיוט מוקדם במשך שבוע או שבועיים לא השפיע כאשר בעקבותיו קיבלו הצמחים 40 או 80 מיקרוגרם GA_3 (2.16 א'). אולם 3 שבועות של קירור, שלבדם לא הביאו לידי הפרגה, הגביהו במידה ניכרת את עמודי התפרחת, שנוצרו בהשפעת הטיפול ב-40 או 80 מיקרוגרם GA_3 . בצמחים שקיבלו 160 מיקרוגרם GA_3 גרם קיוט מוקדם, במשך שבוע או שבועיים, להכפלת גובה עמודי התפרחת, ואילו השילוב של 3 שבועות קירור ו-160 מיקרוגרם GA_3 הביא לידי יצירת עמודי התפרחת הגבוהים ביותר. גם הקיוט המוקדם וגם הטיפול ב- GA_3 גרמו הפחתה במספר העלים (ציור 2.16 ב'). אולם ירידה זו לא נמשכה עם הגדלת משך הקיוט או כמות הג'יברלין.

2.3.11 השפעת הטמפרטורה על תגובת הצמח לטיפול בג'יברלין

א. הזנים פלורידה, אלבסטר וזן הבר נזרעו ב-11.11.73 בחממה. בהיותם בעלי 6 עלים (8.1.74) הועתקו הצמחים לעציצים בקוטר 20 ס"מ וחולקו ל-2 קבוצות: קבוצה א' עברה לבית רשת, שבו שררה טמפרטורת החורף, וקבוצה ב' נותרה בחממה שבה שררו טמפרטורת מינימום של 17 מ"צ וטמפרטורת מקסימום של 35 מ"צ.

בכל קבוצה חולקו הצמחים ל-4 קבוצות משנה, והן קיבלו את הטיפולים הבאים:

(א) 40 מיקרוגרם GA_3 לצמח פעמיים בשבוע במשך 8 שבועות ובסה"כ 640 מק"ג לצמח.

(ב) 40 מיקרוגרם GA_3 לצמח פעם בשבוע במשך 8 שבועות ובסה"כ 320 מק"ג לצמח.

ג) 40 מיקרוגרם GA_3 לצמח פעמיים בשבוע במשך 8 שבועות ובסה"כ 320 מק"ג לצמח.

ד) ביקורת ללא טפול ב- GA_3 .

בטבלה 2.19 מתואר אופי העלים הצעירים בשלושת הזנים. השפעת הטמפרטורה על ההפרגה בתגובה ל- GA_3 מתוארת בטבלה 2.20 והשפעתה על מספר העלים ואופיים מתוארת בטבלה 2.21. השפעת המינון של GA_3 על ההפרגה בבית רשת מתואר בטבלה 2.22.

טבלה 2.19: מורפולוגיה של העלים הראשונים בשלושה זני כרפס (לא קיבלו טיפול בג'יברלין - ניסוי 2.3.11 א').

הזן	עלה 1			עלה 3			עלה 5	
	אורך (ס"מ)	אורך יחסי של הפטוטרות (%)	מס' אונות	אורך (ס"מ)	אורך יחסי של הפטוטרות (%)	מס' אונות	אורך (ס"מ)	אורך יחסי של הפטוטרות אונות (%)
פלורידה	3.7	63	.1	5.3	55	3.0	9.1	55
אלבסטר	3.4	67	1	5.5	71	2.0	9.0	67
בר	3.8	71	1	5.9	71	2.5	9.2	63

* האורך היחסי של הפטוטרות בהשוואה לאורך העלה.

טבלה 2.20: השפעת תנאי הגידול על גובה עמודי התפרחת (ס"מ) בשלושה זני כרפס בתגובה לטיפול ב- GA_3 (320 מיקרוגרם $4 \times 40 \times 2$), 12 ימים מתום הטיפול (ניסוי 2.3.11 א').

הזן	בית רשת*	חממה**
פלורידה	0	0
אלבסטר	18.4 \pm 1.7	12.2 \pm 1.7
בר	16.8 \pm 6.1	6.5 \pm 2.0

* טמפרטורת הסביבה, חורף.

** מינימום 17 מקסימום 35 מ"צ.

טבלה 2.21: השפעת הטמפרטורה והטיפול ב-GA₃ על אופי העללים ומספרם הסופי בשלושה זוגים של כרפס (ניסוי 2.3.11 א')

** רשת בקרת רשת					* ח מ ה					טיפול ב-GA ₃ ***	הזן
מספר עלים	עלה 15		עלה 10		מספר עלים	עלה 15		עלה 10			
	האורך היחס של הפטוטרות (%)	אורך (ס"מ)	האורך היחס של הפטוטרות (%)	אורך (ס"מ)		האורך היחס של הפטוטרות (%)	אורך (ס"מ)	האורך היחס של הפטוטרות (%)	אורך (ס"מ)		
19.8 _{+0.4}	-	*** -	38	39.6 _{+1.0}	44	42.7 _{+1.8}	42	41.8 _{+2.1}	-	פלורידה	
16.8 _{+0.1}	-	-	45	49.5 _{+0.2}	44	58.3 _{+3.0}	45	49.3 _{+1.1}	+		
27.4 _{+2.1}	50	46.4 _{+2.0}	50	29.2 _{+2.0}	51	57.8 _{+2.9}	53	44.2 _{+2.8}	-	אלבסטר	
23.2 _{+0.4}	53	62.5 _{+3.4}	53	33.2 _{+2.2}	54	68.3 _{+2.2}	50	43.1 _{+1.5}	+		
20.4 _{+0.2}	54	46.6 _{+2.0}	46	45.2 _{+1.0}	57	57.2 _{+1.1}	51	45.8 _{+1.3}	-	בר	
19.9 _{+0.3}	57	59.2 _{+2.2}	50	43.7 _{+0.7}	59	76.7 _{+4.6}	51	48.0 _{+1.8}	+		

* מניגזמים 17 מקסימום 35 מ"צ.
 ** טמפרטורת הסביבה - חורף.
 *** בגלל הבדלים זעומים בין טיפולי הג'יברלין השונים - הנתונים פה מהווים ממוצע של שלושת הטיפולים.
 **** לא הגיע לגודלו הסופי בעת הבדיקה.

טבלה 2.22: השפעת הכמות והמינון של GA₃ על ההפרגה בשלושה זוגי כרפס, בבית רשת (ניסוי 2.3.11 א')

גובה סופי של עמוד התפרחת (ס"מ)				ימים לחתילת הפרגה				GA ₃ כמות מקינזים	מינון
640	320	320	0	640	320	320	0		
2x8	1x8	2x4	0	2x8	1x8	*2x4	0		
23 ₊₄	13 ₊₃	13 ₊₂	13 ₊₁	38	38	38	45	פלורידה	
86 ₊₈	93 ₊₈	41 ₊₁₄	17 ₊₈	23	24	24	38	אלבסטר	
56 ₊₃	59 ₊₇	41 ₊₉	37 ₊₈	21	21	21	31	בר	

* הפרגה משמאל מעיינת את מספר הנתונים בשבוע, והספרה מימין את משך הטיפול בשבועות, כל נתונה של 40 מ"ק"ג GA₃.

ב. צמחים מהזן פלורידה, שנזרעו ב-15.5.74 בחממה, הועברו לפיטוטרום לתנאי יום ארוך בהיותם בעלי 6 עלים, לאחר שנשתלו בעציצים בקוטר 15 ס"מ. מחצית הצמחים הועברו לטמפרטורה של 17/12 מ"צ ומחציתם לטמפרטורה של 32/27 מ"צ. בכל אחד מתנאי הטמפרטורה חולקו הצמחים לארבע קבוצות ואלה קיבלו את הטיפולים הבאים:

1. 20 מיקרוגרם GA_3 לצמח פעמיים בשבוע במשך שבועיים ובסה"כ 80 מיקרוגרם לצמח
2. 20 " " " פעם " " " " " 40 " " "
3. 10 " " " פעמיים " " " " " 40 " " "
4. ביקורת, ללא טיפול ב- GA_3 .

השפעת הטמפרטורה על התגובה לטיפול GA_3 מסוכמת בטבלה 2.23.

ג. צמחי כרפס מהזנים פלורידה ובר נזרעו בחממה ב-9.9.74. בהיותם בעלי 6-7 עלים נשתלו הצמחים בעציצים בקוטר 15 ס"מ והועברו לפיטוטרום - חצילים לטמפרטורה של 17/12 מ"צ וחצילים לטמפרטורה של 32/27 מ"צ, כולם בתנאי יום ארוך. בכל אחד מתנאי הטמפרטורה נחלקו הצמחים לשלוש קבוצות, והם קיבלו את הטיפולים הבאים:

1. 20 מיקרוגרם GA_3 לצמח פעם בשבוע במשך שבועיים = 40 מיקרוגרם לצמח.
2. 20 מיקרוגרם לצמח פעמיים בשבוע במשך שבועיים = 80 מיקרוגרם לצמח.
3. ביקורת, ללא GA_3 .

טבלה 2.23: השפעת הטמפרטורה על תגובת צמח כרפס מהזן פלורידה לטיפול ב- GA_3 .
(נמדדה חודשיים מתום הטיפולים) (ניסוי 2.3.11 ב')

מינון *	כמות GA_3 (מיקרוגרם/צמח)	גובה עמוד התפרחת			מספר עלים שנוצרו במהלך הניסוי	
		32/27 מ"צ	17/12 מ"צ	יחס טמפ' גבוהה טמפ' נמוכה	32/27 מ"צ	17/12 מ"צ
	0	0	0		30.2 \pm 1.1	23.2 \pm 0.7
20x1x2	40	8.2 \pm 0.4	2.6 \pm 0.4	3.1	21.0 \pm 1.4	15.4 \pm 0.2
10x2x2	40	7.2 \pm 1.3	2.2 \pm 0.2	3.3	21.2 \pm 0.6	14.8 \pm 0.4
20x2x2	80	13.4 \pm 2.1	3.6 \pm 0.2	3.7	19.2 \pm 0.9	14.4 \pm 0.2

* הספרה הראשונה משמאל - כמות ה- GA_3 במק"ג בכל נתינה; הספרה האמצעית - מספר הנתיבות בשבוע; הספרה מימין - משך הטיפול בשבועות.

מיד עם תום טיפולי הג'יברלין השתוותה הטמפרטורה בחדרים השונים כתוצאה מתקלה בפיטוטרון, וחודש לאחר סיום הטיפולים נבדקו השפעת הטמפרטורה בשעת מתן הטיפול על ההפרגה, קצב ייצור העלים ואורך עלה מספר 9. התוצאות מסוכמות בטבלה 2.24. השפעת הטיפול על ייצור צמחי-בת מתוארת בטבלה 2.25.

טבלה 2.24: השפעת הטמפרטורה על תגובת הצמח לכמויות שונות של GA_3 בשני זני כרפס (ניסוי 2.3.11 ג').

הזן	GA_3 לצמח (מיקרו-גרם)	מספר עלים שנוצרו במהלך הניסוי			גובה עמוד התפרחת (ס"מ)			אורך עלה 9 (ס"מ)		
		27/12 מ"צ	32/27 מ"צ	יחס*	17/12 מ"צ	32/27 מ"צ	יחס	17/12 מ"צ	32/27 מ"צ	יחס
פלורידה	0	16.0 \pm 0.3	20.2 \pm 1.2	1.2	0	0	-	27.3 \pm 0.7	27.9 \pm 1.1	1.0
	40	13.0 \pm 0.5	16.4 \pm 0.5	1.3	0.5 \pm 0.2	6.0 \pm 0.9	12.0	38.3 \pm 1.2	40.5 \pm 1.2	1.0
	80	13.6 \pm 0.2	15.6 \pm 1.2	1.1	0.5 \pm 0.1	8.6 \pm 0.9	17.2	36.4 \pm 1.1	41.8 \pm 2.3	1.1
בר	0	16.8 \pm 0.2	20.0 \pm 0.5	1.2	0	0	-	33.7 \pm 1.0	26.7 \pm 1.3	1.1
	40	14.2 \pm 0.2	16.2 \pm 0.4	1.1	1.9 \pm 0.7	17.0 \pm 1.9	8.9	41.6 \pm 0.6	36.1 \pm 1.5	0.9
	80	13.6 \pm 0.5	16.0 \pm 0.3	1.2	2.4 \pm 0.8	17.8 \pm 2.7	7.4	42.8 \pm 0.9	39.8 \pm 2.1	0.9

* היחס בין טמפ' גבוהה וטמפ' נמוכה.

טבלה 2.25: השפעת הטיפול ב- GA_3 (80 מק"ג לצמח) על ייצור צמחי בת בשני זנים של כרפס, בשני תנאי טמפרטורה בתנאי ל"א (ניסוי 2.3.11 ג').

הזן	טמפר-טורה מ"צ	מספר עלים		צמחי בת בשושנת		צמחי בת על עמוד התפרחת	
		+ GA_3	- GA_3	+ GA_3	- GA_3	+ GA_3	- GA_3
פלורידה	32/27	15.6	20.2	0	0	0	1.5
בר	32/27	16.2	20.0	16	7	0	6.0
פלורידה	17/12	13.6	16.0	0	0	0	0
בר	17/12	13.8	16.8	13	7	0	3.0

ד. הזן פלורידה נזרע בחממה ב-12.11.75. בהיות הצמחים בעלי 7.5 עלים הם נשתלו בעציצים בקוטר 10 ס"מ והועברו לפיטוטרון - חצנים לטמפרטורה של 17/12 מ"צ (נמוכה) וחצנים לטמפרטורה של 32/27 מ"צ (גבוהה). שבועיים לאחר מכן חולקו הצמחים בכל קבוצה ל-5 קבוצות משנה.

קבוצה אחת הועברה ב-08.00 לטמפרטורה האחרת, שם קיבלה 4 טיפולים ב- GA_3 , 40 מיקרוגרם לצמח, ברווח-זמן של שתיים מטיפולים לטיפול, והוחזרה לטמפרטורות המקור ב-20.00.

קבוצה שנייה נשארה בטמפרטורת המקור וקיבלה טיפול דומה.

קבוצה שלישית הועברה בבוקר לטמפרטורה האחרת, שם קיבלה את הטיפול ונשארה באותה טמפרטורה.

קבוצה רביעית - קיבלה את הטיפול בטמפרטורת המקור והועברה ב-20.00 לטמפרטורה האחרת.

קבוצה חמישית שימשה כביקורת בטמפרטורת המקור, ולא קיבלה טיפול ב- GA_3 .

תוצאות הניסוי מסוכמות בטבלה 2.26.

ה. הזנים פלורידה וזן הבר נזרעו בפיטוטרון בטמפרטורה של 17/12 מ"צ (נמוכה). שבוע לאחר מכן נזרעו אותם זנים בטמפרטורה של 32/27 מ"צ (גבוהה). כעבור 6 שבועות נשתלו הצמחים בעציצים בקוטר 10 ס"מ. ב-13.4.75 קיבלה מחצית הצמחים, בכל תנאי טמפרטורה, 4 טיפולים ב- GA_3 , 80 מיקרוגרם לצמח, ברווח-זמן של שתיים, ומחציתם לא קיבלה טיפול.

בתום הטיפולים הועבר 1/3 מהצמחים (שמחציתם קיבלה טיפול ומחציתם לא קיבלה טיפול) מכל תנאי טמפרטורה לטמפרטורה האחרת, וכעבור שבועיים הוחזרו לטמפרטורות המקור. 1/3 שני נשאר שבועיים נוספים בטמפרטורת המקור, ואז הועבר לטמפרטורה האחרת. 1/3 אחרון נותר כל הזמן בטמפרטורת המקור. תנאי הטמפרטורה לפני הטיפול, בזמן הטיפול ואחריו, והשפעתם על תגובות הצמחים - מסוכמים בטבלה 2.27.

טבלה 2.26: השפעת משטרי הטמפרטורה על תגובת צמחי כרפס מהזן פלורידה לטיפול בג'יברלין (GA_3) (ניסוי 2.3.11 ד').

גובה עמוד התפרחת (ס"מ)	מספר עלים בתום הניסוי	משטרי הטמפרטורה בהם שהו הצמחים		
		לפני הטיפול	ביום הטיפול	לאחר הטיפול
0	16.3 ± 0.5	1. בקורת טמפרטורה נמוכה (ללא טיפול)		
2.9 ± 0.5	13.8 ± 0.3	נמוכה	נמוכה	נמוכה
3.7 ± 0.2	14.0 ± 0.4	נמוכה	גבוהה	נמוכה
3.3 ± 0.5	14.6 ± 0.3	נמוכה	נמוכה	גבוהה
2.8 ± 0.7	14.1 ± 0.3	נמוכה	גבוהה	גבוהה
0	19.5 ± 0.9	6. בקורת טמפרטורה גבוהה (ללא טיפול)		
6.7 ± 1.0	16.1 ± 0.4	גבוהה	נמוכה	נמוכה
9.0 ± 1.4	17.6 ± 0.5	גבוהה	גבוהה	נמוכה
12.3 ± 1.2	17.1 ± 0.4	גבוהה	נמוכה	גבוהה
11.0 ± 0.9	16.9 ± 0.1	גבוהה	גבוהה	גבוהה

טמפ' נמוכה - 17/12 מ"צ, טמפ' גבוהה - 32/27 מ"צ.

טבלה 2.27: השפעת משטרי הטמפרטורה על גובה עמודי התפרחת ועל מספר העלים לצמח בשני זני כרפס (ניסוי 2.3.11 ה').

זן הכר			פלורידה			משטר הטמפרטורה *		
מספר העלים		גובה עמוד התפרחת (ס"מ)	מספר העלים		גובה עמוד התפרחת (ס"מ)	משבועיים אחרי הטיפול עד תום הנסוי	במשך שבועיים אחרי הטיפול	מהזריעה עד תום הטיפול
$-GA_3$	$+GA_3$		$-GA_3$	$+GA_3$				
19.2 ± 1.3	16.2 ± 0.6	3.3 ± 0.8	20.0 ± 0.7	17.0 ± 1.0	0	נמוכה	נמוכה	נמוכה
21.2 ± 0.9	20.2 ± 1.6	7.4 ± 2.0	21.0 ± 0.7	19.3 ± 0.3	2.8 ± 0.5	נמוכה	גבוהה	נמוכה
22.0 ± 0.9	18.4 ± 0.2	14.1 ± 5.1	24.6 ± 0.5	21.6 ± 0.4	6.1 ± 0.7	גבוהה	נמוכה	נמוכה
26.0 ± 1.9	20.6 ± 1.6	13.7 ± 3.2	24.6 ± 0.7	20.6 ± 0.9	6.5 ± 0.9	נמוכה	גבוהה	גבוהה
26.4 ± 0.7	24.0 ± 0.4	27.4 ± 2.7	27.0 ± 1.7	24.0 ± 1.0	17.7 ± 1.5	גבוהה	נמוכה	גבוהה
31.3 ± 0.3	22.5 ± 0.6	26.0 ± 2.4	28.3 ± 0.2	24.2 ± 0.8	17.6 ± 1.9	גבוהה	גבוהה	גבוהה

* טמפרטורה נמוכה - 17/12 מ"צ, טמפרטורה גבוהה 32/27 מ"צ.

בצמחים שלא קיבלו טיפול בג'יברלין, אורך העלים הצעירים, עד עלה מספר 5, בשלושת הזנים שנבחנו הוא דומה (טבלה 2.19). האורך היחסי של הפטוטרת בזן פלורידה קטן מזה שבשני הזנים האחרים, החל מעלה מספר 1 ועד לעלים מספר 10 או 15 (ראה טבלה 2.21). מספר האונות בעלי הזן פלורידה גדול יותר מאשר בשני הזנים האחרים.

בטבלה 2.20 מתוארת תגובת שלושת הזנים לטיפול ב- GA_3 40 מיקרוגרם GA_3 , פעמיים בשבוע במשך 4 שבועות (2x4). בחלק גדול מהצמחים שגדלו בחממה וטופלו במשך 8 שבועות נרקבו הקודקודים לפני תום הטיפולים. 12 ימים לאחר סיום הטיפולים אפשר לראות שבבית הרשת נוצרו עמודי תפרחת גבוהים יותר מאשר בחממה, בזן אלבסטר ובייחוד בזן הבר. צמחי הזן פלורידה לא החלו להפריג באותה עת. השפעת המינונים השונים של GA_3 נלמדה בבית הרשת (טבלה 2.22). הטיפול ב- GA_3 גרם הקדמה ניכרת במועד תחילת ההפרגה, ללא הבדל בין המינונים, בשלושת הזנים. באשר לגובה עמודי התפרחת, הרי הזן אלבסטר וזן הבר (שעמודי התפרחת בצמחי הביקורת שלו היו הגבוהים ביותר) הגיבו, בתוספת גובה, לכמויות הקטנות של ג'יברלין (320 מיקרוגרם לצמח) ואף הגיעו לרוויה בכמות זו (1x8). הזן פלורידה לא הגיב לכמויות אלה, והיו דרושים 640 מיקרוגרם GA_3 כדי להוסיף 10 ס"מ לגובה עמודי התפרחת.

אורכו של עלה מספר 10 בשני בתי הצמיחה היה דומה בשלושת הזנים (פרט לזן אלבסטר שבו העלים בחממה היו קצרים יותר, טבלה 2.21). אורך העלה מספר 15 בזן אלבסטר ובזן הבר אשר גדלו בחממה היה דומה וגדול ב-15 ס"מ מזה של הזן פלורידה. בתגובה לטיפול בג'יברלין התארך עלה 10 רק בזן פלורידה, והתארך מאוד עלה מספר 15 בכל הזנים ובשני תנאי הגידול. עלה מספר 15 בזן פלורידה לא הגיע לגודלו הסופי בעת הבדיקה. מספר העלים הסופי היה שונה בזנים השונים ובמקום הגידול. בזן פלורידה ירד מספר העלים בעקבות הטיפול בג'יברלין בבית רשת, אבל לא ירד בחממה. בזן אלבסטר חלה ירידה בשני המקומות, ובבית הרשת היתה הירידה גדולה יותר. בזן הבר לא חלה הפחתה במספר העלים - לא בחממה ולא בבית הרשת. השינוי באורך היחסי של הפטוטרת בשלושת הזנים בחממה, בעקבות הטיפול ב- GA_3 לא היה אחיד; לעומת זאת, בבית הרשת חלה עלייה באורך היחסי של הפטוטרת בשני העלים שנבדקו בשלושת הזנים.

ההשפעה של משטרי טמפרטורה שונים על תגובת הצמח לטיפול בג'יברלין נבדקה בפיוטורון. בניסוי ראשון (טבלה 2.23) נמצא, שבתנאי טמפרטורה גבוהה (27/32 מ"צ) היה הגובה הסופי של עמודי התפרחת גדול פי 3 עד 4 מאשר בתנאי טמפרטורה נמוכה

(17/12 מ"צ). מספר העלים שנוצרו בתנאי הטמפרטורה הגבוהה היה גדול פי 1.3 עד 1.4, בהשוואה לתנאי הטמפרטורה הנמוכה. צמחים שקיבלו 40 מיקרוגרם GA_3 בשני מינובים שונים פיתחו עמודי תפרחת שווים בגובהם. הכפלת כמות הג'יברלין כמעט הכפילה את גובה עמודי התפרחת בטמפרטורה הגבוהה, ובטמפרטורה הנמוכה הביאה לידי תוספת של 60 אחוז. מספר העלים שנוצרו פחת בעקבות הטיפול בג'יברלין, אולם לא היה תלוי בכמות או במינון.

בניסוי שני נבחנו הזן פלורידה וזן הבר (טבלה 2.24). בשני הזנים היו עמודי התפרחת שהתפתחו בתנאי טמפרטורה הגבוהה גבוהים מעמודי התפרחת שהתפתחו בתנאי הטמפרטורה הנמוכה. בזן הבר היחס היה פי 7 עד פי 9, ובזן פלורידה גדול יותר פי 12 עד פי 17, אם כי עמודי התפרחת של זן הבר היו גבוהים יותר משל הזן פלורידה. מספר העלים הסופי של שני הזנים הופחת בעקבות הטיפול ב- GA_3 (ללא תלות בכמות), ובהשפעת משטר הטמפרטורות הנמוכות. בזן פלורידה לא היה הבדל באורך העלה המייצג בשני משטרי הטמפרטורה, ובזן הבר היו העלים בתנאי הטמפרטורה הנמוכה ארוכים יותר מאשר בטמפרטורה הגבוהה. מאידך גיסא, הטיפול בג'יברלין הביא לידי התארכות גדולה יותר של העלים בתנאי הטמפרטורה הגבוהה (50%), בהשוואה לתנאי הטמפרטורה הנמוכה (כ-30%).

ההבדלים בתגובת הצמח לטיפול ב- GA_3 בתנאי טמפרטורה שונים העלו את השאלה, באיזה שלב משפיעה הטמפרטורה על התגובה. שני ניסויים נערכו כדי לענות על שאלה זו. בניסוי ראשון (טבלה 2.26) נמצא, שטמפרטורה גבוהה לאחר הטיפול השפיעה על יצירת עמודי תפרחת גבוהים יותר (השווה טיפולים 2 עד 5 לטיפולים 7 עד 10) ועל יצירת מספר עלים גדול יותר (השווה את הטיפולים הנ"ל). הטיפול ב- GA_3 גרם פחיתה במספר העלים בשני תנאי הטמפרטורה. תוצאות הניסוי השני (טבלה 2.27) מאשרות את תוצאות הניסוי הראשון.

צמחים שגדלו וטופלו בתנאי טמפרטורה נמוכה, ולאחר הטיפול הועברו לטמפרטורה גבוהה למשך שבועיים והוחזרו לטמפרטורה נמוכה (טיפול 2) - פיתחו עמודי תפרחת גבוהים יותר מצמחים ששהו כל הזמן בתנאי טמפרטורה נמוכה (טיפול 1); אולם הצמחים בטיפול 2 פיתחו עמודי תפרחת קצרים יותר מצמחים ששהו שבועיים לאחר הטיפול בטמפרטורה נמוכה והועברו אח"כ לטמפרטורה גבוהה עד תום הניסוי (37 ימים, טיפול 3).

הצמחים ששהו כל הזמן בתנאי טמפרטורה גבוהה (טיפול 6) או במשטר של טמפרטורה גבוהה, להוציא שהיה של שבועיים בטמפרטורה נמוכה לאחר הטיפול (טיפול 5) - פיתחו את עמודי התפרחת הגבוהים ביותר. העברת הצמחים לטמפרטורה נמוכה, שבועיים לאחר הטיפול, גם כאשר הצמחים גדלו לפני הטיפול ובמשך השבועיים שאחריו בתנאי טמפרטורה גבוהה (טיפול 4) - הביאה לידי הנמכת עמודי התפרחת (השווה לטיפולים 5, 6), אולם גובהם של עמודי התפרחת היה דומה לזה שבטיפול 3.

מספר העלים שנוצרו במהלך הניסוי תלוי במשך הזמן שהצמחים שהו בכל אחד ממשטרי הטמפרטורה. ככל שהתארכה שהייתם בתנאי הטמפרטורה הגבוהה - גדל מספר העלים. הטיפול ב- GA_3 גרם פחיתה במספר העלים בכל משטרי הטמפרטורה וכרגיל - עמודי התפרחת בזן הבר היו גבוהים יותר מאלה של הזן פלורידה בכל התנאים.

2.3.12 השפעת הפוטופריודה על תגובת הצמח לטיפול בג'יברלין

כדי לברר אם הפוטופריודה משפיעה על תגובת הצמח לטיפול בג'יברלין אקסוגני, כפי שהיא משפיעה בזמן הקיוט, נערכו הניסויים הבאים:

א. הזנים פלורידה, אלבסטר וזן הבר נזרעו ב-11.11.73 בחממה, ובהיותם בעלי 6 עלים נשתלו בעציצים בקוטר 15 ס"מ והועברו לפיטוריון למשטר טמפרטורה של 27/22 מ"צ - מחציתם לתנאי יום ארוך (י"א) ומחציתם לתנאי יום קצר (י"ק). לאחר שהיה של שבועיים בכל אחד מתנאי אורך היום, קיבלה מחצית הצמחים טיפול ב- GA_3 , 40 מיקרוגרם לצמח פעמיים בשבוע, במשך 4 שבועות. השפעת הטיפולים על ההפרגה מתוארת בטבלה 2.28. השפעתם על העלווה, כפי שהיא מתבטאת בעלה מספר 15, מתוארת בטבלה 2.29 ובטבלה 2.30.

טבלה 2.28: השפעת אורך היום והטיפול בג'יברלין על ההפרגה בשלושה זני כרפס (ניסוי 2.3.12 א').

	גובה עמוד התפרחת (ס"מ)		ימים לתחילת ההפרגה	
	י"ק	י"א	י"ק	י"א
פלורידה	6.8 _{+1.6}	5.8 _{+1.1}	16	19
אלבסטר	25.0 _{+1.6}	15.7 _{+1.1}	16	17
בר	13.8 _{+1.6}	15.0 _{+1.5}	19	19
ממוצע	15.5 _{+1.6}	12.2 _{+1.3}	17	18.3

טבלה 2.29: השפעת אורך היום והטיפוּל בג'יברלילן על תכונות העלים בשלושה זנים של כרפס (ניסוי 2.3.12)

מספר עלים סופי לצמח				האורך היחסי של הפטוטרת (%)				אורך עלה מספר 15 (ס"מ)				טיפוּל GA ₃ -ב
יום ארוך		יום קצר		יום ארוך		יום קצר		יום ארוך		יום קצר		
+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	
19.8±0.7	20.2±0.6	21.6±1.2	23.2±0.5	50.2	47.6	51.3	46.5	33.0±3.3	29.8±2.6	37.0±3.5	24.0±0.8	
21.0±0.4	20.6±0.2	22.2±0.6	23.4±0.7	51.3	55.2	64.5	54.3	54.4±2.9	43.2±1.5	44.2±1.4	29.8±1.1	
21.0±0.3	19.4±0.2	21.2±0.6	24.0±0.6	60.2	58.5	59.9	48.3	51.4±2.7	37.0±1.4	41.4±2.8	22.8±0.9	
20.6±0.5	20.1±0.4	21.7±0.9	23.5±1.1	53.5	53.5	58.1	49.5	46.3±3.0	36.6±1.9	40.9±2.7	25.5±0.9	
20.3±0.4		22.6±0.7		53.5		54.1		41.5±2.5		33.2±2.0		
ממוצע												

טבלה 2.30: השינויים בתכונות העלים אשר נגרמים ע"י GA₃ או אורך היום (ב-%) (ניסוי 2.3.12)

הוודדה במספר העלים הסופי		שנוי האורך היחסי של הפטוטרת		הגדלת אורך העלה*		
ע"י יום ארוך	ע"י GA ₃ ביום קצר	ע"י יום ארוך	ע"י GA ₃ ביום קצר	ע"י יום ארוך	ע"י GA ₃ ביום קצר	
12	1	6	2	5	10	פלוּרִידה
11	+1	5	1	-7	18	אלבסטר
19	+3	7	21	2	24	בר
14	+2	7	8	0	17	ממוצע

* עלה מספר 15.

ב. הזן פלורידה וזן הבר נזרעו בחממה ב-27.3.74. לאחר חודשיים הועתקו הצמחים לעציצים בקוטר 15 ס"מ והועברו לפיטוטרון, לטמפרטורה של 27/22 מ"צ - מחציתם בתנאי י"א ומחציתם בתנאי י"ק. מחצית הצמחים בכל פוטופריודה טופלו ב- GA_3 , 40 מיקרוגרם לצמח, פעם אחת בשבוע במשך 8 שבועות. תוצאות הניסוי מובאות בטבלה 2.31. קצב ייצור צמחי-בת ומקום היווצרותם בצמחי הביקורת של זן הבר מתוארים בטבלה 2.32.

טבלה 2.31: השפעת אורך היום על מספר העלים שנוצרו בזמן הניסוי ועל גובה עמודי התפרחת בשני זני כרפס (ניסוי 2.3.12 ב').

GA_3	מספר עלים שנוצרו				גובה עמודי התפרחת	
	יום קצר		יום ארוך		יום קצר	יום ארוך
	+	-	+	-	+	-
פלורידה	10.3±0.3	14.5±0.4	9.3±0.2	11.8±0.4	12.7±1.2	24.3±1.4
בר	9.0±0.4	12.7±0.8	8.5±0.2	10.8±0.5	27.8±1.2	44.0±3.9
ממוצע	9.7±0.4	13.6±0.6	8.9±0.3	11.3±0.5	20.3±1.2	34.1±2.8
ממוצע	11.6±0.5		10.1±0.3			

טבלה 2.32: ייצור צמחי-בת בזן הבר בשני אורכי יום, בטמפרטורה 27/22 מ"צ (ניסוי 2.3.12 ג')

תנאי אורך	מספר עלים לצמח	העלה שבחיקו נוצר צמח-בת ראשון	העלה בצמח-בת חבת בחיקו נוצר צמח-בת משני	מספר צמחי-בת עם צמחי-בת משניים
י"א	24.2	4	1	3.0
י"ק	26.3	4	1	3.5

ג. צמחים בעלי 7.5 עלים מהזן פלורידה, שנבטו וגדלו בחממה החל מ-12.11.75, נשתלו בעציצים בקוטר 15 ס"מ והועברו לפיטוטרון למשטר טמפרטורה של 32/27 מ"צ - שליש מהם לתנאי י"א, שליש לתנאי י"ק ושלש לתנאי י"ק עם שבירת לילה במשך שעותיים בלילה (01.00-23.00) בעזרת נורות פלואורסצנט ונורות להט. מחצית הצמחים בכל תנאי קיבלה 4 טיפולים ב- GA_3 , 40 מיקרוגרם בכל טיפול. תוצאות הניסוי מסוכמות בטבלה 2.33.

טבלה 2.33: השפעת משטר ההארה על ההפרגה ומספר העלים בצמחי כרפס מהזן פלורידה בתגובה לטיפול ב- GA_3 בתנאי טמפרטורה גבוהה (32/27 מ"צ) (ניסוי 2.3.12 ג').

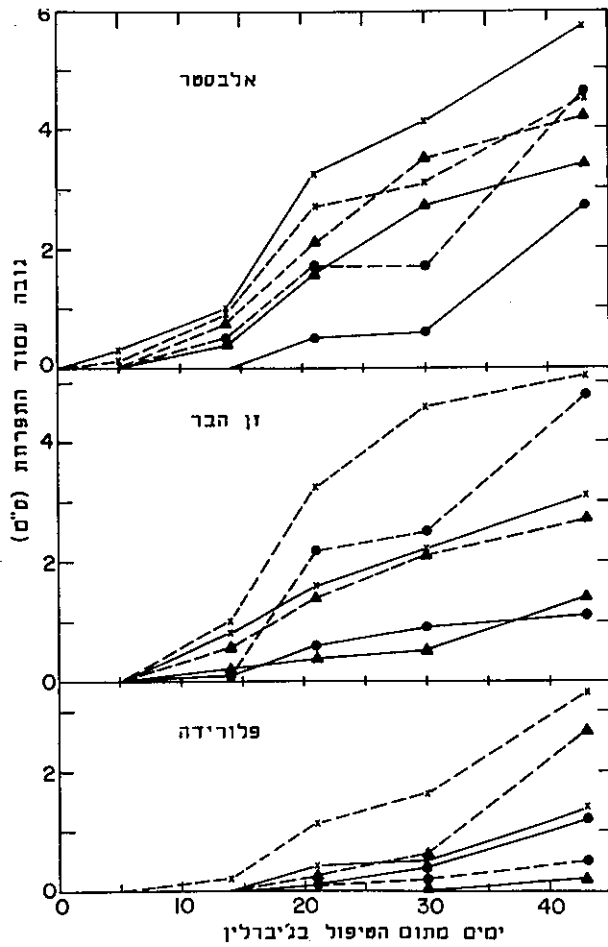
מספר עלים	משטר הארה	גובה עמודי התפרחת (ס"מ)	$+GA_3$
יום קצר	20.2 \pm 0.5	17.3 \pm 0.3	16.0 \pm 1.7
יום ארוך	19.5 \pm 0.9	16.9 \pm 0.1	11.0 \pm 0.9
שבירת לילה	21.8 \pm 0.2	19.8 \pm 0.3	12.7 \pm 1.1
ממוצע	20.5 \pm 0.6	18.0 \pm 0.3	13.2 \pm 1.3

ד. הזנים פלורידה, אלבסטר וזן הבר נזרעו בחממה ב-10.7.76. ב-25.8.76 הועברו הצמחים לפיטוטרון למשטר טמפרטורה של 22/17 מ"צ, נשתלו בעציצים בקוטר 10 ס"מ וחולקו ל-3 קבוצות ואלה קיבלו תנאי אורך יום שונים:

1. 8 שעות אור (י"ק).
2. 14 שעות אור, המורכבות מ-8 שעות אור טבעי + 6 שעות אור מנורות פלואורסצנט בעוצמה של $500 \mu W \cdot cm^{-2}$.
3. 16 שעות אור (י"א).

שליש מהצמחים בכל תנאי טופלו ב- GA_3 , 40 מיקרוגרם, לצמח, פעם בשבוע במשך שבועיים (2x40). שלישי קיבלו 20 מיקרוגרם לצמח פעמיים בשבוע במשך 2 שבועות (4x20), ושלישי שימשו כביקורת. השפעת אורך היום והמינון על קצב הגידול של עמוד התפרחת מתוארת בציורים 2.17 ו-2.18. השפעתם על מספר העלים הסופי מסוכמת בטבלאות 2.34 ו-2.35, ואילו השפעת הזן על מספר העלים הסופי ועל גובה עמודי התפרחת מתוארת בטבלה 2.36.

מבין שלושת הזנים שנבחנו בניסוי ראשון, רק בזן אלבסטר השפיע אורך היום על גובה עמודי התפרחת (טבלה 2.28). בזן זה היו עמודי התפרחת שהתפתחו ביום קצר גבוהים יותר מאשר ביום ארוך. הפרגת הצמחים בזן פלורידה הקדימה במידת-מה בתנאי יום קצר, ואילו בשני הזנים האחרים מועד תחילת ההפרגה לא הושפע מאורך היום. אורך היום השפיע על התכונות הווגטטיביות של הצמחים.

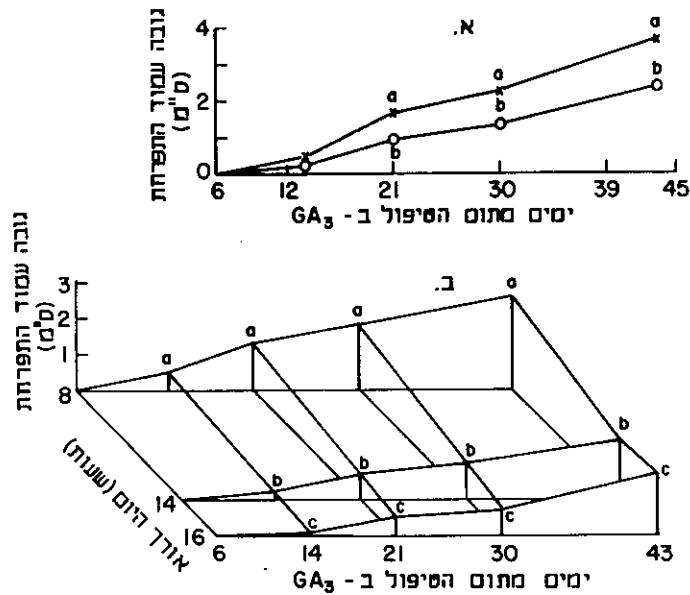


ציור 2.17:

השפעת אורך היום בשעת הטיפול בג'יברלין על ההפרגה בשלושה זנים של כרפס.

- 4x20 8 שעות X—X
- 2x40 " 8 X---X
- 4x20 " 14 Δ—Δ
- 2x40 " 14 Δ---Δ
- 4x20 " 16 ●—●
- 2x40 " 16 ●---●

(נסוי 2.3.12 ד')



ציור 2.18: השפעת: א. המינון: 4x20 (X—X), 2x40 (●—●) על קצב הגידול של עמודי התפרחת ב. אורך היום בזמן הטיפול ב- GA_3 , על קצב הגידול של עמודי התפרחת (ממוצע של שלושה זני כרפס) (ניסוי 2.3.12 ד').

טבלה 2.34: השפעת יחס הגומלין בין הפוטופיריודה ומיניון הג'ינליץ (GA_3) על מספר העלים בשלושה זנים של כרפס (ניסוי)

2.3.12 ד'.

אלבטר			זן חבר						פלורידה			מיניון GA_3
ממוצע	16 ש'	14 ש'	8 ש'	ממוצע	16 ש'	14 ש'	8 ש'	ממוצע	16 ש'	14 ש'	8 ש'	
20.5 \pm 1.5	18.0 \pm 0.7	19.4 \pm 2.3	24.0 \pm 1.2	17.9 \pm 1.7	17.2 \pm 2.4	17.0 \pm 1.0	19.4 \pm 1.5	16.7 \pm 1.1	15.6 \pm 0.3	16.8 \pm 0.8	17.8 \pm 1.4	0
14.9 \pm 0.9	14.6 \pm 0.9	15.0 \pm 0.7	15.2 \pm 1.1	14.3 \pm 1.1	14.2 \pm 0.1	14.0 \pm 0.7	14.8 \pm 1.7	13.1 \pm 1.0	13.0 \pm 1.4	13.2 \pm 0.8	13.0 \pm 0.7	40 \times 2
15.0 \pm 1.2	14.4 \pm 0.2	15.8 \pm 1.3	14.8 \pm 1.5	14.0 \pm 0.9	13.8 \pm 0.8	14.0 \pm 0	14.2 \pm 1.3	14.7 \pm 0.8	14.8 \pm 0.9	13.6 \pm 0.2	15.8 \pm 0.8	20 \times 4
16.8 \pm 1.3	15.7 \pm 0.7	16.7 \pm 1.6	18.0 \pm 1.3	15.1 \pm 1.3	15.4 \pm 1.5	15.0 \pm 0.7	16.1 \pm 1.5	14.3 \pm 1.0	14.5 \pm 1.1	14.5 \pm 0.7	15.5 \pm 1.0	ממוצע

* מעד ימין - מספר הנתינות בשבוע ומעד שמאל כמות הג'ינליץ בכל נתינה (במק"ג).
 טבלה 2.35: השפעת אורך היום ומיניון GA_3 על מספר העלים הסופי בשלושה זנים של כרפס (ניסוי 2.3.12 ד')

GA_3 ע"י (באחוזים) תפוחה			GA_3 מיניון						אורך היום בשעות
ממוצע	4 \times 20	2 \times 40	ממוצע	4 \times 20	2 \times 40	0			
30.4	30.9	29.9	16.2 α	b 14.1 α	b 14.3 α	a 20.4 α		8	
19.2	18.1	20.3	15.4 β	b 14.5 β	b 14.1 α	a 17.7 α		14	
30.4	20.1	17.7	14.8 γ	b 13.5 γ	b 13.9 α	a 16.9 β		16	
	23.0	22.6		b 14.0	b 14.1	a 18.4		ממוצע	

טבלה 2.36: מספר העלים הסופי וגובה עמודי התפרחת בתנאי אורך יום שונים ובמינונים שונים של GA_3 בשלושה זנים של כרפס (ניסוי 2.3.12 ד').

ה ז ן	מספר עלים סופי	גובה עמודי התפרחת (ס"מ)
אלבסטר	a 16.8	a 2.8
בר	b 15.4	a 2.0
פלורידה	c 14.3	b 1.1

* גובה עמודי התפרחת הממוצע כולל גם את צמחי הביקורת אשר לא הפריגו.

בשלושת הזנים (טבלאות 2.29, 2.30). אורך העלה מספר 15 (שהיה העלה המייצג) גדל בהשפעת תנאי י"א, ב-24 עד 62 אחוזים בזנים השונים בהשוואה לתנאי י"ק. הטיפול בג'יברלין הביא לידי התארכות ניכרת של העלים בשלושת הזנים בתנאי י"ק, ואילו בתנאי י"א היתה השפעת הג'יברלין קטנה יחסית. ככלל, עלי הזן אלבסטר היו הארוכים ביותר ועלי הזן פלורידה היו הקצרים ביותר. האורך היחסי של הפטוטר היה גדול יותר בתנאי י"א: הטיפול ב- GA_3 הביא לידי התארכות הפטוטר בשני אורכי היום, אולם אורכה היחסי של הפטוטר גדל רק בתנאי י"ק. מספר העלים הסופי היה שווה בשלושת הזנים וגדול יותר בתנאי י"ק. הטיפול ב- GA_3 הפחית במידה קטנה את מספר העלים בתנאי י"ק ולא השפיע על מספרם בתנאי י"א.

השפעה בולטת של אורך היום על תגובת הצמחים לטיפול ב- GA_3 אפשר לראות בטבלה 2.31. בצמחים שלא קיבלו טיפול ב- GA_3 , האטו תנאי י"א את קצב ליצור העלים, אולם הטיפול ב- GA_3 האט את קצב ליצור העלים במידה ניכרת יותר מאשר אורך היום ואף ביטל את ההבדלים שבין שני המשטרים הפוטופריודיים. בתנאי י"ק היה גובה עמודי התפרחת בשני הזנים כמעט כפול מאשר בתנאי י"א. מועד תחילת ההפרגה היה מוקדם יותר בתנאי י"ק (לא מופיע בטבלה). עמודי התפרחת של זן הכר היו גבוהים מאלה של הזן פלורידה בשני תנאי אורך היום.

כאשר הושוותה השפעת י"ק, י"א ושכירת לילה (ש"ל) על צמחים מהזן פלורידה (טבלה 2.33) הסתבר שלטיפולים הללו לא היתה השפעה על מספר העלים הסופי. מאידך גיסא, גובה עמודי התפרחת הושפע מן הטיפול הפוטופריודי: י"ק הביא לידי עמודי תפרחת גבוהים יותר מאשר טיפולי י"א וש"ל.

תגובת הצמחים משלושה זנים למספר מינונים של GA_3 נבדקה בשלושה אורכי יום: 8, 14 ו-16 שעות. קצב הגידול של עמודי התפרחת מתואר בציור 2.17. ואפשר לראות בו שהזן אלבסטר הקדים להפריג בהשוואה לזן הבר, והזן פלורידה החל להפריג לאחר שניהם.

עמוד התפרחת שנוצרו בתגובה ל-4 טיפולים בשבוע (20 מיקרוגרם כ"א) היו גבוהים באופן מובהק מעמודי התפרחת שנוצרו בתגובה לשני טיפולים בשבוע, 40 מיקרוגרם כ"א, החל מהיום ה-21 לאחר תום הטיפולים (ציור 2.17). למרות האינטראקציה הקיימת בזנים השונים בין המינון ואורך היום (ציור 2.17), הרי עמודי התפרחת בשלושת הזנים שגדלו ב-8 שעות אור היו באופן מובהק גבוהים יותר מעמודי התפרחת שהתפתחו ב-14 שעות אור, ב-14 שעות אור היו עמודי התפרחת גבוהים יותר מאשר ב-16 שעות אור, פרט למועד הבדיקה האחרון (43 ימים מתום הטיפול).

אורך היום השפיע על מספר העלים הסופי (טבלאות 2.34, 2.35). בצמחים שלא קיבלו טיפול בג'יברלין, היה הבדל מובהק במספר העלים בין 8 שעות ובין אורכי היום הגדולים יותר. בצמחים שקיבלו טיפול 2×40 לא היה הבדל מובהק במספר העלים, ואילו בצמחים שקיבלו טיפול של 4×20 היה הבדל קטן מאוד אבל מובהק בין שלושת תנאי הפוטופריודה: ב-8 שעות אור (י"ק) היה מספר העלים הגדול ביותר, ואילו ב-16 שעות אור היה בד"כ מספר העלים הקטן ביותר, ובממוצע של שלושת הזנים ההבדל היה מובהק. הטיפול ב- GA_3 הקטין, בצורה מובהקת, את מספר העלים הסופי בכל אורכי היום, ללא הבדל בין המינונים. בניסוי זה נבחנה גם השפעת הזן על מספר העלים וההפרגה (טבלאות 2.34, 2.36). בזן אלבסטר נוצרו כמשך הניסוי יותר עלים מאשר בזן הבר, ואילו בזן פלורידה נוצר המספר הקטן ביותר של עלים. גובה עמודי התפרחת הממוצע בזן הבר ובזן אלבסטר היה דומה, ובשניהם היו עמודי התפרחת גבוהים יותר משל הזן פלורידה.

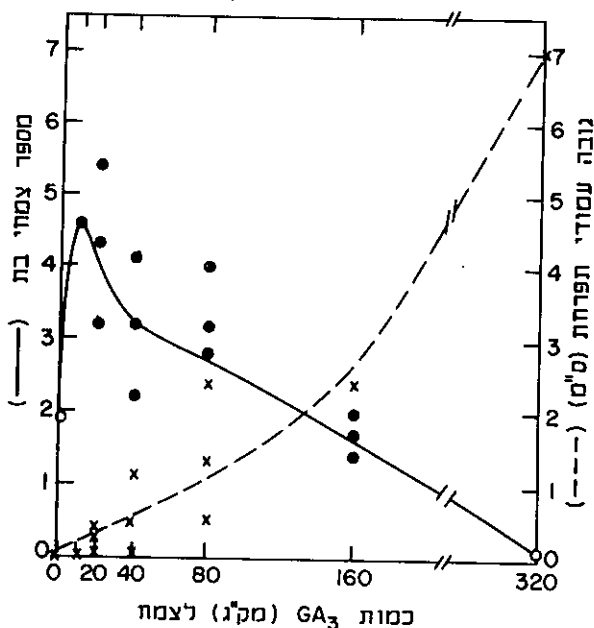
2.3.13 הקשר בין כמות הג'יברלין ומינונו

א. הזן פלורידה נזרע בחממה בנובמבר 1976 במגשי חישתיל 4.2×4.2 ס"מ, שם הם גדלו עד תום הניסוי. בהיותם בעלי 7 עלים חולקו הצמחים ל-13 קבוצות, אשר קיבלו כמויות שונות ומינונים שונים של GA_3 . השפעת הטיפולים על גובה עמודי התפרחת, מספר העלים ומספר צמחי-הבת מסוכמת בטבלה 2.37. היחס בין גובה עמודי התפרחת ובין מספר צמחי-הבת מתואר בציור 2.19.

טבלה 2.37: השפעת כמות הג'יברלין והמינון על ההפרגה, מספר העלים ומספר צמחי-בת בשושנת בצמחי כרפס מהזן פלורידה (ניסוי 2.3.13 א')

כמות GA_3 לצמח (מיקרוגרם)	מינון *	גובה עמוד התפרחת (ס"מ)	מספר עלים סופי	מספר צמחי בת לצמח	צמחי-בת לצמח (ממוצע)
0		0	24.4 ± 0.5	1.8 ± 1.0	1.8
10	10x1	0	20.2 ± 0.6	4.6 ± 0.7	4.6
20	10x2 20x1	0.4 ± 0.2 0.1 ± 0.1	16.4 ± 0.2 17.2 ± 0.1	3.2 ± 1.1 5.4 ± 0.9	4.3
40	10x4 20x2 40x1	1.1 ± 0.6 0.4 ± 0.1 0.1 ± 0.1	16.2 ± 0.4 16.6 ± 0.4 18.2 ± 0.7	2.2 ± 0.8 3.2 ± 0.6 4.2 ± 0.6	3.2
80	20x4 40x2 80x1	2.4 ± 0.9 1.1 ± 0.4 0.5 ± 0.3	16.2 ± 0.2 14.8 ± 0.2 16.2 ± 0.4	4.0 ± 1.9 1.4 ± 0.5 3.2 ± 1.3	2.9
160	40x4 80x2	2.4 ± 0.7 2.4 ± 0.6	15.2 ± 0.5 15.2 ± 0.7	1.4 ± 0.7 2.0 ± 0.6	1.7
320	80x4	7.0 ± 1.1	15.8 ± 0.4	0.2 ± 0.2	0.2

* הסיפרה משמאל - מק"ג GA_3 בנתינה, הסיפרה מימין - מספר הנתינות.



ציור 2.19: השפעת כמות הג'יברלין לצמח על גובה עמודי התפרחת (x) ועל מספר צמחי-הבת (●) (ניסוי 2.3.13 א').

הגדלת כמות הג'יברלין לצמח הביאה לידי הגבהת עמודי התפוחת. בכל אחת מהכמויות 20 עד 80 מיקרוגרם לצמח, חלוקת הכמות הכללית למספר רב יותר של מנות הביאה לידי הגבהת עמודי התפוחת. צמחים שקיבלו 160 מיקרוגרם בשניים או בארבעה מינונים פיתחו עמודי תפוחת בעלי גובה זהה.

מספר העלים הסופי פחת בעקבות הטיפול ב-GA₃. גם כמות של 10 מיקרוגרם GA₃, שלא היתה מספקת כדי לגרום הפרגה, הביאה לידי הפחתה במספר העלים. הגדלת המנה ל-20 מיקרוגרם גרמה הפחתה נוספת, אולם הגדלת המנה מ-20 עד 320 מיקרוגרם לצמח לא השפיעה על הפחתה במספר העלים. נוסף לכך, שלא כמו בהפרגה, אין השפעה למינון על מספר העלים.

מספר צמחי-הבת גדל בצורה ניכרת לאחר הטיפול ב-10 עד 80 מיקרוגרם GA₃ לצמח (פרט ל-2 × 40). מספר צמחי-הבת בצמחים שקיבלו 160 מיקרוגרם לצמח היתה דומה לביקורת, ואילו 320 מיקרוגרם לצמח דיכאו את יצירת צמחי-הבת כמעט כליל.

2.3.14 דיכוי הפרגה בעזרת חומרים מננסים

א. הזן פלורידה נזרע בחממה ב-17.9.75, ולאחר 7 שבועות הועתקו הצמחים לעציצים בקוטר 15 ס"מ, בהיותם בעלי 12 עלים הועברו הצמחים לקיוט בתא צמיחה, בטמפרטורה של 12/6 מ"צ, למשך חודשיים. בתום הקיוט הוצאו הצמחים החוצה. הצמחים חולקו ל-8 קבוצות, ואלה קיבלו את הטיפולים הבאים:

- א. 2000 C.C.C. ח"מ פעמיים בשבוע, במשך חודש הקירור הראשון;
- ב. 2000 C.C.C. ח"מ פעמיים בשבוע, במשך חודש הקירור השני;
- ג. B9 5000 ח"מ, פעמיים בשבוע, במשך חודש לאחר הקירור;
- ד. טיפולים א + ב;
- ה. טיפולים ב + ג;
- ו. טיפולים א + ג;
- ז. טיפולים א + ב + ג;
- ח. קירור ללא תוספת חומרים מננסים.

הטיפול ב- C.C.C. ניתן בתמיסה אשר שטפה את הצמח; חלק מן התמיסה נלכד בחיקי העלים ורובה נספג בקרקע - באופן שהחומר נקלט דרך העלים ודרך מערכת השורשים. הטיפול ב-B9 ניתן על-ידי ריסוס עד נגר. השפעת הטיפולים מסוכמת בטבלה 2.38.

טבלה 2.38: השפעת השימוש בחומרים מננסים על ההפרגה ותכונות אחרות של צמחי כרפס מהזן פלורידה (ניסוי 2.3.14 א'):

מספר צמחי בת לצמח	מספר עלים סופי לצמח	ימים לתחילת הפרגה *	גובה עמוד התפרחת (ס"מ)	הטיפול
8.2±0.9	40.6±1.0	20	42.0±2.9	א. ** I CCC
6.6±1.0	39.0±0.8	15	40.0±1.9	ב. II CCC
8.4±1.2	39.4±0.9	13	23.5±0.9	ג. III B9
8.2±0.7	43.4±0.5	11	43.4±1.5	ד. II + I CCC
8.2±0.6	40.0±1.0	20	22.7±2.7	ה. B9 + II CCC
10.8±1.6	43.8±0.7	17	27.4±0.7	ו. B9 + I CCC
9.4±0.9	43.6±1.4	20	25.0±1.1	ז. B9+(I+II) CCC
4.7±0.9	40.8±0.8	11	45.0±2.9	ח. בקורת

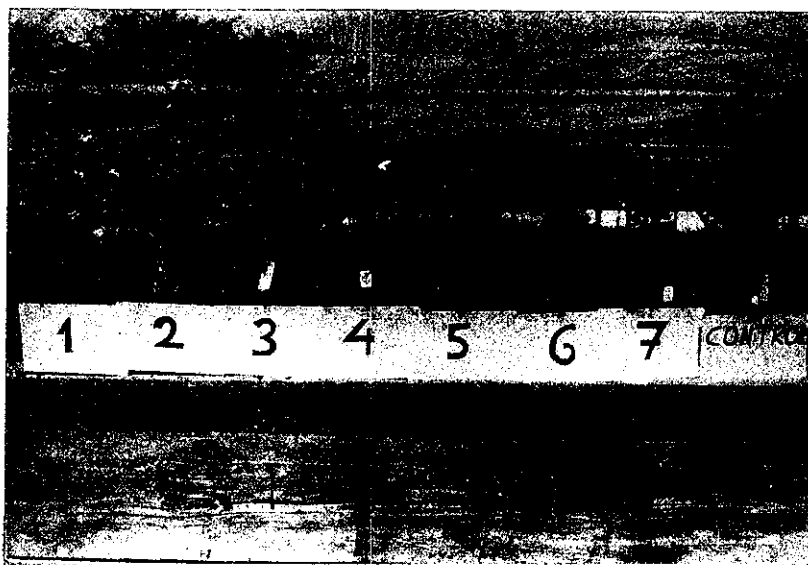
* מחושב מתום הטיפול B9.

** I - הטיפול ניתן בחודש קיט ראשון.

II - " " " " שני

III - " " " במשך חדש, לאחר שני חודשי הקיט.

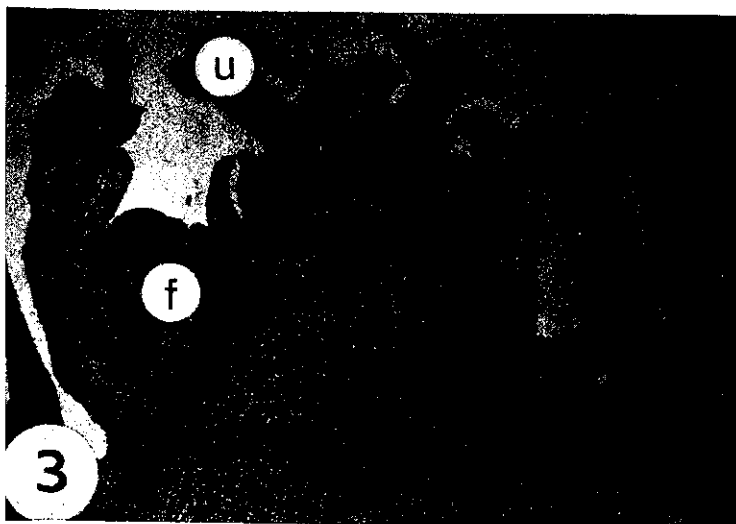
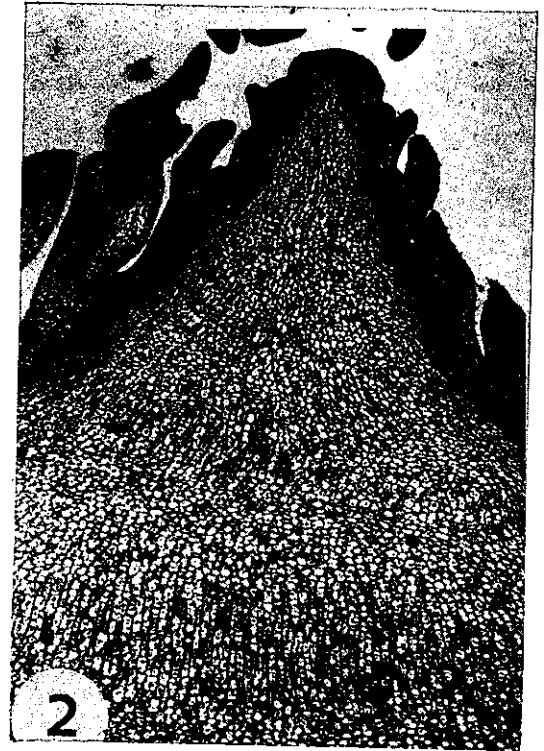
C.C.C. שניתן בחודש הקיט הראשון או בחודש הקיט השני, או בשני החודשים יחד, לא השפיע על גובה עמודי התפרחת (טיפולים א, ב, ד). הטיפול ב-B9 לאחר שני חודשי קיט השפיע על הקטנת גובה עמודי התפרחת בערך בחצי, ללא קשר לטיפול המוקדם ב-C.C.C. (השווה טיפול ג' לטיפולים ה, ו, ז, ראה תמונה 2.7). הטיפולים המשולבים של C.C.C. ו-B9 גרמו דחייה במועד תחילת ההפרגה (טיפולים ה, ו, ז), לעומת הטיפול ב-B9 עצמו או ב-C.C.C. עצמו (פרט לטיפול א') שלא דחו את מועד תחילת ההפרגה. הטיפולים השונים לא השפיעו על מספר העלים הסופי, אך הטיפול ב-B9 גרם להקטנת אורכם (אין נתונים). כל הטיפולים הגדילו בצורה ניכרת את מספר צמחי-הבת, ללא קשר עם גובה עמוד התפרחת או מועד תחילת ההפרגה.



תמונה מס' 2.7: השפעת הטיפול ב-C.C.C או B9 בשלבים השונים של הקיוט על ההפרגה והפריחה. (הטיפולים מצוינים בטקסט - ניסוי 2.3.14 א').

2.3.15 היסטולוגיה של הקדקוד בעמוד התפרחת

לצמח הכרפס, במצב הווגטטיבי, קודקוד שטוח היוצר עלים (תמונה 2.8-1). בעקבות קיוט מתאריך קודקוד הצמיחה לצורה קונית ומתחילה היווצרות של עמוד התפרחת. בעמוד תפרחת באורך 0.5 ס"מ אפשר לראות, שהקודקוד עבר דיפרנציאציה לקודקוד רפרודוקטיבי. בחיקי הפרימורדיה הצעירים של העלים (ולא בחיקי הפרימורדיה המבוגרים יותר) נוצרים קודקודים רפרודוקטיביים שיתפתחו לענפים צדדיים נושאי תפרחות (ראה תמונה 2.3). פרקי עמוד התפרחת הצעיר מאופיינים על-ידי עמודי תאים, ואילו במפרקים התאים מפוזרים יותר (תמונה 2.8-2). בעמוד תפרחת באורך 2 ס"מ (תמונה 2.8-3), כבר נראים בתפרחת הקודקודית הפרימורדיה של הסוככים המורכבים וענפים צדדיים נושאי תפרחות בדרגת התפתחות מוקדמת יותר. ייצור הפרימורדיה של עלים נפסק, והפרימורדיה של העלים הצעירים ביותר קטנים ובלתי מפותחים.



תמונה 2.8: קודקוד הצמיחה של צמח כרפס מהזן פלורידה. 1. בצמח וגטטיבי. 2. על עמוד תפוחית באורך 0.5 ס"מ בעקבות קיוט. 3. על עמוד תפוחית באורך 2.0 ס"מ בעקבות קיוט. 4. על עמוד תפוחית בגובה 15 ס"מ בעקבות טיפול ב-GA₃. f = פרימורדיום של ענף צדדי נושא תפוחית. u = פרימורדיום של הסוכך האמירי. v = ענף צדדי וגטטיבי.

קודקוד הצמיחה בעמוד תפוחת באורך 15 ס"מ, שהתפתח כתוצאה מטיפול בג'יברלין, נשאר וגטטיבי ואינו עובר דיפרנציאציה לקודקוד רפרודוקטיבי (תמונה 2.8-4). בחיקי העלים לא נוצרים סעיפים רפרודוקטיביים, ובמקומם נוצרים ענפים וגטטיביים צדדיים ("צמחי-בת" עיליים), כפי שהם נראים בתמונה 2.6.

ד י ו ן 2.4

בחירת החומר הצמחי 2.4.1

אחת הבעיות שהתעוררו בתחילת העבודה היתה טיבו של החומר הצמחי למחקר. בעזרת ריבוי וגטטיבי אפשר לקבל קווים (קלונים) אחידים מבחינה גנטית. שימוש בסוג זה של צמחים מקובל במחקרים הבוחנים את השפעת הפוטופריודיזם או הקיוט, והוא מבטיח וריאביליות מינימלית בתוצאות. השימוש בזרעים, אפילו בזנים יציבים מאוד, מביא לידי קבלת אוכלוסיות צמחים בלתי אחידה. אולם לימוד בעיות ההפרגה והפריחה בכרפס יעיל יותר כאשר עובדים עם האוכלוסיות הטבעיות של זן תרבותי מסוים או של כרפס בר; בצורה כזו אפשר למצוא הבדלים אמיתיים בין הזנים השונים ואפשר ללמוד על תגובת המין לגירוי הסביבה. לכן הוחלט להשתמש מדי שנה בצמחים שמקורם מזרעים חדשים, שהתקבלו מחברות זרעים בחו"ל או שנאספו בארץ (ראה הפרק "שיטות וחומרים").

השפעת גיל הצמח על הרגישות לקיוט 2.4.2

בדיון בהשפעת גיל הצמח על הרגישות לקיוט יש להתייחס גם לגורמים אחרים כגון הזן, עוצמת הטיפול ומשכו וגורמי-סביבה נוספים. מקובל שבכרפס הזרעים אינם יכולים לעבור קיוט והצמח צריך להגיע לגודל מסוים כדי שיהיה רגיש לקיוט (Vince-prue, 1975). בנוסף לכך נמצא, שעם התבגרות הצמח גדלה רגישותו לקיוט, כפי שהדבר התבטא באחוז הצמחים המפריגים (Jones, 1973) או במהירות ההפרגה (Lang, 1965). על גבור הרגישות לקיוט עם התבגרות הצמח נמסר גם בגזר (Fisher, 1956) ובסלק (Margara, 1957), ואילו בתרד לא נמצא שלב יובנלי (Parlevliet, 1967).

מבין שלושת הזנים, שעליהם מבוססת עבודה זו, נבחרה השפעת גיל הצמח בעיקר בשניים - הזן פלורידה וזן הבר. בשני הזנים הסתבר, שהתבגרות הצמח מגדילה את רגישותו לקיוט. הדבר מתבטא בגובה עמודי התפרחת (ציורים 2.1 א', 2.2 ב', 2.3 ב') באחוז הצמחים המפריגים (זן הבר ציור 2.1 א', הזן פלורידה - טבלה 2.1) ובאחוז הצמחים הפורחים (טבלה 2.2 א'). אולם אין בכרפס יובנליות מוחלטת, כפי שהיא באה לידי ביטוי בשכרון (1960, Chouard); שכן גם הצמחים הצעירים ביותר, בעלי 1 עד 3 עלים - הפריגו, אף כי היו פחות רגישים לקיוט. ואילו בצמחים מבוגרים יותר, מגיל 4 עלים ומעלה, גיל הצמח לא השפיע על מועד תחילת ההפרגה והפריחה ולא על אחוז הצמחים המפריגים בתנאי הקיוט הנתונים (טבלה 2.2 א').

נביטת זרעי הבר (כפי שנצפתה במעגן-מיכאל) מתחילה בחודש דצמבר. יש להניח, שבחורף הראשון לחייהם צעירים הנבטים מכדי להגיב לעוצמת קיוט כזו הנגרמת על-ידי טמפרטורות החורף, וזוהי הסיבה לכך שהכרפס הוא צמח דו-שנתי (Zohary and Feinbrun-Dothan, 1966; Vince-Prue, 1975).

2.4.3 הקשר בין משך הקיוט ובין גיל הצמח

Barendse (1964) מצא ביזהוב (*Cheiranthus allionii*) שזרעים היו רגישים לקיוט כמשך 3 שבועות. צמחים צעירים לא הגיבו למשך דומה ועם התבגרותם, עד גיל מסוים, גברה רגישותם. מעבר לגיל זה פחתה הרגישות עם התבגרות כפי שהדבר התבטא באחוז הצמחים הפורחים ובמשך הזמן עד תחילת הפריחה. לא ניתן הסבר לתופעה זו. Junges (1959) מצא, בכרפס ובגזר, שאופטימום משך הקיוט היה 6 שבועות; הארכת הקיוט מעבר לזמן זה הביאה לידי דיכוי ההפרגה. בניסוי ההקדמי לבדיקת הנושא נמצא, שהארכת הקיוט הביאה בדרך-כלל לידי הגדלת האפקט. הזן פלורידה וזן הבר לא הפריגו בתגובה למשכי זמן קצרים יותר מ-60 ימי קיוט בטמפרטורה 12/6 מ"צ. הארכת הקיוט מ-8 ל-12 שבועות הביאה לידי הקדמת מועד תחילת ההפרגה והפריחה בכל הגילים שנבדקו (טבלה 2.2 ב') והגבהת עמודי התפרחת בזן הבר (ציור 2.3). לעומת זאת, משך הקיוט לא השפיע על גובה עמודי התפרחת בזן פלורידה (ציור 2.2). 8 שבועות קיוט הספיקו להביא לידי הפרגה כמעט בכל הצמחים ובכל הגילים (טבלה 2.2 ב'), כפי שהספיקו 74 ימי קיוט לכלל הגילים שנבדקו בזן אלבסטר ובזן הבר (טבלה 2.1). בשטחי כרפס מסחריים נהוג לשתול שתילים בגיל 5-7 שבועות (6-10 עלים), ומסתבר שזהו גיל רגיש מאוד לקיוט. לכן קרוב לוודאי, שאין אפשרות למנוע את הפרגתם המהירה של הצמחים אם הם נשתלים בתחילת החורף, ובכך אובד ערכם הכלכלי.

2.4.4 השפעת הטמפרטורה לפני הקיוט ואחריו

העברת הצמחים לטמפרטורה גבוהה מיד לאחר הקיוט גורמת לביטול השפעתו. על כך נמסר במינים רבים 1934, Chroboczek ; Friend and Purvis , 1963 ; Barendse , 1964) ובכרפס (Thompson , 1933 ; Wolf , 1963). אפקט זה, של הטמפרטורה הגבוהה, נקרא בשם דה-ורנליזציה והוא בוודאי גרם לכך שהצמחים, שהועברו לטמפרטורה של 25 מ"צ לאחר קיוט במשך חודש (טבלה 2.3), לא הפריגו, ואילו הצמחים שהועברו לטמפרטורה 22/17 מ"צ בפיטוטרון (צינור 2.1) והצמחים שהועברו לטמפרטורה 15 מ"צ (טבלה 2.3) - הפריגו, ובמקרה השני - אף פרחו.

מאידך גיסא, טמפרטורה נמוכה הבאה בעקבות הקיוט מאיטה את קצב הפריחה (Barendse , 1964) וההפרגה (טבלאות 2.25, 2.26).

טמפרטורה גבוהה מקטינה גם את השפעת הקיוט הניתן בעקבותיה במינים רבים (Napp-Zinn , 1957, מצוטט ב-Purvis , 1961 ; Friend and Purvis , 1963 , Pierik , 1967) וגם בכרפס (Thompson , 1929). Barendse (1964) קרא לאפקט זה אנטיורנליזציה, והוא כנראה גורם לכך שהצמחים שקיבלו קיוט במשך חודש לאחר שהייה בבית הרשת בחודשי הקיץ, כאשר טמפרטורת היום עולה על 30 מ"צ (טבלה 2.3, טיפול 4) - איחרו להפריג בהשוואה לצמחים שקיבלו קיוט באותו משך-זמן לאחר שהייה בטמפרטורה של 25 מ"צ (טיפול 2). שני חודשי קיוט ביטלו אפקט זה (טיפול 6).

2.4.5 השפעת הפוטופריודה וטיב האור על התגובה לקיוט

הפוטופריודה משפיעה על תגובת הצמח לקיוט לפני הטיפול, בזמן הטיפול ולאחר הטיפול. שהייה של צמחי יזהוב במשך 3-4 שבועות כתנאי י"ק לפני הקיוט גרמה דחילה בפריחה - וגם אפקט זה נקרא בשם אנטיורנליזציה (Barendse , 1964 ; Wellensiek , 1965). השפעת אורך היום על התגובה לקיוט היתה קשורה בטיב האור. כאשר האור בא מנורות פלואורסצנט הקטינה הארכת משך ההארה את אחוז צמחי היזהוב הפורחים, וכאשר הוא בא מנורות להט - ההשפעה היתה הפוכה. לאחר הקיוט הגדילו תנאי י"א את אחוז הצמחים הפורחים והקטינו את משך הזמן עד תחילת הפריחה. Fisher (1956) מצא, שבגזר י"ק (12 שעות אור) לפני הקיוט גרם להקדמת הפריחה ולהגדלת

אחוז הפורחים, ואילו אחרי הקיוט י"א (18 שעות אור) עודד פריחה. מתוצאות ניסויינו מסתבר, שטיפול של שבירת לילה באור אדום, או ע"י אור מנורות להט - גורם דחייה במועד תחילת ההפרגה והפריחה בכל הזנים שנבחנו (טבלאות 2.4, 2.8), הקטנה באחוז הצמחים המפריגים והפורחים (טבלאות 2.4, 2.6) והקטנה בגובה עמודי התפרחת (הזן פלורידה - טבלה 2.7). י"א, שנגרם ע"י תוספת אור מלאכותי מעבר לאורך היום הנורמלי, משפיע כמו שבירת לילה על כל התופעות שהוזכרו לעיל, ובדרך-כלל עוצמת העיכוב גדולה יותר (טבלאות 2.6, 2.7). אחד ההסברים לתופעה זו הוא, שבתנאי י"א המיחזור (Turnover) של הג'יברלינים האנדוגניים מהיר יותר מאשר בתנאי י"ק (van den Ende and Zeevaart, 1971).

השפעת אורך היום לאחר הקיוט היתה הפוכה. י"ק (8 שעות) לאחר הקיוט דיכא את ההפרגה והפריחה, ללא קשר עם אורך היום בזמן הקיוט (טבלה 2.8). לא היתה פה תופעה של עידוד ההפרגה והפריחה ע"י הארכת היום, כי בהשוואה לאורך יום נורמלי, שהיה אז $10\frac{1}{2}$ עד $11\frac{1}{2}$ שעות, טיפול י"א לא השפיע על אחוז הצמחים המפריגים או הפורחים. רק עמודי התפרחת שהתפתחו בתנאי י"א היו גבוהים יותר מאלה שהתפתחו בתנאי יום נורמלי (תמונה 2.1).

תנאי י"ק בזמן הקיוט מעודדים את תגובת הצמח בדגניים כמו סיסנית (Peterson and Loomis, 1949), שיפון (Purvis and Gregory, 1937), ציבורית ההרים (Gardner and Loomis, 1953; ו-Bromegrass (Newell, 1951); השניים האחרונים דורשים העברה לתנאי י"א. לאחר הקיוט. לא ידועים לנו צמחים דו-פסיגיים המתנהגים בצורה דומה, אולם נמסר על זירוז ההפרגה והפריחה ב-Chondrilla, ע"י הגדלת אורך היום ביחד עם קיוט (Cuthbertson, 1966). Cooper (1950) טוען, שרוב הדגניים הדו-שנתיים דורשים חשיפה מוקדמת לתנאי חורף (ימים קצרים ו/או טמפרטורה נמוכה), לפני שהם יכולים להגיב להתארכות היום. טענה זו מחזקת טענה קודמת, שהדגניים אינם צי"א אלא ציק"א או צמחי טמפרטורה נמוכה ← טמפרטורה גבוהה (Murneek, 1948). Hanisova and Krekule (1975) מצאו שאור רצוף דיכא את ההפרגה ועודד פריחה ללא הפרגה בזנים שונים של כרפס שורש. אבל חוקרים אלה, כמו אחרים (Vince-Prue, 1975), מתייחסים אל הכרפס כאל צמח יום נאוטרלי. על-סמך התוצאות המובאות כאן אנו נוטים לאשר את הנחתה של Therman (1957), שהכרפס הוא צמח הדורש קור וימים קצרים להשראת פריחה ולייחס את הכרפס לאותה קבוצת צמחים שאליה מיוחסת קבוצת הדגניים הדו-שנתיים (Murneek, 1948).

גם כרפס הבר, בהגיעו לגיל תגובה, מקבל את ההשראה להפרגה על-ידי הטמפרטורות הנמוכות של החורף בנוכחות תנאי י"ק ובאביב, עם התארכות היום ועליית הטמפרטורה - הוא מפריג ופורח. בכך הוא גם מתאים לסכימה המחלקת את מהלך הפריחה בדגניים לשלוש פזות: (Gardner and Loomis, 1953):
(א) השראה ע"י י"ק + קיוט; (ב) איניציאציה בתנאי יום יותר ארוך וטמפרטורה יותר גבוהה; (ג) התפתחות בתנאי יום ארוך וטמפרטורות בינוניות.

Cooper (1950) מציין בעבודתו, שדרישות אורך היום והטמפרטורה של מינים שונים תלויות באזורים הגיאוגרפיים שלהם. זנים ים-תיכוניים אינם דורשים תנאי חורף, ואילו דו-שנתיים מצפון-מערב אירופה דורשים תנאים מוגדרים של אורך יום. ניסיונו לבחון הנחה זו בכרפס בר, בדרך של השוואה בין תגובת צמחים שמקורם בישראל (ים-תיכוני) ובין תגובת צמחים שמקורם בהולנד (צפון-מערב אירופה) לקיוט בתנאי אורך יום נורמלי ואורך יום של 16 שעות. אולם הצמחים שמקורם בהולנד לא הפריגו בשום תנאי של אורך יום. תנאי אותו חורף לא היו מספיק אינדוקטיביים להפרגה (ראה ציור 2.1), כיון שגם הצמחים מישראל לא הפריגו בתנאי י"א, ואילו בעונות הקודמות הם הפריגו ופרחו באותם תנאי אורך יום (טבלה 2.6).

יש צמחים דו-שנתיים, שבהם אפשר להחליף קיוט ע"י י"ק (Harrington et. al., 1959; Napp-Zinn, 1961). Vince-Prue (1975) טוענת, שצמחים כאלה הם צי"א, ולכן הם יכולים להחשב ציק"א, ניסיונו לגרום הפרגה ע"י החזקת צמחי כרפס זמן ממושך (חודשיים) בתנאי י"ק בטמפרטורה לא אינדוקטיבית ולהעבירם לאחר מכן לתנאי י"א. הצמחים לא הפריגו. מכאן שהכרפס איננו נמנה עם קבוצה זו של צי"א.

חלק ניכר מהפיטוחרום בצמח הוא במצב Pfr בסוף היום ולהארה באור אדום בסוף היום יש השפעה מועטה על עידוד הפריחה בצי"ק ואילו השפעת ההארה באדום רחוק תלויה בתקופת האור שקדמה לה (Vince-Prue, 1975), אף כי מקובל שהיא מעכבת פריחה בצמחים אלה (Esashi and Oda, 1964). ככלל, אין תגובה אחידה של הצמחים להארה בסוף היום (Vince-Prue, 1975). תוצאות ניסויינו אינן מוסיפות להבנת הנושא. כיוון שלהארה בסוף היום באור אדום או אדום רחוק לא נמצאה השפעה אחידה, ותוצאות ניסוי אחד סותרות או שאינן תואמות את תוצאות הניסוי הקודם, הן לגבי ההפרגה והן

לגבי קצב ייצור העלים (טבלה 2.4) - יתכן שהדבר נובע מרמה גבוהה של אדום רחוק באור השמש בסוף היום, והארה קצרה באדום רחוק איננה משפיעה. גם הארה קצרה באדום בסוף היום לא השפיעה והסיבה לכך איננה ברורה.

2.4.6 השפעת חימום השתילים לפני השתילה בשדה

כפי שכבר נאמר, טמפרטורה גבוהה הניתנת לצמח לפני הקיוט, כמו אחרי הקיוט, מקטינה את השפעתו או מבטלת אותו כליל. עובדות אלה עוררו את השאלה, מה תהיה השפעת הטמפרטורה הגבוהה אם תינתן במהלך הקיוט. Thompson (1944) מצא שגידול כרפס בטמפרטורה של 5-10 מ"צ לחילופין כל 12 או 24 שעות בטמפרטורה 15/20 מ"צ פעל כמו מחצית הזמן ב-5-10 מ"צ. בשיפון נמצא ש-3 ימים בטמפרטורה 35 מ"צ מדכאים פריחה רק אחרי משכי קיוט קצרים, ולאחר 12 שבועות קיוט אין לטמפרטורה הגבוהה השפעה (Purvis and Gregory, 1952). מידת הדח-ורנליזציה גדלה ככל שמתארכת השהייה בטמפרטורה הגבוהה (Margara, 1968). תוצאות דומות התקבלו גם ביזהוב (Bardense, 1964).

מכיון שהדח-ורנליזציה היא תופעה מוכרת בכרפס - הוחלט לבחון מה תהיה ההשפעה של חשיפת צמחים לטמפרטורה גבוהה בזמן העברת השתילים מהמשתלה לשדה; ולאחר שנוכחנו לדעת שי"א או שבירת לילה הניתנים בזמן הקיוט מפחיתים את השפעתו - בחננו את השפעתם במשתלה או בזמן שהצמחים נחשפו לטמפרטורה גבוהה.

חימום השתילים בטמפרטורה 35 מ"צ במשך 8 ימים לא השפיע על ההפרגה או הפריחה והארכת השהייה בטמפרטורה הגבוהה ל-16 או ל-14 ימים, גרמה דחייה או עיכוב ההפרגה והפריחה (טבלאות 2.9, 2.11, תמונה 2.4). החימום גרם גם הפחתה באחוז הצמחים המפריגים (טבלאות 2.10, 2.11), הנמכת עמודי התפרחת ולהחלשת הפריחה (טבלה 2.11) - כל זאת ללא השפעה על עוצמת הצימוח (טבלה 2.19, ציור 2.5). עוצמת הצימוח היא גורם בעל השפעה מכרעת על ההפרגה. הסתבר לנו, בניסויי-שדה ובתצפיות בשדות מסחריים, כי צמחים שדוכאו כתוצאה מחוסר מים או בגלל גורמי-סביבה אחרים - קצב ההפרגה שלהם היה איטי מאוד וגם עוצמת ההפרגה והפריחה היו קטנות יותר מאשר בצמחים שגדלו בצורה נורמלית.

השפעת החימום על הזנים S.B.-12 ו-S.B.96 הנוטם פחות להפרגה, גדולה יותר מאשר על הזנים פלורמרט או טנדרקריספ (טבלה 12, ציור 5 א') ולאור ההצלחה בדחיית ההפרגה של זנים אלה בניסוי חצי מסחרי (ציור 2.5) נעשים ניסיונות לפתח את הנושא בהיקף ארצי. הזנים S.B.-12 ו-S.B.96 נמנים עם קבוצת זנים של כרפס עלים המאופיינת, בין השאר, על-ידי שתי תכונות חשובות: האחת; נטייה להפריג לאט בהשוואה לזנים אחרים (כדוגמת הזן פלורידה) והאחרת - היותם מפותחים פחות מבחינה וגטטיבית. מכאן יש מקום להניח, שבזנים אלה קיים גורם גנטי המעכב את התפתחותם הווגטטיבית. עיכוב זה גורם להאטת הפרגתם, בדומה לצמחים המדוכאים של הזן פלורידה.

י"א או שבירת לילה במשתלה: יתכן שטיפולים אלה, המקטינים את השפעת הקיוט, הקטינו גם את רגישות הקודקוד ובכך הגדילו את השפעת החימום (טבלאות 2.10, 2.11). חימום השתילים פועל על ביטול השפעת הקיוט שקיבלו הצמחים במשתלה (דה-ורנליזציה), ובנוסף לכך הוא מפחית, כנראה, גם את השפעת הקיוט שמקבלים הצמחים לאחר שתילתם בשדה (אנטיורנליזציה). אם אכן עוברים הצמחים תהליך של דה-ורנליזציה לאחר המשתלה, הרי שבזמן גדילתם בשדה הם עוברים קיוט מחדש. מבין כל הנוסחאות המתארות את מהות הקיוט מבחינה ביוכימית, נוסחתם של Purvis and Gregory (1937, 1952) היא היחידה המתארת ריאקציה רוורסיבלית של הסובסטר הרגיש לקיוט. בנוסחאות האחרות כל התהליכים הם בלתי רוורסיבלים, והן מתארות את היעלמות הסובסטר. לכן אנו סבורים, שהסכימה של Purvis and Gregory משקפת נאמנה את התהליכים המתרחשים בזמן הקיוט והדה-ורנליזציה בצמחי הכרפס.

2.4.7 השפעת טמפרטורת הקרקע על ההפרגה

Hori et. al. (1970) מצאו התמיינות של פקעי פריחה בצמחי כרפס אשר נופם גדל בטמפ' 8-13 מ"צ ושורשיהם בטמפרטורה 13 עד 23 מ"צ. כאשר השורשים גדלו בטמפרטורה 28 מ"צ לא היתה התמיינות. הם מייחסים זאת לכך שלא היה בידוד מספיק של קודקוד הצמיחה.

בניסויינו נמצא שצמחי כרפס שמערכת השורשים שלהם גדלה בטמפרטורה גבוהה והנוף, כולל קודקוד הצמיחה, גדל בטמפרטורה אינדוקטיבית - לא הפריגו (ציור 2.6). הפרגה לא חלה גם כאשר בסיס הצמח הוחזק בגובה 10-15 ס"מ

מעל פני המים, וכתוצאה מכך השפיעה טמפרטורת המים רק על מערכת השורשים, בעוד שקודקוד הצמיחה והעלים הצעירים המקיפים אותו הושפעו במידה מועטה, בלתי אפקטיבית, על-ידי קרינת חום ישירה מהאמבט (טבלה 2.13). בניסוי זה הוצאו הצמחים לשתילה בשדה לפני שהחלה ההפרגה. מכאן, שלטמפרטורת בית השורשים היתה השפעה ישירה רק על האינדוקציה ולא על מהלך ההפרגה והפריחה, או על הגובה הסופי של עמודי התפרחת. אמנם חל שינוי קל בטמפרטורת הקודקוד, כנראה כתוצאה מעליית המים בצינורות ההובלה, אולם שינוי זה כשלעצמו איננו מסוגל לגרום את ההבדלים הגדולים בהפרגה. ביטול פריחה, המיוחס לטמפרטורת קרקע גבוהה, נמצא גם בחטה חורפית (Cooper, 1973).

מערכת השורשים פעילה מאוד בסינתזה של חומרי צמיחה מעודדים ומעכבים (Torry, 1970). Crozier and Ried (1971) הראו, שהשורש איננו מקום הסינתזה של ג'יברלינים אלא משתתף בהפיכת צורה בלתי פעילה של הג'יברלין לצורה פעילה. צמחי כרפס ששורשיהם גדלו בטמפרטורה גבוהה לא הפריגו גם לאחר הוצאתם מהמים. קשה להניח שהדבר נובע משיבושים שחלו במטבוליזם של הג'יברלין האנדוגני שלהם, כי כאשר כל הצמח נמצא בטמפרטורה גבוהה (32/27 מ"צ) - התגובה לטיפול בג'יברלין אקסוגני מהירה מאוד ומתבטאת בהפרגה מהירה (טבלאות 2.23, 2.24). סביר יותר להניח, שסינתזת המעכבים בשורש מזורזת בטמפרטורות גבוהות כי ה-Q10 שלה גבוה מזה של סינתזת הג'יברלין (כפי שהוצע על ידי Salisbury - מצוטט ב-Vince-Prue, 1975). המשמעות המעשית של תוצאות הניסויים היא, שאין צורך לחמם את הנוף במשתלות הכרפס כדי לגרום לדחיית ההפרגה בשדה. אפשר להשיג תוצאות דומות על-ידי חימום הקרקע בלבד ובהוצאות כספיות נמוכות יותר. נוסף לכך, במשתלה יימצאו קודקוד הצמיחה והעלים הצעירים שלידו סמוך מאוד לקרקע המחוממת, וללא ספק יושפעו מהטמפרטורה הגבוהה.

השפעת גיל הצמח על הרגישות לטיפול בג'יברלין

2.4.8

בדומה להשפעת גיל הצמח על הרגישות לקיוט, תלויה גם השפעתו על הרגישות לטיפול בג'יברלין - בעוצמת הטיפול, כלומר בכמות הג'יברלין שהצמח מקבל ובמינונו, וכפי שישתבר בהמשך - גם בתנאי סביבה אחרים. כתגובה לטיפול יחיד בן 10 מיקרוגרם לצמח הפריגו הצמחים הצעירים ביותר של זן הבר, בעוד שבזן פלורידה לא הפריג אף צמח ואילו כתגובה לטיפול ב-14 מיקרוגרם

GA_3 שניתן בשתי מנות בהפרש של שבוע, הביאה התבגרות הצמח מגיל עלה אחד עד גיל 4-5 עלים לידי הגבהת עמודי התפרחת. התבגרות נוספת של צמחי הזן פלורידה הביאה לידי הנמכת עמודי התפרחת (ציור 2.8), ואילו בזן הבר חלה עלייה בגובה עמודי התפרחת עם התבגרות הצמח, ללא ירידה מקבילה לזו שבזן פלורידה. על-סמך ניסויים אלה אפשר להסיק שבדומה לתגובה לקיוט, הצמחים הצעירים רגישים למנות קטנות של ג'יברלין אקסוגני ועם התבגרות הצמח גדלה הדרישה לג'יברלין. חיזוק למסקנות אלה אפשר למצוא בציור 2.9 המתאר את הקשר בין גיל הצמח ובין כמות הג'יברלין שהוא מקבל. כמות קטנה של GA_3 , 10 מיקרוגרם לצמח, גרמה הפרגה רק בצמחים הצעירים ביותר בשני הזנים. כמות זו לא הספיקה להתפרגת הצמחים הבוגרים יותר. עם הגדלת כמות הג'יברלין החלו להגיב גם צמחים אלה. כמות של 160 מיקרוגרם גרמה לדיכוי ההפרגה בצמחים הצעירים; לכן עמוד התפרחת שלהם היה קצר יותר מאשר בצמחים בגיל 5 עלים, שלגביהם היתה כמות זו אופטימלית, אולם עדיין לא מספקת לצמחים המבוגרים ביותר. בניסוי זה יכולה ההשפעה היחסית של גיל הצמח על גובה עמודי התפרחת, המתוארת בציור 2.19, לתת אינפורמציה על כמות הג'יברלין שכדאי לתת לצמחים בגילים שונים ואינפורמציה זו תהיה חשובה כאשר נדון בשימושים המעשיים בג'יברלין. מגמה דומה של הנמכת עמודי התפרחת בצמחים בוגרים, בתגובה לכמויות בלתי מספיקות של GA_3 , אפשר לראות בזן אלבסטר ובזן הבר (ציור 2.15). צמחים אלה, בייחוד בזן אלבסטר, איחרו להפריג גם כאשר טופלו בכמויות קטנות של GA_3 (טבלה 2.16). על הבדלים בתגובת הצמח לטיפול ב- GA_3 שניתן בגילים שונים נמסר גם בשיפון ובגזר. בראשון, טיפול בגיל 5 עלים גרם עיכוב הפריחה ויצירת שיבולת לא נורמלית, ואילו בגיל מאוחר יותר הביא לידי יצירת שיבולת נורמלית (Caso et. al., 1968). בגזר, טיפול בגיל 6-8 עלים זירז את הפריחה, פחות או יותר, וטיפולים בגיל מאוחר יותר גרמו האטה ודחיה בתגובה (Dickson and Peterson, 1960).

2.4.9 השפעת כמות הג'יברלין

הגדלת כמות הג'יברלין שהצמח מקבל מביאה לידי עלייה בגובהם הריאלי של עמודי התפרחת (ציורים 2.9, 2.15) וגם בגובהם היחסי (ציור 2.11) והקדמת מועד תחילת התפרגה (טבלה 2.16). העלייה בגובה עמודי התפרחת קשורה גם בהגדלת מספר הפרקים לעמוד (ציור 2.11, טבלה 2.17), באופן שעם הגדלת כמות הג'יברלין גדלים גם מספר הפרקים וגם אורכם. עם זאת, יש לזכור, שבצמחים צעירים עלולות כמויות גדולות של ג'יברלין לגרום לדיכוי ההפרגה (ציור 2.9).

2.4.10 השפעת סוג הג'יברלין

למעלה מ-50 סוגים של ג'יברלין נתגלו עד היום, חלקם מהווים שלבים שונים בביוסינתזה של הג'יברלינים הפעילים וחלקם נוצרים מג'יברלינים שסיימו את פעילותם. ההשפעה של ג'יברלינים שונים על ההפרגה והפריחה נבחנה במיני צמחים רבים, ובייחוד בצמחי שושנת. נמצא שבמינים שונים היו יעילים סוגים שונים של ג'יברלינים (Bukovac and Wittwer, 1958; Lang and Reinhard, 1961; Zeevaart, 1961), ואפילו זנים שונים באותו מין נבדלו ברגישות (Peterson and Yeung, 1972).

הג'יברלין הנפוץ ביותר במחקר ובשימוש חקלאי הוא GA_3 . הסתבר שבכרפס ג'יברלין זה (GA_3) היה יעיל יותר מתערובת GA_4 ו- GA_7 וגרם ליצירת עמודי תפוחית גבוהים יותר כאשר הטיפול ניתן ללא קירור מוקדם או בעקבותיו, אף כי אף אחד לא גרם לפריחה (טבלאות 2.14, 2.15). לכן הוחלט להשתמש רק בג'יברלין זה לצורך הניסויים. Palevitch and Thomas (1975) הראו שהתערובת GA_{4+7} היתה יעילה יותר מ- GA_3 בעידוד הנביטה של זרעי כרפס מושרים בחושך. מכאן, שאפילו באותו צמח נבדלים תהליכים שונים ברגישותם לג'יברלינים שונים.

2.4.11 השפעת הגומלין של קיוט מוקדם וטיפול בג'יברלין

טיפול בג'יברלין גורם בצמחי שושנת רבים להפרגה המלווה בפריחה, כמו בתגובה לקיוט. שילוב שני הגורמים הללו זירז פריחת כרובית (Leshem and Steiner, 1968) ובלוזניה זירז טיפול ב- GA_3 לפני הקיוט את הפריחה (Wellensiek, 1960).

צמחי כרפס מהזן פלורידה שקיבלו קיוט במידה בלתי מספקת להפרגה ובעקבותיו טיפול ב- GA_3 , אף הוא בכמות בלתי מספקת - הפריגו (טבלה 2.18). בצמחים שקיבלו כמות מספקת של ג'יברלין הוכפל גובה עמוד התפוחית ומשך הזמן עד תחילת ההפרגה קוצר במחצית לאחר קיוט. תוצאה דומה התקבלה גם בצמחים של כרפס בר, שקבלו משכי קיוט בלתי מספקים בתוספת כמויות שונות של GA_3 (ציור 2.16). מן התוצאות עולה, שבעקבות הקיוט גדלה רגישות הצמחים לטיפול ב- GA_3 . אופיה של רגישות זו אינו ברור. בעקבות עבודות רבות הגיעו למסקנה, שבתגובה לקיוט נוצר חומר הורמונלי. חומר

זה כונה על-ידי Melchers בשם "ורנלין" ועל ידי Gregory and Purvis בשם חומר "B"; בשתי ההיפותיזות החומר הופך, במספר שלבים, להורמון הפריחה. גם אם אין הסכמה באשר ליצירה מיידית של הורמון פריחה בעקבות הקיט - יש הסכמה לכך שהוא נוצר זמן-מה לאחר מכן (Wellensiek, 1964). זהותו של החומר אינה ידועה, ויש המייחסים חלק מהשפעותיו לג'יברלינים האנדוגניים הנוצרים בעקבות הקיט (Chailakhyan, 1970). קיט בלתי מספיק להפרגה, שבעקבותיו ניתן טיפול ב- GA_3 השפיע כאילו לצמח ניתנה כמות כפולה של ג'יברלין או אף כמות גדולה יותר (טבלה 2.18, ציור 2.16). קיט בלתי מספיק אין פירושו רק ייצור כמות בלתי מספקת של ג'יברלינים אנדוגניים להפרגה, כי אם לאחר הקיט מוסף ג'יברלין אקסוגני התגובה היא סינֶרְגִּיסטִית^k, יתכן שהקיט גם מגביר את רגישות הרקמה לג'יברלין האקסוגני, כפי שהוצע ע"י Purvis (1961) לגבי גורמי סביבה כגון אור וטמפרטורה.

2.4.12 השפעת הטמפרטורה על תגובת הצמח לטיפול בג'יברלין

עמודי התפרחת שנוצרו בבית רשת בעקבות הטיפול ב- GA_3 היו גבוהים יותר מאשר בחממה (טבלה 2.19), מכיון שבבית הרשת ניתן הג'יברלין בתוספת לטמפרטורת הלילה שהיתה נמוכה ואינדוקטיבית לכשעצמה, ואילו ביום הטמפרטורה בדרך-כלל גבוהה יותר ואיפשרה את ביטוייה של השפעת הג'יברלינים. אולם כאשר נבחנה ההפרגה כתנאי טמפרטורה קבועה בפיטוטרום הסתבר שעמודי התפרחת שנוצרו כתנאי הטמפרטורה הגבוהה (32/27 מ"צ), היו גבוהים פי 3 או יותר מעמודי התפרחת שנוצרו כתנאי טמפרטורה נמוכה (17/12 מ"צ), שבעצמה לא היתה אינדוקטיבית להפרגה (טבלאות 2.23, 2.24). ההפרגה כתנאי הטמפרטורה הגבוהה החלה 48 ימים לפני זו שבטמפרטורה הנמוכה. גם קצב ייצור העלים הואט בטמפרטורה הנמוכה, אבל לא באותו שיעור כפי שהואטה ההפרגה (טבלאות 2.23, 2.24). העלים שהתפתחו כתנאי טמפרטורה נמוכה היו ארוכים יותר מאשר בטמפרטורה גבוהה (טבלה 2.24), ובתגובה לטיפול ב- GA_3 התארכו העלים בטמפרטורה הגבוהה יותר מאשר בטמפרטורה הנמוכה. אולם ההבדל בשיעור ההתארכות בין שני תנאי הטמפרטורה היה קטן בהרבה מן ההבדלים בגובה עמודי התפרחת. ברור שטמפרטורה נמוכה משפיעה על תהליכי גידול מסוימים בצמח, כפי שהושפעו גם תהליכי ההפרגה והפריחה של שבת ריחני (Naylor, 1941; Wittwer and Bukovac, 1957b), מכיון שהמכניזם של התארכות העלה, בתגובה לטיפול בג'יברלין, שונה מהמכניזם של התארכות הגבעול (Jones, 1973), כל אחד

מתהליכים אלה מושפע בצורה שונה ע"י הטמפרטורה. לעובדה זו חשיבות כלכלית מכרעת אם רוצים להשתמש בג'יברלין להארכת הפטנטות, בלי לגרום להפרגה (ראה הפרק על ההתפתחות הווגטיבית). הטמפרטורה לפני הטיפול ב- GA_3 או בשעת הטיפול לא השפיעה על תגובת הצמח; השפיעו רק תנאי הטמפרטורה ששררו לאחר הטיפול (טבלאות 2.26, 2.27). העברת הצמח לטמפרטורה נמוכה לאחר הטיפול דיכאה את ההפרגה ואת ייצור העלים. אולם שהייה של שבועיים בטמפרטורה הנמוכה לא הקטינה את השפעת הג'יברלין אם לאחר פרק-זמן זה עבר הצמח לטמפרטורה הגבוהה. יתכן שהטמפרטורה הנמוכה מאיטה את קצב ההתפרקות או המיחזור (turnover) של הג'יברלין הפעיל, והוא נשאר בצורתו הפעילה לאחר פרק-זמן זה.

2.4.13 השפעת אורך היום על תגובת הצמח לטיפול בג'יברלין

אורך היום משפיע על תגובת צמחי שושנת לטיפול בג'יברלין אקסוגני. צמחים דו-שנתיים, הדורשים קיוט כאינדוקציה לפריחה ואשר קיבלו טיפול בג'יברלין בתנאי טמפרטורה בלתי אינדוקטיביים במשטר של י"א-פרחו, הם הפריגו אבל לא פרחו כאשר הטיפול ניתן במשטר של י"ק (McComb, 1967; Caso and Kefford, 1968; Margara, 1968). לעומתם צי"א חד-שנתיים הנמנים עם משפחת השושניים, הפריגו ופרחו בתגובה לטיפול בג'יברלין, שניתן בתנאי י"ק (Wittwer and Bukovac, 1957b).

במספר זנים של כרפס שורש גרם אור רצוף להקטנת אחוז הצמחים שהפריגו בעקבות הטיפול בכמויות קטנות יחסית של GA_3 שניתנו בזמן קיוט הצמחים. אולם באחד הזנים זירז אור רצוף את ההפרגה שחלה בתגובה לכמויות גדולות של GA_3 (Hanisova and Krekule, 1975). אין בתוצאות הניסויים הנ"ל אינפורמציה על קצב ההפרגה או על גובה עמודי התפרחת, כפי שהם מושפעים מאורך היום. מצאנו שברומה להשפעה על תגובת הצמחים לקיוט, י"א בזמן הטיפול ב- GA_3 גורם האטה בקצב ההתארכות של עמודי התפרחת (טבלה 2.28, ציור 2.17, 2.18 ב') והקטנת גובהם הסופי (טבלאות 2.28, 2.31, 2.33); בצורה דומה משפיעה שכירת לילה (טבלה 2.33). השפעת אורך היום היא כמותית: בנוכחות משטר של 14 שעות אור קצב ההתארכות של עמודי התפרחת היה איטי יותר מאשר ב-8 שעות אור ומהיר יותר מאשר ב-16 שעות אור, אף כי גובהם הסופי היה כיום של 8 שעות כמו בתנאי

י"א (14, 16 שעות אור) (ציור 2.18 ב'). תוצאות אלה מחזקות את המסקנה שבכרפס, בניגוד לצי"א (Chroboczek, 1934), תנאי י"ק בזמן האינדוקציה מעודדים את ההפרגה, ואילו תנאי י"א מדכאים אותה. הדמיון הרב בהשפעת אורך היום על ההפרגה בהשפעת קיוט או בהשפעת ג'יברלין אקסוגני יכול לחזק את הדעה, שבעקבות הקיוט חלה עלייה במתכונת הג'יברלינים האנדוגניים והם האחראים להפרגה.

2.4.14 דיכוי ההפרגה ע"י חומרים מננסים

האפשרות של דיכוי ההפרגה והפריחה בצמחים עילאיים ע"י שימוש בחומרים מננסים ידועה זה זמן רב. גם המבנה ודרך הפעולה של חומרים אלה נלמדו, ומתוך שפע החומרים המננסים נמצאים בשימוש מסחרי בעיקר שני חומרים - C.C.C ו-B9 (SADH) - כנראה בגלל מידת הישארותם המועטה בקרקע ובצמח (Cathey, 1964). שני חומרים אלה גרמו לדיכוי הצמיחה והפריחה בצמחים רבים: ברוקולי (Fontes and Ozbun, 1970), ניצנית (Zeevaart, Bryophyllum), and Lang, 1963) וחטה (Suge and Osada, 1966). אולם בניגוד לממצאים אלה, C.C.C שניתן לצמחי כרפס בשעת הקיוט לא השפיע על גובה עמודי התפרחת; לעומתו הטיפול ב-B9 לאחר הקיוט גרם להנמכת עמודי התפרחת, ללא קשר עם הטיפול ב-C.C.C שניתן לפניו (טבלה 2.38). הטיפול ב-B9 לא השפיע על הפריחה, וכל הצמחים פרחו בו-זמנית (תמונה 2.7). השפעת הנינוס ע"י C.C.C יוחסה לעיכוב הביוסינתזה של ג'יברלינים אנדוגניים ע"י עצירת הריאקציה: גרניל גרניל פירופוספט ← קופליל פירופוספט (Lang, 1970).

הנחה זו התבססה על עיכוב סינתזת הג'יברלין בפטריה Fusarium moniliforme ובהומוגנט של תאים מזרעי אפונה. אולם כאשר נבחנה השפעתו על צמחים שלמים - לא הושפעו כולם במידה שווה (Cathey, 1964). נוסף לכך הסתבר, שבמקרים מסוימים מעודד C.C.C התארכות של אברים שונים בצמח, ובמקרים אחרים הוא מדכא צימוח תוך שהוא גורם לעלייה ברמת הג'יברלינים האנדוגניים (Reid and Crozier, 1970). B9 איננו מעכב סינתזת ג'יברלינים (Cathey, 1964), והוא כנראה מפריע לפעולתם ע"י תחרות. אם ה-C.C.C אכן חדר לתוך הצמח ולא התפרק בו, הרי שהכרפס הוא צמח נוסף שבו חומר זה אינו משפיע על הביוסינתזה של הג'יברלינים בזמן הקיוט, או שהג'יברלינים האנדוגניים נוצרים בצמח בתנאי טמפרטורה גבוהה לאחר הקיוט. ואילו B9 מדכא את התארכות גבעולי הפריחה ע"י אנטגוניזם לפעולת הג'יברלינים האנדוגניים הנוצרים בעקבות הקיוט.

2.4.15 הקשר בין כמות הג'יברלין ובין מינונו

כבר בשלבי העבודה הראשוניים הסתבר, שרוב הצמחים אינם מגיבים לטיפול יחיד בג'יברלין, וכאשר משתמשים בכמויות קטנות - יש צורך במספר טיפולים. במהלך העבודה היה צורך לקבוע את משך הזמן בין הטיפולים ואת המינון. חלק מהתוצאות הראה, שהכמות הכללית של הג'יברלין שניתנה לצמח השפיעה על גובה עמודי התפרחת, ולמינון לא היתה השפעה (טבלאות 2.18, 2.23). בחלק אחר של התוצאות התברר שהגדלת מספר הטיפולים, תוך הקטנת הכמות בכל טיפול, גרמה להגבהת עמודי התפרחת (ציור 2.18 א', טבלה 2.24 - הזן אלבסטור). כאשר נבדק הקשר בין הכמות ובין המינון וסתבר, שבכמויות קטנות של ג'יברלין (עד 80 מיקרוגרם לצמח) הגדלת מספר הטיפולים, תוך כדי הקטנת הכמות בכל טיפול, הגביהה את עמודי התפרחת, ואילו בכמויות הגדולות לא היתה השפעה למספר הטיפולים (טבלה 2.37). הסיבה לכך היא, כנראה, שבכל גיל מסוגל הצמח להגיב לכמות מסוימת של ג'יברלין, שהיא הכמות האופטימלית, והגדלת הכמות מעבר לכמות זו עלולה לגרום לרעויה.

2.4.16 הקשר בין הפרגה ובין פריחה

בכל הניסויים שבהם נבדקה השפעת הטיפול בג'יברלין, בתנאי טמפרטורה בלתי אינדוקטיביים, על מאות צמחים משלושת הזנים שנבחנו בעבודה זו - חלה הפרגה שלא היתה מלווה בפריחה, פרט למספר מועט מאוד שיצרו תפרחות לא מפותחות, ללא סדר הגיוני. לכן, בניגוד לדעה שהצמחים דורשי קור הם צי"א וטיפול בג'יברלין יביא לידי פריחה (Lang and Reinhard, 1961), אפשר בצמחי הכרפס להבדיל בין הפרגה ובין פריחה ע"י טיפול בג'יברלין, וכפי שנקבע קודם לכן - שני תהליכים אלה הם תהליכים נפרדים (Owen, 1940, et. al.; Wellensiek, 1960; Caso and Kefford, 1968). קיימת דעה, שהכרפס נמנה עם קבוצת הצמחים הפורחים בתנאים בלתי אינדוקטיביים בתגובה לטיפול בג'יברלין (Vince-Prue, 1975). אולם דעה זו נתקבלה על-סמך ניסוי יחיד (Bukovac and Wittwer, 1957), שבו קיבלו הצמחים 2000 מיקרוגרם ג'יברלין לצמח, ורק צמחים בודדים פרחו ולא יצרו זרעים. בניסויים אחרים לא הצליחו אותם חוקרים לגרום לפריחה בכרפס ע"י טיפול בג'יברלין (Wittwer and Bukovac, 1958). Hanisova and Krekule (1975) הראו שבכרפס שורש טיפול ב- GA_3 מעודד הפרגה ומדכא פריחה ללא הפרגה, תופעה אשר לכשעצמה אינה שגרתית בכרפס. Michniewicz and Lang (1962) מצאו שטיפול ב- GA_7 גרם לפריחה במספר צמחים אשר גדלו בתנאים

בלתי משרים ואשר GA_3 לא גרם לפריחתם. בכרפס GA_{4+7} היה פחות יעיל מ- GA_3 בהשרית הפרגה ושניהם לא הישרו פריחה. הטיפול ב-B9 גרם לנינוס עמודי התפרחת (טבלה 2.33), אולם לא השפיע על הפריחה (תמונה 2.7). עובדה זו מחזקת את הדעה שג'יברלינים אנדוגניים מבקרים את התארכות הגבעול ולא את יצירת הפרחים (Cleland and Zeevaart, 1970).

2.4.17 השפעת גודל העציץ על גובה עמוד התפרחת

גובה עמוד התפרחת נקבע בעיקר ע"י עוצמת הגירוי (קיוט או ג'יברלין אקסוגני) שהצמח קיבל. צמח הגדל בקרקע עשוי לפתח עמוד תפרחת, שבתחילת הפריחה מגיע ל-60-70 ס"מ (טבלאות 2.11, 2.13). גידול הצמחים בעציצים גורם להגבלת גידול מערכת השורשים, להקטנת נוף הצמח ולהנמכת עמודי התפרחת. ככל שהעציץ קטן יותר אפשר לבחון הפרגה בצמחים צעירים יותר, אם נפח העציץ אינו מהווה מגבלה לגביהם; אבל צמחים אלה אינם מסוגלים אלא לפתח עמודי תפרחת קצרים. לכן, כאשר היה צורך במספר גדול של צמחים - הם גדלו במגשי "חישתיל" 4.2x4.1 ס"מ, שבהם נפח בית השורשים מגיע לכ-40 סמ"ק, או בעציצים בקוטר 10 ס"מ בעלי נפח של כ-200 סמ"ק. לפיכך ההתייחסות להפרגה בתנאי חישתיל ובעציצים קטנים היתה בדרך-כלל איכותית, ואילו בעציצים גדולים יותר ובקרקע היתה ההתייחסות גם כמותית.

2.4.18 ההתפתחות הווגטיבית של הצמח

במהלך העבודה נבחנו מספר היבטים הקשורים להתפתחות הווגטיבית של הצמח:

- | | |
|-----|-----------------|
| I | קצב ייצור העלים |
| II | אורך העלים |
| III | זווית העלים |
| IV | ייצור צמחי-בת |

I. קצב ייצור העלים בכרפס מושפע ממספר גורמים:

- א. הטמפרטורה: בטמפרטורה נמוכה יורד קצב ייצור העלים בהשוואה לטמפרטורה גבוהה (טבלאות 2.3, 2.26, 2.27). בזן פלורידה הירידה במספר העלים פרופורציונלית למשך הקירור (ציור 2.4), ובכך הוא דומה לשיפון (Gregory and Purvis, 1948). בזן הבר הירידה במספר העלים איננה פרופורציונלית למשך הקירור

(ציורים 2.4, 2.16 ב'). ההבדל בין שני הזנים, בקצב ייצור העלים בתגובה לתקופות שונות של טמפרטורה נמוכה (ציור 2.4), עשוי אולי להיות הוכחה נוספת לתרמופיליות של זן הבר (ראה בפרק על נביטת הזרעים). מאידך גיסא, מעיון בטבלה 2.37 אפשר ללמוד שתוספת 10 מיקרוגרם GA_3 לצמח גורמת הפחתה במספר העלים, ומכיון שזן הבר מפריג טוב יותר מהזן פלורידה - יתכן שבמשך 8 שבועות קירור נוצרים בזן הבר ג'יברלינים אנדוגניים רבים יותר מאשר בזן פלורידה, והם האחראים לתגובה. קצב ייצור העלים מושפע גם מטמפרטורת הקרקע. טמפרטורת קרקע נמוכה מקטינה את מספר העלים, ועם העלייה בטמפרטורה גדל מספרם (טבלה 2.13).

ב. ג'יברלין אקסוגני: בניגוד ללפופית (Njoko, 1958), אקליפטוס (Scurfield and Moore, 1958) ולכיד (Maksymowych and Maksymowych, 1973), שבהם גדל מספר העלים בתגובה לטיפול בג'יברלין, הרי שבכרפס, בדומה לתודרנית (Arabidopsis) (Napp-Zinn, 1971) גורם הטיפול להאטת קצב ייצור העלים (טבלאות 2.15, 2.30, 2.35, ציורים 2.13, 2.15 א'). האטה בקצב ייצור העלים חלה גם בעקבות טיפולים ברמות נמוכות של ג'יברלין, שאינן מספיקות לגרום הפרגה, ואינה נמצאת ביחס ישר לגובה עמודי התפרחת הנוצרים בעקבות הטיפול בכמויות גדולות יותר של GA_3 (טבלה 2.37). הגדלת הכמות או שינויים במינון אינם משפיעים על הפחתת מספר העלים הסופי (ציור 2.15 ב', טבלה 2.35).

ג. חומרים מנבנים: טיפול ב-C.C.C או ב-B9 לא השפיע על מספר העלים (טבלה 2.38). בתמונה 2.8 אפשר לראות, שבעמוד תפרחת בגובה 2 ס"מ כבר קיים קודקוד פריחה ומתחתיו פרימורדיה של עלים. אפשר להניח שמיד עם קבלת הגירוי להפרגה והמעבר של קודקוד הצמיחה לשלב הגנרטיבי - נפסק ייצור העלים בקודקוד, והעלים המופיעים על עמוד התפרחת מתפתחים מן הפרימורדיה שנוצרו קודם קבלת הגירוי. חיזוק להנחה זו אפשר למצוא בתופעות הבאות:

(א) כל טיפול בג'יברלין אקסוגני הגורם הפרגה - מביא לידי הפחתה במספר העלים, ואין יחס ישר בין כמות הג'יברלין ובין מספר העלים הסופי. בתגובה לכמויות קטנות יותר, שבהן ההפרגה נדחית או שאינה נראית, יוצר הצמח עוד מספר מועט של עלים (טבלה 2.37). (ב) אין יחס ישר בין משך הקיוט ובין מספר העלים הסופי. גם משטרי טמפרטורות נמוכות שלא הביאו לידי הפרגה הקטינו את מספר העלים. בנוסף להשפעה הישירה של הקטנת המטבוליזם יתכן מאוד שמשטר טמפרטורות כזה משפיע גם על קודקוד הצמיחה. (ג) הטיפול

ב-B9 ניתן בעקבות הקיוט וגרם להנמכת עמודי התפרחת, אך לא השפיע על אחוז הצמחים המפריגים והפורחים ולא הגדיל (כמצופה) את מספר העלים. מכאן שהגירוי התקבל לפני הטיפול B9-; וטיפול זה לא יכול לשנות את תגובת הצמח.

ד. הפוטופריודה: י"א או שבירת לילה גורמים להאטת קצב ייצור העלים ולהפחתה במספרם, גם בלי קשר לקבלת גירוי להפרגה (טבלאות 2.4, 2.5, 2.31, 2.35). עובדה זו מתמיהה אם נתייחס לאנטגוניזם שבין יום ארוך או שבירת לילה לבין הקיוט או בינם לבין טיפול בג'יברלין אקסוגני, אולם בשלב זה אין לה הסבר. תוספת GA_3 לצמחים הגדלים בתנאי י"א אינה גורמת הפחתה נוספת במספר העלים (טבלה 2.30). להארה באור אדום או אדום רחוק, בסוף היום, לא היתה השפעה קבועה על מספר העלים (טבלה 2.4).

ה. ה ז ז: הזן אלבסטר יוצר עלים רבים יותר מאשר הזן פלורידה וזן הבר (טבלאות 2.7, 2.20, 2.33, 2.36), ובמספר מקרים יצר זן הבר עלים רבים יותר מהזן פלורידה (טבלה 2.36, ציור 2.13). הזן פלורידה לא יצר אף פעם עלים רבים יותר מזן הבר. ערכו הכלכלי של כרפס עלים מותנה, בין השאר, במספר העלים שהוא יוצר במשך עונת הגידול. הזן פלורידה נמנה עם הזנים החשובים ביותר של כרפס עלים, ודווקא בזן זה קצב ייצור העלים הוא האיטי מבין השלושה שנבחנו. אם יתברר שהגדלת קצב ייצור העלים בזן זה תגדיל את ערכו הכלכלי ושהדבר ניתן לביצוע ע"י טיפוח - יש טעם להשתמש, כהורה, באחד הזנים שקצב ייצור העלים שלו מהיר יותר.

II. אורך העלים. גם תכונה זו מושפעת ממספר גורמים:

א. הטמפרטורה: בטמפרטורה נמוכה העלים ארוכים יותר מאשר בטמפרטורה גבוהה (זן הבר - טבלה 2.24). צמחים של הזן פלורידה, שגדלו במשטר טמפרטורה של 20/10 מ"צ יצרו עלים באורך של כ-32 ס"מ, ואילו במשטר טמפרטורה של 30/20 מ"צ היה אורך העלים כ-18 ס"מ. גם טמפרטורת הקרקע משפיעה בצורה דומה: טמפרטורת קרקע גבוהה, 30 מ"צ ומעלה, מדכאת את התארכות העלים. לעובדות אלה חשיבות כלכלית רבה באשר לגידול כרפס בכיר (לאסיף נובמבר - דצמבר). כרפס זה נשתל בחודש אוגוסט וסובל מטמפרטורת הקיץ והסתיו הגבוהות. אחת המסקנות מתוצאות אלה היא, שיש לגדל את הכרפס באזורים שבהם הטמפרטורה נוחה יותר או שטמפרטורת הלילה נמוכה יותר.

ב.

ג'יברלין אקסוגני: הטיפול בג'יברלין גורם להתארכות העלים בכרפס (Wittwer, Guzman, 1958, and Bukovac, 1969) ומקובל כיום בטיפול מסחרי על מנת להאריך את הפטוטרת, בעיקר בצמחים לא מפותחים (Weaver, 1972). העלה המטופל מתארך עם הגדלת כמות הג'יברלין שקיבל הצמח (ציור 2.14, טבלה 2.30). Kline (1958) מצא שהעלים הפנימיים בקולס מתארכים יותר מן העלים החיצוניים (המבוגרים). הסיבה לכך היא, שעלים שסיימו את גידולם לפני הטיפול בג'יברלין אינם מוסיפים להתארך. לטיפול זה מגיבים רק העלים הצעירים, שהיו בשלב התארכות בשעת הטיפול (טבלאות 2.15, 2.21). ההתארכות של עלה מספר 10 בזן פלורידה בעקבות הטיפול ב- GA_3 (טבלה 2.21) חלה כנראה, משום שעלה זה לא סיים את התארכותו בזמן הטיפול, ואילו בזנים האחרים שבהם קצב ליצור העלים מהיר יותר - עלה מספר 10 סיים את התארכותו, ולכן לא הושפע. בניגוד להשפעתם השונה על ההפרגה, משפיעים שני סוגי הג'יברלין שנבדקו בצורה דומה על אורך העלה ועל מספר העלים (טבלה 2.15, תמונה 2.5). עובדה זו מחזקת את הדעה, שתהליכים שונים בצמח מושפעים באופן שונה מג'יברלינים שונים.

יש לציין, שלטיפול בג'יברלין יש גם היבטים שליליים, כגון הגברת הרגישות למחלות עלים, תופעה מוכרת כשדות מסחריים, הגברת תופעת החלילות בפטוטרת העלים ועידוד ההפרגה.

הטיפול בג'יברלין משפיע גם על היחס בין אורך הטרף ובין אורך הפטוטרת. לאורך מינימלי מסוים של הפטוטרת חשיבות מסחרית רבה בכרפס עלים, כי הפטוטרת מהווה את עיקר החלק הנאכל בירק זה.

כבר בעלים הראשונים של הצמח אפשר לראות, שדווקא בזן פלורידה האורך היחסי של הפטוטרת הוא הקצר ביותר בהשוואה לזנים האחרים (טבלה 2.19). הדבר נכון גם לגבי העלים המבוגרים יותר של הצמח (טבלאות 2.21, 2.29). הטיפול בג'יברלין מאריך את הפטוטרת יותר מאשר את הטרף. אולם בזן פלורידה ההתארכות היחסית של הפטוטרת, לעומת הטרף, פחותה בהשוואה לזנים האחרים, ובייחוד בזן הבר (טבלה 2.30). ההבדלים בשיעור ההתארכות של שני חלקי העלה, בתגובה לטיפול בג'יברלין, מצביעה על כך שהפטוטרת רגישה יותר מהטרף. יתכן שהדבר נובע מכך שהפטוטרת מוסיפה להתארך לאחר שהטרף סיים את התפתחותו, או שצורתה הגלילית מעודדת תוספת אורך, בעוד הטרף גדל לכל הכיוונים. מדידת השינויים בנפח או במשקל שני חלקי העלה עשויה לתרום לפתרון השאלה.

ג. הפוטופרילודה וטיב האור: י"א או שבירת לילה גורמים להתארכות העלים (טבלאות 2.29, 2.39, תמונות 2.1, 2.2). בהשפעת הטיפול בג'יברלין מתארכים העלים בתנאי י"ק, יותר מאשר בתנאי י"א (טבלאות 2.29, 2.30). תגובה דומה נמצאה גם בנבטי כרפס, שבתנאי י"א היה המשקל היבש שלהם רב יותר מאשר בי"ק, ובתגובה לטיפול ב- GA_3 הם התארכו יותר בתנאי י"ק (Wittwer and Bukovac, 1958). בשכרון מתארכת הפטוטרות עם התקצרות היום, וגם שבירת לילה גרמה להתקצרות הפטוטרות (Wassink and Systemsma, 1958). לעומת זאת מצא Zeevaart (1971) בתרד, שפטוטרות העלים התארכו יום אחד לאחר העברתם מי"ק לי"א, הוא מציע, שבתנאי י"א נוצרות כמויות גדולות יותר של ג'יברלין אנדוגני ורגישות התרד לג'יברלין זה גדולה יותר מאשר בי"ק. ברוב הצמחים שנבדקו, העלים גדולים יותר בתנאי י"א או שבירת לילה, ללא קשר עם אורך היום האינדוקטיבי לפריחה באותו צמח. הסיבה לכך היא, שבתנאי י"א התמתחות שטח הפנים של העלה גדולה יותר והעלים דקים יותר ובשרניים פחות (Vince-Prue, 1975).

FR בסוף היום הגדיל את אורך העלים שגדלו בתנאי אורך יום נורמלי (תמונה 2.2). טיפול זה לא השפיע על אורך העלים שקבלו שבירת לילה (טבלה 2.5). תופעה דומה של התארכות פטוטרות בהשפעת FR התקבלה גם בשכרון (Wassink and Systemsma, 1958).

III. זווית העלים: הגורמים המשפיעים על קצב ייצור העלים ועל אורכם - משפיעים גם על זווית העלים.

א. הטמפרטורה: במינים שונים מזדקפים העלים אחרי קיוט (Chouard, 1960). בכרפס חלה הזדקפות עלים לאחר הקיוט, וגם בהשפעת טמפרטורת קרקע נמוכה העלים זקופים יותר מאשר בהשפעת טמפרטורת קרקע גבוהה.

ב. אורך היום: בדומה לתרד (Zeevaart, 1971) ול-*Proserpinaca palustris* (Davis, 1971), שבהם תנאי י"א גורמים להזדקפות עלי הצמח, גם בכרפס גורמים י"א או שבירת לילה להזדקפות העלים בכל הזנים שנבחנו (תמונות 2.1, 2.2).

ג. ג'יברלין אקסוגני: גורם להזדקפות העלים גם בתנאי ל"ק (תמונה 2.5), כפי שנמצא גם בצמחים אחרים (Davis, 1971). אפשר לסכם ולומר, שהגורמים המשפיעים על הפחתת מספר העלים (קיוט, ג'יברלין אקסוגני, ויום ארוך או שבירת לילה) גורמים להגדלת אורך העלים ולהזדקפותם.

IV. ליצור צמחי-בת. צמחי-בת נוצרים בחיק העלים של צמחי האם ובתוך זמן קצר הם מפתחים מערכת שורשים עצמית והופכים צמחים לכל דבר. קיים שוני רב בין הזנים השונים בקצב הליצור ובמספר של צמחי-הבת. בזן פלורידה, שמבחינה כלכלית צמחי-בת רבים מהווים לגביו חסרון בולט, נוצר מספר מועט של צמחים כאלה. בזן הבר, לעומתו, החל מעלה שלישי או רביעי (ולפעמים גם בגיל יותר צעיר) נוצר צמח-בת בחיק כל עלה (טבלאות 2.25, 2.32). במשך עונת גידול אחת נוצרים בזן זה מספר צמחי-בת כמספר העלים. יתר על כן, עם התבגרות צמח-הבת נוצרים בחיק עליו צמחי-בת משניים. וכך, לצמח-אם בגיל 24 עלים כבר יש כ-3 צמחי-בת עם צמחי-בת משניים (טבלה 2.32). ליצור צמחי-הבת משמש לריבוי וגטטיבי של זן הבר, בנוסף לריבוי ע"י זרעים. במעגן-מיכאל, במקום הגידול הטבעי של זן הבר, אפשר למצוא מושבות גדולות של צמחים בגילים שונים שנוצרו בדרך זו. הטיפוח של זני כרפס עלים הביא בין השאר, כנראה, גם לידי איבוד התכונה של ליצור צמחי-בת.

הטיפול ב- GA_3 מקטין את קצב הליצור של צמחי-הבת בשושנת, אולם הדבר תלוי בכמות הג'יברלין ובמינובו (ציורים 2.14, 2.19, טבלה 2.38). כאשר כמות הג'יברלין אינה מספקת ליצירת עמודי תפרחת, אולם מספקת להקטנת מספר העלים - גדל קצב ליצור צמחי-הבת (ציור 2.14); ואילו בעקבות הטיפול בכמויות גדולות של ג'יברלין, כאשר נוצר עמוד תפרחת, פוחת מספר צמחי-הבת עם העליה בגובה עמודי התפרחת (ציור 2.19). בהמשך נוצרים צמחי-בת גם בחיק העלים שעל עמוד התפרחת. כאשר עמוד התפרחת חדל להתארך, וליצור העלים בראש העמוד נמשך - צמחי-בת נוצרים בחיק העלים (טבלה 2.25). כך נוצרת בכרפס "שושנה מוגבהת" המורכבת מעלים שבחיקם צמחי-בת. על הקשר בין מתכונת הג'יברלין ומספר צמחי-הבת אפשר לעמוד גם בטבלה 2.38, כאשר טיפול מננסים - כמו C.C.C. (שלא השפיע על גובה עמודי התפרחת) ו-B9 (הקטין את גובה עמודי התפרחת) - גרם להגדלת מספר צמחי-הבת בזן פלורידה.

הבדלים בהפרגה בין הזנים שנבחנו

הזן אלבסטר וזן הבר מפריגים מהר יותר מהזן פלורידה (הנחשב, בין הזנים הרבים של כרפס עלים, לזן הנוטה להפריג) - הן בתגובה לקיוט (טבלאות 2.2, 2.6) והן בתגובה לטיפול ב- GA_3 אקסוגני (ציורים 2.15, 2.17). אחוז הצמחים המפריגים והפורחים בשני הזנים הראשונים גדול יותר מזה שבזן פלורידה בתנאים שנבדקו (טבלאות 2.1, 2.2, 2.6). וגם עמודי התפרחת שלהם, בין שהם נוצרים בעקבות קיוט (ציורים 2.1, 2.2, 2.3, טבלה 2.7) ובין שהם נוצרים בעקבות הטיפול ב- GA_3 (ציורים 2.8, 2.9, 2.15, טבלה 2.36) - גבוהים יותר.

בחינת תוצאות טיפוח או סלקציה, שנועדו למצוא זני כרפס חדשים שאינם מפריגים או שהפרגתם איטית, כרוכה בגידול צאצאים ובבחינת ההפרגה, והדבר צורך זמן רב ומקום נרחב. העובדה שזנים הרגילים לקיוט רגילים גם לטיפול בג'יברלין ומגיבים לטיפול זה גם בגיל צעיר - מאפשרת מיון מוקדם של טיפוסים לא רצויים על-ידי שימוש בג'יברלין. אפשר לערוך בחינה כזו בתנאי מעבדה בזמן קצר יחסית ולבדוק אוכלוסיות גדולות של צמחים. הצמחים האידיאליים לבחינה זו הם בעלי 5 עד 9 עלים (ציור 2.10), כאשר הצמחים הצעירים יותר מגיבים ל-160 מיקרוגרם לצמח טוב יותר מאשר לכמויות קטנות יותר (ציור 2.11). נוסף לכך אפשר להבדיל בתוך האוכלוסיה של כל זן בין פרטים הנוטים להפריג לבין פרטים הנוטים לכך פחות ע"י טיפוח חוזר בג'יברלין (לאחר טיפוח אחד - לסלק את כל המפריגים ולתת טיפוח שני, וכן הלאה). את הפרטים העמידים ביותר אפשר להמשיך ולגדל, כיון שאינם נפגעים מהטיפול.

בניסויים הקדמיים שנועדו לבחון הנחות אלה נתקבלו תוצאות מעודדות. הצלחת השיטה עשויה לפתוח דרך לבחינת זנים בגידולים נוספים, שבהם קיימות בעיות דומות (גזר, סלק, כרוב סיני וכדומה).

השלכות מעשיות

הכרפס מהווה גידול חשוב ליצוא והוא בעל פוטנציאל להרחבה ניכרת באם נדע להרחיב את עונת היצוא על-ידי פיתוח שיטות אשר תאפשרנה גידול כרפס בכיר ושיטות לגידול כרפס אפיל (כרפס אביבלי). הרחבה זו של עונת הגידול כרוכה במספר בעיות ועבודה זו, שעסקה בפיסולוגיה משהו של זני כרפס, ניסתה לתת תשובות לבעיות אלה. חלק מההצעות נוסו במהלך העבודה בנסויים חצי-מסחריים ומסחריים והם מקובלים כיום בחקלאות המעשית. חלק אחר נבחן עתה והיתר יבחן בעתיד.

הרצון להקדים את השיווק דורש הכנת משתלות בחדשי הקיץ החמים, אולם העובדה שחשיפה קצרה יחסית של הזרעים לטמפרטורות גבוהות גורמת לתרדמת-חום הביאה, בין השאר לפיתוח השיטה הנהוגה כיום - של הרטבה קלה ומתמדת במשתלה ללא סיכור, הרטבה זו מאפשרת שמירה על טמפרטורה נמוכה יחסית של שכבת הקרקע העליונה במשתלה. נוסף לכך יש לגדל את הכרפס בהמשך עונת הקיץ ומאחר והסתבר שטמפרטורות גבוהות מדכאות את התארכות העלים, למרות שמספר העלים גדל, נבחנת האפשרות לגדל כרפס בכיר באזורים בעלי תנאי טמפרטורה נוחים יותר. כיון שנמצא שבתנאי טמפרטורה נמוכה העלים מתארכים בתגובה לטיפול בג'יברלין וההפרגה מדוכאת, מומלץ לבצע ריסוסים בשדות בהם הצימוח מדוכא או בכדי להקדים את האסיף, בחדשי הסתיו הקרירים.

גידול כרפס ליצוא באביב מצריך גידול מוקדם של הצמחים בחורף, במשתלה ולאחר מכן בשדה. מכאן שהצמח חשוף לטמפרטורות המשרות הפרגה ופריחה. בכדי לפתור בעיה זו הוחל בגידול שתילים בבקעת הירדן, במקומות בהם שוררים תנאי טמפרטורה גבוהה אף בלילות החורף או חמום השתילים במשתלות מסחריות. במקביל נוסה חמום שתילים במשך שבועיים לפני השתילה בשדה. מאחר ובמצא שחימום מערכת השרשים במשתלה דיה לדחות הפרגה ופריחה, יבחן נושא זה במשתלות אשר תחוממנה על-ידי מים גיאותרמיים המצויים בשפע באזור רמת-ההגב ובערבה. הצלחת הנסויים עשויה לפרוץ דרך לגידול כרפס אביבלי וגידולי קולס אחרים הסובלים מבעיות דומות כגון כרוב-סיני וחסה.

ההקבלה בין מהירות ההפרגה ועוצמתה בתגובה לקיוט ובתגובה לטיפול בג'יברלין
אקסוגני, עשויה לשמש מכשיר יעיל וזול למיון מוקדם של זנים מפריגים או פרטים
מפריגים באוכלוסיה הטרוגנית המתקבלת מהכלאה בין שני זנים. ידועות לנו הרמות
האופטימליות של ג'יברלין אקסוגני שיש לתת לצמחים בכל גיל. בנסויים הקדמיים
הסתבר שניתן לנצל ידע זה גם בגידולים אחרים כגון גזר כרוב-סיני וחסה.

רשימת ספרות

1. Aitkin, Y. (1955) Flower initiation in pasture legumes. I. Factors affecting flower development in Trifolium subterraneum. Aust. J. agric. Res. 6: 212-224.
2. Barendse, G.W.M. (1964) Vernalization in Cheiranthus allioni Hort. Meded. Landbouoges. Wageningen 64-14.
3. Becker, G. (1962) Apium graveolens L. var. rapaceum (Miller) D.C. in: Kappert, H. and Rudolf, W. (Eds.) Manual of Plant Breeding. Vol. VI, pp. 104-130, Verlag Paul Parey, Berlin.
4. Blaauw-Jansen, G. and Blaauw, O.H. (1976) Further evidence for the existence of two phytochrome systems from two distinct effects of far-red light on lettuce seed germination. Acta Bot. Neerl. 25: 213-129.
5. Black, M. and Naylor, J.M. (1958) Prevention of the onset of seed dormancy by gibberellic acid. Nature, Lond. 184: 468-469.
6. Bukovac, M.J. and Wittwer, S.H. (1957) Gibberellin and higher plants: II. Induction of flowering in biennials. Q. Bull. Mich. agric. Exp. Stn 39: 650-660.
7. Bukovac, M.J. and Wittwer, S.H. (1958) Comparative biological effectiveness of gibberellins. Nature, Lond. 181: 1484.
8. Caso, O.H., Highkin, H.R. and Koller, D. (1960) Effect of gibberellic acid on flower differentiation in Petkus winter rye. Nature, Lond. 185: 477-479.
9. Caso, O.H. and Kefford, N.P. (1968) The bolting and flowering of Chondrilla juncea L. as influenced by temperature and photoperiod. Aust. J. Biol. Sci. 21: 883-894.
10. Cathey, H.J. (1964) Physiology of growth retarding chemicals. A. Rev. Pl. Physiol. 15: 271-302.

11. Chailakhyan, N.K. (1970) Flowering hormones in plants. Bot. Zh. 55: 913-930.
12. Chouard, P. (1960) Vernalization and its relation to dormancy. A. Rev. Pl. Physiol. 11: 191-237.
13. Chroboczek, E. (1934) A study on some ecological factors influencing seedstalk development in beets (Beta vulgaris L.). Cornell Univ. agric. Exp. Star. Mem. No. 154.
14. Clark, B.E. and Wittwer, S.H. (1949) Effect of certain growth regulators on seed stalk development in lettuce and celery. Pl. Physiol. 24: 555-576.
15. Cleland, C.F. and Zeevaart, J.A.D. (1970) Gibberellins in relation to flowering and stem elongation in the long day plant Silene armeria. Pl. Physiol. 46: 392-400.
16. Cooper, A.J. (1973) Root Temperature and Plant Growth. Commonwealth Agricultural Bureaux. England.
17. Cooper, J.P. (1950) Day length and head formation in the ryegrasses. J. Br. Grassld Soc. 5: 105-112.
18. Crozier, A. and Reid, D.M. (1971) Do roots synthesize gibberelline? Can J. Bot. 49: 967-975.
19. Curtis, O.F. and Chang, H.T. (1930) The relative effectiveness of the temperature on the crown as contrasted with that of the rest of the plant upon the flowering of celery plant. Am. J. Bot. 17: 1047-1048.
20. Cuthbertson, E.G. (1966) Chondrilla juncea L. in Australia. I. Some factors affecting flowering. Aust. J. agric. Res. 17: 457-464.
21. Dale, H.M. and Harrison, P.J. (1966) Wild carrot seeds: germination and dormancy. Weeds 14: 201-204.
22. Darby, R.J. and Salter, P.J. (1976) A technique for osmotically pre-treating and greminating quantities of small seeds. Ann. appl. Biol. 83: 313-315.

23. Davis, G.J. (1967) Proserpinaca: Photoperiodic and chemical differentiation of leaf formation and flowering. Pl. Physiol. 42: 667-668.
24. Dickson, H.M. and Peterson, C.E. (1960) The influence of gibberellins on the flowering of carrots. Can. J. Pl. Sci. 40: 468-473.
25. Esashi, Y. and Oda, Y. (1964) Inhibitory effect of far-red light on the flowering of Xanthium pennsylvanicum. Pl. Cell Physiol. 5: 507-511.
26. van den Ende, H. and Zeevaart, J.A.D. (1971) Influence of daylength on gibberellin metabolism and stem growth in Silene armeria. Planta, Berl. 98: 164-176.
27. Evenari, M. (1961) A survey of the work done in seed physiology by the Department of Botany, Hebrew University, Jerusalem (Israel). Proc. int. Seed Test. Ass. 26: 597-658.
28. Felipe, G.M. and Dale, J.E. (1968) Effects of CCC and gibberellic acid on the progeny of treated plants. Planta, Berl. 80: 344-348.
29. Fisher, J.E. (1956) Studies on the photoperiodic and thermal control of flowering in carrots. Pl. Physiol. (suppl.) 31: 36.
30. Fontes, M.R. and Ozburn, J.L. (1970) Effect of growth retardants on growth and flowering of broccoli. HortScience 5: 483-484.
31. Friend, D.J.C. and Purvis, O.N. (1963) Studies in vernalization of cereals. XIV. The thermal reactions in vernalization. Ann. Bot. 27: 553-579.
32. Gardner, F.P. and Loomis, W.E. (1953) Floral induction and development in orchard grass. Pl. Physiol. 28: 201-217.
33. Gregory, F.G. and Purvis, O.N. (1948) Reversal of vernalization by high temperature. Nature, Lond. 161: 859-860.
34. Guzman, V.L. (1964) Soil temperature effect on germination of celery seed. Proc. Fla St. hort. Soc. 77: 147-152.
35. Guzman, V.L. (1969) Response of four celery cultivars to levels of gibberellic acid applied two or four weeks before harvest. Proc. Fla St. hort. Soc. 82: 129-134.

36. Hanisova, A. and Krekule, J. (1975) Treatment to shorten the development period of celery (Apium graveolens L.). J. hort. Sci. 50: 97-104.
37. Harrington, G.T. (1923) Use of alternating temperatures in the germination of seeds. J. Agric. Res. 23: 295-332.
38. Harrington, J.F., Verkerk, K. and Doorenbos, J. (1959) Interaction of vernalization, photoperiod and light intensity in floral initiation of endive. Neth. J. agric. Sci. 7: 68-74.
39. Hayward, H.E. (1938) Umbelliferae, Apium graveolens. In: The Structure of Economic Plants. Macmillan, New York, N.Y.
40. Heydecker, W., Higgins, J. and Gulliver, R.L. (1973) Accelerated germination by osmotic seed treatment. Nature, Lond. 246: 42-44.
41. Honma, S. (1959) A method for evaluating resistance to bolting in celery. Proc. Am. Soc. hort Sci. 54: 506-513.
42. Hori, Y., Avai, K. and Toki, T. (1970) Studies of root temperature and its combination with air temperature on the growth and nutrition of vegetable crops. II. Carrot, celery, pepper, grafted cucumber and cucurbits used as stock for cucumber. Bull. Hort. Res. Stn., Hiratsuka 9: 189-219.
43. Horovitz, A., Bullowa, S. and Negbi, M. (1975) Germination characters in wild and cultivated Anemone coronaria L. Euphytica 24: 213-220.
44. Jacobsen, J.V., Pressman, E., and Pyliolis, N.A. (1976) Gibberellin - induced separation of cells in isolated endosperm of celery seed. Planta (Berl.) 129: 113-122.
45. Jones, R.L. (1973) Gibberellins: Their physiological role. An. Rev. Pl. Physiol. 24: 571-598.
46. Junges, W. (1959) The effect of age and the duration of low temperature treatment on seed stalk development in biennial vegetable plants. Arch. Gartenb. 7: 485-504. (Hort. Abstr. 30: 3711, 1960.)
47. Kahn, A. (1960) An analysis of "dark-osmotic inhibition" of germination of lettuce seed. Pl. Physiol. 35: 1-7.

48. Kendrick, R.E., Spruit, C.J.P. and Frankland, B. (1969) Phytochrome in seeds of Amaranthus candatus. Planta, Berl. 88: 293-902.
49. Keys, R.D., Smith, O.E., Kumamoto, J. and Lyon, Y.L. (1975) Effect of gibberellic acid, kinetin and ethylene plus carbon dioxide on thermodormancy of lettuce seed (Lactuca sativa L. cv. Mesa 659). Pl. Physiol. 56: 826-829.
50. Kline, J.W. (1958) Growth responses of gibberellin-treated celery plants. Bot. Gaz. 120: 122-124.
51. Koller, D. (1970) Analysis of the dual action of white light on germination of Atriplex dimorphostegia (Chenopodiaceae). Israel J. Bot. 19: 499-516.
52. Koller, D. (1972) Environmental control of seed germination, in: Kozlowski, T.T. (Ed.) Seed Biology, vol. 11 pp. 1-101. Academic Press, New York, N.Y.
53. Koller, D., Sachs, M. and Negbi, M. (1964a) Spectral sensitivity of seed germination in Artemisia monosperma. Pl. Cell Physiol. 5: 79-84.
54. Koller, D., Sachs, M. and Negbi, M. (1964b) Germination-regulating mechanisms in some desert seeds. VIII. Artemisia monosperma. Pl. Cell Physiol 5: 85-100.
55. Kondo, M. (1919) Über die in der Landwirtschaft Japan Gebrauchten Samen. Ber. Ohara Inst. Landw. Forsch. 1: 420-424.
56. Lane, H.C., Cathey, H.M. and Evans, L.T. (1965) The dependence of flowering in several long-day plants on the spectral composition of light extending the photoperiod. Am. J. Bot. 52: 1006-1014.
57. Lang, A. (1965) Physiology of flower initiation. Encycl. Pl. Physiol. 15/1: 1380-1536. Springer-Verlag, Berlin.
58. Lang, A. (1970) Gibberellins: Structure and metabolism. A. Rev. Pl. Physiol. 21: 537-570.
59. Lang, A. and Melchers, G. (1947) Vernalisation und Devernalisation bei einer zweijährigen Pflanze. Z. Naturforsch. 2: 444-449.

60. Lang, A. and Reinhard, E. (1961) Gibberellins and flower formation. in: Gibberellins. Adv. Chem. Ser. 28: 71-79.
61. Leshem, Y. and Steiner, S. (1968) Effect of gibberellic acid and cold treatment on flower differentiation and stem elongation of cauliflower (Brassica oleracea var. Botrytis). Israel J. agric. Res. 18: 133-134.
62. Maksymowych, R. and Maksymowych, A.B. (1973) Induction of morphogenetic changes and acceleration of leaf initiation by gibberellic acid in Xanthium pennsylvanicum. Am. J. Bot. 60: 901-906.
63. Margara, J. (1968) Physiology of floral induction in beet. General report 11RB. Ins. Res. Better. 3: 17-31.
64. McComb, A.J. (1967) The control by gibberellic acid of stem elongation and flowering in biennial plants of Centraurium minus Moench. Planta, Berl. 76: 242-251.
65. Michniewicz, M. and Lang, A. (1962) Effect of nine different gibberellins on stem elongation and flower formation in cold requiring and photoperiodic plants grown under non-inductive conditions. Planta, Berl. 58: 549-563.
66. Morinaga, T.I. (1926) Effect of alternating temperatures upon the germination of seeds. Am. J. Bot. 13: 141-158.
67. Murneek, A.E. (1948) History of research in photoperiodism. in: Murneek, A.E. and Whyte, R.O. (Eds.) Vernalization and Photoperiodism. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass.
68. Napp-Zinn, K. (1961) Vernalisation und verwandte Erscheinung. Encycl. Pl. Physiol. 16: 24-75. Springer-Verlag, Berlin.
69. Napp-Zinn, K. (1971) Gibberellin-like "antigibberellin" effects. Z. Pfl. Physiol. 65: 351-358.
70. Naylor, A.W. (1941) Effects of some environmental factors on photoperiodic induction of beet and dill. Bot. Gaz. 102: 557-575.

71. Negbi, M., Baldev, B. and Lang, A. (1964) Studies on the orientation of the mitotic spindle in the shoot apex of Hyoscyamus niger and other rosette plants. Israel J. Bot. 13: 134-153.
72. Negbi, M., Black, M. and Bewley, J.D. (1968) Far-red sensitive dark processes essential for light and gibberellin-induced germination of lettuce seed. Pl. Physiol. 43: 34-40.
73. Negbi, M. and Koller, O. (1964) Dual action of white light in the photocontrol of germination of Oryzopsis miliacea. Pl. Physiol. 39: 247-253.
74. Netolitzky, F. (1926) Anatomie der Angiospermen-Samen. Verlag Gebruder Bortraeger Berlin.
75. Newell, L.C. (1951) Controlled life cycle of brome grass, Bromus inermis Leyss., Used in improvement. Agron. J. 43: 417-424.
76. Njoko, E. (1958) Effect of gibberellic acid on leaf form. Nature, Lond. 182: 1097-1098.
77. Owen, F.V., Carsner, E. and Stout, M. (1940) Photothermal induction of flowering in sugarbeets. J. agric. Res. 61: 101-124.
78. Palevitch, D. and Thomas, T.H. (1974) Thermodormancy release of celery seed by gibberellins, 6-benzylamino purine, and ethephon applied in organic solvents to dry seeds. J. exp. Bot. 25: 981-986.
79. Palevitch, D. and Thomas, T.H. (1975) Enhancement of gibberellin activity by ethylenediaminetetraacetic acid in celery seeds and embryoless barley seeds. Physiologia Pl. 34: 134-137.
80. Palevitch, D. and Thomas, T.H. (1978) Release of celery seed thermodormancy by gibberellin applied in low pH. Acta Hort. 72: 27-33.
81. Parlevliet, J.E. (1967) The influence of external factors on the growth and development of spinach cultivars (Spinacia oleracea L.). Meded. Landbhoogeschool Wageningen 67-2.

82. Pawar, S.S. and Thompson, H.C. (1950) The effect of age and size of plant at the time of exposure to low temperature on reproductive growth in celery. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 55: 367-371.
83. Peterson, M.L. and Loomis, W.E. (1949) Effects of photoperiod and temperature on growth and flowering of Kentucky bluegrass. Pl. Physiol. 24: 31-43.
84. Peterson, R.L. and Young, E.C. (1972) Effect of two gibberellins on species of the rosette plant hieracium. Bot. Gaz. 133: 190-198.
85. Pierik, R.L.M. (1967) Effect of light and temperature on flowering in Cardamine pratensis L. Z. Pfl. Physiol. 56: 141-152.
86. Poljakoff-Mayber, A., Evenari, M. and Neumann, G. (1958) Effect of red light and gibberellic acid on the temperature-inhibited germination of lettuce seeds. Bull. Res. Council. Israel 6D: 99-102.
87. Pressman, E., Negbi, M., Sachs, M., and Jacobsen, J.V. (1977) Varietal differences in light requirements for germination of celery (Apium graveolens L.) seeds and the effects of thermal and solute stress. Aust. J. Pl. Physiol. 4: 821-831.
88. Purvis, O.N. (1961) The physiological analysis of vernalization. Encycl. Pl. Physiol. 16: 76-122. Springer-Verlag, Berlin.
89. Purvis, O.N. and Gregory, F.G. (1937) Studies in vernalization of cereals. I. A comparative study of vernalization of winter rye by low temperature and by short days. Ann. Bot. 1: 569-591.
90. Purvis, O.N. and Gregory, F.G. (1952) Studies in vernalization. XII. Reversibility by high temperature of the vernalized condition in Petkus winter rye. Ann. Bot. 16: 1-21.
91. Rao, V.S., Sankhla, N. and Khan, A.A. (1975) Additive and synergistic effects of kinetin and ethrel on germination, thermodormancy and polyribosome formation in lettuce seeds. Pl. Physiol. 56: 263-266.
92. Reid, O.M. and Crozier, A. (1970) CCC-induced increase of gibberellin levels in pea seedlings. Planta, Berl. 94: 95-106.

93. Reynolds, T. and Thompson, P.A. (1973) Effects of kinetin, gibberellins and (\pm) abscisic acid on the germination of lettuce (Lactuca sativa). Physiologia Pl. 28: 516-522.
94. Robinson, R.W. (1954) Seed germination problems in the Umbelliferae. Bot. Rev. 20: 531-550.
95. Sachs, R.M. (1965) Stem elongation. A. Rev. Pl. Physiol. 16: 73-96.
96. Sahr, S. and Thompson, H.C. (1942) Effect of temperature and photoperiod on seedstalk development in carrots. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 41: 343-346.
97. Salter, P.J. and Darby, R.J. (1976) Synchronisation of germination of celery seeds. Ann. appl. Biol. 84: 415-424.
98. Sass, J.E. (1958) Botanical Microtechnique. Iowa State Univ. Press, Ames Iowa.
99. Scheibe, J. and Lang, A. (1965) Lettuce seed germination: evidence for a reversible light.-induced increase in growth potential and for phytochrome mediation of the low temperature effect. Pl. Physiol. 40: 485-492.
100. Schwabe, W.W. (1954) Factors controlling flowering in the chrysanthemum. IV. The site of vernalization and translocation of the stimulus. J. exp. Bot. 5: 389-400.
101. Scurfield, G. and Moore, C.W. (1958) Effect of gibberellic acid on species of eucalyptus. Nature, Lond. 181: 1276-1277.
102. Smith, M. (1975) Phytochrome and Phytomorphogenesis. An introduction to the photocontrol of plant development. McGraw Hill Book Co., London.
103. Stokes, P. (1952) A physiological study of embryo development in Heracleum sphondylium L. I. The effect of temperature on embryo development. Ann. Bot. 16: 441-447.
104. Suge, H. and Osada, A. (1966) Inhibitory effect of growth retardants on the induction of flowering in winter wheat. Pl. Cell Physiol. 7: 617-630.

105. Taylor, A.T. (1949) Some factors affecting germination of celery seed. Pl. Physiol. 24: 93-102.
106. Therman, E. (1957) Cultivation of celery under long-day conditions. Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 12: 95-107.
107. Thomas, T.H. (1974) Investigation into the cytokinin-like properties of benzimidazole - derived fungicides. Ann. appl. Biol. 6: 237-241.
108. Thomas, T.H., Biddington, N.L. and Palevitch, D. (1978a) The role of cytokinins in the phytochrome-mediated germination of dormant imbibed celery (Apium graveolens) seed. Phytochem. Photobiol. 27: 231-236.
109. Thomas, T.H., Biddington, N.L. and Palevitch, D. (1978b) Improving the performance of pelleted celery seed with growth regulator treatments. Acta Hort. 83: 235-243.
110. Thomas, T.H., Palevitch, D., Biddington, N.L. and Austin, R.B. (1975) Growth regulators and phytochrome-mediated dormancy of celery seeds. Physiologia Pl. 35: 101-106.
111. Thompson, H.C. (1929) Premature seeding of celery. Bull. Cornell Univ. agric. Exp. Stn 480.
112. Thompson, H.C. (1933) Temperature as a factor affecting flowering of plants. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 30: 440-446.
113. Thompson, H.C. (1944) Further studies on effect of temperature on initiation of flowering in celery. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 45: 425-430.
114. Thompson, H.C. (1953) Vernalization of growing plants. in: Loomis, W.E., (Ed.) Growth and Differentiation in Plants. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
115. Thompson, P.A. (1974) Germination of celery (Apium graveolens L.) in response of fluctuating temperatures. J. exp. Bot. 25: 156-163.
116. Torrey, J.G. (1976) Root hormones and plant growth. A. Rev. Pl. Physiol. 27: 435-459.

117. Vince-Prue, D. (1975) Photoperiodism in Plants. McGraw-Hill Book Co., London.
118. Wahlquist, A.G. (1968) Floral induction in some of the Umbelliferae in response to cold treatment, photoperiod, gibberellic acid and kinetin. Ph.D. thesis, Brigham Young Univ. UTAH, U.S.A.
119. Wassink, E.C. and Sysma, W. (1958) Petiole length reaction in Hyoscyamus niger upon daylength extension with light of narrow spectral regions as correlated with the length of the basic light period, and upon night interruption with red or infrared radiation. Meded. LandbHoogesch. Wageningen 58: 1-6.
120. Weaver, R.J. (1972) Plant Growth Substances in Agriculture. W.H. Freeman and Co., San Francisco, Calif.
121. Wellensiek, S.J. (1960) Stem elongation and flower initiation. Proc. K. Ned. Akad. Wet. C 63: 159-166.
122. Wellensiek, S.J. (1964) Dividing cells as a prerequisite for vernalization. Pl. Physiol. 39: 832-836.
123. Wellensiek, S.J. (1965) Recent development in vernalization. Acta Bot. Neerl. 14: 308-314.
124. Westgate, P.J. and Forbes, R.B. (1960) Effects of maleic hydrazide and gibberellic acid on bolting of celery. J. Fla St. hort Soc. 73: 136-138.
125. Wittwer, S.H. and Bukovac, M.J. (1957a) Gibberellin effects on temperature and photoperiodic requirements for flowering in some plants. Science, N.Y. 126: 30-31.
126. Wittwer, S.H. and Bukovac, M.J. (1957b) Gibberellin and higher plants. III. Induction of flowering in long-day annuals grown under short days. Q. Bull. Mich. agric. Exp. Stn 39: 661-672.
127. Wittwer, S.H. and Bukovac, M.J. (1958) The effect of gibberellin on economic crops. Econ. Bot. 12: 213-255.

128. Wittwer, S.H., Coulter, L.L. and Carolus, R.L. (1947) A chemical control of seed stalk development in celery. Science, N.Y. 106: 590.
129. Wittwer, S.H., Jackson, H. and Watson, D.P. (1954) Control of seed-stalk development in celery by maleic hydrazide. Am. J. Bot. 41:435-439.
130. Wolf, E.A. (1963) Introduction of flowering in Apium graveolens (var. Utah 52-70), by cold treatment in realtion to post transplanting temperature. Proc. Fla St. hort. Soc. 76: 205-208.
131. Zeevaart, J.A.D. (1966) Reduction of gibberellin content of Pharbitis seeds by CCC and after effects in the progeny. Pl. Physiol. 41: 856-862.
132. Zeevaart, J.A.D. (1968) Vernalization and gibberellins in Lunaria annua L. in: Wightman, F. and Setterfield, G. (Eds.) Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances. Runge Press, Ottawa. pp. 1357-1370.
133. Zeevaart, J.A.D. (1971) Effects of photoperiod on growth rate and endogenous gibberellins in the long-day rosette-plant spinach. Pl. Physiol. 47: 821-827.
134. Zeevaart, J.A.D. and Lang, A. (1963) Suppression of floral induction in Bryophyllum diagremontianum by a growth retardant. Planta, Berl. 59: 509-517.
135. Zohary, M. and Feinbrun-Dothan, N. (1966) Flora Palaestina. vol. 1. Israel Academy of Sciences and Humanities. Jerusalem.

Long day (LD) conditions or night-break (NB) during vernalization or during GA_3 application delayed the onset of bolting and decreased its intensity. On the other hand, LD after vernalization enhanced, and short-day (SD) conditions suppressed bolting and flowering. End-of-day red or far-red irradiation during the vernalization period did not affect bolting or flowering. Both vernalization and gibberellin treatment reduced the rate of leaf production due to the onset of the reproductive stage, but the leaves became longer and more erect. LD and NB had the same effect, although they inhibited the vernalization and GA_3 effects.

In cv. Alabaster and in wild celery rate of leaf production was found to be higher than in cv. Florida.

In the wild celery many side shoots are produced, while in cv. Florida such vegetative reproduction is almost totally suppressed. The number of side shoots is affected by application of plant growth regulators, being decreased by high levels of GA_3 and increased by B_9 treatment.

In the life cycle of celery different stages reveal different sensitivity to different gibberellins: GA_3 was found to be more effective than GA_{4+7} in inducing bolting. These gibberellins have an equal effect on the vegetation phenomena such as leaf morphology, while in inducing seed germination under unfavorable conditions GA_{4+7} is more effective.

Seedlings of the three celery varieties responded to either vernalization or GA_3 , even though their response was weaker than that of older plants. The response to GA_3 was dependent on concentration and dose. Overdoses were found to suppress the bolting responses. The rapid bolting response of young plants to GA_3 makes its application a possible tool for the rapid selection of slow bolters.

Maintaining the plants at 25 - 35°C prior to vernalization causes antivernalization (suppresses bolting). On the other hand, exposing the plants to the same temperature range right after vernalization, causes devernalization.

A delay in bolting could be achieved by exposing vernalized plants to 35°C for two weeks before transferring them to the open field for the winter. Therefore, bolting of the devernalized plants could be stimulated by an additional vernalization period (revernalization). Among all the theories which describe the vernalization process, that of Gregory and Purvis seems to be the most applicable to our case, since it is the only one which formulates a reversible process.

Maintaining the root system at 24 - 30°C during the vernalization period prevents bolting and flowering. Bolting and flowering were inhibited even when the plants were transferred to the open field, where vernalization conditions prevailed. It is possible that the root system plays a critical role in sensing the vernalization stimulus or in the conversion of this stimulus to bolting and flowering. Conversely, when the root system is maintained at high temperatures it produces inhibitors of bolting and flowering.

Under low temperature conditions the gibberellin-induced bolting is inhibited. Treatment by 2,2-N-dimethyl amino succinamic acid (B_9) during vernalization causes reduction in the inflorescent stem and the leaves, length but does not affect flowering. This further supports the independence of the bolting and flowering processes.

Spraying gibberellic acid (GA_3) solutions on flowering plants during anthesis enhanced the ability of the seeds which develop on those plants to germinate and emerge under supraoptimal temperature and solute stress conditions.

Mature celery seed contains a small embryo surrounded by fatty endosperm which occupies the bulk of the seed. Histological examination of the embryo indicates that under favorable conditions, before the radicle protrudes through the seed coat, the embryo grows inside the seed mainly by a marked elongation of the hypocotyl and the cotyledons. This elongation is concomitant with degradation of those parts of the endosperm surrounding the embryo. Similar degradation was observed in endosperm of de-embryonated seeds treated by the gibberellins GA_3 and GA_{4+7} . These findings suggest that during the germination, the elongating embryo secretes gibberellins which subsequently induce endosperm degradation. Under unfavorable conditions (dark, salinity) the embryo does not grow but remains at its initial size.

Bolting and Flowering

The influence was studied of environmental conditions - temperature and day length-and of exogenous plant growth substances on bolting and flowering and on some vegetative phenomena in the celery plant.

In the celery plant bolting and flowering are induced by vernalization. Without vernalization the plant remains in the vegetative stage (rosette shape). Application of gibberellin, however, induces bolting without flowering (GA_3 is more effective than GA_{4+7}), suggesting that bolting and flowering are independent processes. The fact that flowering without bolting is seen occasionally (in root celery), strongly supports this suggestion. Root celery cv. Alabaster as well as wild celery were found to be more sensitive (in terms of bolting earliness and inflorescence stem length) than cv. Florida both to vernalization and to GA_3 application.

S U M M A R Y

Seed Germination

Seed germination of a local wild variety (growing at Ma'agan Mikha'el) and of two cultivated varieties of celery (A. graveolens L.), was found to be light-dependent and mediated by the phytochrome system. Seeds of cv. Florida (a leaf celery) at 20°C were very sensitive to light, and germination could be promoted by green safe light as well as by far-red irradiation of brief duration, while seeds of wild celery did not respond to far-red and were less responsive to green safe light. At the optimal temperature, continuous irradiation with white light caused maximal germination in all varieties. The need for light could be satisfied in cv. Florida by two short irradiations (one per day). In wild celery more than six short irradiations were needed, while in cv. Alabaster (a root celery) short irradiations did not bring about the full light effect.

Daily alternating temperatures also could replace the light requirement.

Seeds of cv. Florida and of the wild celery differ in their tolerance to high temperature; germination of wild celery is more thermophilic than that of cv. Florida. Thermodormancy is induced in celery seeds by exposing them for several days to high temperature (35°C) at the beginning of imbibition or after a short imbibition period at 20°C. Thermodormancy is induced by shorter duration in seeds of cv. Florida than in those of wild celery. Light enhanced the induction of thermodormancy, far-red being the active part of the spectrum.

Solute stress increased the number of short irradiations required for germination.

AGRICULTURAL RESEARCH ORGANIZATION

INSTITUTE OF FIELD AND
GARDEN CROPS

COMPARATIVE PHYSIOLOGY OF WILD
AND CULTIVATED VARIETIES OF
APIUM GRAVEOLENS L. WITH SPECIAL
REFERENCE TO FLOWERING

BY

E. PRESSMAN, M. NEGBI

Pamphlet No. 222

Division of Scientific Publications
The Volcani Center, Bet Dagan
Israel

1980