

מחלות צמחים הנגרמות על ידי חיידקים בישראל

שולמית מנוליס-ששון¹ ולאה צרור²

המחלקה לפתולוגיה של צמחים וחקר העשבים, מנהל המחקר החקלאי
¹מרכז וולקני, ראשון לציון ו-²מרכז מחקר גילת

תקציר

חיידקים (bacteria) נפוצים בטבע בכל מקום ועם זאת רק מיעוטם הינם פתוגנים של צמחים. החיידקים נחלקים לכאלה הנקראים גרם שליליים וגרם חיוביים על פי צביעה המבוססת על מבנה דופן החיידק. בפרק זה יתוארו הקבוצות העיקריות של חיידקים מחוללי מחלות בצמחים החשובים בישראל. חיידקים אלו נושאים את החומר הגנטי בכרומוזום ובפלסמידים, רובם גדלים על מצע מזון מלאכותי וחיים בחללים הבין-תאיים. קבוצות אחרות של חיידקים המוגבלים לעצה או שיפה מתוארים בפרק "חיידקים המועברים ע"י חרקים". בפרק הנוכחי מתוארים מאפיינים כלליים של חיידקים גורמי מחלות צמחים וכן תיאור מחלות הצמחים החשובות בישראל, כולל סימני המחלה ודרכי מניעה והדברה. קיימות קבוצות נוספות של חיידקים חשובים הגורמים למחלות צמחים ברחבי העולם אך אלה לא יתוארו בפרק זה.

אופן הציטוט: מנוליס-ששון ש' וצרור ל' (2021) **מחלות צמחים הנגרמות על ידי חיידקים בישראל**, בספר **תובנות חדשות במחלות צמחים**, בעריכת אלעד י', דומברובסקי א', מנוליס-ששון ש' ועזרא ד', הוצאת המחלקה לפתולוגיה של צמחים וחקר העשבים.
<https://volcaniarchive.agri.gov.il/skn/tu/e51889>



מבוא

חיידקים כללי

חיידקים הם אורגניזמים חד תאיים, אורכם נע בין 1-20 מיקרון, ורוחבם 0.1-1 מיקרון והם מתרבים בחלוקה לשנים. החיידקים הם פרוקריוטים - החומר התורשתי שלהם אינו מאורגן בגרעין. לחלקם חומר תורשתי חוץ-כרומוזומלי, כמו פלסמידים. התאים שונים בצורתם; יכולים להיות עגולים, גליליים בצורת מתג, פסיקיים, סליליים וחוטניים. ישנם חיידקים בעלי תנועה וישנם כאלה חסרי תנועה. הנעים מבניהם הם בעלי שוטונים, דמויי שערות דקיקות המשמשים לעיתים לאפיונם. מינים מסוימים יוצרים נבגים העמידים בתנאי אקלים קשים: קור, חום, יובש. החיידקים נפוצים בטבע בכל מקום; אויר, אדמה, מים, חומרי מזון ועל פני ובתוך גוף חי.

מחלקים את החיידקים לפי מבנה הדופן לחיידקים גרם שליליים וגרם חיוביים. מבנה דופן החיידקים מכיל מרכיב אחד המשותף כמעט לכל סוגי החיידקים. זהו מבנה פולימרי מורכב המכונה פפטידוגליקן (peptidoglycan) והוא המעניק לדופן את קשיחותה. בחיידקים גרם שליליים מהווה הפפטידוגליקן רק 5-10% מהמשקל היבש של כלל מעטפות התא. בחיידקים גרם חיוביים הפפטידוגליקן הוא המרכיב העיקרי של המעטפת המהווה 40-90%. בחיידקים גרם שליליים קיים רווח בין הממברנה החיצונית (outer membrane) לממברנה הפנימית (inner membrane) הנקרא פריפלסמה. החלוקה לגרם שליליים וגרם חיוביים מתבססת על צביעת גרם שפותחה ע"י החוקר הדני כריסטיאן גרם ומתבססת על מבנה שונה של הדופן. חיידקים גרם שליליים נצבעים באדום ואילו הגרם חיוביים בסגול-כחול.

חיידקים פתוגנים לצמחים

רק מיעוטם של מיני החיידקים הם פתוגנים המחוללים מחלות בצמחים. חיידקים אלו גדלים היטב על הפונדקאי הצמחי, לעיתים על פונדקאי ספציפי ואף על חלקים מסוימים בצמח כמו עלים, תפרחות שורשים או אברי אגירה כמו פקעות. רובם אינם יוצרים נבגים והם בעלי מבנה של מתג, מלבד חיידקי סטרפטומיציטים היוצרים ספורות והם חוטיים. מרבית החיידקים הפתוגנים לצמחים יכולים לגדול על מצע מזון מלאכותי וטמפרטורות האופטימום לגידולם היא לרוב בין 23-28 מ"צ. הם יכולים להיות אירוביים או אנאירוביים. בניגוד לחיידקים אנימליים (תוקפי בעלי חיים), החיידקים הפיטופתוגנים (תוקפי צמחים) חיים בחללים הבין-תאיים ולא בתוך התאים. החדירה לצמח נעשית דרך פצעים או פתחים טבעיים, כמו פיוניות או הידטודות (וולקני, 1985; Kado, 2010).

סימני המחלה של חיידקים גורמי מחלות בצמחים מגוונים ודומים לעיתים קרובות לאלו הנגרמים ע"י פטריות או וירוסים בצמחים. ניתן לחלקם לארבע קבוצות עיקריות: 1. נקרזה – מוות מהיר של התאים המתבטא לרוב בכתמי עלים אך גם על גבעולים ופירות. לדוגמא, מחלת כתמי העלים בעגבנייה ובפלפל הנגרמת ע"י *Xanthomonas euvesicatoria* (איור 1 א). 2. מחלות הגורמות לנבילה של הצמח כתוצאה מפגיעה בעיקר בצינורות העצה, לדוגמא המחלה הנגרמת ע"י *Clavibacter michiganensis* בעגבנייה (איור 1 ב). 3. מחלות פרנכימתיות הגורמות ריקבון רך הנגרמות בעיקר עקב הפרשת אנזימים פקטוליטיים המפרקים את דופן התא, לדוגמא מחלה הנגרמת ע"י *Pectobacterium* spp. בתפוח-אדמה (איור 1 ג). 4. גידול יתר (היפרפלסיה והיפרטרופיה) מחלות הגורמות לריבוי וגידול התאים וליצירת גידולים (עפצים) על הצמח, לדוגמא, המחלה הנגרמת ע"י *Pantoea agglomerans* pv. *gypsophila* בגבסנית (איור 1 ד). יש להדגיש שחלוקה בסיסית זו של סימני המחלה אינה מוחלטת ויש וריאציות שונות בהופעת סימני המחלה בהתאם לתגובת הצמח. כמו כן, במקרים רבים יכולים להופיע מספר סימני מחלה כתוצאה מאילוח בפתוגן אחד כמו בחיידק *Clavibacter michiganensis* שבו ניתן לראות נבילה, כמישה וכתמי עלים.

מיון ונומנקלטורה של החיידקים מבוססים בעיקר על Bergey Manual Trust (www.bergeys.org) המתעדכן מידי פעם. כמו כן שמות החיידקים הפתוגנים לצמחים מתעדכנים לעיתים (Young et al., 2004).

מרבית החיידקים הפתוגנים לצמחים הם גרם-שליליים, בעלי צורה של מתג, אינם יוצרים ספורות ונכללים במערכה *Proteobacteria*. מערכה זו מחולקת ל-5 מחלקות (class) כאשר חיידקים פתוגנים לצמחים גרם שליליים נכללים רק בשלוש מהן. במחלקה *Alphaproteobacteria* נכלל הסוג *Agrobacterium* (genus) וכן סוגים אחרים של חיידקים הקשורים לצמחים אך אינם פתוגנים (טבלה 1). המחלקה *Betaproteobacteria* כוללת מספר סוגים של חיידקים פתוגנים לצמחים כמו *Ralstonia*, *Acidovorax*. במחלקה *Gammaproteobacteria* נכללים סוגים ומינים רבים של חיידקים גורמי מחלות בצמחים כולל המשפחות הגדולות של *Xanthomonadaceae*, *Pseudomonadaceae*, *Enterobacteriaceae*.



איור 1. דוגמאות לסימני מחלה הנגרמים ע"י חיידקים. א' כתמי עלים בפלפל כתוצאה מ- *Xanthomonas euvesicatoria*. ב' נבילה בעגבנייה כתוצאה מ- *Clavibacter michiganensis*. ג' ריקבון רך בפקעות תפוז"א כתוצאה מ- *Pectobacterium* spp. ד' עפץ בגבסנית כתוצאה מ- *Pantoea agglomerans* pv. *gypsophilae*.

חיידקים גרם חיוביים הפתוגנים לצמחים נכללים במחלקה *Actinobacteria* בשלוש משפחות עיקריות *Microbacteriaceae* הכוללת את הסוג *Clavibacter*, המשפחה *Nocardiaceae* הכוללת את הסוג *Rhodococcus* והמשפחה הגדולה *Streptomycetaceae* הכוללת את הסוג *Streptomyces* (טבלה 1). חלוקה טקסונומית זו מבוססת בעיקר על ריצוף 16S rDNA, אולם חלוקה זו, קרוב לוודאי, תשתנה לא מעט עם הופעת שיטות ריצוף מהירות וזולות המאפשרות ריצוף גנומים שלמים תוך זמן קצר (Kado, 2010).

טבלה 1. מיון חיידקים גורמי מחלות בצמחים החשובים בישראל

Phylum	Class	Family	Genus	Species
מערכה	מחלקה	משפחה	סוג	מין
BXII	<i>Alphaproteobacteria</i>	<i>Rhizobiaceae</i>	<i>Agrobacterium</i>	<i>tumefaciens</i>
				<i>vitis</i>
	<i>Betaproteobacteria</i>	<i>Ralstoniaceae</i>	<i>Ralstonia</i>	<i>solanacearum</i>
		<i>Comamonadaceae</i>	<i>Acidovorax</i>	<i>citrulli</i>
BXII	<i>Gammaproteobacteria</i>	<i>Xanthomonadaceae</i>	<i>Xanthomonas</i>	<i>campestris</i>
				<i>euvesicatoria</i>
				<i>hortorum</i>
				<i>syringae</i>
		<i>Pseudomonadaceae</i>	<i>Pseudomonas</i>	<i>corrugate</i>
				<i>savastanoi</i>
				<i>chrysanthemi</i>
				<i>dadantii</i>
		<i>Enterobacteriaceae</i>	<i>Dickeya</i>	<i>dianthicola</i>
				<i>amylovora</i>
				<i>agglomerans</i>
				<i>atrosepticum</i>
BXIV	<i>Actinobacteria</i>	<i>Streptomycetaceae</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>carotovorum</i>
				<i>parmentieri</i>
				<i>brasiliense</i>
				<i>michiganensis</i>
				<i>scabies</i>
				<i>acidiscabies</i>
				<i>turgidiscabies</i>

בנוסף לחלוקה למין יש חלוקה נוספת לתת מינים כמו במקרה של החיידק *Clavibacter michiganensis* הכולל 5 תת מינים כשהחשוב שהם הוא תת המין *susp. michiganensis* התוקף עגבנייה. חלוקה נוספת לפי

פתובר (pathovar). הייחוס הוא לסוג הצמח הפונדקאי הנתקף ע"י הפתוגן, לדוגמא *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* התוקף צמחי עגבנייה או הפתובר *P. syringae* pv. *lachrymans* התוקף מלפפון, וכן הלאה.

הקבוצות העיקריות של חיידקים גורמי מחלות צמחים בישראל

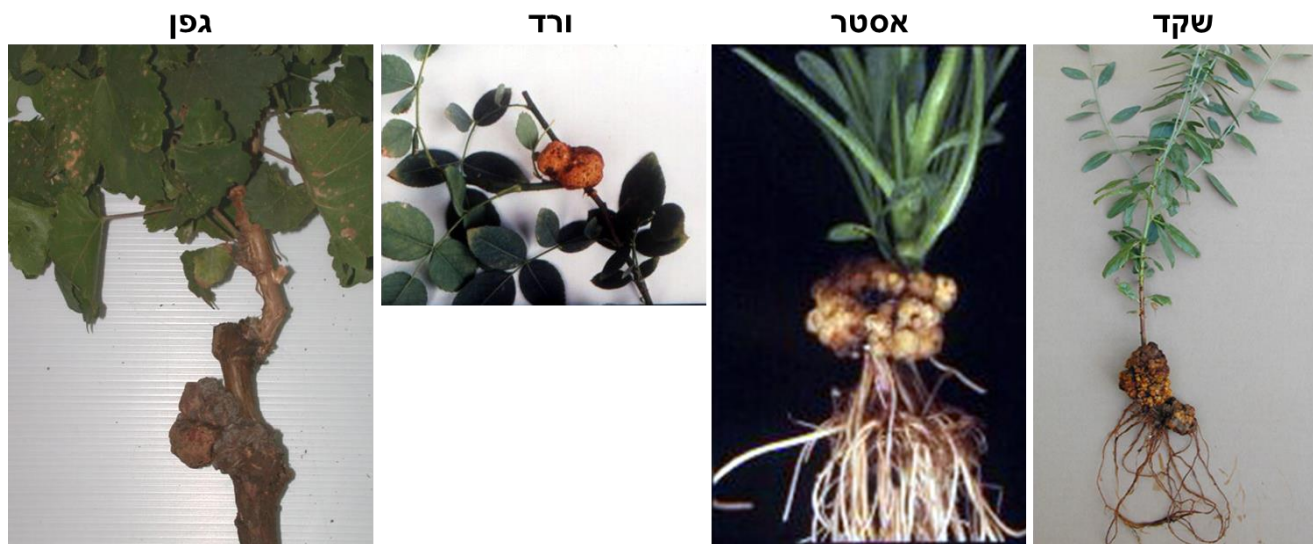
א' חיידקים גרם שליליים

Agrobacterium (*Rhizobium radiobacter*) - אלו הם חיידקים ממשפחת ה- *Rhizobiaceae* שוכני קרקע (soil-borne) בעלי טווח פונדקאים רחב התוקפים צמחים דו פסיגיים ממשפחות צמחים שונות (יותר מ-90), כולל משפחות חשובות כמו עצי פרי, גפן, ורדים וצמחי נוי אחרים. החיידקים גורמים למחלת עפץ חיידקי (Crown gall) המתבטאת בגידול יתר של תאי הפרנכימה ויצירת גידולים (עפצים) על השורשים, צוואר השורש, בסיסי ייחורים ואף על החלקים העל-קרקעיים של הצמח. המחלה נפוצה בכל העולם ותוקפת את הצמח בכל שלבי התפתחותו. הרגישות לחיידק גוברת במצב של צמיחה נמרצת. הנזק של המחלה מתבטא בהגבלת תנועת המים מהשורשים לשאר חלקי הצמח והגבלת תנועת המוטמעים. במקרים רבים משמשים העפצים גם פתח לחדירת מיקרואורגניזמים משניים, או חרקים העלולים לגרום להתנוונות ולמותו של הצמח (וולקני, 1985).

החיידק חודר דרך פצעים הנגרמים ע"י הצמיחה עצמה, נזקי קור, פצעים מכניים שנגרמים ע"י מכרסמים, כלי עבודה, גיזום והרכבה. המחלה מועברת גם ע"י שתילים נגועים שאינם מראים סימני מחלה. החיידקים מסוגלים להתקיים בקרקע ובשאריות צמחים במשך זמן רב, כאשר ההישרדות טובה יותר בקרקע לחה ובתנאי PH בסיסיים. החיידקים מסוגלים גם להתקיים כספרופיטים על שורשי צמחים או בקרבתם וכן בשאריות צמחים. הטמפרטורות הנוחות להתפתחות המחלה הן בין 20-28 מ"צ.

ידועים שלושה מינים של חיידקי אגרובקטריום: החיידק **A. tumefaciens** הנושא פלסמיד גדול המכונה Ti (tumor inducing). מין זה נמצא תוקף עצי פרי גלעיניים כמו שקדים ואפרסקים וגורם לנזקים כלכליים ניכרים במקומות שונים בעולם. בארץ המחלה ידועה מזה שנים רבות על עצי פרי, צמחי נוי כמו ורדים, אסטר, סולידאסטר וצמחים שונים ממשפחות אחרות (איור 2). היא גורמת לעיתים לנזקים רציניים במשתלות ובמטעי עצי פרי גלעיניים ונזקים קשים יותר על אלה המורכבים על כנות שקד. מין שני חשוב בארץ הוא החיידק **A. vitis** הנושא פלסמיד שונה והוא תוקף בעיקר גפנים (איור 2). ידוע גם המין **A. rizogenes** הנושא פלסמיד הנקרא Ri (root inducing) הגורם ליצירת שורשים מרובה. חיידק זה לא נתגלה בארץ.

הדרכים למניעת המחלה אינם רבים ומבוססים בעיקר על שימוש בחומר ריבוי ושתילים נקיים מגורמי המחלה (ראו פרק שיטות אבחון מתקדמות לגילוי וזיהוי חיידקים גורמי מחלות בצמחים). בעבר נעשו חיטויים במתיל ברומיד להדברת החיידקים בקרקע אולם מידת יעילותם אינה ברורה. הדברה ביולוגית הוצעה לפני מספר שנים (Kerr, 1989) באמצעות החיידק *A. radiobacter* K84 שהוא אנטגוניסט לפתוגן. זהו חיידק אגרובקטריום שאינו נושא את פלסמיד הפתוגניות (Ti) ולכן אינו גורם מחלה. לחיידק בתכשיר הביולוגי נעשו נגזרות המונעות את המעבר של הפלסמיד לתבדידי אגרובקטריום אחרים בקרקע לא פתוגניים (Vicedo et al., 1993).



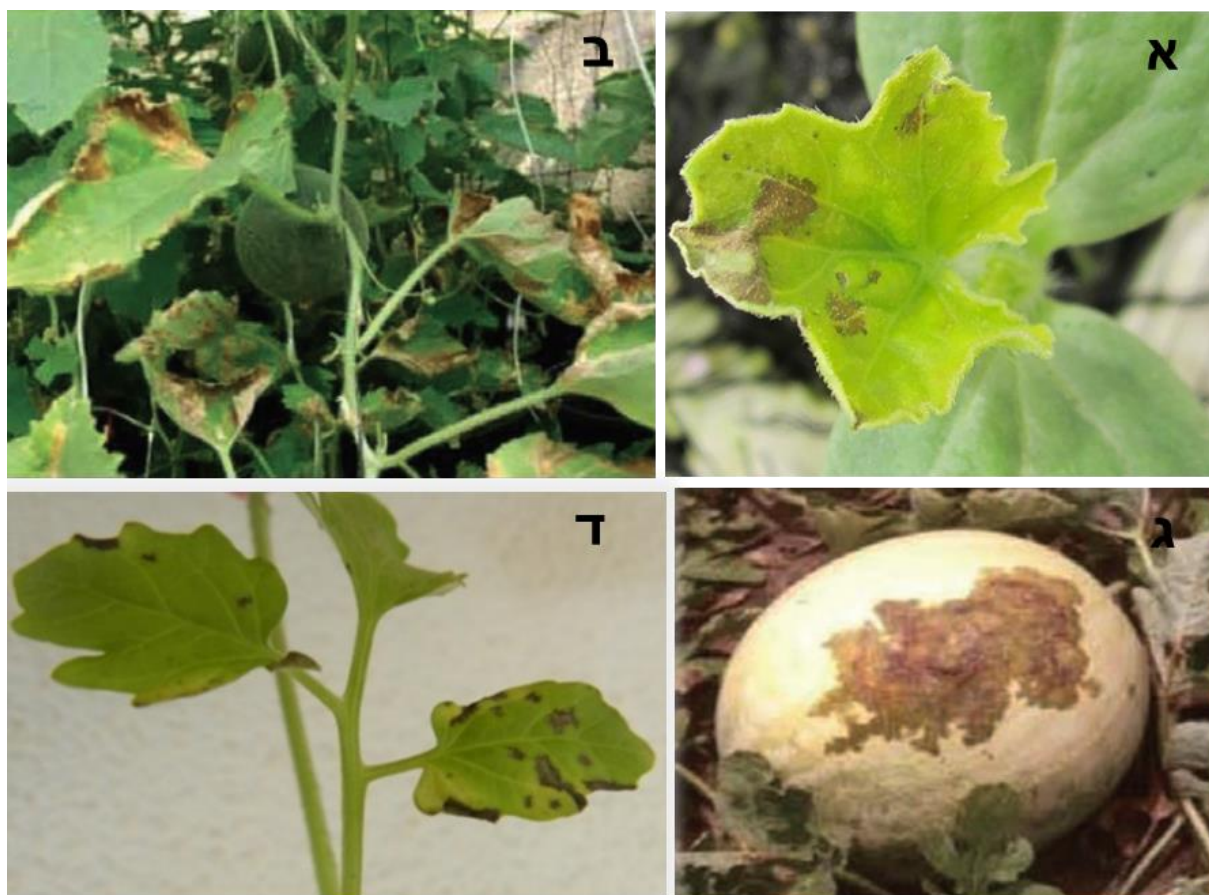
איור 2. עפצים הנגרמים ע"י *Agrobacterium tumefaciens* בשקד, אסטר ובוורד. עפץ בגפן הנגרם ע"י *A. vitis*.

Acidovorax - החיידק *A. citrulli* גורם למחלת "כתם גדול חיידקי" (Bacterial Fruit Blotch, BFB) בדלועיים. מחלה הרסנית זו גורמת להפסדים כלכליים ניכרים בעיקר באבטיח ומלון. המחלה התפשטה לאזורים רבים בעולם, כולל ישראל שבה הפתוגן נחשב כחיידק הסגר (Burdman et al., 2005, Burdman & Walcott, 2012). המחלה מתבטאת בעיקר בפגיעה בנבטים וצמחים צעירים או בצמחים מניבים, תוך פגיעה ישירה בפרי הגורמת לריקבון (fruit blotch) והפוסלת אותו לשיווק. סימני המחלה העיקריים מתבטאים בכתמים על הפסיגים שהופכים לנקרוטיים, כתמים על ההיפוקוטיל והתמוטטות של השתילים (איור 3 א ו-ב). בפירות אבטיח מופיעים כתמים לא אחידים, ההופכים מאוחר יותר לחומים (איור 3 ג). סימני המחלה בצמחים בוגרים המופיעים על העלים קשים לאבחנה מכיוון שאינם נבדלים מסימני מחלה הנגרמים ע"י פתוגנים אחרים.

בארץ החיידק התגלה לראשונה ב-1979 באזור רמת הגולן ובזרעים מיובאים במהלך שנות ה-90. בין השנים 2000-2003 ובשנים 2007-2008, המחלה גרמה להפסדים כלכליים בשדות מלון ואבטיח. בשדות אבטיחים היא נמצאה באזור לכיש, נעמה ויד רמב"ם. בבתי צמיחה היא פגעה בערבה התיכונה במלונים ובערבה הדרומית באבטיחים. מקורות המדבק הראשוני יכולים להיות זרעים או שתילים נגועים, שאריות צמחים נגועים בקרקע, צמחים מן הבר, מים וכלי עבודה מזהמים (Burdman and Walcott, 2012). החיידק אובחן גם בזרעים מיובאים של צמחים ממשפחת הסולניים כמו עגבנייה וחציל (Assouline et al., 1997).

את תבדידי החיידק אצידובורקס מחלקים לשתי קבוצות עיקריות הנבדלות ביניהן בתכונות גנטיות, ביוכימיות ובטווח הפונדקאים: קבוצה I כוללת תבדידים הקשורים לפונדקאים שאינם אבטיח (בעיקר מלון), ואילו קבוצה II מכילה תבדידים שבודדו בעיקר מאבטיח (Burdman et al., 2005). לאחרונה בודדו בארץ תבדידי אצידובורקס ציטרולי מעגבנייה וחציל (איור 3 ד) ולאחר אפיון מולקולרי הכולל ריצוף, מבחני פתוגניות על פונדקאים שונים וכן

מדידת ביטוי גנים לזירולנטיות, נמצא שתבדידים מהסולניים דומים לתבדידים מקבוצה II וכי הם פתוגנים על דלועיים (Chalupowicz et al., 2020).



איור 3. סימני מחלה הנגרמים כתוצאה מאילוח ב- *Acidovorax citrulli*. א' כתמי עלים באבטיח. ב' כתמי עלים במלון. ג' סימני המחלה כפי שנראים בפרי אבטיח. ד' סימני מחלה על עלים של עגבנייה הנגרמים ע"י תבדידי אציטובורקס קבוצה II. תמונות ב' ו- ג' נלקחו מ- Burdman and Walcott 2012.

אין אמצעים כימיים יעילים להדברת החיידק ואין כיום זני מלון או אבטיח מסחריים בעלי עמידות ל- BFB. הדברת המחלה מתבססת בעיקר על שימוש בחומר ריבוי נקי ופיטוסינטיזיה בשטחים בהם מתגלית המחלה. במחקר שנעשה בתנאי משתלות נמצא כי מניעת ההפצה המשנית יכולה להוות דרך להתמודדות עם המחלה וזאת ע"י השקיה תחתית במקום עילית וריסוס בנחושת בשלב של הפסיגים שהם האברים העיקריים האחראים להפצה המשנית (Chalupowicz et al., 2015).

Ralstonia solanacearum – אחד מהחיידקים גורמי המחלות החשובים בעולם. גורם למחלת הנבילה החיידקית (Bacterial wilt) בגידולים שונים, בין העיקריים תפוח אדמה, עגבנייה, בננה וטבק. המחלה בתפוח

אדמה הנקראת גם ריקבון חום (Potato brown rot) הינה מחלת הסגר באירופה, צפון ודרום אמריקה, אפריקה, אסיה וישראל. החיידק הינו שוכן קרקע הנפוץ בעיקר באזורים טרופיים, סובטרופיים ובאזורים חמים בכל העולם והמופץ גם במי השקיה. טווח הפונדקאים של החיידק רחב וכולל יותר מ-50 משפחות צמחים וכן עשבי בר רבים המהווים פונדקאי משנה. לחיידק מספר גזעים לפי משפחות הצמחים הנתקפים (Kado, 2010). זוהי מחלה סיסטמית בעיקרה הפוגעת בצינורות ההובלה וגורמת לחסימתם ועקב כך לנבילת הצמח.

המחלה נמצאה בארץ בשנות החמישים בעיקר בתפוח-אדמה (וולקני, 1985), אולם מאז כמעט ולא דווחה בארץ. מאחר והחיידק עלול להגיע בפקעות זריעה של תפ"א המיובאות מאירופה ולמרות התקנות המחמירות ואישור אצוות נקיות בלבד (על פי בדיקת מעבדה בארץ המוצא) השירותים להגנת הצומח ולביקורת מחייבים בדיקת האצוות המגיעות לארץ ורק כאשר הן מוגדרות כחופשיות מהחיידק ניתן להשתמש בהן לגידול האביבי. מדגמים של 200 פקעות מכל אצווה משמשים לבדיקת נוכחות החיידק, בעבר בשיטת האלייזה וכיום באמצעות PCR עם תחלים ספציפיים.

ב-1999 בודד הפתוגן מצמחי פלרגוניום בארה"ב. מכיוון שבודד גזע 3 התוקף תפוח אדמה וסולניים אחרים, השרותים להגנת הצומח ולביקורת של משרד החקלאות מחייבים לערוך גם בדיקות לכל הייחורים והשתילים המושרשים של פלרגוניום המיובאים לארץ. התסמינים הנגרמים ע"י רלסטוניה סולנצארום דומים לאלו הנגרמים ע"י *Xanthomonas pelargonii* בפלרגוניום (איור 5 ה) ולכן אבחון החיידק נעשה באמצעות PCR עם תחלים המתאימים ומבדילים בין שני הפתוגנים.

Xanthomonas – הסוג כולל יותר מ-100 מינים. יוצרים פיגמנט צהוב הנקרא Xanthomonadin. רובם יוצרים פוליסכריד חוץ-תאי על מצע המכיל גלוקוז. המינים הנפוצים בארץ הם *campestris* שלו פתוברים רבים, וכן המינים *hortorum* ו-*euvesicatoria*. הטקסונומיה של סוג זה משתנה כל הזמן עם התקדמות שיטות הריצוף של גנומים שלמים.

X. campestris pv. campestris - גורם למחלת שחרת גידים בכרוביים (איור 4 א). המחלה נפוצה בכל העולם על צמחים שונים ממשפחת המצליבים. בארץ המחלה הוגדרה בשנת 1950 ומאז נמצא כי היא תוקפת כרוביים שונים כמו כרוב, כרובית, קולרבי וברוקולי וכן צנון וצנונית (וולקני, 1985). המחלה היא סיסטמית ותוקפת את כל חלקי הצמח מעל פני הקרקע. החיידק מתיישב בצינורות העצה, גורם לסתימתם בעקבות יצירת פוליסכרידים חוץ-תאיים ועקב כך נגרמת השחרת העורקים. החיידק יכול לחדור לעלים דרך פצעים והידטודות ולכן לעיתים קרובות סימני המחלה הראשונים היא חוורת (כלורזה) ההולכת ומתפשטת לרוב בצורת האות V. מקור ההדבקות הוא לרוב מזרעים נגועים ומשרידי צמחים נגועים בהם החיידק יכול לשרוד למשך יותר משנה.

התמודדות עם המחלה היא בעיקר באמצעות זני כרוביים שאינם רגישים מאוד למחלה, השמדת חומר נגוע והרחקת שרידי צמחים ועשבי בר ממשפחת המצליבים. בנוסף, נעשות בדיקות לניקיון הזרעים ע"י חברות הזרעים.

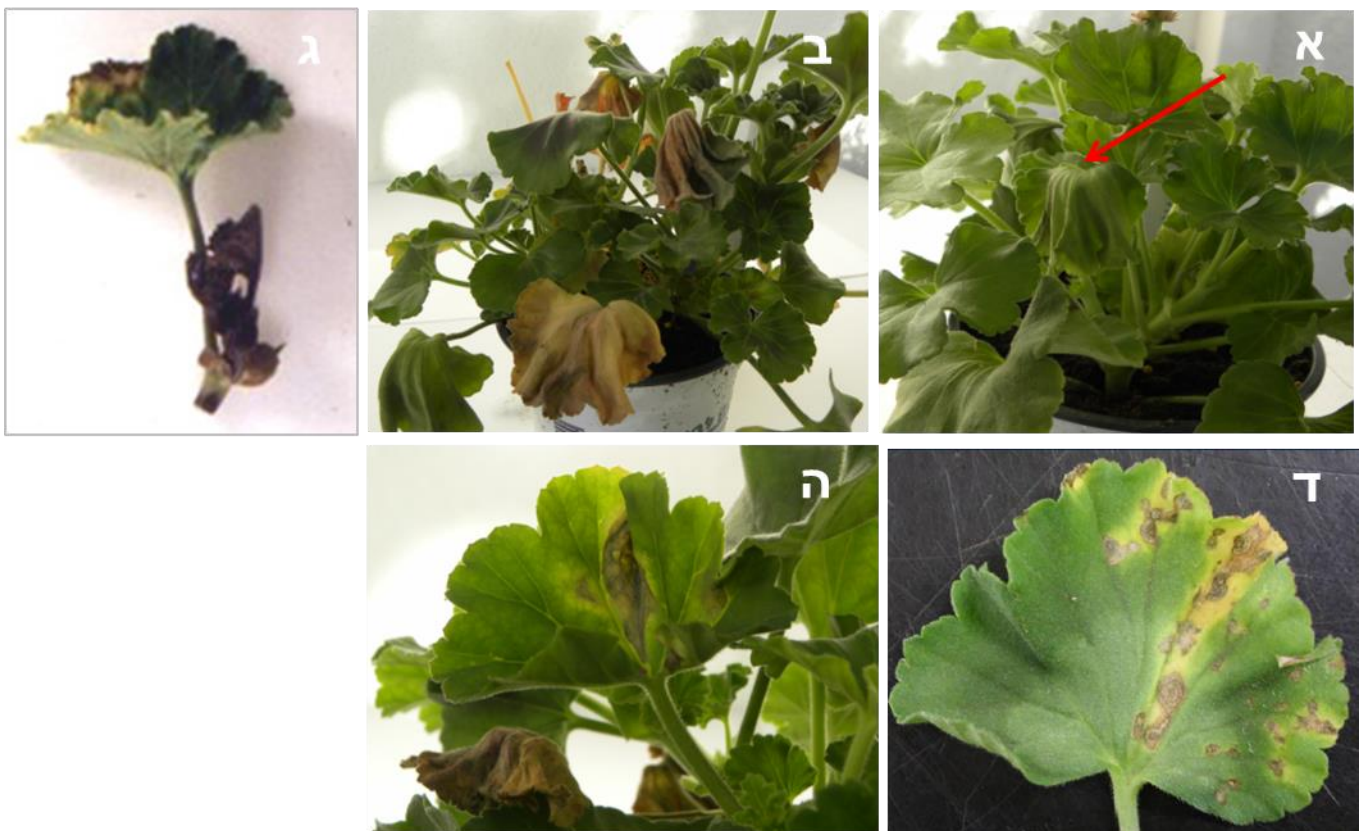
X. euvesicatoria – כונה בעבר *X. campestris* pv. *vesicatoria*, גורם למחלת כתמי עלים חיידיקיים וגרב חיידיקי בסולניים בעיקר בעגבנייה ופלפל. המחלה נפוצה לרוב באזורים בעלי אקלים ממוזג. בארץ המחלה ידועה החל מ-1939 (וולקני, 1985) ובשנות השישים גרמה לנזקים קשים בתקופת האביב על זני עגבנייה ופלפל. מאז המחלה מופיעה באופן ספורדי באזורים שונים בארץ ובעוצמות מחלה שונות. סימני המחלה מתבטאים תחילה בצורת נקודות קטנות בעיקר על הצד התחתון של העלה. הנקודות הופכות לכתמים חומים הנראים משני צידי העלים (איור 4 ב). בפירות המחלה מופיעה בצורת כתמי גרב בעיקר בפירות צעירים. החיידק חודר לעלים ולגבעול דרך פיוניות ופצעים והמחלה מתפתחת בצמח בתנאי לחות יחסית גבוהה ובטווח טמפרטורות רחב. מקור המדבק העיקרי הוא זרעים נגועים בהם החיידק שורד על פני הזרע (בעגבנייה) וגם בתוך הזרע (בפלפל). כמעט כל זני העגבנייה והפלפל רגישים למחלה. הדברה מבוססת בעיקר על שימוש בזרעים נקיים וסילוק צמחים חולים ועשבי בר היכולים להוות מקור מידבק. לעיתים השתמשו בארץ בתכשירים נחושתיים להדברת המחלה.



איור 4. א' סימני מחלה הנגרמים בכרובית כתוצאה מאילוח ב- *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* ב' סימני מחלה הנגרמים בעגבנייה כתוצאה מ- *X. euvesicatoria*.

Xanthomonas hortorum pv. *pelargonii* - נקרא בעבר *X. campestris* pv. *pelargonii* גורם כימשון חיידיקי בפלרגוניום. החיידק גורם למחלה החשובה והמגבילה ביותר בגידול זה. המחלה נפוצה בכל האזורים בהם מגדלים ייחורי פלרגוניום בקנה מידה גדול, כמו ארה"ב, מדינות שונות באירופה ובישראל וגורמת לנזקים כבדים בכל השלבי הגידול. סימני המחלה מאופיינים על ידי נבילה וכמישת הצמח (איור 5 א, ב), ריקבון ייחורים (איור 5 ג) וכתמי עלים בצדם העליון והתחתון (איור 5 ד). הפצת המחלה היא מייחורים בעלי נגיעות סמויה, מצמחים נגועים ע"י התזת טיפות מים, השקיה עילית וכלי עבודה מזוהמים. המחלה מתפתחת בטמפרטורות גבוהות ותנאי לחות

המגבירים את הופעת סימני המחלה. לעיתים קרובות המחלה מופצת מייחורים הנלקחים מצמחים שאינם מראים סימני מחלה. החיידק לא שורד בקרקע אך שורד לזמן ממושך בחלקי צמח נגועים. רוב המינים והזנים התרבותיים רגישים למחלה. הדברה יעילה של המחלה היא באמצעות שימוש בחומר ריבוי נקי מגורם המחלה ובו בזמן נקיטת אמצעי תברואה קפדניים. בארץ מקור הצמחים במשתלות הגרעין והיסוד הוא מריבוי מריסטמתי עצמי ומיבוא חומר ריבוי מחו"ל. שתי מערכות אלו נבדקות לנוכחות הפתוגן. לשם כך נלקחות דגימות של ייחורים המיועדים להקמת "משתלות אם" ולהם נעשות בדיקות באמצעות שיטות סרולוגיות ומולקולריות וסילוק חומר נגוע. במקביל לבדיקות לגילוי קסנטומונס פלרגוניי נעשות בדיקות מדגמיות לחומר מיובא גם לנוכחות רלסטוניה סולנצארום הגורמת לסימני מחלה דומים לאלו הנוצרים ע"י קסנטומונס פלרגוניי (איור 5 ה).



איור 5. סימני מחלה הנגרמים ע"י *Xanthomonas hortorum* pv. *pelargonii* בפלרגוניום. א' נבילה, ב' נקרזה והתייבשות עלים, ג' רקבון ייחורים, ד' כתמי עלים ונקרזה, ה' לשם השוואה, סימני המחלה הנגרמים בפלרגוניום ע"י *Ralstonia solanacearum*.

Pseudomonas – חיידקים השייכים למשפחת *Pseudomonadaceae* נפוצים מאוד בטבע (צמחים, בע"ח, קרקע ומים), יכולים לגדול כאפיפיטים או חיים בריזוספרה. היכולת לשרוד בכל מקום מיוחסת ליכולתם של חיידקים אלו לגדול על מגוון רחב של מקורות פחמן. הסוג הנפוץ בקבוצה זו הוא *Pseudomonas*, שרוב המינים בו יוצרים

פיגמנט פלואורסנטי שניתן לראותו במצע חסר ברזל. מינים רבים בסוג זה גורמים למחלות צמחים עם סימפטומים שונים כמו כיבים, כמישה של עלים, תפרחות וכתמי עלים.

P. syringae – מין זה כולל פתוברים שונים (יותר מ-50) התוקפים צמחים שונים וגורמים למחלות החשובות מבחינה כלכלית. לדוגמא, *P. syringae* pv. *lachrymans* מחולל מחלת כתמים מצולעים (דמיעה) במלפפון (איור 6 א). בארץ המחלה נתגלתה על עלים ופירות של מלפפון בחורף 1963. מאז היא נפוצה באופן ספורדי בכל האזורים בהם מגדלים מלפפון בגידולים חסויים ובשדה. סימני המחלה מופיעים ככתמים על הפסיגים, העלים, הגבעולים והפרי. המחלה עוברת בזרעים וכנראה זו הייתה דרך חדירתה לארץ. התמודדות עם המחלה היא באמצעות אבחון הפתוגן בזרעים וסילוק צמחים נגועים.

P. corrugata – מין זה גורם למחלת נמק ליבה בעגבנייה (איור 6 ב). המחלה התגלתה לראשונה בשנת 1981 בשטחי עגבנייה מכוסים ברשתות באזור פיתחת רפיח. מאז נמצאה המחלה גם באזורים נוספים בארץ. המחלה תוקפת בעיקר צמחים מבוגרים נושאי פרי. היא מופיעה בצורת נבילה של הצמח. סימני המחלה הראשונים מופיעים על עלים צעירים ככתמים כלורוטיים (וולקני, 1985). בשנת 2015 נמצאו בארץ צמחי עגבנייה נגועים בתת מין של קורוגטה הנקרא *P. mediterranea* (Trantas et al., 2014).



איור 6. א' כתמי עלים הנגרמים ע"י *Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans* במלפפון. ב' סימני מחלה הנגרמים ע"י *P. corrugata* בעגבנייה. ג' *P. savastanoi* בזית.

P. savastanoi – מין זה גורם לעפץ ענפים בזית ובהרדוף, כאשר תת המין שתוקף זית הוא *P. s. pv. savastani*. המחלה מופיעה ברוב ארצות הים התיכון ובכל האזורים בהם מגדלים זית. סימני המחלה מופיעים על הענפים לעיתים קרובות בצורת מחרוזת של גידולים (איור 6 ג). גידולים יכולים להופיע גם על השורשים, העלים והגזע. צמחים צעירים רגישים במיוחד להתפתחות המחלה. בארץ המחלה נמצאה באופן ספורדי על עצי זית, אך אינה מהווה בעיה גדולה.

Dickeya* ו- *Pectobacterium – חיידקים אלה, אשר נקראו בעבר *Erwinia*, גורמים למחלות בגידולים רבים הכוללים ירקות, גידולי שדה, צמחי נוי ועצי פרי שונים. דוגמאות לגידולים הנתקפים, תפוח-אדמה, גזר, כרוב, סלרי,

פלפל, אורז, תירס, נץ חלב, יקינטון, דליה, חרצית, מנגו ועוד. בסוג *Pectobacterium* מוכרים כיום 12 מינים: *P. aroidearum*, *P. atrosepticum*, *P. betavasculorum*, *P. brasiliense*, *P. cacticida*, *P. carotovorum*, *P. odoriferum*, *P. parmentieri*, *P. peruvienne*, *P. polaris*, *P. punjabense* *P. Wasabiae* *P.*, *P. carotovorum*, *P. brasiliense* הם כבד נזק הגורמים כשהעיקריים *P. atrosepticum* ו-*parmentieri* בסוג *Dickeya* מוכרים 8 מינים: *D. aquatica*, *D. chrysanthemi*, *D. dadantii*, *D. dianthicola*, *D. fangzhongdai*, *D. paradisiaca*, *D. solani*, and *D. zae* רק שניים מהם נמצאו בתפוא"א, ושניהם גורמים לנזק כבד – *D. solani* ו-*D. dianthicola*. לחיידקי *Pectobacterium* טווח פונדקאים רחב ושליש מהם הינם פונדקאים גם של הסוג *Dickeya* (Charkowski et al., 2020; Toth et al., 2011).

החיידקים הפקטוליטיים הללו נפוצים בכל העולם ובכל מקום בו מגדלים תפוא"א. הם גורמים לנזקים כלכליים כבדים בשדה ובתוצרת מאוחסנת. התפוצה הגבוהה קשורה בעיקרה למסחר הגלובלי בחומר ריבוי וגטטיבי נגוע כגון פקעות תפוא"א לזריעה ופקעות או בצלים של צמחי נוי. חלק מחיידקים אלה הינם וסקולאריים, המתבססים בצנורות העצה, מתפשטים בצמח באופן סיסטמי וגורמים לנבילה של הצמח. החיידקים אינם שורדים בקרקע אך יכולים להתקיים לתקופה קצרה כספרופיטים. בנוסף לחומר ריבוי נגוע, הם מופצים גם באמצעות שאריות צמחים, מי השקיה, גשם, אירוסול, מיכון חקלאי, פונדקאים אלטרנטיביים ובאמצעות עשבי בר המהווים פונדקאיי ביניים (Tsrer et al., 2009; 2010).

התסמינים במגוון פונדקאים הינם בעיקר ריקבון רך של גבעולים ופקעות, הצהבות עלים ותמותת צמחים. המחלות הנגרמות ע"י החיידקים הפקטוליטיים פוגעות באופן ניכר בגידול תפוא"א בעולם בכלל ובישראל בפרט, תוך גרימת נזקים חמורים ולכן הן מתוארות כאן בהרחבה. תסמינים ייחודיים לתפוא"א כוללים ריקבון שחור של בסיס הגבעול ('רגל שחורה') ולעיתים גם ריקבון של הגבעולים העליונים, הנגרמים בעיקר ע"י הסוג *Pectobacterium* (איור 7) ונבילה איטית של צמחים הנגרמת בעיקר ע"י הסוג *Dickeya* (איור 8). בין התסמינים שגורמים שני הסוגים, הריקבון הרך (soft rot) של פקעות עלול להתחיל בשדה, ולהתגבר בזמן אסיף, שינוע ואחסון. לעיתים קרובות נמצאים שני סוגי החיידקים יחד ולמעשה המחלות הללו של רגל שחורה וריקבון רך נגרמות ע"י קומפלקס של מין אחד או יותר משני הסוגים. תסמיני המחלה והנזקים לצמחים נגרמים באמצעות אנזימים פקטוליטיים המפרקים את הדפנות ואת למלות הביניים של תאי הצמח.

לתנאי הסביבה יש השפעה גדולה על התפרצות המחלות. לדוגמה, *P. atrosepticum* ו-*P. parmentieri* לא שורדים בטמפרטורות מעל 33 מ"צ, ואילו *P. carotovorum*, *P. brasiliense* ו-*D. solani* יתפתחו דווקא בטמפרטורות גבוהות יותר (עד 39 מ"צ). ייצור פקעות זריעה מתבסס על שימוש בצמחונים חופשיים מהפתוגנים להפקת פקעיות (mini-tubers), אולם, עם הגידול בשדה מתפתחות אוכלוסיות החיידקים הפקטוליטיים וככל שמספר הדורות בשדה גבוה יותר, כך עולה שיעור הנגיעות (בד"כ סמויה) בפקעות הזריעה. התפשטות אינטנסיבית של החיידקים הפקטוליטיים מתרחשת בעיקר באסיף, אז מועברים החיידקים מגבעולים ופקעות נגועות לפקעות נקיות.

החיידקים ימצאו בצורות ההובלה בצד הסטולון ובעדשתיות על פני הפקעת. הנגיעות הסמויה היא הבעייתית מאחר ולא נראים תסמיני מחלה.



איור 7. תסמינים הנגרמים על ידי *Pectobacterium* בתפוח-אדמה. תמונה עליונה הצהבת נוף, תמונה ימנית היווצרות ריקבון שחור של בסיס הגבעול המכונה 'רגל שחורה' ותמונה שמאלית ריקבון רך הנוצר בפקעת תפוח אדמה.

בישראל, מינים שונים של *Pectobacterium* פוגעים בירקות ובצמחי נוי והמינים העיקריים כיום הפוגעים בתפוח-אדמה הם *D. solani* (Ds) ו-*P. brasiliense* (Pbr). ייצור תפוח"א בארץ קשור באופן ישיר לגידול זה באירופה מאחר וישראל מייבאת בכל שנה כ- 25-30,000 טון פקעות זריעה לעונת האביב. מקור הנגיעות בחיידקים הפקטוליטיים הוא בפקעות הזריעה המיובאות הנגועות באופן סמוי (Tsrer et al., 2012). הנזק הכבד נגרם כתוצאה מהתפתחות המחלות ישירות במהלך עונת האביב, ובנוסף, עקב העברת החיידקים גם לפקעות בת המשמשות לזריעה בעונת הסתיו-חורף, נגרם נזק גם בגידול החורפי. המאפיין את החיידקים הפקטוליטיים הללו

הוא התאמה לטמפרטורות גבוהות יחסית. ההתחממות הגלובלית עשויה להסביר את ההתפרצות שחלה באירופה ועל אחת כמה וכמה בישראל. התבטאות מחלה בשדה מקורה בפקעות זריעה נגועות, אך בתנאי סביבה שאינם מעודדים (טמפ' ולחות) המחלה נשארת סמויה.

החיידק Ds, הינו מין חדש שהתגלה ב-2005 (Tsrer et al., 2009, 2013) ובגלל האלימות הגבוהה בטמפ' גבוהות יחסית וטווח הפונדקאים הרחב שלו (הכולל לדוגמה עגבנייה, גזר, צנונית, תירס ומגוון צמחי נוי), הוא מוגדר כחיידק הסגר בישראל, עם אפס סבילות לאינטרודוקציה שלו בפקעות זריעה של תפוז"א. מקורו של החיידק הוא בבצלי יקינטון בהולנד, משם הועבר לתפוז"א והופץ באמצעות פקעות זריעה בכל אירופה והגיע כך גם לישראל. תבדידי חיידקים שבודדו מצמחים בארץ, הגם שהינם זהים מבחינה מולקולרית לתבדידים אירופיים, הם אלימים יותר.



איור 8. תסמינים הנוצרים בתפוח-אדמה על ידי *Dickeya solani* המתבטאים בנבילה, התייבשות עלים, החמה בצורות הובלה וריקבון פקעות.

Ds היה המין הדומיננטי בתפוז"א באירופה ובישראל עד 2013 ומאז נמצא במגמת ירידה. לעומת זאת, החיידק Pbr שהתפשט באירופה גם כן באמצעות פקעות זריעה נגועות באופן סמוי, נמצא במגמת עלייה ניכרת

והוא הדומיננטי כיום. בנוסף גם המין *P. parmentieri* התגלה לראשונה בישראל בשנת 2020 (Tsrer et al., 2020). סף הנגיעות בחיידקי *Pectobacterium* הינו 0.5% תסמיני רגל שחורה.

ממשק ההדברה של החיידקים הפקטוליטיים להפחתת נזקים מתבסס בעיקר על שימוש בפקעות זריעה חופשיות מהחיידק, המושג ע"י ניטור חומר ריבוי. בשנים האחרונות פותחו פרוטוקולים לניטור נגיעות סמויה בפקעות זריעה המבוססים על הדגרת החומר הצמחי במצע העשרה ואנליזות מולקולריות (PCR, RT-PCR) תוך שימוש בפריימרים ופרובים ספציפיים לכל מין חיידק. כמו כן, נעשים מאמצים רבים ע"י חברות הזרעים ומוסדות מחקר שונים בעולם בכיוון של טיפוח זנים עמידים למחלות הרגל השחורה, אולם עד כה טרם פותחו זנים מסחריים עמידים. כמו כן, אין בנמצא טיפולים כימיים יעילים מלבד ריסוסי נוף בתכשירי נחושת העשויים להפחית ריקבון גבעולים. באופן כללי, ממשק אופטימלי להפחתת הנגיעות (מלבד שימוש בפקעות זריעה נקיות) כולל סניטציה בכל מערכי הגידול, אסיף ושינוע של תוצרת (כלי מיכון, מערכי מיון, חדרי אחסון) ותנאי אחסון מיטביים (לחות גבוהה, טמפר' נמוכה, אוורור).

Erwinia amylovora - החיידק גורם למחלת החירכון (fire blight) שהיא אחת המחלות ההרסניות ביותר באגס, תפוח וכן צמחים אחרים ממשפחת הוורדניים, כמו חבוש ושסק. החיידק חודר לעץ דרך הפרחים בתקופת הפריחה, כאשר התנאים מתאימים להדבקה ומשם דרך עוקץ הפרח, הדורבן, ענפים צדדיים ועד לגזע. סימני המחלה מתבטאים בהשחרה של התפרחות והעלים (איור 9 א), והתפתחות כיבים (cankers) המתקדמים לאורך הענפים והגזע וגורמים לתמותה (איור 9 ב). לעיתים קרובות ניתן להבחין בטיפות אוז (ooze) שבהן ריכוזים גבוהים של החיידק (איור 9 ד) המהווים מקור מדבק לעונה העוקבת (Van der Zwet & Beer, 1995).

המחלה התגלתה לראשונה בישראל בשנת 1985 (Zutra et al., 1986) ומאז הופיעה בעוצמות שונות במהלך השנים במטעים שונים; מפגיעה זניחה עד למצב שבו היה איום על תעשיית האגסים בארץ (Shtienberg et al., 2015). כך בשנים 1994-1996 ו-2010 היה חשש כבד שענף האגסים לא יתאושש ממחלה זו ורק לאחר מאמץ לאומי הענף שרד. המחלה בארץ מופיעה לעיתים גם בתפוח, בחבוש ובשסק (איור 9 ג).

בעיה נוספת האופיינית לישראל היא שלעיתים עצי האגס פורחים גם בעונת הסתיו. פריחה זו אינה רצויה מפני שהפקעים שפרחו בסתיו לא יפרחו שוב באביב העוקב ומפני שהפריחה הסתוית עלולה להידבק בחרכון. הדבקה של פריחה סתוית מסוכנת יותר מהדבקה של פריחה אביבית מפני שהמחלה מתקדמת ברקמות המעוצות לפרקי זמן ארוכים יותר.

הטיפול היעיל ביותר כנגד המחלה הוא ריסוסים מתוזמנים בתכשירי הדברה במהלך הפריחה. האנטיביוטיקה סטרפטומיצין הוכנסה לשימוש בישראל ב-1986 אולם כבר בשנים 1994-1997 נתגלו במטעים רבים אוכלוסיות עמידות (Manulis et al., 2003). לאחר הוצאת הסטרפטומיצין משימוש בשנת 1997 החלו להשתמש בתכשיר ההדברה סטרנר (Oxolinic acid). אולם גם כנגדו החלה להופיע עמידות. אמצעים נוספים להדברה הם השמדת

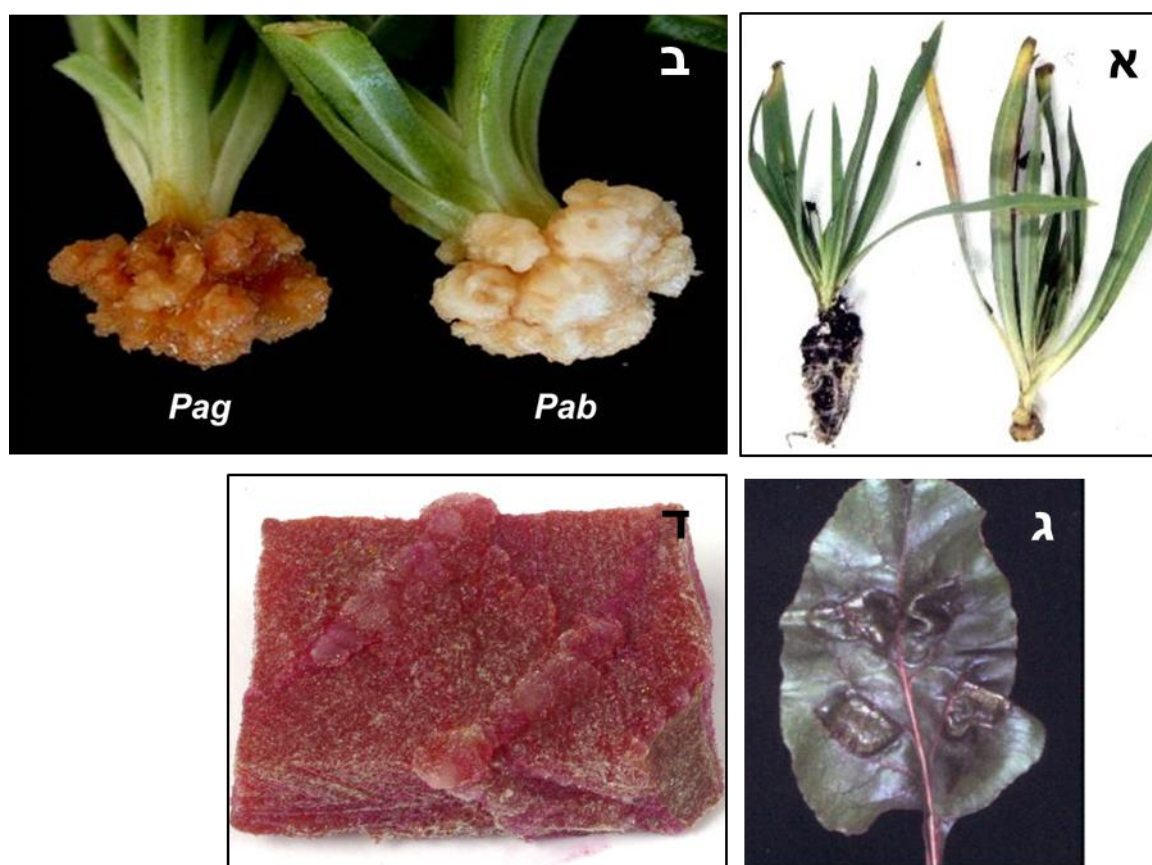
פריחה סתווית ועקירת מטעים נגועים. פרטים נוספים לגבי התמודדות עם המחלה אפשר למצוא במאמר הסקירה (Shtienberg et al., 2015).



איור 9. סימני חירכון הנגרמים ע"י *Erwinia amylovora* באגס ובשסק. א' תפרחת אגס נגועה. ב' עץ אגס נגוע. ג' עץ שסק נגוע. ד' יצירת טיפות אווז על התפרחת אגס.

Pantoea agglomerans – כונה בעבר *Erwinia herbicola*. אלו הם חיידקים הנפוצים בטבע בעיקר כאפיפיטים/אנדופיטים על צמחים שונים, אך גם בזרעים, מים, בני אדם ובעלי חיים. מספר תבדידים הפכו לפתוגנים גורמי מחלות עפצים בצמחים כמו גבסנית, סלק וויסטריה. ידועים מספר פתוברים של מין זה ובהם *P. agglomerans* pv. *gypsophilae* התוקף גבסנית. החיידק נפוץ בכל האזורים בהם מגדלים צמח נוי זה כמו ארה"ב, דרום אמריקה וישראל. בארץ המחלה נתגלתה במשתלות ריבוי בשנת 1977 ומאז הופיעה בכל הארץ במשתלות לריבוי גבסנית. סימני המחלה מתבטאים ביצירת גידול בצוואר השורש של הצמח הגורם להיחלשותו, לנשירת עלים ולבסוף לתמותת הצמח. עיקר הנזק נגרם במשתלות עם הופעת עפצים בבסיס הייחורים המונעים

את השרשתם (איור 10 א). החדירה של החיידק היא דרך פצעים ולכן עפצים יכולים להופיע גם על השורשים והעלים הפצועים. פתובר נוסף, *P. agglomerans* pv. *betae*, תוקף סלק ויוצר עפצים על הצמח ועל השורש דבר הפוסל אותו לשיווק. פתובר זה יכול ליצור עפצים גם על גבסנית אולם הם שונים במבנה ובצבע (איור 10 ב). בעוד שפתובר הגבסנית יוצר עפצים עם מבנה גלובולרי בצבע חום-צהוב, העפצים הנוצרים ע"י פתובר הסלק יוצרים מעין כתר מסביב לגבעול בצבע לבן. פתובר הגבסנית אינו יוצר עפצים על סלק אלא תגובת רגישות יתר (Ezra et al., 2000; Manulis & Barash, 2003). עפצים הנוצרים כתוצאה מאילוח של עלי סלק או שורש סלק מתוארים באיור 10 ג ו- ד. ההבדלים המולקולריים בין שני פתוברים אלו הקובעים את הספציפיות לפונדקאי מתוארים בפרק גורמי וירולנטיות בחיידקים פתוגנים לצמחים.



איור 10. עפצים הנוצרים ע"י חיידקי *Pantoea agglomerans* בגבסנית וסלק. א' עפצים בבסיס ייחור של גבסנית המונעים את השרשתו. משמאל ייחור ביקורת שהשתרש. ב' עפצים הנוצרים בבסיסי ייחורים של גבסנית על ידי הפתובר *gypsophilae* (Pag) ועל ידי הפתובר *betae* (Pab), העפצים הנוצרים שונים במבנה ובצבע. ג' עפצים הנוצרים בעלי סלק לאחר אילוח בחיידק *Pab*. ד' עפצים הנוצרים בקוביית שורש סלק לאחר אילוח ב- *Pab*.

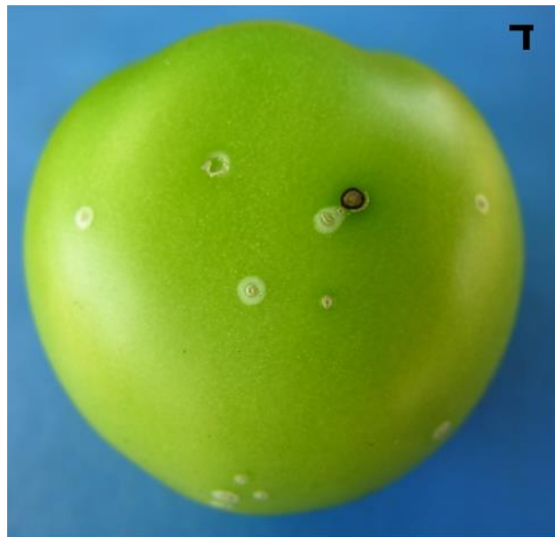
התנאים המתאימים להתפתחות המחלה הם לחות וטמפרטורות גבוהות. טמפרטורה אופטימלית היא 25 מ"צ אולם עפצים יכולים להיווצר גם בטמפרטורות נמוכות יותר. העפץ שהוא גידול בלתי מבוקר של התאים מהווה מקום חדירה לפתוגנים אחרים הנמצאים בקרקע.

הדברה: אין זנים עמידים ואין חומרי הדברה מתאימים ולכן הדרך להתגבר על המחלה היא באמצעות שימוש בחומר ריבוי נקי לאחר שעבר בדיקות לנוכחות החיידק. ייחורים אלה מהווים מקור ליצירת מטעי אם נקיים מגורם המחלה.

ב' חיידקים גרם חיוביים

Clavibacter michiganensis – מין זה כולל חמישה תתי מינים הגורמים למחלות בגידולים שונים כמו עגבנייה, תפוח-אדמה, תירס, אספסת וחיטה. תת המין *C. michiganensis* subsp. *michiganensis* הגורם למחלת כיב חיידקי בעגבנייה הוא החשוב בארץ. תתי המינים האחרים, כולל זה התוקף תפוח-אדמה (*sepadonicus*) לא נמצאו בארץ. זו מחלה סיסטמית בעיקרה ואחת החשובות והמגבילות בגידול עגבנייה (Jones et al., 1991). המחלה גורמת לנבילה, התנוונות כללית ולתמותת הצמחים בכל שלבי הגידול (וולקני, 1985). בשנים מסוימות המחלה יכולה לגרום לנזקים כלכליים ניכרים ולירידה ביבול של עד 60% במקומות שונים בעולם (Chang et al., 1992). המחלה נפוצה בכל העולם. בישראל התגלתה לראשונה בשנת 1963 ומאז הופיעה באופן ספורדי במקומות שונים בארץ. מתחילת שנות ה-2000 חלה עליה בהיקף המחלה שהתבטא במספר בתי הצמיחה הנגועים ובחומרת הנגיעות (איור 11 ב). עיקר הנזק נגרם באזור יישובי הבשור. לשיא התפרצותה הגיעה המחלה בשנת 2007 כאשר באזור הבשור פגעה המחלה במאות רבות של דונמים ובמספר משקים נגרמו הפסדים כספיים ניכרים עד כדי מצבים של פשיטת רגל. המחלה זוהתה גם באזורי גידול אחרים של עגבנייה, ביניהם רמת הנגב, חוף הכרמל, בית שאן ושדות הנגב.

החיידק יכול לחדור לצמח בדרכים שונות כמו מערכת השורשים, גבעול, ענפים וגם דרך מערכת ההידטודות בעלים (Sharabani et al., 2013). הסימנים העיקריים של המחלה כוללים התקפלות עלים, צריבה של שולי העלים (איור 11 א), נבילה, הופעת נקודות עם הילות על הפירות, סימפטום המכונה "עין הציפור" (איור 11 ד) וכיבים כהים בגבעול הצמח (איור 11 ג). החיידק ידוע כמועבר בזרעים, בתוכם או על פני הקליפה, והמקור העיקרי לאילוח הוא זרעים נגועים. החיידק יכול לשרוד גם בקרקע למשך מספר שנים בשאריות צמחי עגבנייה או צמחים אחרים ממשפחת הסולניים. המחלה מופצת לצמחים בריאים באמצעות מי השקיה, גשמים, כלי עבודה מזוהמים ואפילו ריסוס חומרי הדברה. גם בחממות בהן משתמשים במים ממוחזרים יש חשש להפצת המחלה בכל החממה מצמחים נגועים בודדים. בנוסף לכך, לחיידק זה יכול להתרבות כאנדופיט (חי בצמח ללא יצירת סימני מחלה) על צמחים שונים ממשפחת הסולניים כולל עגבנייה. לתכונה זו יש השפעה על תפוצת המחלה מכיוון שצמחים נגועים לא מתגלים מיד.



איור 11. סימני מחלה הנגרמים ע"י *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* בעגבנייה. א' כמישה של צמח עגבנייה נגוע. ב' צמחים נגועים בבית רשת. ג' כיב המתפתח בגבעול הצמח. ד' כתמים (עין הציפור) בפרי.

מחקרים רבים נעשו על מנגנון הפתוגניות של החיידק הממוקמים על הכרומוזום ושני פלסמידים טבעיים (Eichenlaub & Gartemann, 2011, Nandi et al., 2018). תיאור מפורט על מנגנון הפתוגניות של קלייבקטר בעגבנייה ניתן לקרוא בפרק העוסק בגורמי וירולנטיות בחיידקים פתוגנים לצמחים. נמצאה גם שונות גבוהה מבחינה מורפולוגית, מולקולרית ועוצמת הוירולנטיות בין תבדידים שבודדו ממקומות שונים בעולם דבר המקשה על איתור הפתוגן בזרעים המיובאים.

הדברת המחלה מתבססת בעיקר על שימוש בזרעים נקיים מגורם המחלה, פיטוסניטציה וחיטוי מי השקיה. טיפולי קרקע אינם יעילים ושימוש באנטיביוטיקה לא מקובל במחלה זו. זני עגבנייה מסחריים העמידים לחיידק עדיין לא בשימוש. בשל חשיבותה של המחלה נערכו מחקרים רבים בארץ על אספקטים שונים שלה במסגרת מיזם

חוס"ן קלויבקטר במימון משרד החקלאות ומועצת הצמחים. ממצאי המחקר סיפקו מסקנות מעשיות לגבי ההתמודדות עם מחלה זו. נמצא כי אחת מדרכי ההפצה של המחלה היא ממשתלות המספקות שתילים נגועים (Frenkel et al., 2016), ולכן על המשתלות לרכוש זרעים ממקורות מוסמכים, להשתמש במצעי גידול נקיים, למנוע מהפועלים לגעת בנבטים רטובים, להפחית את כמות הדשן הנמצא על פני העלים, ליצור חיץ פיזי בין נבטים בגילים שונים ולהקטין את השימוש במעכבי צימוח. עוד נמצא כי הדבקת צמחים בבתי צמיחה מתרחשת בעיקר בעת עבודת הפועלים בשעות בהן יש הדמעה (Sharabani et al., 2013) ועל כן יש להימנע מלהיכנס לבתי צמיחה בשעות אלו. בנוסף נמצא כי החיידקים השורדים בקרקע עשויים להוות מקור מידבק ראשוני בגידול העוקב, אולם הקרקע אינה מקור המידבק העיקרי. פירות עגבנייה שנותרים בבתי הגידול מהווים דרך למעבר הפתוגן בין העונות ולכן חשוב לפנותם מהשטח.

Streptomyces – אלו הם חיידקים הנפוצים מאוד בקרקע כספרופיטים. בניגוד לחיידקים גורמי מחלות אחרים הסטרפטומיצטים יוצרים תפטיר חוטי ונבגים כדרך עיקרית להפצה. הנבגים והתפטיר קטנים לעומת אלו של הפטריות. מוכרים יותר מ-400 מינים שרבים מהם מייצרים חומרי אנטיביוטיקה. רק מיעוטם של הסטרפטומיצטים הם פתוגנים לצמחים הגורמים למחלות המסכות נזק כלכלי משמעותי. מחלת הגרב המצוי בתפוח אדמה (common scab), הנפוצה בכל אזורי הגידול בעולם, נחשבת אחת מבין חמש המחלות החשובות ביותר בגידול זה. המחלה גורמת לפגיעה באיכות הפקעות המיועדות לשווק כתוצרת טרייה או לתעשייה וזאת עקב היווצרות כיבים על פניהן. כיבים אלה יכולים להיות שטוחים, עמוקים (deep-pitted) או דמויי יבלות (איור 12 א, ב).



איור 12. סימני מחלה הנגרמים ע"י *Streptomyces* spp. בתפוח-אדמה. א' כיבים דמויי יבלות. ב' כיבי גרב עמוקים.

נגיעות במחלה עלולה גם לגרום לפחיתת יכולת כתוצאה מעיכוב התפתחות הפקעות והגדלת מספרם. לסטרפטומיצטים מחוללי מחלת הגרב טווח פונדקאים רחב, הכולל בנוסף לתפ"א גם סלק, גזר, צנוניות, אגוזי אדמה, בטטה ועוד גידולי שורש. החיידקים מסוגלים לשרוד בקרקע מעל 12 שנים גם ללא נוכחות פונדקאי. הם מועברים ומופצים ביעילות גבוהה במיוחד באמצעות פקעות תפ"א לזריעה ובאמצעים נוספים כגון כלי עיבוד, רוחות וסופות חול.

בארץ, מחלת הגרב דווחה לראשונה ב-1972 באזור חבל מעון במערב הנגב. בשנים האחרונות עלתה שכיחות המחלה בתפ"א וגם באגוזי אדמה. נזקים חמורים במיוחד של המחלה מתרחשים באזור חבל מעון ממספר סיבות, ביניהן, גידולים רגישים נוספים במחזורי הזרעים, קרקעות המעודדות את המחלה (conductive) והיעדר אמצעי הדברה יעילים. פקעות תפ"א לזריעה הינן המקור העיקרי לנגיעות בפתוגן. ישראל מייבאת מדי שנה לעונת האביב עשרות אלפים טונות של 'זרעים' מאירופה שחלקם עם שיעור ניכר של נגיעות בסטרפטומיצטים. זרעי היבוא מגיעים בעיקר מסקוטלנד, הולנד, צרפת וגרמניה. כנראה שהמינים הנפוצים באירופה הם אלה החודרים ומתבססים בארץ. במחקר שעשינו בשנים אחרונות לאפיון המינים בארץ נמצאו בעיקר ארבעה מינים עיקריים השכיחים גם באירופה והם: *S. scabies*, *S. turgidiscabies*, *S. europaeiscabiei*, *S. stelliscabie*.

גורם הפתוגניות היחיד המוכר במחלת הגרב הוא הרעלן thaxtomin (Loria et al., 2006) הדרוש ליצירת התסמינים האופייניים על גבי פקעות תפ"א (ראו גם פרק גורמי וירולנטיות בחיידקים פתוגנים לצמחים). כל המינים הפתוגניים הידועים כיום נושאים צבר גנים לביוסינתזה של רעלן זה ולכן ניתן להשתמש ברצפים של גנים אלה לאבחון החיידק בפקעות נגועות ובקרקע.

במהלך השנים הוצעו מספר אמצעי הדברה להתמודדות עם המחלה בעיקר עם הקרקעות הנגועות. ביניהם ניתן למנות את הגדלת רטיבות הקרקע בזמן יצירת הפקעות, הורדת pH הקרקע, מחזור גידולים, טיפולי קרקע בפורמלין, כלורופיקרין ותוספי קרקע אורגניים, הדברה ביולוגית וטיפול בזרעים עם כימיקלים שונים. אולם כל האמצעים הללו אינם יעילים דיים ותוצאות היישום אינן הדירות. בשנים האחרונות פיתחנו שיטה המבוססת על qPCR המאפשרת לגלות קרקעות הנגועות בסטרפטומיצטים פתוגניים ולהימנע מזריעה בהם. כמו כן בדיקת הפקעות המיובאות לארץ לנוכחות הפתוגן יכולה להוריד את רמת המדבק השורד בקרקע.

סיכום

בפרק זה תוארו רק המחלות הנגרמות ע"י חיידקים בצמחים, החשובות בישראל. למעשה אמצעי הדברה כנגד מחלות אלו נכון להיום, אינם מספקים. שימוש באנטיביוטיקה לרוב אסור וגם במקרים בהם ניתן להשתמש באנטיביוטיקה תבדידים עמידים מתפתחים לאחר תקופה קצרה. דרכים נוספות הננקטות להתמודדות עם גורמי מחלות אלה הן: סילוק חומר נגוע, חיטוי קרקע במקרים של חיידקים השורדים בקרקע, הדברה ביולוגית ושימוש בחומר ריבוי נקי. לא מן הנמנע שמחלות חשובות אחרות יחדרו לארץ עם הזרעים או חלקי צמח אחרים ויגרמו לנזקים כלכליים ניכרים, כמו לדוגמה החיידק רלסטוניה סולנצארום. אולם פיתוח שיטות אבחון טובות ורגישות יכול

למנוע כניסת זרעים ושתילים נגועים לארץ. ובמקרה של חדירת חיידקי הסגר יש להשמיד במהירות וביעילות את החומר הנגוע. אפשרות להתרחשות כזו מחייבת את השירותים להגנת הצומח ולביקורת של משרד החקלאות לפתח אמצעים טובים יותר לזיהוי חיידקי הסגר ולהתריע עליהם בזמן.

מקורות

- וולקני צ' (1985) מחלות חיידקים בצמחים בישראל. מנהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, בית דגן ומוסד ויצמן לפרסומים במדע, ירושלים. 380 ע'.
- Assouline I., Milshtein H., Mizrahi M., Levy E. and Ben-Ze'ev I. (1997) *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* transmitted by *Solanaceous* seeds. *Phytoparasitica* 25: 117-118.
- Burdman S., Kots N., Kritzman G. and Kopelowitz J. (2005) Molecular, physiological, and host-range characterization of *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* isolates from watermelon and melon in Israel. *Plant Disease* 89: 1339-1347.
- Burdman S. and Walcott R. (2012) *Acidovorax citrulli*: generating basic and applied knowledge to tackle a global threat to the cucurbit industry. *Molecular Plant Pathology* 13: 805-815.
- Chalupowicz L., Dror O., Reuven M., Burdman S. and Manulis-Sasson S. (2015) Cotyledons are the main source of secondary spread of *Acidovorax citrulli* in melon nurseries. *Plant Pathology* 64: 528-536.
- Chalupowicz L., Reuven M., Dror O., Sela N., Burdman S. and Manulis-Sasson S. (2020) Characterization of *Acidovorax citrulli* strains isolated from solanaceous plants. *Plant Pathology* <https://doi.org/10.1111/ppa.13239>
- Chang R. J., Ries S. M. and Pataky J. K. (1992) Local sources of *Clavibacter michiganensis* ssp. *michiganensis* in the development of bacterial canker on tomatoes. *Phytopathology* 82: 553-560.
- Charkowski A., Sharma K., Parker M. L., Secor G. A., Elphinstone J. (2020) Bacterial Diseases of Potato. In: Campos H., Ortiz O. (eds) *The Potato Crop*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-5_10
- Eichenlaub R. and Gartemann K.-H. (2011) The *Clavibacter michiganensis* subspecies: molecular investigation of Gram-positive bacterial plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 49: 445-464.

- Ezra D., Barash I., Valinsky L. and Manulis, S. (2000) The dual function in virulence and host range restriction of a gene isolated from the pPATHEhg plasmid of *Erwinia herbicola* pv. *gypsophillae*. *Molecular Plant-Microbe Interaction* 13:693–98
- Frenkel O., Bornestein M., Shulhani R., *et al.*, (2016) Secondary spread of *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* in nurseries and the conditions leading to infection of tomato seedlings. *European Journal of Plant Pathology* 144: 569-579.
- Jones J., Stall R. E. and Zitter T. (1991) *Compendium of tomato diseases*. American Phytopathological Society Press.
- Kado C.I. (2010) *Plant Bacteriology*, American Phytopathological Society Press.
- Kerr A. (1989) Commercial release of a genetically engineered bacterium for the control of crown gall. *Agricultural Science* 2: 41-44.
- Loria R., Kers J. and Joshi M. (2006) Evolution of plant pathogenicity in *Streptomyces*. *Annual Review of Phytopathology* 44: 469-487.
- Manulis S. and Barash I. (2003) *Pantoea agglomerans* pvs. *gypsophillae* and *betae*, recently evolved pathogens? *Molecular Plant Pathology* 4: 307-714.
- Manulis S., Kleitman F., Shtienberg D. *et al.* (2003) Changes in the sensitivity of *Erwinia amylovora* populations to streptomycin and oxolinic acid in Israel. *Plant Disease* 87: 650-654.
- Nandi M., Macdonald J., Liu P., Weselowski B. and Yuan Z.C. (2018) *Clavibacter michiganensis* ssp. *michiganensis*: bacterial canker of tomato, molecular interactions and disease management. *Molecular Plant Pathology* 19: 2036-2050.
- Sharabani G., Manulis-Sasson S., Bornestein M. *et al.*, (2013) The significance of guttation in the secondary spread of *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* in tomato greenhouses. *Plant Pathology* 62: 578-586.
- Shtienberg D., Manulis-Sasson S., Zilberstaine M., Oppenheim D. and Schwartz H. (2015) The incessant battle against fire blight in pears: 30 years of challenges and successes in managing the disease in Israel. *Plant Disease* 99: 1048-1058.
- Toth, I. K., Van Der Wolf, J. M., Saddler, G., Lojkowska, E., Hélias, V., Pirhonen, M., Tsrör (Lahkim), L. and Elphinstone, J. G. (2011) Review: *Dickeya* species: An emerging problem for potato production in Europe. *Plant Pathology* 60:385-399.

- Trantas E. A., Sarris P. F., Pentari M. G., Mpalantinaki E. E., Ververidis F. N. and Goumas D. E. (2014) Diversity among *Pseudomonas corrugate* and *Pseudomonas mediterranea* isolated from tomato and pepper showing symptoms of pith necrosis in Greece. *Plant Pathology* 64: 243–500.
- Tsrer (Lahkim) L., Erlich O., Lebiush S., Hazanovsky M., Zig U., Slawiak M., Grabe G., Van der Wolf J. M. and Van de Haar J. J. (2009) Assessment of recent outbreaks of *Dickeya* sp. (syn. *Erwinia chrysanthemi*) slow wilt in potato crops in Israel. *European Journal of Plant Pathology*. 123: 311-320.
- Tsrer (Lahkim) L., Lebiush S., Erlich O., Ben-Daniel B., and Van der Wolf, J. (2010) First report of latent infection of *Cyperus rotundus* caused by a biovar 3 *Dickeya* sp. (Syn. *Erwinia chrysanthemi*) in Israel. *New Disease Reports* 22: 14.
- Tsrer (Lahkim) L., Erlich O., Hazanovsky M., Ben Daniel B., Zig U. and Lebiush S. (2012) Detection of *Dickeya* spp. latent infection in potato seed tubers using PCR or ELISA and correlation with disease incidence in commercial field crops under hot-climate conditions. *Plant Pathology* 61: 161-168.
- Tsrer (Lahkim) L., Ben-Daniel B., Chalupowicz L., Van der Wolf J., Lebiush S., Erlich O., Dror O., Barel V., Nijhuis E. and Manulis-Sasson S. (2013) Characterization of *Dickeya* strains isolated from potato grown under hot-climate conditions. *Plant Pathology*. 62, 1097–1105.
- Tsrer (Lahkim), L., Erlich, Lebiush, Galilov, I., Hazanovsky, M., Chalupowicz, L., Reuven, M., Dror, O., Manulis-Sasson, S. (2020) First report of *Pectobacterium parmentieri* one of the causal agents of potato blackleg and tuber soft rot diseases in Israel. PDN. <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-20-0226-PDN>
- Van Der Zwet T. and Beer S. V. (1995) Fire blight - its nature, prevention and control. In. U.S. Dep. Agric. (Agric. Inf. Bull. 631.)
- Vicedo B., Penalver R., Asins M. J. and Lopez M. M. (1993) Biological control of *Agrobacterium tumefaciens*, colonization and pAgK84 transfer with *Agrobacterium radiobacter* K84 and the Tra-mutant strain K1026. *Applied Environmental Microbiology* 59: 309-315.
- Young J. M., Bull C. T., DeBoer S. H., Firrao G., Gardan L., Saddler G. E., Stead D. E. and Takikawa, Y. (2004) Names of plant pathogenic bacteria published since 1995. Report of the Taxonomy of Bacterial Plant Pathogens Committee of the International Society of Plant

Pathology. Available from: http://www.isppweb.org/names_bacterial_new2004.asp
International Society for Plant Pathology.

Zutra D., Shabi E. and Lazarovits G. (1986) Fire blight on pear, a new disease in Israel. Plant Disease 70: 1071-1073.