

מחלות גחלון (אנתרקנוז) בגידולים שונים

סטנלי פרימן

המחלקה לפתולוגיה של צמחים וחקר עשבים, מנהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, דרך המכבים 68, ראשון לציון

תקציר

מחלת הגחלון (אנתרקנוז) הנגרמת על ידי פטריות מהסוג קולטוטריכום (*Colletotrichum*) גורמת נזקים בפונדקאים רבים. הפטרייה פוגעת מעל ומתחת לפני הקרקע, נישאת בזרעים ותוקפת פירות לפני ואחר הקטיף. לאחרונה, הסוג קולטוטריכום עבר שינויים בסיווג הטקסונומי לאחר ריצוף של מספר גנים לקביעת המין. בישראל מחלת הגחלון פוגעת קשה במשתלות ושדות מניבים של תות-שדה, מנגעת כלנית תרבותית, גורמת להתמוטטות בשתילי לימונים, ופוגעת בפקעות תפוח-אדמה. כמו כן, הפטרייה תוקפת פרי אבוקדו לפני קטיף ובאחסון, ופוגעת בפרי השקד לפני קטיף. קיימים גידולים נוספים הנפגעים על ידי הפטרייה.

אופן הציטוט: פרימן ס' (2021) מחלות גחלון (אנתרקנוז) בגידולים שונים.

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/e52034>



הקדמה

הסוג קולטוטריכום (*Colletotrichum*) כולל פתוגנים בעלי חשיבות רבה הפוגעים במספר רב של פונדקאים עשבוניים ומעוצים באברים שונים השוכנים מתחת ומעל פני הקרקע (Freeman et al., 1998). באופן מסורתי, הסוג קולטוטריכום הינו השלב האל-מיני של הפטרייה וחלק מהמינים להם נמצא שלב מיני משויכים לסוג גלומרלה (*Glomerella*) (Zhang et al., 2006). פטריות מהסוג קולטוטריכום תוקפות בעיקר באזורים טרופים וסובטרופים אך קיימים מינים שעלולים לפגוע גם בתנאים של אזורים ממוזגים (Cannon et al., 2012). נפגע בעיקר ייצור של פירות, כגון פירות באזורים ממוזגים בעולם, לדוגמה בתות-שדה, אבוקדו, מנגו והדרים וגם פירות המשמשים כמזון בסיסי בעולם כמו בננה. הפתוגן יכול להוות גורם הרסני כגון בקפה (מחלת פולי קפה – coffee berry disease) ולפגוע בגידולי שדה כמו דגנים, תירס, סורגום וקנה סוכר. הפטרייה דורגה ברשימת עשרת הפתוגנים החשובים במחקר בעולם, על בסיס חשיבות מדעית וכלכלית (Dean et al., 2012).

מיני קולטוטריכום נחשבים כפתוגנים עיקריים שמחוללים את המחלה גחלון (אנתרקנוז Anthracnose). במאמר זה משמשים לחילופין השם העברי (גחלון) והלועזי (אנתרקנוז) ששימש בעבר לתיאור המחלה. תסמינים של גחלון מאופיינים ע"י כתמי עלים שקועים בעלים, גבעולים פרחים ופירות. הפטרייה יכולה לגרום לתסמינים של

ריקבון כתר ושורשים (לדוגמה בתות-שדה), נבילת נבטים ועוד (Waller et al., 2002). הפתוגן יכול גם לגרום לתסמינים של ריקבון אדום של קנה סוכר, ריקבון פולי קפה, ריקבון הכתר של בננה וכתמי עלים של חמצה (Lenne, 2002) ובישראל זוהה בגידולים רבים כפי שמוזכר ברשימת מחלות הצמחים (אלעד וחוב', העמותה למחלות צמחים).

מיני קולטוטריכום רבים נשאים בזרעים (seedborne), ויכולים לשרוד כספרופיטים בקרקע ו/או על חומר צמחי מת. עיקר ההפצה מתרחשת בהתזת נבגים במים (גשם או השקיה מעל הנוף) או באמצעות רוח המפיצה נבגים מיניים (Ascospores) (Nicholson and Moraes, 1980). ההדבקה מתרחשת באמצעות כרית הדבקה (Appressorium) שמתפתחת מנבגים נובטים על פני משטח העלה או הפרי ובעקבות לחץ טורגור שמאפשר את חדירת הקוטיקולה (Prusky et al., 2000) ובמקרים מסוימים בעזרת תפטיר חודרני (Bailey et al., 1992). התבססות הפטרייה ברקמות הצמח נעזרת ביצירת של אפקטורים וירולנטים פטרייתיים (Kleeman et al., 2012). פטרייה שחדרה לרקמת הצמח נשארת במצב ביוטרופי (biotrophic) או לטנטי (רדום) ללא הופעת סימפטומים חיצוניים. מצב זה יכול להתקיים לתקופה קצרה (1-3 ימים; O'Connell et al., 2000) או לתקופה ארוכה יחסית (חודש ויותר; Prusky and Plumbly 1992). לאחר התקופה הרדומה, הפטרייה עוברת למצב נקרוטרופי (necrotrophic) (גרימת מחלה) שכתוצאה מכך גורמת לתמותת תאים והופעת סימפטומים, לדוגמה, של כתמי עלים וריקבון ענפים ופירות (Sharma et al., 2017). כמו כן, המעבר ממצב ביוטרופי לנקרוטרופי יכול להתבטא בהפסדי יבול קשים לאחר הקטיף מאחר והתוצרת החקלאית נראית ללא סימפטומים, כביכול בריאה, לפני אחסונה (Prusky and Plumbly, 1992). ידוע גם על מיני קולטוטריכום שונים היכולים לשכון בצמח כאנדופיטים (Cannon et al., 2012).

מיני קולטוטריכום נלמדו בעבר כאורגניזם מודל. לדוגמה, שלב מיני וטיפוסי הכלאה (mating types) פורסמו לפני יותר ממאה שנה (Edgerton 1912) ומנגנונים גנטיים נחקרו לעומק בשנות ה-40-50 של המאה שעברה (Wheeler, 1950). כמו כן, אנטראקציית פתוגן-צמח גם נחקרה באותה תקופה (Barrus, 1918) וכן בשנות ה-80 של המאה שעברה (O'Connell et al., 1985). מחלת אנתרקנוז בתירס שהינה חשובה ברמה עולמית נחקרה בהיבטים גנטיים ואינטראקציה עם הפונדקאי (Vaillancourt et al., 2000). קולטוטריכום בצמחים ממשפחת המצליבים נחקרו לאחרונה בהקשר לגנים לפתוגנזה, מוטגנזה, ריצוף גנומי וביטוי גנים בשיטת הטרנסקריפטום (O'Connell et al., 2012). עבודה מעמיקה נעשתה בנושאי מנגנוני פתוגנזה של קולטוטריכום כגון, אנזימים האחראים לפירוק דפנות תאים, גנים האחראים לחדירת רקמות פונדקאים, וטוקסינים האחראים לפתוגניות (Tanaka et al 2009; Fujihara et al., 2010). רצפי גנומים שלמים של מיני קולטוטריכום רבים מאפשרים לימוד מעמיק של האינטראקציה בין הפתוגן לפונדקאי (Han et al., 2016; Gan et al., 2019).

קבוצות קוליטוטריכום עיקריות (major clades)

לאחרונה, הקלסיפיקציה של הסוג קוליטוטריכום עברה מהפכה (Cannon et al., 2012). הקיבוץ הפילוגנטי היה מבוסס בעבר על ריצוף הגנים של ה- Internal transcribed spacer rDNA (ITS) אך לאור אי הדיוק בהגדרות ואי הבהירות על סמך קריטריונים מורפולוגיים (גודל נבג, נושאי נבגים, שלב מיני, קצב גידול וצבע מושבות בצלחות פטרי) עברו לריצוף של מספר גנים (multi locus sequencing) לקביעת המין (Weir et al., 2012). לדוגמה, השוואת הרצפים של שני גנים TUB2 ו- GAPDH למאגרי הידע (NCBI) מאפשרים להבדיל בין מינים של הסוג של *C. acutatum* (Damm et al., 2012). למרות זאת השוואת רצף ה- ITS מאפשר להבדיל בין הסוגים העיקריים של קוליטוטריכום כגון (*C. acutatum* ו- *C. gloeosporioides* ויתר 7 הקבוצות - clades).

יחס פתוגן-פונדקאי וספציפיות

במשך שנים נחשבו מיני קוליטוטריכום כספציפיים לפונדקים שלהם, ועדיין אין מספיק מידע בנידון. הרבה מחקרים על הפתוגן מוגבלים לתבדידים רבים לפונדקאי ספציפי (Buddie et al., 1999; González et al., 2006; Gazis et al., 2011), דבר המקטין את השוונות הגנטית בתוך האוכלוסיות הנבחות. לדוגמה, Mackenzie et al. (2007) הבחינו בהעברת חומר גנטי בין אוכלוסיית הפתוגן *C. acutatum* מצמחי בר לאוכלוסיות שהיו על צמחי תות-שדה בשדות סמוכים. עובדה זו מדגימה את המגבלה של ניסויים בפונדקאי יחיד. מיני קוליטוטריכום יכולים לשרוד כאנדופיטים (פטריות הנוכחות בתוך רקמה צמחית ללא גרימת תסמיני מחלה) דבר המקשה על ההבנה של לימוד ספציפיות לפונדקאי (Rojas et al., 2010). לכן, בידוד הפטרייה מחומר צמחי אינו בהכרח מצביע על הפטרייה כפתוגן לטנטי עם שלב ביוטרופי; והבדלה בין שני שלבי החיים יכולה להיות בעייתית. Freeman and Rodriguez (1993) הראו שמוטציה יחידה יכולה להפוך תבדיד פתוגני מהמין *C. magna* לאנדופיט מועיל בעל תכונות של מדביר ביולוגי (Redman et al., 1999). השפעה של גנים בודדים נפוצה במיני קוליטוטריכום כפי שהודגם באינטראקציה *C. graminicola* לבין תירס כפונדקאי (Thon et al., 2000).

ישנם מינים שהם פתוגניים ספציפיים לפונדקאי. בעבר דווח על תבדידים של מיני קוליטוטריכום כמדבירים ביולוגיים ספציפיים להדברת עשבי בר (Bailey, 2014; TeBeest, 1996). לדוגמה, שני תכשירים, הראשון BioMal פורמולציה של *C. gloeosporioides* f. sp. *malvae* להדברת העשב *Malva pusilla* והתכשיר Collego שהינו פורמולציה של *C. gloeosporioides* f. sp. *aeschynomene* שהיה בשימוש להדברת העשב *Aeschynomene virginica*. ישנם מיני קוליטוטריכום, מעטים אומנם, שתוקפים חרקים ובמקרים נדירים גם בני אדם ויונקים הנתקפים על ידי הסוג. נושא מיני קוליטוטריכום שהינם ספציפיות לפונדקאי ומינים שהינם רב פונדקאים נדון בהמשך.

מיני קולטוטריכום בגידולים בישראל

בישראל, מחלת הגחלון מוכרת במשתלות והשדות המניבים של תות-השדה. היא פוגעת גם בכלנית ומועברת בעיקר בפקעות, גורמת להתמוטטות שתילי לימוניות, פוגעת בפקעות תפוח-אדמה ובשקד. המחלה תוקפת גפרי אבוקדו לפני הקטיפה ובאחסון. קיימים גידולים נוספים הנפגעים ע"י הפטרייה.

גחלון בתות-שדה

תות-שדה גדל בישראל בכל עונות השנה. בקיץ מגדלים את המין במשתלות כמקור לחומר שתילה בשדה המניב. בסוף הקיץ – תחילת הסתיו שתילי בת ממשתלות הקיץ נשתלים בשדות, והשדה מניב עד האביב – תחילת הקיץ. גחלון בתות-שדה נגרם על-ידי מיני *Colletotrichum* שהוזכרו. למחלה מגוון תסמינים והיא מופיעה בכל שלבי הגידול. הפטרייה נפוצה בכל אזורי העולם בהם גדל תות-שדה (פרימן, 1995). המחלה הרסנית במשתלות תות-שדה בהן היא מתבטאת בשתילי האם המתמוטטים ואינם מייצרים שלוחות הנזקקות לריבוי והפקת שתילי בת. ביטוי המחלה הוא בכתר הנרקב, ובשטח המניב הפירות בדרגות הבשלה שונות נפגעים ע"י הפתוגן (איור 1).



איור 1. תסמיני מחלת האנתרקנוז בתות-שדה: אברי תות-שדה שונים פגועים. פירות עם צברי נבגים כתומים בשקעים חומים כתרים ושוורשים נרקבים.

כפי שהוזכר, אבחונם של מיני קולטוטריכום בכלל, ואלה הפוגעים בתות-שדה בפרט, קשה בשיטות מורפו-טקסונומיות (כגון גודל וצורת נבגים, צבע מושבה וקצב גידול). למשל הפטרייה *C. acutatum*, הגדלה במצע סלקטיבי, תוארה כבעלת פיגמנט כתום עם מאסה של נבגים בגודל ממוצע של $4 \times 15 \mu\text{m}$ ומחודדים בשני הקצוות

בצורה אופיינית למין, אולם נתונים אלה לא בהכרח עקביים. פותחו שיטות מולקולריות לצורך אבחנה מדויקת של המינים השונים (Freeman and Katan, 1997). שיטות מבוססת PCR, עם תחלים ספציפיים יכולות לזהות שלושה סוגי קולטוטריכום בתות-שדה. חשיבותו של ממצא זה הינה בכך שלמיני הקולטוטריכום השונים רגישות שונה לחומרי הדברה.

גחלון בכלנית

גחלון בכלנית הופיע לראשונה בארץ בשנת 1978, ומאז המחלה מופיעה מדי פעם אך לא בכל עונה. בכלנית מתבטא הנזק בסלסול עלים והתמוטטות שתילים בשדה, כתמים בלתי רגולריים בעלים, וריקבון נצרים ועמודי פריחה (איור 2). באיברים אלה נוצרות נקרוזות שקועות המלוות בצברי נבגים בגוון כתום. הגורם זוהה ב- 1998 כ- *C. acutatum*, סוג שנפוץ בארץ ומחולל גחלון גם בתות-שדה (Freeman et al., 2000). המחלה נפוצה באזורי גידול כלנית באירופה, כגון, אנגליה, הולנד ואיטליה.

א

ב



איור 2. תסמיני מחלת האנתרקנוז בכלנית: סלסול עלים והתמוטטות שתילים בשדה, כתמים בלתי רגולריים בעלים (א), ריקבון נצר ועמודי תפרחת (ב).

מספר רב של תבדידי קולטוטריכום בודדו ישירות מפקעות (דבר המצביע על נגיעות במקור הריבוי הצמחי). רוב התבדידים בודדו מהעלווה הנגועה בשדה. ברוב עונות הגידול הופיע קולטוטריכום כבר בחודש אוקטובר, ונמצא בפקעות ייבוא מהולנד. המחלה הופיעה בכל אזורי הגידול בארץ (הרי ירושלים, בני ציון במישור החוף, וציפורי בצפון). נשאלה שאלה, האם אוכלוסיות הפטרייה בארץ הינן ספציפיות לכל גידול או שאותה אוכלוסייה

גורמת למחלה בגידולים שונים. לא נמצאו צמחי כלנית בר נגועים במחלה באביב ובסתיו אך ייתכן שעונת הגידול התרבותי אינה חופפת את זו של טיפוס הבר. מאחר שפרחים ופקעות של כלנית מיוצאים לארצות אחרות, קיימת חשיבות עליונה להבטיח שחומר זה יהיה נקי ממחלת הקולטוטריכום, שאם לא כן, עלול להיגרם נזק (מעבר לכלכלי) לתדמיתה של מדינת ישראל כיצואנית חומר ריבוי איכותי.

ספציפיות לתות-שדה, כלנית ולפונדקאים אחרים

בניסויים בחממה נמצא שניתן לאלח באופן מלאכותי צמחי כלנית בתבדידים שמקורם מתות-שדה ולקבל מחלה האופיינית לגחלון (אנתרקנוז) בכלנית. כמו כן, ניתן לאלח באופן מלאכותי צמחי תות-שדה בתבדידים שמקורם מכלנית ולקבל מחלה האופיינית לאנתרקנוז בתות-שדה. לצורך העניין, מספר רב של תבדידים אולחו בשני הפונדקאים בכדי לאמת את הממצאים בתנאי חממה (Freeman et al., 2000). תבדידי הפתוגן *C. acutatum* שבודדו מכלניות נגועות בשדה לא היו שונים מאלה שהיו קיימים כבר באוסף תבדידים והשתייכו לפי הגדרות מורפולוגיות ואפיונים מולקולריים לסוג *C. acutatum*. הוכח, בשיטות PCR, כי המין התוקף כלנית הינו מהסוג *C. acutatum* ולא *C. gloeosporioides* כפי שדווח קודם לכן (Freeman et al., 2000).

כאמור, מספר מיני *Colletotrichum* יכולים לתקוף פונדקאי אחד כמו תות-שדה, ומין יחיד של הפתוגן יכול לפגוע בפונדקאים רבים (ראו הקדמה). נמצא ש-*C. acutatum* יכול לשרוד ולהתרבות בשתילי חציל, עגבנייה או לפל מבלי שנראה סימני מחלה (Horowitz et al., 2000). במקביל, מעשבי בר (בקיה וקייצת) הגדלים בסמיכות לצמחי תות-שדה נגועים, בודד הפתוגן *C. acutatum*. באילוח פירות וירקות ב-*C. acutatum* ניתן להבחין בתסמיני המחלה במספר מיני צמחים, תופעה המעידה על קיום הדבקה צולבת.

תנאי הפצת גורם המחלה ונזקיה בכלנית ובתות-שדה

נבגי *Colletotrichum* מתרבים בלחות מרובה ובטמפרטורות של 15-30 מ"צ - תנאים המתקיימים במשתלות ובשטח הפריחה של כלנית וגורמים למחלה בשתילים. נבגי הפתוגן מתפזרים באמצעות התזה של טיפות מים, חרקים, כלים חקלאיים, על גבי צמחים נגועים ובקרקה (Howard et al., 1992). בשדות תות-שדה נגועים עלול אובדן הפרי להגיע ל- 50%, למרות ריסוסים תכופים והרחקת ניצנים, פרחים ופירות נגועים.

הישרדות והדברת גורם המחלה

בקליפורניה מדבק של *C. acutatum* מתות-שדה יכול לשרוד עד תשעה חודשים בקרקע (Howard et al., 1992). לכן חשוב לחטא את הגומה ממנה הוצא שתיל נגוע לפני שתילת שתיל חדש, וחיטוי שטח נגוע לפני שתילתו בגידול חדש. מאחר והמידבק יכול לשרוד בקרקע במשתלות של צמחים נגועים, קיימת אפשרות להתפשטות הפתוגן מהמשתלה לשדה המניב.

כאמור, מקור עיקרי של מחוללי האנתרקנוז נמצא בחומר ריבוי נגוע, שתילים ממשתלות תות-שדה ופקעות כלנית. על כן יש להקפיד על חומר צמחי נקי, או להשתמש בקווים עמידים למחלה. צוין, כי התפשטות הפתוגן מוגברת על ידי המטרה מעל לנוף, ועלולה להתפשט על גבי כלים, מכונות חקלאיות ועובדים הנעים משדות נגועים לבריאים. בארה"ב מטפלים נגד אנתרקנוז במשתלות בטיפול חום לשיתילי תות-שדה רדומים ובריסוסים בתכשירי הדברה שונים. פונגיצידיים אלה הינם פרוטקטנטים כנגד הדבקה ואינם מצליחים לקטול גורמי מחלה שהתבססו ברקמה צמחית. קוטל הפטריות פרוכלורז יעיל במיוחד כנגד אנתרקנוז בתות-שדה, בריסוס ובטבילת שתילים (Freeman et al., 1997), אך יכול לגרום נזק פיטוטוקסי לכלנית.

גחלון בלימוניום

לימוניום גדל באזור הערבה ובנגב, בעמק חפר ובשרון. הסוג לימוניום, ממשפחת העופרתיים (Plumbaginaceae), מחולק למינים רב שנתיים וחד שנתיים. המינים החד שנתיים נקראים עדעד ומשתייכים למין *L. sinuatum*. זנים אלה הדורשים קור לגידולם. חלק משיתילי העדעד מיוצרים מזרעים וחלק מתרבויות רקמה. המינים הרב שנתיים מכונים לימוניום, והם מעדיפים טמפרטורות גבוהות לגידולם. הזנים המגודלים כיום בישראל המשתייכים ללימוניום הם בעיקר מהמין אלאיטיקה ובהם הזנים מיין בלו, סילבר פינק וזנים מקבוצת הספורה. זן פופולארי נוסף המשתייך ללימוניום הוא הבלט לארד, פרח מכלוא שמקורו מ- *L. latifolium* ו- *L. caspi*. כל השתילים ממינים אלו מיוצרים מתרבויות רקמה. הלימוניום הוא צמח הידוע בחוסנו וניתן לגדל את הצמח שנים רבות, לעיתים למעלה מ 10 שנים.

תופעת התמוטטות לימוניום בערבה החלה ב- 1995 בחלקות בודדות ומאז התפשטה לשטחי לימוניום חדשים וגרמה לנזקים כבדים, שיעור ההתמוטטות נע בין 20-50 אחוזים. הנזק הנגרם לחקלאי נובע הן מהצורך בהחלפת השתיל, שמחירו גבוה, והן מהפסד פוטנציאלי של ענפי פריחה. התמוטטות צמחי הלימוניום מתרחשת בעיקר בקיץ. רוב זני הלימוניום שגדלים בארץ ובעיקר הזנים בלטלארד ומיסטי רגישים להתמוטטות וגורם המחלה זוהה כפטרייה *C. gloeosporioides* (Pivonia et al., 2000; Bar Lavan et al., 2004). בכל אזורי הגידול בהם נמצאו צמחים חולים ומתים, בודד גורם המחלה מצוואר השורש. כאשר יש תנאי לחות מתאימים, תסמיני המחלה מופיעים בנוסף לצוואר השורש גם בעלווה, בגבעולים, ובעמודי התפרחות (Maymon et al., 2006). הפטרייה מנגעת לימוניום באזור הכתר והשורשים באופן סמוי (לטנטי) במהלך חודשי החורף וגורמת להתמוטטות עם עליית הטמפרטורות בעיקר בחודשים יוני- אוקטובר (איור 3). סמני מחלה ראשוניים אופייניים הם: גלילת עלים בוגרים כלפי חוץ, התייבשות של עלעלי הפרחים ונבילת שושנת עלים צעירה הפורצת לאחר הגיזום.

לעיתים מופיע בשתילות קיציות חדשות שיעור נמוך מאוד של תמותה כתוצאה מאילוח בפטרייה. תמותה זו יכולה להוות סימן ראשוני לבעיה שתתגלה בשדה רק בקיץ העוקב. בערבה, עיקר ההפצה של הנבגים נעשית במהלך הקטיפים והגיזומים ממקור אילוח לצמח בריא באמצעות העובדים וכלי העבודה. בערבה, נמצאו באוכלוסייה מסוימת של לימוניום נגוע, בחלקה שהומטרה, גופי פרי מיניים, פרייתציה, המכילים אסקוסים

ואסקופורות (*Glomerella cingulata*) (Bar Lavan et al., 2004). נמצאה שונות גנטית של אוכלוסיות הפתוגן שהתבטא בעמידות לבנזאימידאזולים. קיום השלב המיני יכול לתרום לשונות הגנטית (Maymon et al., 2006). להתפתחות המחלה בצמח דרושים תנאי רטיבות לצורך נביטת נבגי הפטרייה וחדירתם לצמח כאשר ייבוש אזור הכתר מקטין את התפתחות המחלה. ייבוש אזור הכתר הושג ע"י השקיה בטפטוף טמון בעומק 30 ס"מ.

א

ב



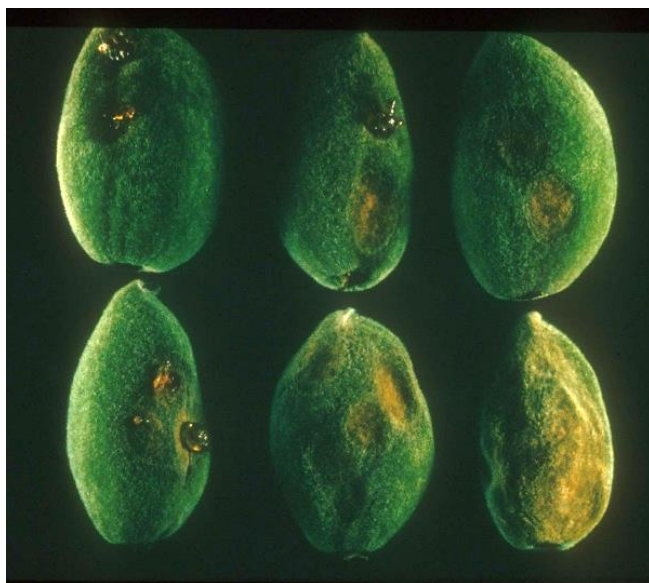
איור 3. תסמיני מחלת האנתרקנוז בלימוניות: נבילה לאחר פגיעה בכתר והשורשים (א') ולאחר מכן התמוטטות ותמותת שתילים (ב').

שקד

הפטרייה *C. acutatum* תוקפת פירות צעירים ונפוצה בכל מטעי השקד בארץ. תסמיני המחלה מתבטאים בתחילת מרץ עם הופעת חנטים צעירים. בפירות צעירים הפטרייה חודרת את הקליפה הירוקה ואת הקליפה הרכה של בית הגלעין ופוגעת בגלעין הרך והצעיר. בחתך בפרי נגוע ניתן להבחין בהחמה, זיבת שרף ותפטיר לבן על פני ובתוך חלל. על פירות צעירים נראים כתמים כתומים בגודל 5-10 מ"מ השקועים ולפעמים מופרש שרף על פני הכתם (איור 4). בחודשים אפריל מאי, הכתמים גדלים והופכים חומים עם הפרשה של זיבה המכילים צברי נבגים.

הפגיעה בפרי נמשכת עד להתקשות בית הגלעין ולאחר מכן הפרי מצטמק והופך למומיה. בהשפעת הפגיעה בפירות שושנות העלים הצמודות לפירות מתייבשות והמחלה מתבטאת בענפים יבשים הנושאים מומיות שבהן הפטרייה נשמרת מעונה לעונה. פירות הנגועים בצד העוקץ נושרים, אך הפטרייה יכולה לשרוד לעונה הבאה על גבי העוקצים הנגועים. עוצמת המחלה ותפוצתה מושפעת מגשם בסוף הפריחה. הנבגים שמתפתחים מהמומיות ועוקצים מהעונה הקודמת מופצים בתנאי גשם, מדביקים פירות צעירים וגורמים למחלה. מחלת האנתרקנוז מסוגלת לפגוע בענפים ולגרום לתמותת עצים שלמים בהתקפה קשה. גיזום ענפים נגועים נושאי מומיות ועוקצים

נגועים עוזר להפחית את עוצמת המחלה. בהתקפה קשה נחוץ לשלד את העץ. ריסוסי תכשירי הדברה נגד הפטרייה, כשישה שבועות לאחר הפריחה ועד התקשות בית הגלעין, עוזרים להפחית נזקים ולהעלות את היבול.



איור 4. תסמיני מחלת האנתרקנוז בשקד: פירות צעירים עם כתמים בעלי צברי נבגים כתומים השקועים, ולפעמים מופרש שרף על פני הכתם.

בתבדידי *C. acutatum* התוקפים שקד בתנאי הארץ, לא נמצא שלב מיני. לאחר אפיון בשיטות מולקולריות, נמצא כי ישנה שונות גנטית בין המינים התוקפים שקד לעומת אבוקדו (Freeman et al., 2000) ולכן אפיון המין של הקולטוטריכום שתוקף שקד או אבוקדו חשוב מאוד. חשיבות זו נובעת מסמיכות הקיימת בהרבה מקומות בין מטעים נגועים באנתרקנוז מהפונדקאים השונים והצורך בתזמון בקרת המחלות במידה והם רב פונדקאים. נמצא שהפתוגן שתוקף שקד בארץ הינו קלונאלי וספציפי לשקד בתנאי הארץ והפתוגן שזוהה בשקד לא בודד מאבוקדו. האוכלוסיות משני הפונדקאים אופיינו בשיטות מולקולריות כדי לבחון את הסוגיה (Freeman et al., 2000;) (2001).

גחלון באבוקדו

גידול האבוקדו בארץ הינו בעל ערך רב לצריכה מקומית וליצוא (Dor, 2015). לפי דיווח זה היקף הגידול כ- 80,000 דונם עם יצור של כ- 100,000 טון פרי. בתנאי הגידול הסובטרופיים בארץ, עם מזג אוויר ים תיכוני של גשמי חורף, הגידול נפגע קשה ע"י מיני קולטוטריכום לאחר הקטיפ בעקבות חנטה בחורף בתנאי לחות גבוהים (Freeman et al., 1998). לכן, חיי המדף והשיווק של הפרי בתקופה זו מאד נפגעים כתוצאה מהמחלה. המחלה בפירות מאופיינת ע"י כתמים נקרוטיים שחורים בעלי צברי נבגים בצבע כתום (איור 5) (Prusky and Kotze, 1994).



איור 5. תסמיני מחלת האנתרקנוז באבוקדו: כתמים נקרוטיים שחורים בעלי צברי נבגים בצבע כתום.

הדבקת הפירות מתרחשת במטע כשנבגי הפטרייה נובטים, מייצרים כריות הדבקה (אפרסוריה) אך נשארים רדומים עד הבשלת הפרי. לאחרונה נמצא שהפתוגן חורף על גבי עלים יבשים וטריים ועל ענפונים טריים במטעי אבוקדו בארץ (Sharma et al., 2017). במזג אוויר טרופי דווח שהפטרייה שורדת על עלים יבשים וגבעולים, בנוף העץ וגם על הקרקע (Nelson, 2008). דווח שהמין העיקרי שתוקף אבוקדו שייך למין *C. gloeosporioides* (Freeman et al., 1998). לאור הרביזיה הטקסונומית בסוג למינים ושכיחות ספציפיות של אוכלוסיות קולטוטריכום לפונדקאי, ישנה חשיבות עליונה לאפיון הפתוגן לבקרתה. בעבודה שנעשתה לאחרונה, הוגדר מין חדש *C. perseae* השייך לסוג *C. gloeosporioides* שתוקף אבוקדו בארץ (Sharma et al., 2017). באותו מחקר, נמצאו עוד 9 מינים שתוקפים אבוקדו בארץ, וכולם היו בעלי פתוגניות דומה לפרי ואיברים ווגטיביים שונים של עץ האבוקדו.

תפוח-אדמה

מחלת ניקוד שחור הנגרמת על ידי הפטרייה ממין *C. coccodes* מפחיתה יבולים ופוגעת באיכות פקעות תפוח אדמה (Johnson et al., 2018). הפתוגן שורד בקרקע ובשאריות צמחים באמצעות קשיונות ובפקעות באמצעות קשיונות ותפטיר בתוך צינורות ההובלה של הפקעת. נבגי הפטרייה מופצים באמצעות רוח, סופות חול וטיפות מים. האטיולוגיה ואפיון אוכלוסיות של המין קולטוטריכום בתפוח-אדמה נקבעו באמצעות התאם וגטטיבי, מורפולוגיה ושיטות מולקולריות (Johnson et al., 2018). הפתוגן עלול לגרום לפחיתת יבול בזנים רגישים, בייחוד בתנאי עקת יובש והשקיה לא מיטבית. נמצא כי המחלה גורמת להפחתת יבול עד כ- 30% בזנים הרגישים. מניסויים במעבדה והשדה נמצא שהמחלה מופיעה באופן חמור יותר בתנאי יום קצר (סתיו-חורף) ובתאורה קצרה של עד 8 שעות אור. קיים סינרגיזם בין המחלה הנגרמת על ידי קולטוטריכום לבין דוררת בתפוח-אדמה ושתי המחלות יחדיו גורמות לנזק גדול יותר מאשר כל אחת בנפרד. בעבודה שנעשתה על התאם ווגטיבי באוכלוסיית הפטרייה שמקורה בתפוח-אדמה מאירופה וישראל נמצאו 8 קבוצות, אופיינו מדדים שונים הקשורים בהתפתחות הפטרייה כגון טמפרטורת גידול, קצב יצירת קשיונות pH ועוד (Johnson et al., 2018).

סיכום

בעולם, מחלת הגחלון (אנתרקנוז) פוגעת בפונדקאים רבים, מעל ומתחת לפני הקרקע. גורמי המחלה נישאים בזרעים, והמחלה תוקפת פירות לפני ואחר הקטיף. לאחרונה, הסוג קולטוטריכום סווג ל- 9 קבוצות שונות ולמינים חדשים רבים לאחר ריצוף של מספר גנים. לדוגמה הגנים TUB2 ו- GAPDH מבדילים בין מינים בתוך סוגים שונים ובכלל זה ב- *C. acutatum*. בארץ, הפתוגן תוקף תות-שדה וכלנית שגדלים בסמיכות זה לזה ונמצא ששני הפונדקאים רגישים לאותו מין וסוג של הפטרייה, *C. acutatum*. לעומת זה, קיימת ספציפיות לפונדקאי למין שתוקף שקד כאשר אבוקדו אינו נפגע ממין זה למרות ששני הגידולים גדלים זה לצד זה. מאחר ומחלת האנתרקנוז בעלת תחום רחב של פונדקאים, צריך לבחון את אמצעי ההפצה והפוטנציאל לפגיעה בגידולים נוספים בתנאי הארץ.

מקורות

פרימן ס' (1995) מחלה חדשה במשתלות ובשטח המניב של תות שדה בארץ שמחוללת הפטרייה קולטוטריכום. השדה חוברת ג', כסלו תשנ"ו, עמ' 35-40.

Bailey K. L. (2014) The bioherbicide approach to weed control using plant pathogens. In: Abrol D. P., ed., Integrated Pest Management: Current Concepts and Ecological Perspective, San Diego, CA, Elsevier, pp. 245–266.

Bar Lavan Y., Pivonia S., Katan J., Zviebil A. and Freeman S. (2004) Characterization, survival and affect of heat treatments on *Colletotrichum gloeosporioides*, causal agent of *Limonium* decline. *Phytoparasitica* 32: 188.

Barrus M.F. (1918) Varietal susceptibility of beans to strains of *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. & Magn.) B. & C. *Phytopathology* 8: 589–605.

Buddie A. G., Martinez-Culebras P., Bridge P. D., Garcia M. D., Querol A., et al., (1999) Molecular characterization of *Colletotrichum* strains derived from strawberry. *Mycological Research* 103: 385–394.

Cannon P. F., Damm U., Johnston P. R. and Weir B. S. (2012) *Colletotrichum* – current status and future directions. *Studies in Mycology* 73: 181–213.

Damm U., Cannon P. F., Woudenberg J. H. C. and Crous P. W. (2012) The *Colletotrichum acutatum* species complex. *Studies in Mycology* 73: 37–113.

Dean R., Van Kan J. A. L., Pretorius Z. A., Hammond-Kosack K. E., Di Pietro A. et al., (2012) The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology* 13: 414–430.

- Dor R. (2015) Israel's avocado industry - Overview. Israeli Agriculture International Portal <http://www.israelagri.com/?CategoryID=493&ArticleID=1036>.
- Edgerton C. W. (1912) Plus and minus strains in an ascomycete. *Science* 35: 151.
- Freeman S. and Katan T. (1997) Identification of *Colletotrichum* species responsible for anthracnose and root necrosis of strawberry in Israel. *Phytopathology* 87: 516-521.
- Freeman S. and Rodriguez R. J. (1993) Genetic conversion of a fungal plant pathogen to a non-pathogenic endophytic mutualist. *Science* 260: 75–78.
- Freeman S., Katan T. and Shabi E. (1998) Characterization of *Colletotrichum* species responsible for anthracnose diseases of various fruits. *Plant Disease* 82: 596-605.
- Freeman S., Minz D., Jurkevitch E., Maymon, M. and Shabi E. (2000) Molecular analyses of *Colletotrichum* species from almond and other fruits. *Phytopathology* 90: 608-614.
- Freeman S., Minz D., Maymon M. and Zveibil A. (2001) Genetic diversity within *Colletotrichum acutatum* sensu Simmonds. *Phytopathology* 91: 586-592.
- Freeman S., Nizani, Y., Dotan S., Even, S. and Sando T. (1997) Control of *Colletotrichum acutatum* in strawberry under laboratory, greenhouse and field conditions. *Plant Disease* 81: 749-752.
- Freeman S., Shabi E. and Katan T. (2000) Characterization of *Colletotrichum acutatum* causing anthracnose of anemone (*Anemone coronaria* L.). *Applied and Environmental Microbiology* 66: 5267-5272.
- Fujihara N., Sakaguchi A., Tanaka S., Fujii S., Tsuji G. et al. (2010) Peroxisome biogenesis factor PEX13 is required for appressorium-mediated plant infection by the anthracnose fungus *Colletotrichum orbiculare*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 23: 436–445.
- Gan P., Tsushima A., Hiroyama, R. et al., (2019) *Colletotrichum shiso* sp. nov., an anthracnose pathogen of *Perilla frutescens* in Japan: molecular phylogenetic, morphological and genomic evidence. *Scientific Reports* 9: 13349. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50076-5>.
- Gazis R., Rehner S. and Chaverri P. (2011) Species delimitation in fungal endophyte diversity studies and its implications in ecological and biogeographic inferences. *Molecular Ecology* 20: 3001–3013.

- González E., Sutton T. B. and Correll J. C. (2006) Clarification of the etiology of Glomerella leaf spot and bitter rot of apple caused by *Colletotrichum* spp. based on morphology and genetic, molecular and pathogenicity tests. *Phytopathology* 96: 982–992.
- Horowitz S., Sharon A., and Freeman S. (2000) Host specificity and survival of *Colletotrichum acutatum* from strawberry. *Phytoparasitica* 28: 280.
- Howard C. M., Maas J. L., Chandler C. K. and Albregts E. E. (1992) Anthracnose of strawberry caused by the *Colletotrichum* complex in Florida. *Plant Disease* 76: 976-981.
- Johnson D. A., Geary B. and Tsrer (Lahkim) L. (2018) Review: Potato Black Dot – The Elusive Pathogen, Disease Development and Management. *American Journal of Potato Research* 95: 340-350.
- Lenné J. M. (2002) Some major plant diseases. In: Waller J. M., Lenné J. M. and Waller S. J., eds., *Plant Pathologist's Pocketbook* 3rd ed. CABI, Wallingford, UK: 4–18.
- Mackenzie S. J., Seijo T. E., Legard D. E., Timmer L. W. and Peres N. A. (2007) Selection for pathogenicity to strawberry in populations of *Colletotrichum gloeosporioides* from native plants. *Phytopathology* 97: 1130–1140.
- Maymon M., Zveibil A., Pivonia S., Minz D. and Freeman S. (2006) Identification and characterization of benomyl-resistant and -sensitive field isolates of *Colletotrichum gloeosporioides* from statice (*Limonium* spp.). *Phytopathology* 96: 542-548.
- Nelson S. (2008) Anthracnose of avocado. Co-operative Extension Services. *Plant Disease*-58.
- Nicholson R. L. and Moraes W. B. C. (1980) Survival of *Colletotrichum graminicola*: importance of the spore matrix. *Phytopathology* 70: 255–261.
- O'Connell R. J., Bailey J. A. and Richmond D. V. (1985) Cytology and physiology of infection of *Phaseolus vulgaris* by *Colletotrichum lindemuthianum*. *Physiological Plant Pathology* 27: 75–93.
- O'Connell R. J., Thon M. R., Hacquard S., Amyotte S. G., Kleemann J. et al., (2012) Life-style transitions in plant pathogenic *Colletotrichum* fungi deciphered by genome and transcriptome analyses. *Nature Genetics* doi:10.1038/ng.2372.
- Pivonia S., Levita R., Tzuberi G., Zveibil A., Nizani Y. and Freeman S. (2000) Decline of perennial *Limonium* cultivars caused by *Colletotrichum gloeosporioides*. *Phytoparasitica* 28: 286-287.

- Prusky D. and Kotze J. (1994) Postharvest diseases of avocado: Anthracnose. In: Ploetz, R. C., Zentmyer, G. A., Nishijima, W. T. and Rohrbach, K. G. eds. *Compendium of Tropical Fruit Diseases*. APS Press, St. Paul, MN., USA, 1994, pp. 72–73.
- Prusky D. and Plumbley R. A. (1992) Quiescent infections of *Colletotrichum* in tropical and subtropical fruit. In: Bailey J. A., and Jeger M. J., eds. *Colletotrichum*. Biology, Pathology and Control, CABI, Wallingford, UK, pp. 289–307.
- Prusky D., Freeman S., Dickman M.B. eds. (2000) *Colletotrichum*. Host Specificity, Pathology and Host-Pathogen Interaction. APS Press, St Paul, USA.
- Redman R. S., Ranson J. C. and Rodriguez R. J. (1999) Conversion of the pathogenic fungus *Colletotrichum magna* to a nonpathogenic, endophytic mutualist by gene disruption. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 12: 969–975.
- Sharma G., Maymon M. and Freeman S. (2017) Epidemiology, pathology and identification of *Colletotrichum* including a novel species associated with avocado (*Persea americana*) anthracnose in Israel. *Scientific Reports* 7: 15839.
- Tanaka S., Ishihama N., Yoshioka H., Huser A., O'Connell R. et al., (2009) *Colletotrichum orbiculare* *ssd1* mutant enhances plant basal resistance through activation of a mitogen activated protein kinase pathway. *Plant Cell* 26: 155-156.
- TeBeest D. O. (1996) Biological control of weeds with plant pathogens and microbial pesticides. In: Sparks D. L., eds., *Advances in Agronomy*, Vol 56, San Diego, Elsevier Academic Press Inc., pp. 115–137.
- Thon M. R., Nuckles E. M. and Vaillancourt L. J. (2000) Restriction enzyme-mediated integration used to produce pathogenicity mutants of *Colletotrichum graminicola*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 13: 1356–1365.
- Vaillancourt L., Wang J. and Hanau R. (2000) Genetic regulation of sexual compatibility in *Glomerella graminicola*. In: Prusky D., Freeman S., and Dickman M.B., eds., *Colletotrichum: Host Specificity, Pathology and Host-Pathogen Interaction*. APS Press, St Paul, USA, pp. 29–44.
- Waller J. M., Lenné J. M. and Waller S. J. (2002) *Plant Pathologists's Pocketbook*. CABI, Wallingford, UK.
- Weir B., Johnston P. R. and Damm U. (2012) The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex. *Studies in Mycology* 21: 2517–2526.

- Wheeler H. E. (1950) Genetics of *Glomerella*. VIII. A genetic basis for the occurrence of minus mutants. American Journal of Botany 37: 304–312.
- Zhang N., Castlebury L. A., Miller A. N., Huhndorf S. M., Schoch C. L. et al. (2006) An overview of the systematics of the *Sordariomycetes* based on a four-gene phylogeny. Mycologia 98: 1076–1087.