

# נמטודות בחקלאות



צוות היחידה לנמטולוגיה:

יצחק שפיגל<sup>1</sup>

יוג'י אוקה<sup>2</sup>

פטריסיה בוקי<sup>3</sup>

סיגל בראון-מיארה<sup>3</sup>

איתמר גלזר<sup>1</sup>

עלי כהן ז"ל<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> גמלאי היחידה לנמטולוגיה, המכון להגנת הצומח, מכון וולקני ראשון לציון.

<sup>2</sup> היחידה לנמטולוגיה, מרכז מחקר גילת, מכון וולקני.

<sup>3</sup> היחידה לנמטולוגיה, המכון להגנת הצומח, מכון וולקני ראשון לציון.

## תודות

1. לעמיתיי וחבריי ביחידה לנמטולוגיה במכון וולקני, בקמפוס ראשון לציון ומרכז-מחקר גילת, על נכונותם לתרום להוצאת כתב-יד זה לאור
2. תודה לאורלי אורן על עיצוב הסמל
3. לגברת רחל ברנבוים ('שקד הוצאה לאור') על העריכה הלשונית.

## על הספר

פרסום לימודי זה הינו תולדה של כתב-היד שהתחיל להגות ולכתוב מורנו ורבנו, פרופ' עלי כהן ז"ל לפני כחמישה עשורים. כוונתו של עלי הייתה להציג מהדורה מלאה ומעודכנת בעקבות פרסומים בעברית שיצאו לפני כשישה עשורים במגזר הנמטודות הצמחיות, על-ידי חוקרי המחלקה לנמטולוגיה דאז. עלי לא הספיק לסיים פרסום זה. כתלמידו, מצאתי לנכון להשלים ולעדכן את כתב-היד המקורי. בנוסף, בשנים האחרונות נרתמו חוקרי היחידה לנמטולוגיה להשלמת כתב היד לצורך פרסומו, וכל חוקר תרם והשלים מידיעותיו ומנושאי מחקריו.

## פרסום זה מוקדש לזכרו של פרופ' עלי כהן ז"ל

מטרת הוצאת הפרסום במתכונת זו בעברית, הינה להנגיש ידע בסיסי על נמטודות בחקלאות, תוך שימת דגש על נמטודות הטפילות על צמחים ונמטודות הטפילות על חרקים. מידע זה עשוי לעניין חקלאים, אנשי חברות חקלאיות, מדריכי חקלאות, חוקרים וסטודנטים לחקלאות (בעיקר במגמת אגרואקולוגיה והגנת הצומח), תלמידים, מורים וכן כל צמא-דעת באשר הוא.

**על מנת לממש מטרה זו, כתב יד זה מפורסם באופן מקוון, חופשי וזמין לכל דיכפין, וללא כוונת רווח.**

בבוקרו של יום שבת, שמיני עצרת תשפ"ד, 7.10.2023, התעוררה מדינת ישראל והעולם כולו, לאירועים זועתיים שהתחוללו בעיקר בישובי עוטף עזה וערים סמוכות, בהם נטבחו כ-1200 קורבנות חסרי-ישע, ורבים נותרו ללא קורת-גג, מעשה ידי מחבלי חמאס ושותפיהם.

**פרסום זה אנו מייחדים לזכרם של קורבנות הרצח המתועב באוקטובר 2023 ובהם חקלאים מישובי העוטף, אזור שחברי היחידה לנמטולוגיה נהגו לבצע בו ניסויי שדה מגוונים.**

כמו כן פרסום זה מוקדש בעיקר לזכרו של טל ממן ז"ל, שנרצח ב-7 באוקטובר 2023 במושב מבטחים על-ידי בני-עוולה. בין השנים 2017 עד 2022, בוצעו ניסויי שדה על-ידי צוותים מהמחלקה לנמטולוגיה בחממת ישוב זה שהיתה בבעלות משפחתו של טל. יהי זכרו ברוך.



יצחק שפיגל

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Itzhak Shpigel'.

היחידה לנמטולוגיה, מכון וולקני, ראשון לציון

11 אוקטובר, 2025

## פרסום זה מוקדש גם לזכרו של אייל כהן ז"ל, שנפרד מאיתנו בחודש מאי

2025

אייל היה שותף, מנהל לשעבר, ומעמודי התווך של קרן ההשקעות COPIA.

עבורנו, אייל היה חלק מפרויקט רב-שנים, נמטואיט, שהתנהל ביחידה לנמטולוגיה במכון וולקני, במימון ובליווי קרן COPIA, במטרה לפתח תכשיר ביולוגי להדברת נמטודות טפילות על צמחים. מעורבותו בפרויקט, במיוחד בשנים הראשונות כאשר נמטואיט עשתה את צעדיה ההתחלתיים, היוותה תרומה משמעותית לקידום והצלחה של הפרויקט. מסירותו, כושרו האינטלקטואלי והאנליטי יחד עם התנהלותו השקטה והבוטחת



של אייל נכחו בכל חלק במסע של COPIA בליווי הפרויקט ובלבבותיהם של כל מי שעבד לצידו.

לאורך חייו, אייל הצטיין בכל מה שחתר אליו. בד בבד עם הישגיו המדהימים, התנהלותו לווה בענווה, בחן ובחום.

חבריו לצוות העבודה ב COPIA מדגישים את החזון האסטרטגי של אייל, תשומת הלב לפרטים והאמפטיה שלו לאנשים אשר אפשרו לו לראות פוטנציאל הן בצוותים והן בטכנולוגיות. התשוקה, ההומור והיושרה שלו נותרים חלק מאיתנו. מורשתו ממשיכה לחיות בכל החלטה המתקבלת בחברת נמטואיט, בכל חדשנות שקרן COPIA שואפת אליה, ובכל צעד לעבר עתיד טוב יותר של חקלאות ומזון.

מי ייתן וזכרו המלווה אותנו תמיד יהווה מקור השראה מתמשך לעשייה יצירתית וחדשנית. יהי זכרו ברוך...

אוהד צוקרמן וגלית שהרבני – קרן COPIA להשקעות בטכנולוגיות חקלאות ומזון בע"מ  
צוות פרויקט נמטואיט ביחידה לנמטולוגיה, מכון וולקני:

ד"ר סיגל בראון-מיארה, אורלי אורן, ד"ר פטריסיה בוקי, אייל גלנץ, נטליה שמעוני-סיחוב,  
פרופ' יצחק שפיגל

עמוס עובדיה: אגרונומיה – שירותים חקלאיים (2001) בע"מ

על המחברים...

פרופ' יצחק שפיגל

**Prof. Yitzhak Spiegel**



חוקר בכיר ביחידה לנמטולוגיה, מכון וולקני בראשל"צ, בין השנים 1984-2019. נושאי המחקר העיקריים: 1. הדברה ביולוגית של נמטודות צמחוניות עם חיידקים, פטריות ונמטודות טורפות ולימוד מנגנון הפעולה. 2. חקר האינטראקציה נמטודה-צמח, תוך התמקדות בהליך מציאת הפונדקאי והכרת הפונדקאי על-ידי הנמטודה. מלמד את הקורס "יחסי טפיל-פונדקאי של נמטודות צמחוניות" באוניברסיטה העברית, הפקולטה לחקלאות, רחובות (בשנים האחרונות בשיתוף ד"ר סיגל בראון-מיארה). הנחה עשרות תלמידי-מחקר לקראת קבלת התואר השני והשלישי ובת-דוקטור ושרת בתפקידי ניהול מגוונים בכל מדרג המערכת המחקרית במכון וולקני: מנהל המחלקה לנמטולוגיה; מנהל המכון להגנת-הצומח; סגן ראש מינהל המחקר החקלאי לנושאי מחקר ואקדמיה; מנהל מכון וולקני (ראש מינהל המחקר החקלאי). [spiegely@volcani.agri.gov.il](mailto:spiegely@volcani.agri.gov.il)

**Dr Yuji Oka**

ד"ר יוג'י אוקה



חוקר בכיר ביחידה לנמטולוגיה, מרכז מחקר גילת לחקלאות על סף המדבר, מכון וולקני. תחומי המחקר העיקריים בהם מתמקד ד"ר אוקה הינם: א. הדברת נמטודות על-ידי שימוש בתוספים אורגניים ואי-אורגניים. ב. הדברת נמטודות על-ידי חומרים טבעיים בעלי פעילות נמטוצידית. ג. הדברת נמטודות בחקלאות אורגנית. ד. השראת עמידות בצמח לנמטודות. ה. הדברה ביולוגית של נמטודות. ו. מעורבות בפיתוח נמטוצידים כימיים. ד"ר אוקה היה מעורב בהנחיית תלמידי מחקר לתארים מתקדמים. כמו כן בלט במעורבות ובפעילות במופ"ם האזוריים, בעיקר באזור הדרום, ובפעילות עם חקלאי האזור.

[okayuji@volcani.agri.gov.il](mailto:okayuji@volcani.agri.gov.il)

## ד"ר סיגל בראון-מיארה

## Dr. Sigal Brown-Miara

חוקרת בכירה ביחידה לנמטולוגיה, מכון וולקני בראשל"צ, משנת 2009. נושאי המחקר העיקריים הנחקרים על ידה במעבדה: 1. פיתוח ממשקי הדברה משולבים להדברת נמטודות טפילות על צמחים. 2. הבנת השפעת שינויי אקלים על תפוצה, הישרדות והדברה של נמטודות טפילות על צמחים. 3. חקר מנגנונים מולקולרים המכוונים את האינטראקציה הטפילה צמח-נמטודה. 4. פיתוח אמצעי הדברה ידידותיים. סיגל מלמדת את הקורס "יחסי טפיל-פונדקאי של נמטודות צמחוניות" באוניברסיטה העברית, הפקולטה לחקלאות, רחובות בשיתוף עם פרופ' יצחק שפיגל. במעבדתה הונחו עד היום תלמידי-מחקר לקראת קבלת התואר השני, השלישי ובתור-דוקטור. סיגל מכהנת כמתאמת המדעית של המו"פים החקלאיים האיזוריים: ערבה דרומית, ערבה תיכונה, דרום, רמת נגב, בקעת הירדן, עמק המעינות וצפון. מרכזי מחקר ופיתוח אלה הינם מכוני מחקר המבססים את הזיקה החשובה בין המחקרים הנעשים במכון וולקני לחקלאות האיזורית.

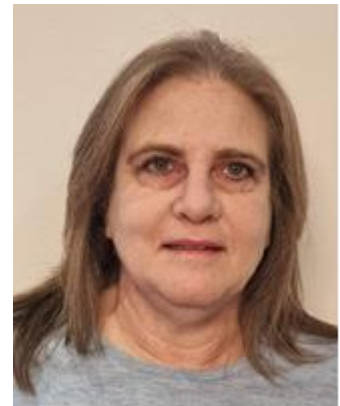


[sigalhor@volcani.agri.gov.il](mailto:sigalhor@volcani.agri.gov.il)

## ד"ר פטריסיה בוקי

## Dr Patricia Bucki

מנהלת המעבדה הנמטולוגית של ד"ר סיגל בראון, ביחידה לנמטולוגיה במכון וולקני, ראשון לציון, משנת 2011. מעורבותה בתחומי המחקר כוללים: 1. חקר נמטודות כוקטור פוטנציאלי להעברת פתוגנים צמחיים. 2. אפיון אוכלוסיות נמטודות בגידולי פלפל בישראל. 3. זיהוי ואפיון נמטודות אנדמיות בישראל. 4. פיתוח ממשקי הדברה משולבים לנמטודות טפילות. 5. הבנת השפעת שינויי האקלים על תפוצה, הישרדות ובקרה של נמטודות.



[pbucki@volcani.agri.gov.il](mailto:pbucki@volcani.agri.gov.il)

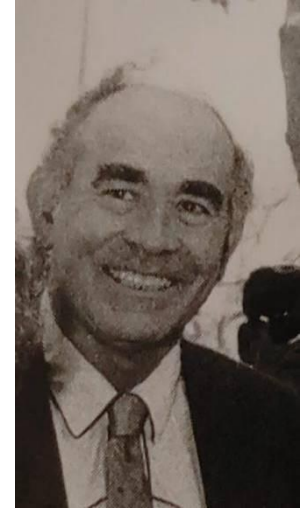
**פרופ' איתמר גלזר**      **Prof. Itamar Glazer**



חוקר בכיר ביחידה לנמטולוגיה, מכון וולקני בראשל"צ, בין השנים 1987-2021. נושאי מחקר עיקריים: נמטודות טפילות על חרקים ויישומן כנגד מזיקים. 1. אקולוגיה, תפוצה של נמטודות אלו בארץ. 2. חקר הגנטיקה ומנגנוני עמידות לתנאי עקה (חום ועקת יובש) תוך התמקדות ברמה הפזיולוגית והמולקולרית של התהליכים. 3. יישום הנמטודות ופיתוח גישות להדברת מזיקים בארץ, כולל תואריות לצמצום השפעת תנאי קיצון על השרדות ופעילות הנמטודות. מלמד את הקורס "פתולוגיה של חרקים" באוניברסיטה העברית, הפקולטה לחקלאות, רחובות (בשנים האחרונות בשיתוף ד"ר דנה מנט). הנחה עשרות תלמידי-מחקר לקראת קבלת התואר השני והשלישי ובתור-דוקטור. שרת בתפקידי ניהול מגוונים בכל מדרג המערכת המחקרית כולל מנהל המחלקה לנמטולוגיה, מנהל היחידה העסקית ("קידום") של מכון וולקני, מנהל המכון למדעי הצמח וסגן ראש מנהל המחקר החקלאי לנושאי מו"פ.

[glazerit@volcani.agri.gov.il](mailto:glazerit@volcani.agri.gov.il)

**פרופ' עלי כהן ז"ל (1932-1991) Prof. Eli Cohn**



עלי כהן היה אחד מהמייסדים ומעמודי התווך של המחלקה לנמטולוגיה במכון וולקני. עלי שימש כחוקר בכיר במחלקה בין השנים 1965 – 1991. נושאי המחקר המגוונים של עלי כללו, בין השאר, ביולוגיה ואקולוגיה של נמטודת ההדר, נמטודות מסדרת הדורילימידה והיבטים שונים של הנמטודות היישובות, בעיקר נמטודת הקיסטה של הדגניים. נושאים תיאורטיים, כדוגמת האבולוציה של הטפיליות, העסיקו את עלי והוא אף הקדיש לכך פרק

בספר (6 ברשימת הספרות). בגין תרומותיו המדעיות לענף הנמטולוגיה זכה עלי לתואר עמית-כבוד של האגודה האמריקאית לנמטולוגיה. עלי היה פעיל בהוראה, והחל ללמד בפקולטה לחקלאות ברחובות את הקורס הבסיסי בנמטולוגיה. כמו כן היה ממיסדי ועורכי העיתון *Phytoparasitica*. עלי שרת בתפקידי ניהול שונים במנהל המחקר החקלאי: ניהול המחלקות לנמטולוגיה ופיטופתולוגיה; ניהול המכון להגנת הצומח; וכסגן ראש המנהל לנושאי מחקר ואקדמיה. עלי הנחה תלמידי-מחקר לתארים השני והשלישי ובין תלמידי המחקר שהנחה נמנים שניים מהתורמים לפרסום זה (י.ש. ו- א.ג.).

*Nematode Roundworms Own This Place*, by Jennifer Frazee, (February 9, 2013, Scientific American):

“You may think humans own the planet. You'd be wrong. Worms [are the most numerically abundant animals on Earth](#). They're not just a slim majority. *Four out of every five animals on Earth is a nematode*”

Nathan Augustus Cobb, a nematologist working for the U.S. Department of Agriculture, [famously put it this way in 1915](#):

*In short, if all the matter in the universe except the nematodes were swept away, our world would still be dimly recognizable, and if, as disembodied spirits, we could then investigate it, we should find its mountains, hills, vales, rivers, lakes, and oceans represented by a film of nematodes. The location of towns would be decipherable, since for every massing of human beings there would be a corresponding massing of certain nematodes. Trees would still stand in ghostly rows representing our streets and highways. The location of the various plants and animals would still be decipherable, and, had we sufficient knowledge, in many cases even their species could be determined by an examination of their erstwhile nematode parasites”.*

## תוכן העניינים

14	פרק א – הנמטולוגיה מהי? .....
18	פרק ב – הנמטודות של הקרקע .....
	פרק ג – טכניקות ושיטות לאבחון מחלות הנגרמות על-ידי נמטודות וזיהוי נמטודות טפילות
43	על צמחים .....
72	פרק ד – נמטודות טפילות על צמחים כמחוללי מחלות בצמחים .....
134	פרק ה - אינטראקציה (השפעה הדדית) בין נמטודות למיקרואורגניזמים .....
143	פרק ו – ניטור ובידוד נמטודות מהקרקע ומרקמות הצמח .....
152	פרק ז – הדברת נמטודות טפילות על צמחים .....
176	פרק ח – משיכה והכרת הפונדקאי (הצמח) על-ידי הנמטודה הצמחית הטפילה עליו .
180	פרק ט – נמטודות אנטומופאתוגניות (תוקפות חרקים) .....
194	רשימת ספרות לפרק זה .....
197	מקורות לקריאה נוספת .....

## רשימת טבלאות

- טבלה 1 - חומרי הדברה המיושמים בישראל כנגד נמטודות (עדכני לשנת 2024).....157
- טבלה 2 - רשימה של חרקי המטרה נגדם מיושמות נמטודות באופן מסחרי בעולם...186
- טבלה 3 - חרקים מזיקים בישראל שרגישותם לנמטודות אנטומופתוגניות נבדקה בישראל ברמת מעבדה, חממה ושדה .....193

## רשימת תמונות

- תמונה 1 - נמטודות שבודדו משחלות של נקבות הלווייתנים.....17
- תמונה 2 - נמטודות שהתגלו בקרחוני אלסקה.....18
- תמונה 3 - השוואה מורפולוגית של אזור הושט בשלושת הסדרות של הנמטודות הצמחוניות: דוריליימיה, טילנכידה ואפלנכואידה.....34
- תמונה 4 - סכימת אזור הושט בנמטודה הצמחית עם הדגשים על בלוטות ההפרשה והמשאבה.....37
- תמונה 5 - *Xiphinema* – נמטודת הפגיון (Dagger nematode).....77
- תמונה 6 - The Needle nematode, *Longidorus*.....79
- תמונה 7 - Ring nematode, *Criconamella*.....81
- תמונה 8 - נמטודת "תגי השורש".....85
- תמונה 9 - נקבת הנמטודה יוצרת העפצים (*Meloidogyne* spp.) ותאי הענק (תאי ההזנה) שנוצרים סביב ראשה, באזור הגליל המרכזי של השורש.....105
- תמונה 10 - ביולוגיה ומחזור חיים.....121
- תמונה 11 - *Nepovirus (Longidorus & Xiphinema)*.....136
- תמונה 12 - *Tobravirus (Trichodorus & Paratrachodorus)*.....136

- תמונה 13 - חתך רוחב באודונטוסטילט של *Longidorus* בו מוצגים חלקיקי הוירוס (V) בחלל הדוקרן..... 137
- תמונה 14 - זרעי עשב השיפון הנושאים נמטודות ו/או חיידקים ..... 140
- תמונה 15 - מעטה הגוף של הנמטודה מהסוג אנגווינה ..... 141
- תמונה 16 - קישור החיידק על פני שטח הנמטודה ..... 141
- תמונה 17 - חיידקים (מיקרוסקופ אור, שמאל, ומיקרוסקופ סורק, ימין) וקישור החיידקים לפני שטח הנמטודה ..... 142
- תמונה 18 - דוגמאות לכלי דיגום נמטודות בקרקע ..... 143
- תמונה 19 - הערכת נגיעות על שורשי בננה הנגועים בנמטודה הסלילנית ..... 150
- תמונה 20 - זחל מדרגה 2 של הנמטודה יוצרת העפצים, הנושא את החיידק *Pasteuria penetrans*, החודר לשורש הפונדקאי..... 167
- תמונה 21 - Ring traps ..... 170
- תמונה 22 - מופעים שונים של תפטירי פטריות הלוכדות נמטודות..... 170
- תמונה 23 - נמטודות טורפות, משמאל לימין: מונונכואידה (שים לב למבנה פה בצורת כוסית המצוידת בשן); מונונכואידה התוקפת זחל של נמטודת ההדרים. למטה: *A. sudhausi* הניזונה על צבר ביצים של הנמטודה יוצרת העפצים..... 173
- תמונה 24 - Negative prints of tracks of five males (M) and five females (F) of *Ditylenchus dipsaci* in replicate plates. ORE = Onion (*Allium cepa* cv. White Lisbon) root exudates. B = 0.05 M CaCl<sub>2</sub> buffer ..... 179
- תמונה 25 - זחל של חיפושית הקפנודיס מודבק בנמטודות מהסוג *Steinernema* ..... 191

## רשימת איורים

- איור 1 - נמטודות – תיאור ומבנה ..... 28
- איור 2 - מיקום האתרים המשמשים לריצוף ..... 63
- איור 3 - אתרי שמירת הוירוסים, באזורי הוושט, הספציפית לכל אחת מהנמטודות מהסדרה הדוריליימית ..... 138
- איור 4 - תבניות המוצעות לדגימת נמטודות מהקרקע: A. שדה גדול (למעלה מ 20 דונם); B שני שורות, מתוך ארבעה שורות גידול; C. גידול רב-שנתי; D. אזור גידול בית שורשים חשוד ..... 144

## פרק א – הנמטולוגיה מהי?

עלי כהן ויצחק שפיגל

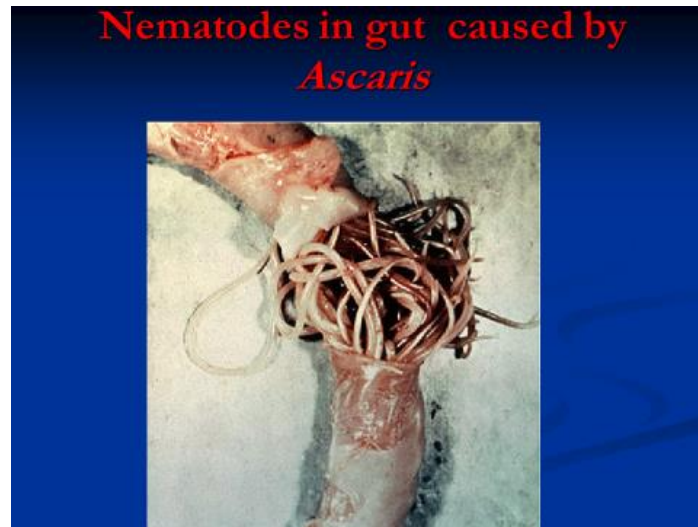
מדע הנמטולוגיה עוסק בלימוד הנמטודות ('תולעים נימיות'). בטרם נעסוק במהות המורכבת של הנמטודות עצמן, מן הראוי לבחון את השפעתן על חיי האדם ועל פועלו.



הנמטודות הן תולעים נימיות, עגולות, והן אורגניזמים הטרוטרופיים, משמע, ייצורים התלויים בחומרים אורגניים לשם הפקת אנרגיה. יש נמטודות המסוגלות להתקיים מחומר אורגני מת, והן מכונות נמטודות "חופשיות" ויש הזקוקות לחומר חי כדי להתקיים והן מכונות נמטודות "טפיליות". הנמטודות החופשיות מצויות בימים, במקורות מים מתוקים ובאדמה. ניתן לאתר אותן בנישות אקלימיות מגוונות: במדבריות, באזורים חמים וקרים ואף בקטבים. הנמטודות ממלאות תפקיד חשוב בשמירת המאזן הביולוגי במערכות סביבה אלה. הנמטודות הטפיליות נמנות עם הטפילים החשובים ביותר של קבוצות החי והצומח ולכן הן מהוות גורם חשוב בבריאות האדם ובעלי החיים, לרבות חיות בית, ובריאות הצומח ומכאן חשיבותן לשגשוג החקלאות.

בין המחלות החשובות בבני אדם הנגרמות על-ידי נמטודות נמנים:

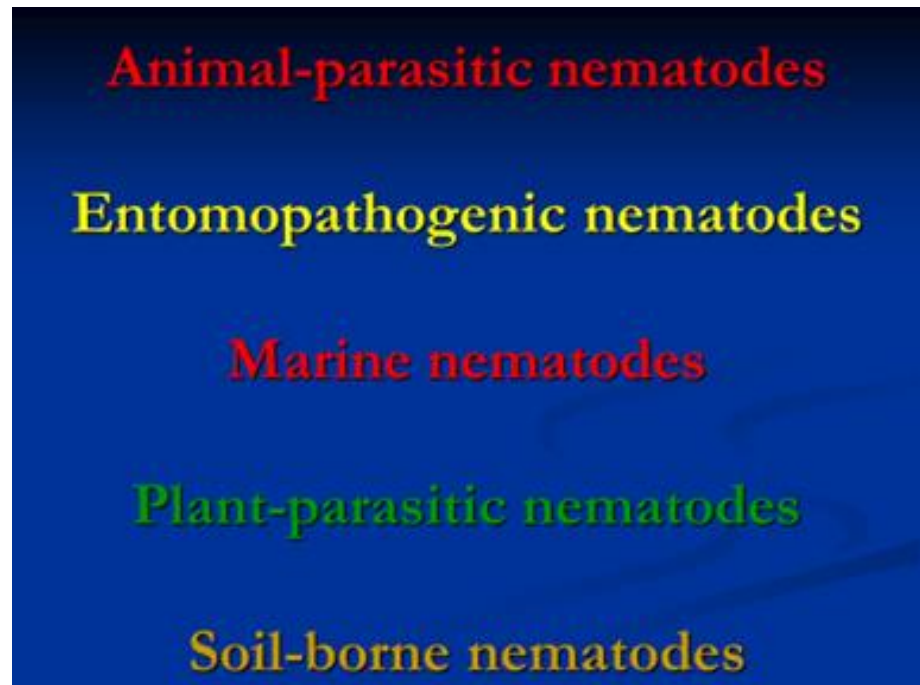
אסקאריוזיס (Ascariasis) – מחלת מעיים הנגרמת על-ידי תולעים מהסוג *Ascaris*.  
 אלפאנטיאזיס (Elephantiasis), "מחלת הפיל" – מחלה לימפטית הנגרמת על-ידי נמטודות  
 מהסוג *Wuchereria*.



את הנמטודות הטפיליות אפשר למצוא גם בחסרי החוליות למיניהם ובהם החרקים הפוגעים בחקלאות, ובשנים האחרונות מינפו עובדה זו לנצלן לצורכי הדברה ביולוגית של חרקים. לנמטודות אלה המכונות אנטומופתוגניות (Entomopathogenic nematodes, EPN) יוקדש פרק מיוחד בספר זה. קבוצה מיוחדת של נמטודות הפוגעות בגידולים חקלאיים והגורמות

נזק משמעותי, היא זו של **הנמטודות הטפילות על צמחים**, והיא מהווה את עיקר עיסוקנו בספר זה.

הנמטודות מהוות Phylum (מערכת), אחת מתוך 36 המערכות בממלכת בעלי החיים. כל הנמטודות הן אורגניזמים הידרופיליים ועל כן הן מצויות בביוטופים לחים. נכון להיום ידועים כ-28,000 מינים של נמטודות, מהן 12,000 חופשיות ו-16,000 טפילות המצויות על בעלי חיים (animal parasites) ועל מינים הניזונים מצמחים (plant-parasitic). קיימת ההערכה כי המספר של מיני הנמטודות הקיים בטבע הוא למעלה ממיליון.



■ לכל אחד מקבוצות אלה נגיעה (או השלכה) על החקלאות:

1. נמטודות 'אנימליות' – תוקפות, בין השאר, בקר (פרות, כבשים, עיזים), חזירים וסוסים
2. נמטודות אנטומופתוגניות – תוקפות חרקים ומשמשות פוטנציאל להדברה ביולוגית ולהן יוקדש פרק בספר.
3. נמטודות 'ימיות' – בין השאר טפילות על דגים
4. נמטודות טפילות על צמחים – בהם יתמקד הספר
5. נמטודות 'שוכנות-קרקע' ('חופשיות') – ספרופיטיות; קרקעות מטיבות היטב (עשירות בחומר אורגני) מאוכלסות ברמות גבוהות של קבוצה זו.

תמונה 1 - נמטודות שבודדו משחלות של נקבות הלוויתנים

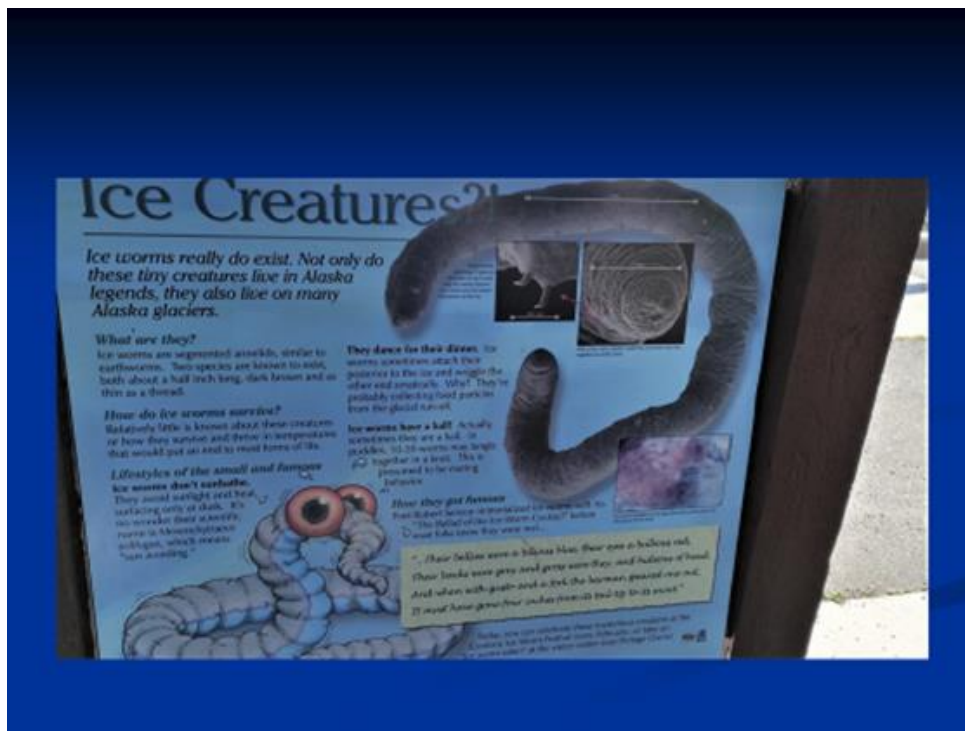


## פרק ב – הנמטודות של הקרקע

### עלי כהן ויצחק שפיגל

כפרטים (במספרים) הנמטודות הן הגורם השליט בפאונה של הקרקע ומהוות 80-90% של ה-Metazoa. עם זאת הן מהוות רק כעשירית מהביומסה של הקרקע. אחד מהמאפיינים של נמטודות קרקע, בהשוואה לקבוצות נמטודות אחרות, הוא גודלן הזעיר: רובן בגודל מיקרוסקופי ובודדות תגענה לאורך של מילימטרים ספורים. הן מצויות בדרך כלל בשכבות הקרקע העליונות, שם מצוי מזון, אם כי מספר מועט של נמטודות מצוי גם בעומקים של עשרות מטרים ובמקרים נדירים אף יותר מזה. נמטודות נמצאו בעמקים של 0.9 – 3.6 ק"מ במכרות זהב בדרום אפריקה. נמטודות הקרקע הן קוסמופוליטיות והן התגלו גם באזורים הטרופיים וגם באזורי הקרח של הקטבים.

### תמונה 2 - נמטודות שהתגלו בקרחוני אלסקה



הנמטודות בודדו מגומחות אקולוגיות מוזרות ביותר כגון הרי געש או מצמרות עצים, עובדות המצביעות על כושר הסתגלותן המפותח.

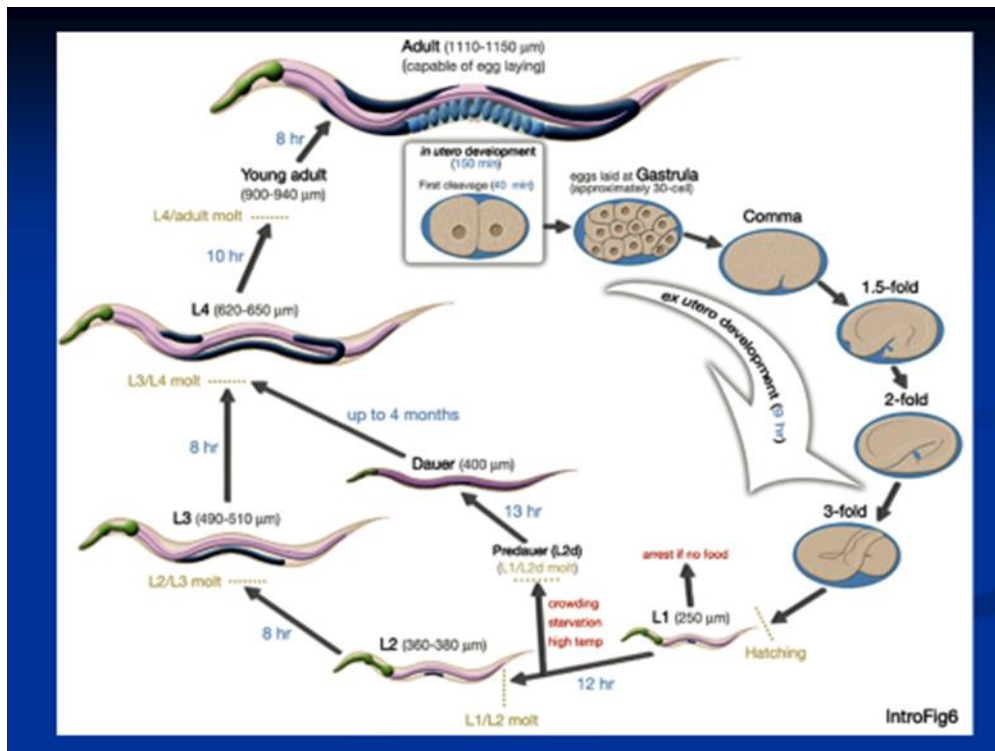
הנמטודות הינן יצורים מיקרוסקופיים רב-תאיים המצוידות במערכות תפקודיות מפותחות למדי: עיכול, עצבים, שרירים ורבייה, ולכן הן משמשות בעשרות השנים האחרונות כדגם חשוב לחקר תהליכים ביולוגיים שונים. הבולטות ביותר הן הנמטודה *Caenorhabditis elegans* והנמטודה מהמין *Pristionchus pacificus*.

המין *P. pacificus* משמש בעיקר כמודל במחקרי אקולוגיה השוואתית והתפתחותית וניתן לקבל מידע מפורט ועדכני יותר בסדרת ספרי ה-WormBook, בהובלת החוקר הגרמני Ralf Sommer.

בפרסום זה נתרכז בנמטודה *C. elegans*.

מחזור החיים של מין זה מובא להלן:

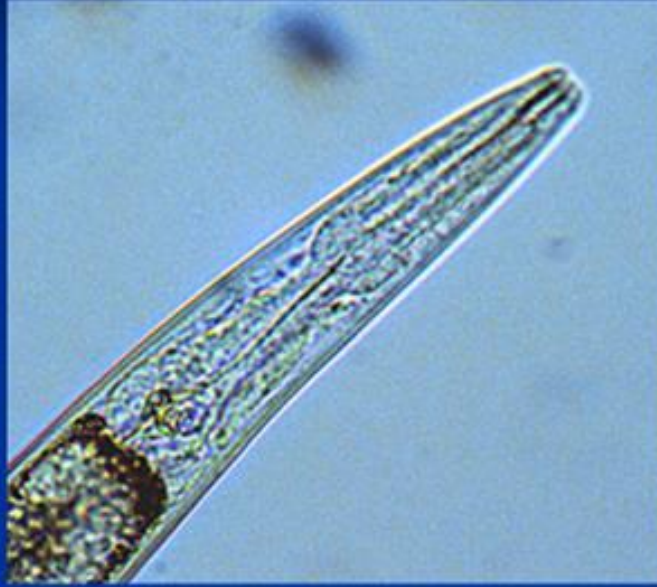
העובר מתפתח בתוך הביצה וממנו בוקע הזחל מדרגה ראשונה (1L). משלב זה, בתנאי עקה יתפתח שלב הדאוור (Dauer), המהווה שלב עמיד, ובתנאים מיטביים יתפתח מהשלב הראשון, שלב שני (2L) ומיד אחריו שלב שלישי (3L) וכעבור מספר שעות, שלב רביעי (L4). בתנאים מיטביים יתפתח גם משלב ה-Dauer. משלב 4L, תתפתח נקבה צעירה וכעבור מספר שעות, תפתח נקבה בוגרת. המעבר בין השלבים, נמשך בין שמונה לעשר שעות. כך שההתפתחות מביצה לנמטודה בוגרת אורך כיומיים והיא חיה בין שלושה לארבעה ימים. הנמטודה ניזונה מחיידקים ובתרבית המעבדה היא גדלה בעיקר על החיידק *E. coli*.



*Caenorhabditis elegans* adult and two juveniles



Head of *Caenorhabditis elegans* showing cylindrical mouth cavity for feeding on bacteria. **Note that a stylet is absent**



## מדוע נבחרה נמטודה זו כמודל?

- גוף הנמטודה שקוף וניתן לעקוב בנקל אחר השינויים ההתפתחותיים
- מחזור חיים קצר (3.5 ימים)
- אורגניזם רב-תאי קטן המכיל מערכות תפקוד מתקדמות (רבייה, עצבים, שרירים, עיכול, הפרשה)
- הגנום מרוצף לחלוטין
- זמינות גבוהה של מוטנטים בעלי מוטציות נקודתיות
- אפשרויות להשתקת גנים בטכנולוגיות שונות
- טכניקות להשתקת פעילויות תאים בודדים ע"י אבלציות (לייזר)
- טרנספורמציות ב-DNA ניתן ליישם בנקל

מהסיבות שצוינו לעיל, התבצעו, ועדין מבוצעים, מאות רבות של מחקרים שונים בשטחי מדע מגוונים, חלקם של המדענים אף זכו לפרסי נובל:

**חתני פרס נובל לרפואה ופיסולוגיה  
2002**



Sydney Brenner      H. Robert Horvitz      John E. Sulston

**Prize motivation: "for their discoveries concerning genetic regulation of organ development and programmed cell death"**

**חתני פרס נובל לרפואה ופיסולוגיה  
2006**



Craig C. Mello      Andrew Z. Fire

**Prize motivation: "for their discovery of RNA interference - gene silencing by double-stranded RNA"**

## חתני פרס נובל לכימיה 2008



Osamu Shimomura



Martin Chalfie



Roger Y. Tsien

Prize motivation: "for the discovery and development of the green fluorescent protein, GFP"

## Nobel Prize in Physiology or Medicine 2024 ■



Victor Ambros and Gary Ruvkun discovered microRNA, a new class of tiny RNA molecules that play a crucial role in gene regulation. Their groundbreaking discovery in the small worm *C. elegans* revealed a completely new principle of gene regulation. This turned out to be essential for multicellular organisms, including humans. MicroRNAs are proving to be fundamentally important for how organisms develop and function. ■

ההבחנה בין שלושת הקבוצות הבולטות של נמטודות הקרקע מתבצעת על פי מקורות המזון שלהן:

נמטודות סאפרופיגיות (חופשיות), הניזונות מחומר אורגני מת.

נמטודות טורפות, הניזונות מבעלי חיים זעירים שוכני קרקע.

נמטודות טפילות על צמחים, הניזונות מחומר צמחי חי.

אנו נתמקד בעיקר בקבוצה השלישית

נמטודות טפילות על צמחים (Plant-parasitic nematodes) – פיטונמטולוגיה

עלי כהן ויצחק שפיגל

## היסטוריה

הנמטולוגיה היא הצעירה מבין הענפים בתחום הגנת הצומח. אחת הסיבות לכך נעוצה בעובדה שחקר הנמטודות עוכב מאחר והיה צורך לפתח תחילה טכניקות נוחות לבידוד מהקרקע. מרבית הנמטודות טפילות על החלקים התת-קרקעיים של הצמח, דבר שהקשה על זיהויין המהיר כגורמי מחלה, זאת ועוד, לעיתים קרובות אין הנמטודות יוצרות סימפטומים ברורים אפילו במוקד הנגיעות. ואכן, הנמטודות הצמחוניות הראשונות שזוהו הן אלה המותירות סימני נגיעות הניכרים לעין, כדוגמת השחרת זרעי החיטה על-ידי הנמטודה *Anguina tritici* ועפצים על פני השורש הנגרמים על-ידי הנמטודה יוצרת העפצים מהסוג *Meloidogyne*. על אף שתופעות אלה היו מוכרות לאדם מאות בשנים, רק בשנת 1743 תיאר הכומר Needham באנגליה את הנמטודה הצמחית הראשונה: הנמטודה *A. tritici* הגורמת לעפצי זרע בחיטה. כמאה שנים לאחר מכן, בשנת 1855, תוארה לראשונה

הנמטודה הידועה כיום כנמטודה היוצרת-עפצים בשורשים (root-knot nematodes) ובמשך העשור שלאחר מכן תוארו עוד נמטודות תוקפות צמחים וכן נמטודות קרקע שהנקבות שלהן הופכות לקיסטות (cyst nematodes). ברם, רק בתחילת המאה ה-20 החלו חוקרים באירופה ובצפון אמריקה לשכלל שיטות מהימנות לעבודה כמותית עם נמטודות צמחוניות ובהמשך פותחו ושוכללו שיטות זיהוי מהירות ומדויקות שכללו יישום טכנולוגיות מולקולריות וגנומיות. בין החוקרים הבולטים בעשורים הראשונים של המאה ה-20, ראוי לציין את החוקר האמריקאי Nathan A. Cobb אשר פעל במשך כשלושים שנים, עד למותו ב-1932, ואשר הניח את היסודות למדע הנמטולוגיה. הדבר התבטא בעבודות תיאורטיות (בעיקר זיהוי ותיאור) ועבודות ניסיוניות וכן בהכשרת חוקרים חדשים בדיסיפלינה מחקרית זו. ברם, למרות שבאמצע שנות השלושים הצטבר ידע לא מבוטל והחלו להופיע ספרים ראשונים בנושא, הנמטולוגיה עדיין נשארה עיסוקם של חוקרים בודדים.

המפנה בהתעניינות הציבורית בנמטולוגיה החל לקראת תום מלחמת העולם השנייה, כתוצאה מההתפתחות הכלכלית. בשנת 1943 הוכיח Carter בהוואי כי איוד קרקע מוקדם באמצעות נמטוציד בשם D-D, האריך את חייהם של מטעי האננס והגדיל את היבולים. שנתיים לאחר מכן, נמצאה השפעה דומה לאחר טיפול קרקע בנמטוציד אתילן דיברומיד. ממצאים אלו חשפו את מימדי הנזק הכלכלי שנמטודות צמחוניות מסוגלות לגרום לגידולים חקלאיים, והצביעו על דרכים מעשיות ורווחיות להלחם בהן. התפתחות זו הביאה לגידול משמעותי במספר החוקרים המתעניינים בנמטולוגיה והגברת המודעות והמשאבים שהוקדשו לנושא. בשנת 1948 פתחה אוניברסיטת קליפורניה בברקלי את הקורס המוכר הראשון בעולם בנמטולוגיה. בשנת 1955 נוסדה האגודה האירופית לנמטולוגיה אשר שנה לאחר מכן הוציאה את כתב-העת המדעי הראשון המוקדש כולו לנמטולוגיה: הרבעון Nematologica אשר שמו הוסב מאוחר יותר לרבעון Nematology הפעיל עד ליום זה. כיום פועלות עשרות מחלקות/יחידות לנמטולוגיה באוניברסיטאות ובמוסדות מחקר בעולם. כמו כן קיימת פעילות של, לפחות, שבע אגודות מדעיות באזורים שונים בעולם, המקיימות

כינוסים מדעיים שנתיים או דו-שנתיים, ומופיעים מספר כתבי-עת מדעיים המוקדשים בלעדית לנושאים נמטולוגיים.

בארץ ישראל עבודת המחקר הראשונה בנמטולוגיה שנעשתה קשורה בשמו של אהרון אהרונוסון. בבדיקות שורשים שערך בשנת 1912 בעצי הדר מתנוונים שמצא בפרדסי חדרה, זכרון יעקב וסביבות יפו, גילה אהרונוסון נגיעות בנמטודות וזו תוארה לאחר מכן כ"נמטודת

ההדר" ובשמה הלטיני *Tylenchulus semipenetrans* Cobb

לאחר מלחמת העולם הראשונה לא בוצעו בארץ עבודות מחקר מקוריות. המודעות לנוכחות נמטודות בחקלאות פורסמה בעיקר על-ידי בודנהיימר ורייכרט בעלוני הסברה והדרכה. בשנת 1930 בודנהיימר מזכיר כי בין מרכיבי הפאונה של הצומח הארץ ישראלי, את נמטודת ההדר והנמטודה יוצרת העפצים בשורשים. בשנות השלושים היה זה פרופ' גרשון מינץ מהמחלקה לפתולוגיה של צמחים בתחנה לחקר החקלאות ברחובות, שהחל להקדיש את מירב זמנו ומרצו לחקר הנמטולוגיה. מינץ הגדיר, תיאר וחקר במשך למעלה משלושים שנות עבודה את הנמטודות בקרקעות ישראל, את נזקיהן לחקלאות הארץ והדרכים להדברתן. תרומותיו החלוציות מתועדות בעשרות פרסומים בכתבי עת בעברית ובכתבי עת בינלאומיים. בשנים 1953 (מהדורה ראשונה) ו-1963 (מהדורה שנייה) הוציא עם עמיתיו-תלמידיו ספרים בעברית. מינץ גם ייסד וניהל, בשנות השישים את המחלקה לנמטולוגיה הראשונה (והיחידה עד כה) בישראל למחקר נמטולוגי. המחלקה הממוקמת במינהל המחקר החקלאי (מכון וולקני) הכשירה בנמטולוגיה מאז ועד היום דורות של חוקרים, טכנאים, חקלאים ועובדי תעשייה. תלמידים אלו הביאו להגברת המודעות לנזקים הנגרמים בגין נוכחותן של מיני נמטודות בגידולים השונים והמחקרים במחלקה התמקדו הן בהבנה של תהליכים שונים הקשורים לאינטראקציה נמטודה-צמח, באקולוגיה של הנמטודות, ובחיפוש דרכים להפחתת הנזק הנגרם על-ידי הנמטודות. חוקרי המחלקה לדורותיה משולבים בהוראת הנמטולוגיה בפקולטה לחקלאות (הממוקמת ברחובות) של האוניברסיטה העברית בירושלים, החל משנת 1972.

### איור 1 - נמטודות – תיאור ומבנה

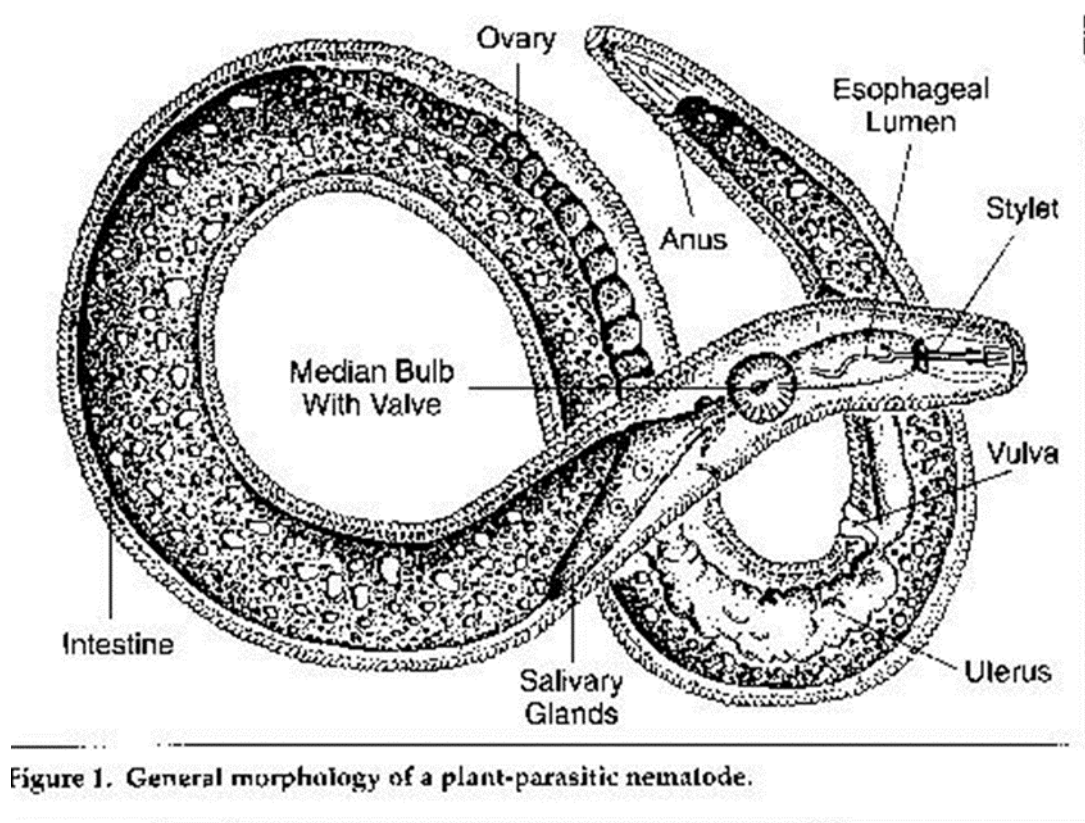


Figure 1. General morphology of a plant-parasitic nematode.

"נמטודה" נגזרת מהמונח היווני "Nematoid" שפירושו: "דמוי חוט". בספרות הלועזית יש המשתמשים גם במונח "תולעי צלופח" (Eelworm). הנמטודות הן בעלי חיים רב-תאיים, עגולים, בעלי סימטריה בילטרלית. לקבוצת הנמטודות תכונות משותפות המבדילות אותן מקבוצות קרובות של בעלי חיים:

#### גוף הנמטודה

1. לנמטודות חלל גוף מדומה (pseudocoelom), כלומר חלל שאינו מוגבל על-ידי אפיתל. החלל מלא נוזל, רקמה חוטית ותאים גדולים המכונים pseudocoelomocytes.
2. גוף הנמטודה הוא בעל צורה נחשנית טיפוסית, דהיינו, מאורך ומתחדד בשני קצותיו ועגול במרכז רחבו.

3. הנמטודות חסרות מחיצות-גוף אמיתיות, אם כי ייתכנו "מחיצות מדומות" המוגבלות לקוטיקולה בלבד.
4. רוב הנמטודות שקופות וחסרות צבע.
5. לנמטודות אין מערכות דם ונשימה.
6. לנמטודות יש מערכות שרירים, הפרשה, עצבים, רביה ועיכול.
7. ההתרבות מתחילה בהטלת ביצה אשר בה מתפתח העובר וממנה בוקע הזחל הדומה, כללית, לבוגר/ת, פרט להעדר מערכת מין. שלבי הגדילה של הזחל נבדלים על-ידי נשל של הקוטיקולה וחלק מהאברים הקוטיקולריים. לאחר ארבעה נשלים מתקבל הבוגר או הבוגרת.

### מעטה הגוף

מעטה הגוף של הנמטודה מורכב מהקוטיקולה (cuticle) ומשכבת ההיפודרמיס המצויה מתחת לקוטיקולה. הקוטיקולה עוטפת את כל גוף הנמטודה ומשתרעת גם לתוך מספר פתחי גוף כגון חלל הפה, פתח המין, פי הטבעת ועוד. הקוטיקולה הינה כיסוי אלסטטי, לא תאי ואינרטי, המופרש על-ידי שכבת ההיפודרמיס. הקוטיקולה הינה רב-שכבתית ושונה במבנה והרכבה הכימי בקבוצות הנמטודות השונות. המעטה מורכב ברובו מחלבונים, בעיקר דמויי קולגן (collagens) ובחלקם קראטינים (keratins) ובשכבות החיצוניות גם קוינונים (quinones) ופוליפנולים. בניגוד לחרקים, אין שכבת כיטין בקוטיקולה של הנמטודות. ברם, כיטין מצוי באחת השכבות העוטות את הביצה.

כמו כן בתוך הקוטיקולה ועל פניה החיצונית מצויות שאריות של גליקופרוטאינים וגליקוליפידים. שכבה חיצונית דמויית ממברנה זו, הניתנת לאבחון אך ורק במיקרוסקופיית אלקטרונים, מכונה "מעטה חיצוני" (surface coat, SC) ולה תפקידים חשובים באינטראקציות של הנמטודה עם הסביבה. בנמטודות הצמחוניות ל-SC תפקיד חשוב באינטראקציה עם הפונדקאי (צמח) ועם מיקרואורגניזמים שונים. שכבת ה-SC לבילית, כלומר היא נוטה להתחלף לעיתים קרובות, ולכן מייחסים לה גם תפקיד בהתחמקות ממנגוני הגנה של הצמח בנמטודות צמחוניות אנדופארזיטיות (כלומר אילו המצויות בשלבי

חייה של הנמטודה בתוך הצמח), ובהתחמקות ממנגנוני הגנה של בעלי החיים בעת חדירה ושהיית נמטודות התוקפות בעלי חיים. בשלבי החיים השונים של הנמטודה הרכב ה SC משתנה. מקור היווצרות שכבת ה SC לא ברור.

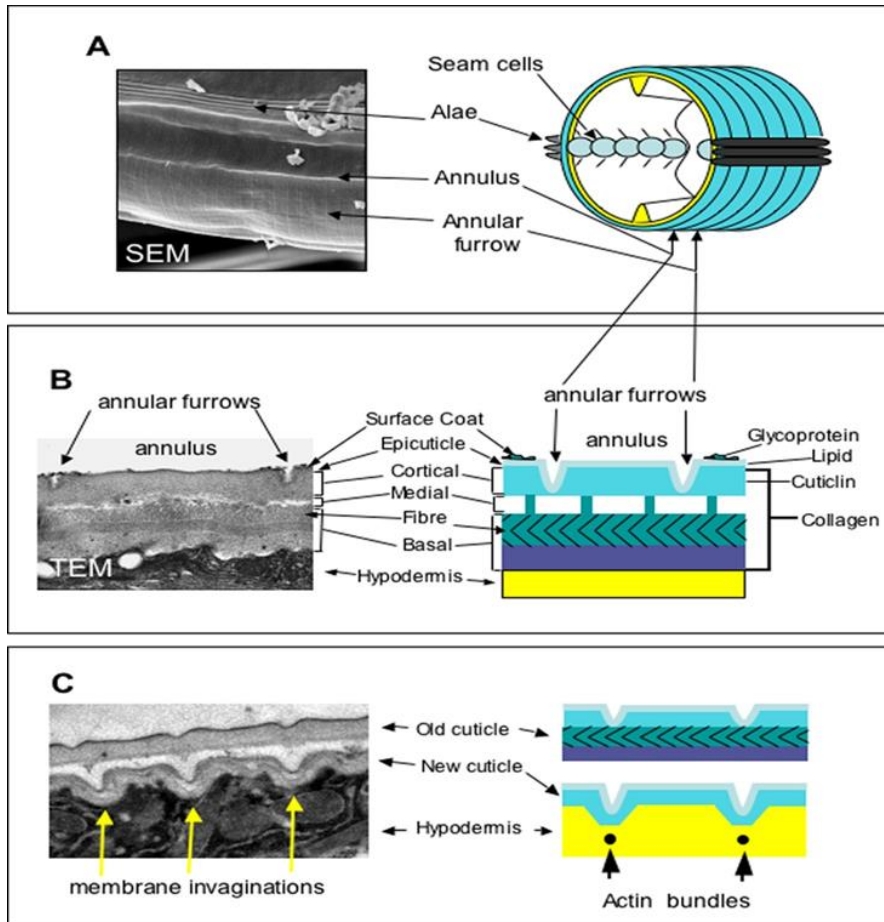
השכבות האמצעיות של מיני הנמטודות הינן בלתי-אחידות, בעוד שהשכבות הפנימיות בנויות בדרך כלל מגופים דמויי מקלונים המאפשרים תהליך של התארכות הקוטיקולה. הקוטיקולה משמשת גם שלד וגם כיסוי-מגן לנמטודה. היא מאפשרת חדירות בררנית של מים, יונים מסוימים וחומרים מסוימים, לרבות כמה נמטוצידים אורגניים. הקוטיקולה עוברת סדרת נשלים במעבר בין שלבי החיים של הנמטודה. הקוטיקולה נושאת בדרך כלל סימנים חיצוניים האופייניים לקבוצות הנמטודות השונות, אשר מהווים סימני עזר במיון הסיסטמטי. על הקוטיקולה מבחינים בסימנים דמויי פסים לאורך גוף הנמטודה. שטח הפסים האלה מכונה "שדה לאטרולי" (lateral field) ולנוכחותם ומספרם יש ערך טקסונומי.

## שכבת ההיפודרמיס

שכבת ההיפודרמיס הממוקמת מתחת לקוטיקולה, הינה שכבה תאית דקה הנראית בחתך רחב כבולטת לתוך חלל הגוף ויוצרת ארבע בליטות המכונות chords: שתיים מהן צדדיות (lateral) בולטות במיוחד, אחת גבית (dorsal) ואחת גחונית (ventral). תאי הבליטות הללו נושאים גרעינים ואברוני תאים שונים וכן גרנולות רבות של שומן וגליקוגן. שכבת ההיפודרמיס פעילה מאוד מטאבולית ובתוך הבליטות עוברים עצבים מרכזיים לאורך הגוף.

## שרירי הגוף

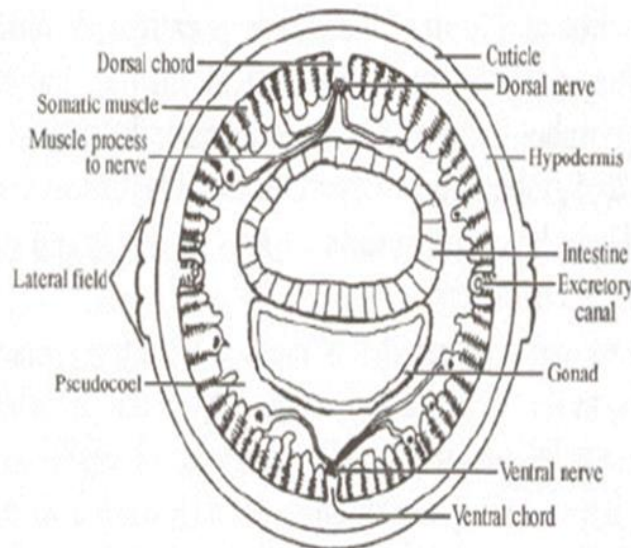
לנמטודות שכבת שרירים אחת לאורך גופן המצויה מתחת להיפודרמיס ומורכבת מתאים



בעלי צורה אופיינית ואוריינטציה אורכית. בגלל הבליטות של ההיפודרמיס שכבה זו מופיעה בחתך רחבי כארבע רצועות בין ארבעת הבליטות. תאי השרירים בנויים מחלק מארך כוויץ המכיל סיבית. החלק הבלתי כוויץ הינו גוף תא המכיל את הסארקופלומה (sarcoplasm) ואת הגרעין. חלק זה שולח תוספת מאורכת למרכז

העצבים. השרירים מאפשרים את תנועת הנמטודה וכל אחד מהשרירים הגביים ומהשרירים הגחוניים פועל כיחידה נפרדת. כשיחידה אחת מתכווצת, הנמטודה נוטה לכיוון ההתכווצות

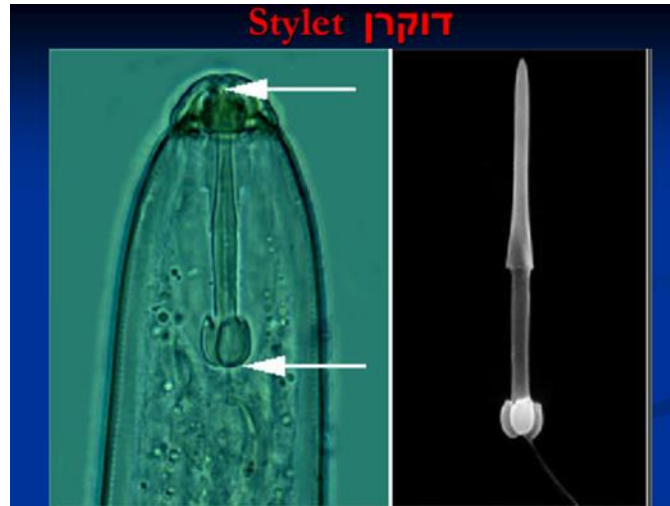
וכשהשרירים רפויים הנמטודה ישרה. מלבד שרירי הגוף המעורבים בתנועה יש לנמטודה סוגים רבים של שרירים הקשורים בחלקי גוף שונים הממלאים תפקידים מיוחדים ובהם נעסוק בעת הדיון במערכות הגוף השונות.



3-2. Cross-section through the body of a typical plant-parasitic nematode.

### מערכת העיכול

מערכת העיכול מתחילה בפה בצד הקדמי של הגוף, ממשיכה דרך הושט והמעי ומסתיימת בפי הטבעת הממוקמת סמוך לקצה האחורי של הגוף. לחלל הפה (stoma) צורות שונות בקבוצות הנמטודות השונות, המתאפיינות באופני האכילה שלהן. לרב הנמטודות הסאפרופאגיות יש בחלל הפה צינור קוטיקולרי ישר המתאים לקליטת חיידקים וחלקיקי חומר אורגני. נמטודות טורפות מצוידות בשן חזקה או במעין מסורית בעלת כמה שיניים. לנמטודות הצמחוניות אופייני הדוקרן (stylet) בחלל הפה. הדוקרן הינו איבר קוטיקולארי חד וחלול המשמש לפציעת התאים הצמחיים ושיאבת תוכנם לתוך גוף הנמטודה.



בנמטודות הצמחוניות יש שני טיפוסים דוקרן עיקריים. האחד, המכונה סטומטוסטיל (stomatostyle), נוצר כולו כתוצאה מאיחוי השכבות הקוטיקולאריות שבציפוי חלל הפה והוא מצוי בסדרה הטילכידית (Tylenchida) ובתת-סדרה אפלנכידה (Aphelenchida). הטיפוס השני מכונה אודונטוסטיל (Odontostyle) והוא אופייני לנמטודות מסדרת הדוריליימידה (Dorylaimida) ומקורו בתא מיוחד בושט ומתפתח לחלל הפה בד בבד עם התפתחות הנמטודה.

הסטומטוסטיל בנוי משלושה חלקים הנבדלים בגודלם היחסי בין סוגי הנמטודות: חלק חיצוני חד דמוי חרוט, ציר מרכזי ושלוש גולות (knobs) בבסיס הדוקרן. חלל הדוקרן במרבית הנמטודות קטן ממיקרון אחד עם פתח בצד הגחוני ליד החוד. שרירי משיכה קשורים לגולות, המאפשרים את החדרת והוצאת הדוקרן על-ידי הנמטודה אל/ מאת התא הצמחי.

האודונטוסטיל מורכב מצינור קוטיקולרי מחודד עם חלל בנפח של מיקרונים בודדים. בטיפוסים הצמחוניים של סדרת הדוריליימידה יש לדוקרן תוספת הקרויה אודונטופור (odontophore) אשר מתרחבת לעיתים בבסיסה. בהליך הנשל, מושל האודונטוסטיל אשר מוחלף על-ידי אודונטוסטיל חדש העובר למקומו מקיר הושט. כלומר, בשלב הזחלים קיים תמיד אודונטוסטיל 'רזרבי' בקיר הושט, מלבד זה המצוי בחלל הפה. שרירי המשיכה קשורים בדרך כלל לבסיס האודונטוסטיל או האודונטופור ושרירים מרחיבים קשורים לקיר הגוף באזור האודונטיסטיל.

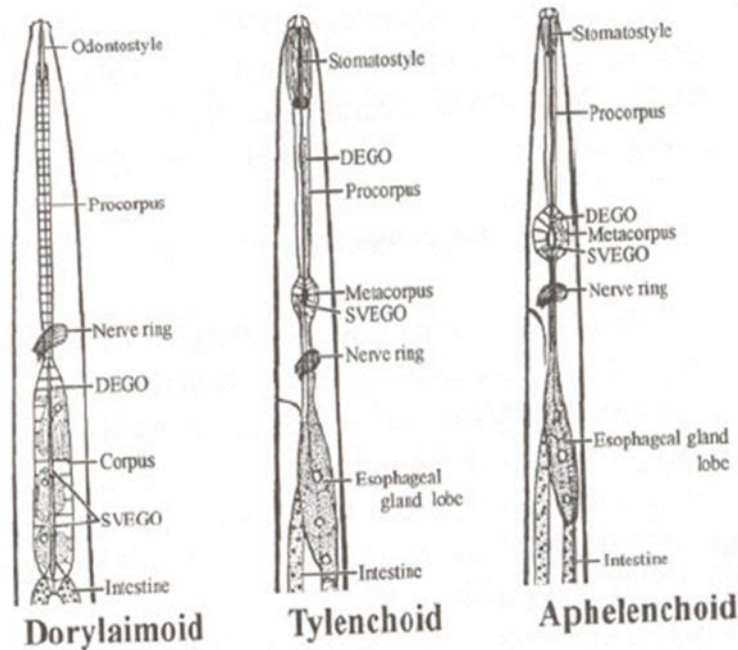


Fig. 3-7. Morphological comparison of the esophagi of the three orders of plant-parasitic nematodes: Tylenchida, Aphelenchida, and Dorylaimida (DEGO = dorsal esophageal gland orifice, SVEGO = subventral esophageal gland orifice; Hirschmann, 1960).

### תמונה 3 - השוואה מורפולוגית של אזור הושט בשלושת הסדרות של הנמטודות הצמחוניות: דוריליימידה, טילנכידה ואפלנכואידה

בהמשך חלל הפה מצוי צינור הושט (esophagus), איבר שאיבה שרירי ובלוטי הלוטש צורות שונות בסוגי הנמטודות, הכל בהתאם להרגלי האכילה שלהן ולהרכב המזון. הדופן הפנימית של צינור הושט מורכב משכבה קוטיקולארית המסוגלת ליצור, בכמה אזורים בו, שסתומים ואברי שאיבה שונים. הושט בנוי מתאים מאוחים היוצרים סינציטיום ואין רואים בו דפנות תאים. בקיר הושט מצויים סיבי שריר רבים.

ברוב הנמטודות הושט מצוידת בשלוש בלוטות: אחת גבית (dorsal) ושתיים תת-גחוניות (subventral). יעדי ההתרוקנות שלהן שונה וקבוע בקבוצות הנמטודות השונות. הושט מרכב משני חלקים, אזור קדמי המכונה קורפוס (corpus) ואזור אחורי המכונה פוסטקורפוס (post corpus) אשר בו ממוקמות הבלוטות. בנמטודות הצמחיות ניתן להבדיל בבירור בין הושט האופייני לפרטים המשויכים לסדרה הטילנכידית ובין זה האופייני

לנמטודות מהסדרה הדוריליימית. בסדרת הטילנכידה, לאחר החלק הקדמי הצר של הקורפוס, מצוי הפרוקורפוס, ומבחינים בהתרחבות שרירית המצוידת בשסתום קוטיקולרי. חלק זה מכונה הבולבוס המרכזי או המטאקורפוס. בפוסטקורפוס מצוי בתחילתו חלק מאורך וצר (איסטמיס) ובבסיסו שוב התרחבות המכילה את הבלוטות. חלק מהם מכונה הבולבוס הבסיסי, או האחורי.

צורת הוושט האופיינית לנמטודות מהסדרה הדוריליימית היא קורפוס דק, ארוך ולא שרירי, ופוסטקורפוס נפוח וארוך, שרירי ומכיל את הבלוטות. כל הבלוטות מרוקנות את הפרשותיהן לחלל הפנימי של הפוסטקורפוס. מבין צורות הוושט של נמטודות שוכנות קרקע אחרות, אנו מוצאים, למשל, בנמטודות טורפות ושט ארוך בגודל אחד. בנמטודות סאפרופאגיות מהסדרה ראבדיטידה מבחינים בוושט עם בולבוס בסיסי, שרירי ובלוטי הנושא שסתום סקלרוטי בולט.

במקום המפגש שבין הוושט למעי מצוי בדרך כלל שסתום המצופה קוטיקולה שתפקידו למנוע את החזרת המזון לכיוון הוושט. המעי הוא למעשה צינור חלול הבנוי מאפיתל תאי חד-שכבתי. באזורים מסוימים לאורכו, תאי האפיתל נושאים בצידם הפנימי תוספות המכונות מיקרווילי (microvilli) ולהם כנראה תפקיד בקליטת המזון. בין המעי הקדמי והאחורי (rectum) מצוי שסתום הדומה לזה המצוי בין הוושט ובין המעי. המעי האחורי מכוסה קוטיקולה ומתחתיה אפיתל של תאים שטוחים מעט המפרישים כנראה את הכיסוי הקוטיקולרי. כיסוי זה מתחלף בעת הליך הנשל עם שאר הקוטיקולה. בנמטודות מסוימות מצויות מספר בלוטות הנפתחות לתוך המעי האחורי, קרוב לקצהו. יש נמטודות צמחוניות המפרישות באמצעות בלוטות אלה חומר ג'לטיני אשר לתוכו הנקבה מטילה את ביציה. המעי האחורי מסתיים בצד הגחון של הגוף, בפי הטבעת: בנקבה יכונה אנוס ובזכר – קלואקה.

בתצפיות שנעשו בנמטודות צמחוניות הובחנו שני שלבי פעילות ברורים לאחר שהנמטודה התמקמה לצורך ההזנה: בשלב הראשון הנמטודה מזריקה לתוך התא הצמחי, דרך הדוקרן, רוק (saliva) המופרש מהבלוטה הגבית של הוושט. הרוק מכיל, בין השאר, אנזימים

פרוטיאוליטים העוזרים בהמסת מרכיבי התא הצמחי. כמו כן מכיל הרוק מרכיבים המכונים אפקטורים (effectors). האפקטורים הינם חלבונים המעוררים בתא הצמחי את יצירתן של תאי ההזנה של הנמטודה. בנמטודות יישובות, לדוגמה, מהסוגים מלוידוג'ין והטרודרה, יהיו אלה תאי הענק והסינסיטיום, בהתאמה.

בשלב השני של קליטת מזון הובחנה זרימת המזון לתוך הוושט תוך כדי הפעלת המשאבות והשסתומים באזור זה של מערכת העיכול. הטורגור הגבוה של חלל הגוף המדומה גורם לרפיון המעי עד שהוא מלא מזון. פי הטבעת סגור אף הוא כתוצאה מלחץ זה וכך נמנע הפסד מהיר של מזון.

#### תמונה 4 - סכימת אזור הושט במטודה הצמחית עם הדגשים על בלוטות הפרשה והמשאבה

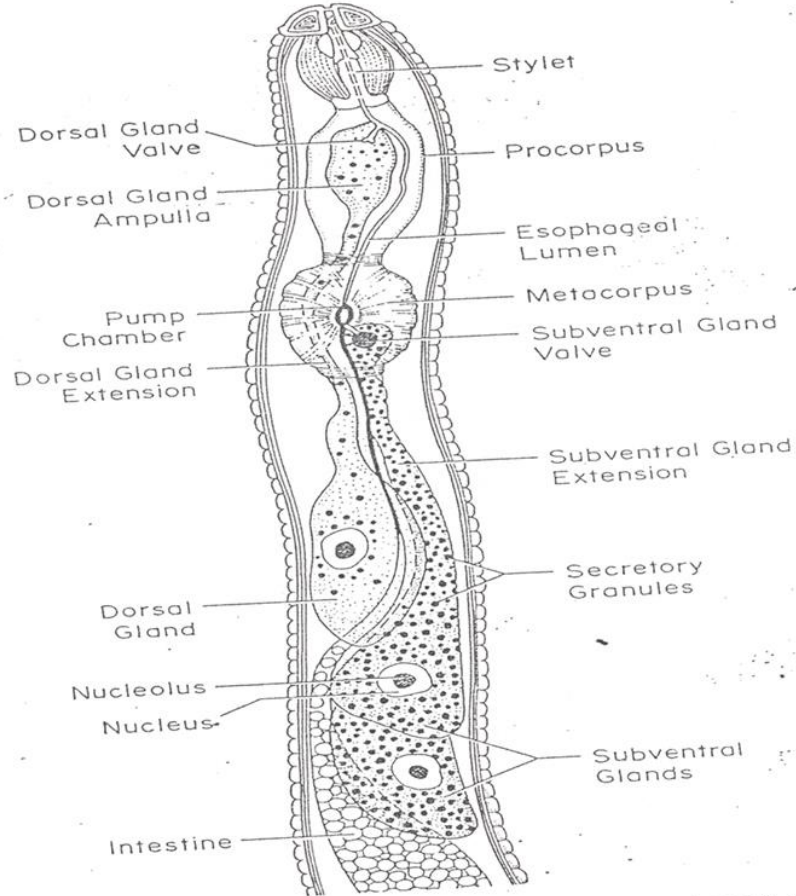


Figure 1 The esophagus of a plant-parasitic hematomite. The one subventral gland is in an open position.

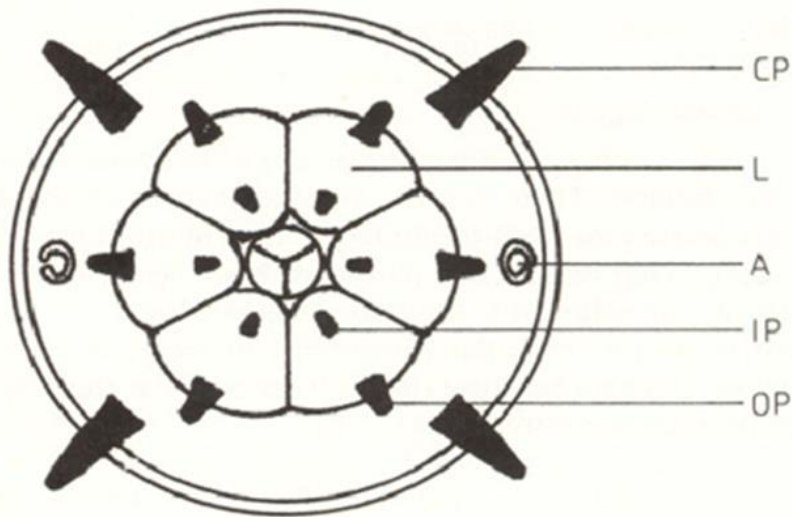
#### מערכת העצבים

ניתן להבחין בין מערכת עצבים מרכזית ומערכת עצבים היקפית. הראשונה מרכבת מטבעת עצבים העשויה בעיקר מסיבים, העוטפת את צינור העיכול, בדרך כלל באזור הוושט. בחלק ממיני הדוריליימידים קיימת טבעת עצבים נוספת. לטבעת המרכזית קשורים כמה גנגליונים ושישה עצבים הנמשכים לחלק הקדמי של הגוף ומהם מסתעפים סיבים נוספים באזור הראש המעצבים את אברי החוש בשפתיים. סידור קדמי זה משותף כמעט לכל הנמטודות. הסידור בחלק האחורי של הגוף אינו אחיד, אך בדרך כלל מצוי שם עצב כפול

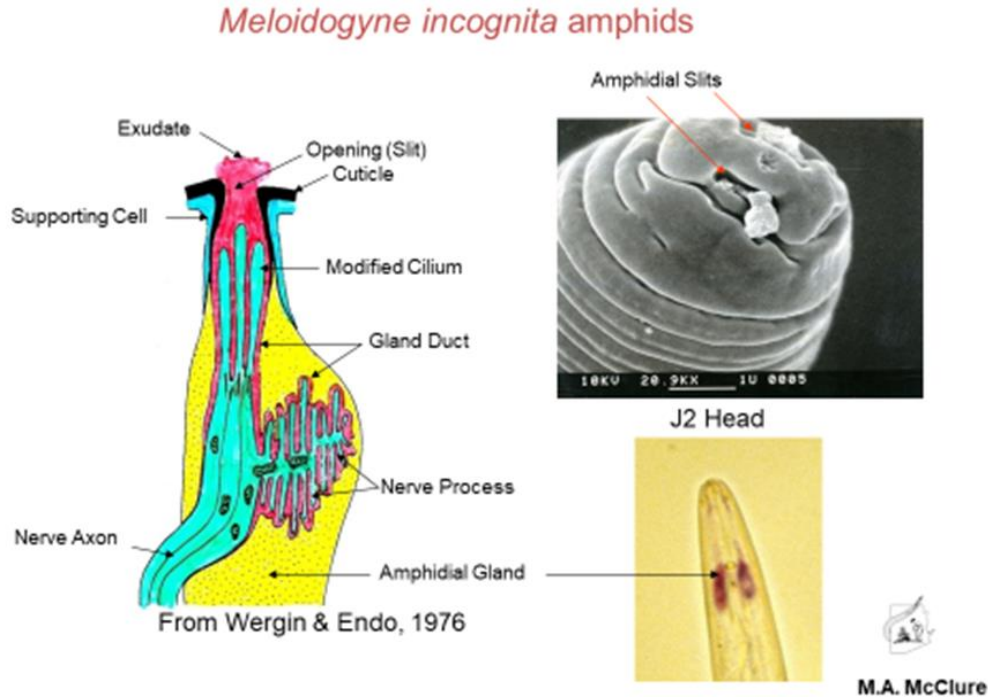
הנמשך לאורך הגוף בצד הגחוני: עצב ראשי זה של הגוף מהווה שרשרת של גנגליונים לאורכו. כמו כן מצוי עצב יחיד, בעל גנגליון אחד, לאורך הבליטה הגבית ושני עצבים יחידים לאורך הבליטות הצדדיות. סעיפים היוצאים מעצבים אלה מעצבים את האברים הפנימיים ואת אברי החוש הממוקמים בהיקף הגוף.

במערכת ההיקפית מספר איברי חישה, רובם תוספות קוטיקולריות פשוטות, הממוקמות באתרים שונים בהיקף הגוף. הנמטודות רגישות לשינויי אור, חום וגרויים מכניים גם בחלקי הגוף שבהם אין רואים אברי חישה. מספר רב של אברי חישה מצויים באזור הראש. במרבית הנמטודות מבחינים בשש שפתיים בקצה הראש. על שפתיים אלה מסודרות, באופן סימטרי, בדרך כלל שש פאפילות (papillae) בשורה הפנימית ועשר פאפילות בשורה החיצונית. מסביב לשפתיים מצויות שש פאפילות נוספות וארבע בליטות קוטיקולאריות ארוכות יותר המכונות זיפים (setae). מלבד אלה, מצויים זוג פאפילות צדדיות באזור טבעת העצבים ואחת בודדת באותו אזור בצד הגחוני. הפאפילות משמשות לחישה מכנית, אור, וחום (להבדיל מחישה כימית).

**Figure 3.8:** The Basic Arrangement of Sense Organs around the Mouth in Nematodes. The mouth is surrounded by six lips (L) each of which bears an inner labial papillum (IP) and an outer labial papillum (OP). These are surrounded by two amphidial pores (A) and four cephalic papillae (CP). This pattern is modified in different species and is of great use to taxonomists. Redrawn from Crofton (1966)



אברי חישה הבולטים והחשובים ביותר בנמטודות הם האמפידים (Amphids). זוג אברי חישה צדדיים אלה ממוקמים באזור הראש ומורכבים מפתח בקוטיקולה אשר ממנו נמשך צינור דק המתרחב למעין כיס. צינור זה מצויד בכמה סיבי חישה הקרויים סנסילה (sensilla).



בנמטודות מהסדרה טילנכידה מצוי פתח האמפידים על פני השפתיים. הפתח קטן, עגול, דמוי ביצה או דמוי חריץ. בסדרת הדוריליימידה מצוי הפתח מאחורי השפתיים והוא גדול בדרך כלל, עגול או דמוי משפך. האמפידים משמשים כאברי חישה המצוידים בכימורצפטורים וחשיבותם רבה מאוד בנמטודות צמחוניות בהליך איתור הפונדקאי בהליך הקרוי כימוטקסיס (chemotaxis). בהמשך יוקדש פרק מיוחד למשיכה והכרת הפונדקאי על-ידי הנמטודה.

זוג איברי חישה צדדיים הקרויים פאסמידים (phasmids) מצוי באזור הזנב ולהם מבנה הדומה לאמפידים באזור הראש. דמיון זה מרמז על אפשרות תפקודם במשיכה כימית בהליך הכימוטקסיס.

## מערכת ההפרשה

מבין כל מערכות גוף הנמטודה, מערכת ההפרשה היא המגוונת ביותר. בין קבוצות הנמטודות השונות קיימים הבדלים גדולים מאוד במבנה מערכת זו ואף בתפקידיה. במספר נמטודות מערכת ההפרשה מרכבת מתעלות רבות ואילו באחרות המערכת חסרה כליל. עדויות בספרות מצביעות על אפשרות סילוק הפחמן הדו-חמצני דרך מעטה הגוף והאמוניה מופרשת דרך פי הטבעת. מבין החמרים הנוספים המופרשים על-ידי הנמטודה נמנים חומצה יורית, חומצות אמינו, פפטידים וחומצות שומניות, אך דרכי הפרשתם אינן ידועות. בכמה מהטילנכידים מופרש חומר ג'ילטיני דרך פתח ההפרשה שלתוכו מוטלות הביצים. בכל הנמטודות בעלות מערכת הפרשה מצוי נקב המוצא ("פתח ההפרשה") בצד הגחוני של הגוף ואולם מיקומו של הפתח לאורך הגוף משתנה בכל קבוצה. בגוף הנמטודות הצמחוניות מהסדרה הטילנכידית יש מערכת הפרשה אסימטרית המורכבת מצינור יחיד הנמשך לאורך אחת הבליטות הצדדיות, בקדמת פתח ההפרשה ובאחוריו. שני סעיפי הצינור מתחברים בקרבת אמצע הגוף לקטע מרחב. תעלת הפרשה מרחבת מובילה לנקב מוצא. ברבות מהנמטודות מסדרת הדוריליימידה חסרה מערכת הפרשה בכלל, והיה והיא קיימת, היא מורכבת מתא בלוטי מאורך ומגורען יחיד המצויד בצוואר ארוך היוצר מעין צינור המוביל לפתח ההפרשה הגחוני.

## מערכת הרבייה

הזוויגים (זכר ונקבה) בנמטודות ניפרדים בדרך כלל, כלומר יש בהם מצב של דו-ביתיות וההתרבות נעשית בהפרייה מוצלבת (amphimixis). עם זאת, לעיתים קרובות מוצאים ברבות מהנמטודות הצמחוניות רביית בתולין (parthenogenesis) שבה הזכר הוא פונקציונלי אך אינו הכרחי להתרבות. רבים גם הסוגים שבהם הזכרים נדירים, או שהם בשלבי ניוון שונים. תופעת ההרמאפרודיטיות, כלומר יצירת תאי זרע וביציות באותו הגוף, נדירה בנמטודות ואינה קיימת כלל בנמטודות צמחוניות.

לדו-צורתיות (dimorphism) המינית אצל הנמטודות מספר אופנים. בדרך כלל הנקבות גדולות מהזכרים. כמו כן, בקבוצות מסוימות של הנמטודות הצמחוניות הנקבה מאבדת

את צורתה הנחשׁונית הטיפוסית ואת כושר התנועה בעוד שהזכר שומר על צורת התולעת המסוגלת להתנועע.

מערכת המין הבסיסית של הנקבה מורכבת משחלה אחת או שתיים (ovaries), צינור ביצים (oviduct), רחם (uterus) ונרתיק (vagina) הנפתח החוצה מהגוף בפתח המין (vulva). השחלות יכולות להיות מונחות בכיוון החלק הקדמי של הגוף, בכיוון האחורי של הגוף, או האחת מול השניה. השחלה עשויה להיות ישרה או מכופפת בקצה. השחלה מכילה את תאי הביציות. לשחלה מעטה של תאי אפיתל ובקצה האטום מצוי האזור הגרמינלי ובו תאים קטנים רבים העוברים חלוקות מהירות. מן השחלה נמשך צינור הביצים הנראה כצינור צר בעל דופן עבה הבנוי מתאי אפיתל טוריים.

בנמטודות רבות מפריד שריר סוגר בין צינור הביצים ובין הרחם. הרחם הוא צינור מוגדל העשוי תאי אפיתל דמויי קוביה והמכוסה בקוטיקולה. הרחם מתרחב באזור הקרוב לצינור הביצים ונוצר מעין כיס המשמש לאחסון תאי הזרע (spermatheca). הרחם מכוסה בשרירים. הנרתיק הוא קטע קצר המכוסה בקוטיקולה ושרירים ונפתח בפתח המין בצד הגחוני של הגוף. פתח המין הינו סדק המכוסה בקוטיקולה ואליו קשורים שרירים חזקים המאפשרים את פתיחתו וסגירתו. מיקומו לאורך הגוף שונה בסוגים השונים ובכך מהווה תכונה חשובה בסיוע מיון הנמטודות.

בלוטת המין של הזכר היא האשך (testis). ברוב הטילנכידים יש אשך בודד ואילו בדוריליימידיים מצויים שניים. האשך אף הוא מכוסה באפיתל ויש בו אזור גרמינלי ואזור גדילה. מן האשך נמשך צינור הזרע הבנוי כהמשך תאי האפיתל של האשך. באזור המרחב מאוחסנים תאי הזרע. צינור תאי הזרע מסתיים בצד הגחוני, באזור האחורי של הגוף, ונפתח למקום שבו קיים מוצא המעי האחורי, כלומר בביב (cloaca).

הזכר מצויד בכמה אברי עזר קוטיקולריים המשמשים אותו בהליך ההזדווגות. הבולט שבהם הוא זוג אברים קוטיקולריים מאורכים הבולטים כלפי חוץ באזור הזנב וליד הביב והמכונים ספיקולי (spicule). תפקידם כנראה בעזרה בפתיחת פתח המין של הנקבה לצורך

ההזדווגות. צורתם וגודלם של האברים הללו שונה בסוגי הנמטודות השונות. בנמטודות רבות מהסידרה הטילנכידית מצוי גם זוג כפלים קוטיקולריים המכונה בורסה ואלה משמשים לכריכת הנקבה בשעת ההזדווגות.

תא הזרע של הנמטודות הוא בעל צורות מגוונות: עגול, מאורך, דמוי חרוט ועוד. מאפייני תא הזרע הם העדר שוטון ותנועה אמבואידית. בביצת הנמטודה מבחינים בשלוש שכבות: שכבה חלבונית חיצונית המופרשת על-ידי הרחם, שכבה כיטינית המופרשת על-ידי תא הביצה וקרומ ליפואידי דק המופרש גם הוא על-ידי הביצה. ביצי הנמטודות דומות במבן ובממדיהן בסוגי הנמטודות השונות. בנמטודות הצמחוניות הביצים מוטלות כבודדות או כקבוצות, כתלות באופי טפיליות הנמטודה. בנמטודות היישובות ההטלה מתבצעת לתוך חומר מגן ג'ילטיני או שקיים מנגנון הגנה אחר כדוגמת הקיסטה (גוף הנקבה המת שהביצים אגורות בו). ברוב הנמטודות הצמחוניות הטלת הביצים מתבצעת אל מחוץ לגופן.

## פרק ג – טכניקות ושיטות לאבחון מחלות הנגרמות על-ידי נמטודות

### וזיהוי נמטודות טפילות על צמחים

#### סיגל בראון ופטריסיה בוקי

##### 1. הקדמה

רוב הנמטודות הטפילות על צמחים מצויות באדמה סביב השורשים והן אקטופארזיטיות, אך מיני אנדופארזיטים רבים נפוצים מאוד בסביבת הריזוספירה. מיני נמטודות טפילות מסוימות אינן חשובות מבחינה כלכלית, מאחר ואינן גורמות נזק משמעותי לצמחים, אולם כאשר הן גורמות לנזק ניכר, הן נחשבות לפתוגניות. צורות אקטופארזיטיות השוכנות באדמה הופכות לחשובות כאשר אוכלוסייתן מתפשטת ומגיעה לסף כלכלי המוביל לנזק. לצורך כל תוכנית הדברה של נמטודות טפילות לצמחים, בין אם כימית, ביולוגית, פיזיקלית או תרבותית, זיהוי מדויק של נמטודות טפילות לצמחים הוא קריטי ביותר לצורך התאמה ופיתוח של ממשק ההדברה. אפילו קביעת פטוטיפ (תת קבוצה) או זן עשוי להיות חשוב בקבוצה מסוימת, כגון משפחת ה- *Heteroderidae*. כך, ישנה גם חשיבות לדעת את המינים המאכסנים של מין מסוים ואת חשיבותו הפתוגנית לצמיחה ולהנבת יבול של הצמחים. רוב מיני הנמטודות הטפילות לצמחים נחשבים פוליפאגיים, הניזונים ממגוון רחב של פונדקאים. נמטודות בקבוצת הפוליפאגיים, פולשים למיני צמחים רבים, מתרבים במהירות ויכולים ליצור מספר דורות בשנה, ויש להם אמצעים קלים להתפשטות והפצה. ניתן לראות לכך דוגמאות בנמטודות טפילות בשורשים ובנמטודות טפילות על חלקי צמח עליונים, כגון:

*Aphelenchoides ritzemabosi*, *A. besseyi*, *Ditylenchus dipsaci*.

נמטודות פתוגניות שנישאות בזרעים כגון: *Anguina tritici*, *Aphelenchoides arachidis*, *Ditylenchus dipsaci* פיתחו מנגנונים אדפטיביים מיוחדים, כגון היכולת להחזיק מעמד בפני

יובש, לשם הישרדות והפצה. מיני נמטודות כמו *Rhadinaphelenchus cocophilus*, *Bursaphelenchus xylophilus*, *Deladenus spp.*, *Fergusobia spp* משתמשים בחרקים כווקטורים/מארחים. ספציפיות לפונדקאי המאכסן נראית רק בכמה קבוצות של נמטודות, כגון משפחות *Heteroderidae*, *Meloidogynidae*, *Pratylenchidae*, *Neotylenchidae*. נמטודות ספציפיות למאכסן נחשבות כמיני נמטודות שהתפתחויותיהם האבולוציוניות הינן משולבות עם מאכסניהן. התפתחות משותפת והפצה גיאוגרפית של נמטודות צמחוניות עשויות להאיר על מקורן, אבולוציה וכושר הפצה שלהן. לצד אמצעי ההפצה הרגילים שלהן, מזיקים פתוגנים נמצאים באופן עקבי בתנועה על-ידי בני אדם. פעילות אנושית ותחבורה של סחורות ביבשה, בים ובאוויר הגדילו במידה ניכרת את הסיכוי להפצה של נמטודות טפילות לצמחים. מזיקים אקזוטיים מועברים באופן קבוע לאזורים נקיים. כך גם נמטודות טפילות יכולות להיות מועברות עם צמחים אקזוטיים, דגנים מיובאים, ירקות ופירות הכוללים שיירי קרקע שצמודה לחומרי אריזה, מכונות, צמיגים של רכבים, כלים ואפילו נעליים. זחלים בשלב השלישי (דרגה שלישית), שהן שלב ההתפשטות של נמטודת האורן *Bursaphelenchus xylophilus*, נמצאו בפינלנד על לוחות עץ אורן (משטחי סחורות) ששימשו באריזת סחורה מיובאת מקנדה (Tomminen 1991) ובנוסף על כך, הפצה באמצעות רוח, גשם ומי שיטפונות אינה מכבדת גבולות לאומיים. נמטודת הציסטה של תפוח האדמה (*Heterodera rostochiensis*) ככל הנראה התפתחה באזור האנדים של דרום אמריקה והובאה לממלכה המאוחדת במהלך רעב תפוחי האדמה בשנת 1845/46 באמצעות תפוחי אדמה שהובאו כמקור לעמידות בפני מחלת הכימשון הנגרמת על-ידי *Phytophthora infestans*, גורם הרעב של אירלנד. משם היא הועברה לאירופה היבשתית, הודו ואוסטרליה. באופן דומה, *Heterodera avenae* פתוגן קשה בחיטה, הועברה על-ידי בני אדם. הרבה נמטודות ממדינות ממוזגות נפוצות בגבהים גבוהים באזורים טרופיים מאחר שהן הועברו לשם עם חומרי שתילה. מכאן, יישום של טכניקות זיהוי ואבחון הוא בסיסי לבדוק את הצגת, התפשטות והפצה של נמטודות טפילות לצמחים. הבנה של הפונדקאים המאכסנים וההפצה הגיאוגרפית של מיני נמטודות חשובים היא חיונית.

לדוגמה, *The false root-knot nematode, spp Nacobbus*, ו- *Monotrichodorus* מצויות רק בעולם החדש, אם כי הראשונה עשויה להימצא באירופה. *Heterodera zae*. נמצאה על צמחי תירס, ותוארה בהודו. מאוחר יותר היא נמצאה במרילנד, ארצות הברית, על חד פסיגי אנדמי והוכנסה מייד להסגר בהנחה שהגיעה מהודו. מאחר שנמצאה על צמח אנדמי בארצות הברית, כנראה שהיא אנדמית לאותה מדינה. סביר להניח שהיא התפתחה במקסיקו תוך אסוציאציה הדוקה עם תירס וצמחים חד פסיגיים אחרים, והופצה עם תירס על-ידי בני אדם.

## 2. סקר, איסוף, קיבוע וצביעה של נמטודות

סקר אזורים נרחבים לנוכחות או היעדרות של נמטודות טפילות לצמחים הוא חשוב אך קשה. סקרים שיטתיים מתבצעים תוך שימוש בכלים סטטיסטיים לקבלת הערכה אמינה של שפע הנמטודות בכמות קרקע מדודה. באופן כללי, יש לבחור שדות וקטעים באזור נרחב באופן אקראי, והליך הדגימה צריך להיות מבוסס על טכניקות דגימה סטנדרטיות. יש לבצע בדיקות לאוכלוסיית הנמטודות כדי לקבוע את ההופעה האיכותית והכמותית של המינים החשובים ולקשור את רמות האוכלוסייה לנזקי הגידולים. יש לבצע סקר גם באזורים לא חקלאיים הסמוכים לאדמות חקלאיות וצמחים שאינם גידולי חקלאות באזור זה ומחוצה לו, כדי לזהות בעיות מזיקים פוטנציאליות. תכלול כל הגורמים האלו, יסייע בהבנת הפונדקאים החלופיים והיבטים של הביולוגיה של מיני נמטודות. נתונים ביולוגיים הכוללים תסמיני נזק, מחזורי חיים, מגמות אוכלוסייה ומידע אגרוטכני על סוגי קרקע, תנאים אקלימיים, רצפי גידול וזמני דגימה, חשובים מאוד בסקרים, משום שאוכלוסיות הנמטודות תלויות בהם לצורך שגשוגן. כאשר שוקלים אמצעי הדברה אפקטיביים, ידע זה חשוב ביותר. הסקרים צריכים להיות מגובים על-ידי מרכזי אבחנה וזיהוי כדי לקבל זיהויים מהירים ואמינים. שדות ואזורים נרחבים לסקרים חייבים להיבחר באופן אקראי, ויש להשתמש בכלים סטטיסטיים כדי לקבל נתונים מהירים ואמינים על שכיחות הנמטודות. סקרים תקופתיים רחבי היקף של מינים חשובים הם חיוניים להערכת ומעקב אחר אוכלוסיות נמטודות, יש לחזור עליהם כל שנתיים עד ארבעה שנים כדי לקבוע את השפע היחסי של המינים ולקבוע כניסה של המינים

החדשים. כמו כן, יש לקיים מערכת תיאום בין הסקרים השונים כדי לקבל תמונה ברורה של הפונדקאים הקיימים והפצת המינים החשובים באזור. תיאום הסקרים ואיגוד הנתונים במרכז המתאים לניתוח, חשובים על מנת לתכנן אמצעי מניעה והדברה. לצורך דגימה נאסוף כ-250 עד 300 מ"ל של אדמה מסביב לשורשים נארוז בשקית פוליאיתילן ונצרף אליה נתונים על הפונדקאים המקומיים, סוג הקרקע וכו'. יש לוודא כי במהלך המעבר הדגימות תהיינה רטובות. נאסוף כ-100 גרם של שורשים, כולל חלקים שלמים, מודבקים באופן חלקי ועמוק, וכמות דומה של ירקות המראים נזק ניכר, נאספים ומאוחסנים בשקיות פוליאיתילן. במהלך הדגימה יש להימנע מערבוב של אדמה משדות עזר או עשבים שוטים עם הדגימות. במקרים מסויימים יש אף צורך להשתמש בצינורות ייעודיים כדי לאסוף ליבות קרקע עבור מחקרי אוכלוסייה בעומקים שונים. יש להיזהר לא לערבב את האדמה עם אדמה מהמקטע שמעל או מתחת לחלק שנבדק. במקרים בהם לא ניתן לאחסן את הדגימות בטמפרטורה של כ-4 מעלות לצורך בדיקה מאוחרת יותר, יש לעבד את הדגימות מיד לאחר האיסוף. שיטות ההפקה צריכות להיות מכוונות לבידוד כל שלבי ההתפתחות של הנמטודות. קיימות מגוון טכניקות למיצוי נמטודות ביניהם, משפכי ברמן, ושיטת המסננים וכוח הכבידה המבוססים על עבודותיו של Cobb ואשר תורמות לתוצאות מהירות ואמינות (Siddiqi 1986). מטרתן של כל השיטות הללו היא להשיג את הנמטודות הנעות בצורה אקטיבית. החיסרון שלהן הוא שהן לא מצליחות למצות את השלבים היישוביים של הנמטודות. מינים רבים של נמטודות מצויות בשלב הרדום שלהם, בקרקע או ברקמת הצמח וצריך להשרותם במים במשך מספר שעות לפני המיצוי. שיטה פשוטה ויעילה להפקה היא על-ידי כלי סינון של נמטודות מדגימות קרקע של כ-300 מ"ל, תוך שימוש במסננות בגודל 45-53 מיקרומטר, המתוארת בסדיקי (Siddiqi, 1986). הנמטודות שנאספות מופרדות משאריות וחלקיקי מינרלים על-ידי שטיפה דרך מסננת בה כיסוי עם נייר טישו, המושם במים. נמטודות פעילות עוברות את נייר הסינון לתוך מים נקיים וניתן לרכזם על-ידי סינון או צנטריפוגה. באופן דומה ניתן למצות נמטודות מחלקי צמחים ושורשים.

לצורך הסתכלות על הנמטודות שנאספו יש צורך למנוע את תזוזתם. נמטודות עשויות להיקטל על-ידי מזיגת מים בטמפ'  $85-95^{\circ}$  מעלות מעליהם. יש צורך לוודא שהנמטודות נמצאות בכמות מינימלית של מים כך שהם ייחשפו לחום באופן מיידי. כמו כן הנמטודות שנאספו ניתנות לקיבוע בתמיסה של 3-5 אחוז פורמלדהיד המשמרת אותם. מבנים בנמטודות נלמדים בצורה הטובה ביותר כאשר הם נבדקים בקיבוע מים או לאקטופנול. ליצירת סליידים קבועים, יש להעביר את הנמטודות לגליצרין וקיבוען באותו חומר. סדיקי (Siddiqi, 1986) מתאר מספר שיטות להכנת סליידים קבועים לנמטודות. סדיקי (Siddiqi, 1964) תיאר שיטה מהירה להעביר את הנמטודות לגליצרין על-ידי מעבר דרך לקטופנול מחומם. לאחר מכן יש להשאיר את הדוגמה בטמפרטורת החדר למשך לילה. יש לחמם מחדש את הדוגמה ולהוסיף מעט תמצית של גליצרין ולקטופנול טהור 25%-75%. לבסוף הנמטודות מועברות לגליצרין למשך זמן מספק חדירה של החומר לנמטודות, ולאחר מכן הטענה על הסלייד, יישום נוסף של גליצרין מיובש טהור ולאחריו טפטוף שעות פאראפין חמה.

### 3. זיהוי מחלות הנגרמות על-ידי נמטודות

גילוי זיהוי של נמטודות טפילות הוא הצעד הראשון בהדברתן ובדיקת התפשטותן. שלב זה יכול להוביל לחסכון כלכלי עצום. לדוגמה, *Radopholus similis* זוהה כגורם למחלה המתפשטת של הדורים בפלורידה בשנת 1953. מאז, סוכנויות רגולטוריות במדינות השכנות הטילו אמצעים נמרצים לשלוט בכניסתה ובפיזור. שמירה מתמדת על הערנות הצילה את תעשיית ההדרים במדינות אחרות בארצות הברית מלהתכלות כתוצאה ממחלה זו. הנמטודות *Heterodera glycine* (נמטודת סויה) מצויה במזרח הרחוק, בארצות הברית, וזוהתה גם במצרים. אם לא יינקטו אמצעי הסגר נוקשים, נמטודה זו תתפשט במהרה במדינות המזרח התיכון. מחלות הנגרמות על-ידי נמטודות לרוב אינן נראות לעין כי צמחים מודבקים לא תמיד מתים. גידול מסוים עשוי להראות רק אזורים ניזוקים שבהם אוכלוסיית הנמטודות גדולה הרבה יותר מאשר בשאר השדה. לפעמים, שדות שלמים עלולים להיות נגועים, ובריאות הצמחים באופן כללי עשויה להראות רעה. התשואה

מצמחים נגועים מצטמצמת באופן משמעותי. לרוב החקלאים נוטים להאשים את תנאי הקרקע או האקלים, אך אם מחלת הנמטודות נשלטת, לדוגמה על-ידי שימוש בחומרי הדברה יעילים, התשואה תעלה באופן דרמטי.

סימנים כלליים של הנוף מעל הקרקע המאולחת בנמטודות, כוללים צמיחה מדוללת, קמילה חמורה, כלורוזיס ונבילה של עלים ביחד עם איכות וכמות מופחתת של היבול. נזקי שורשים כוללים התנפחות, התעביות, עפצים, התייבשות, סדקים ושברים, פצעים נקרוטיים חומים, ושורשים קצרים, שבורים או לחוצים.

סימנים הנראים על גבי השורש נגרמים על-ידי שלושה סוגים של תגובות:

- תגובה היפרפלסטית מובילה להיפרטרופיה והיפרפלזיה שבהם גם מספר התאים וגם גודלם גדלים. גידול מבנים כאלו בקצוות השורשים נגרם על-ידי הזנת נמטודות מסוג *Xiphinema*, *Hemicycliophora* ו-*Belonolaimus*-הזנה של נמטודות מסוג *Meloidogyne* גורמת להיפרטרופיה והיפרפלזיה חמורה של תאים; תאים ענקיים מרובי גרעינים נוצרים במקום ההזנה בקורטקס, אנדודרמיס ופריציקל.
- תגובה היפופלסטית שמונעת צמיחה ברקמות מריסטמטיות וגורמת לשורשים קטועים וקצרי גובה נגרמת על-ידי הזנת נמטודות *Tylenchorhynchids* ו-*Trichodorids*-בהתאמה.
- תגובה נקרוטית נגרמת על-ידי הזנת נמטודות, תנועתן בתוך הרקמות והימצאות אורגניזמים מיקרוביאליים. השחמת והתייבשות שורשים מזינים נגרמת על-ידי נמטודות אקטופארזיטיות. נמטודות אנדופרזיטיות מסוג *Pratylenchus* ו-*Radopholus*-גורמות לנגעים נקרוטיים רחבים בשורשים על-ידי הזנה ותנועה. התגובה הנקרוטית נגרמת על-ידי הפרשת האנזימים לתוך הרקמה ותגובה תאית, כמו גם על-ידי הצטברות תרכובות פנוליות באזור הנגוע בשורש. פלישה שנייה על-ידי חיידקים ופטריות מחמירה את הנזק.

מחלות עשויות להיגרם על-ידי מינים של נמטודות בודדות או שילוב של מספר מיני נמטודות או אינטרקציה בין נמטודות למחוללי מחלות אחרים ליצירת קומפלקסי מחלה. הקומפלקסים של המחלות הנגרמים על-ידי אינטרקציה בין נמטודות לבין חיידקים או פטריות פתוגניות

מזיקות יותר לצמחים מאשר מחוללי המחלה עצמם. נמטודות מסוימות משמשות כווקטורים של וירוסים צמחיים. *Xiphinema index* הראה לראשונה שהוא יכול להעביר את וירוס *fanleaf* מכרמים חולים לכרמים בריאים. כיום אנו יודעים על מספר מיני *Longidorids* ו-*Trichodorids* שמעבירות וירוסים צמחיים המועברים באדמה. לנמטודות יש מגוון סוגים של קשרים עם צמחים. סגנונות הטפילות עשויים להיות אקטו-או אנדופארזיטיות; כאשר הנמטודות יכולות להיות בכל אחת מהצורות שהוזכרו, נודדות או ישובות במקום. רבות מהן ספיציפיות לסוג צמח מסוים אך רבות הן פוליפאגיות. סידיקי (Siddiqi et al., 1983) סיפק ניתוח מפורט של ההתאמות האקולוגיות של נמטודות טפילות לצמחים.

להלן נסקור את סוגי הנמטודות הנפוצים בכל אחת מהקבוצות:

#### 1. נמטודות טפילות ונודדות של חלקי צמח מעל הקרקע

הנמטודה *Aphelenchoides besseyi* גורמת למחלת הקצה הלבן של האורז, היא אקטופארזיטית נודדת ונישאת בזרעים. כאשר זרעים נגועים, מושרים במים במשך 24 שעות, הם משחררים נמטודות ניידות. הנמטודה תוקפת גם את החלקים העליונים של תותים וגורמת למחלת הנינוס הקייצית. נמטודות ניצן ועלים *Aphelenchoides ritzemabosi* ו-*A. fragariae* ניזונות באופן אקטופארזיטי מניצנים ותאי פרנכימה במזופיל העלים. *A. ritzemabosi* טפילה על עלים של חרציות וצמחי נוי אחרים. הסימנים שהיא גורמת כוללים כתמים או כתמים על העלים, רקמות מעוותות, וניצנים מעוכבים ומעוותים. השריית רקמות צמח נגועות במים משחררת נמטודות חיוניות. בקריביים ובחלקים הצפוניים של דרום אמריקה, מחלת הטבעת האדומה של הקוקוס נגרמת על ידי הנמטודה *Bursaphelenchus lignicolus* אשר מועברת לעצים חדשים על-ידי חיפושית הדקל וגורמת למחלה הרסנית של עצי אורן ביפן. היא פולשת לדרכי שרף אקסיאליות ורדיאליות וגורמת למוות של עצי האורן. היא מועברת על-ידי החיפושית *Monochasmus alternatus*. הנמטודה *Ditylenchus dipsaci* תוארה לראשונה על ראשי תפוחי אדמה באירופה. היא תוקפת את הגבעולים של

אפונה, שעועית, אספסת וכן בצל ושום (גורמת למחלת התפיחות). בסודאן וברפובליקה הערבית הסורית, שדות שעועית ובצל נגועים מציגים אזורים פגועים ואוכלוסיות גדולות יותר נמצאות באזורים לחים ולא באזורים יבשים. פקעות בצל ונרקיס נגועים מראים טבעות של רקמות רקובות כאשר הם נחתכים. כאשר רקמות גבעול או בצל נגועות מועברות במים, מאות נמטודות בשלבי התפתחות שונים משתחררות. בבצל, גבעול או זרע נגועים מאוד ב- *D. dipsaci*, הזחלים לפני גיל ההתבגרות מצטברים באלפים ומתארגניפ ליצירת "wool" של נמטודות, צורה המאפשרת להם לשרוד בתנאי יובש ובמצבי קיצון.

## 2. נמטודות טפילות וישובות על חלקי צמח מעל הקרקע

חברי משפחת *Anguinidae* (*Subanguina*, *Anguina*, *Cynipanguina*, *Nothanguina*, *Orrina*, *Pterotylenchus*) מייצרים עפצים על חלקי צמח מעל הקרקע; רק מין אחד של אנגווינידיים, *Subanguina radicolata*, מייצר עפצים על שורשים. *Anguina tritici* ו- *A. agrostis* יוצרים עפצים על זרעים של חיטה ודשא, בהתאמה. *A. tritici* גורמת למחלת הזרעים בחיטה, מה שגורם לגרגרי חיטה להתעוות, להחוויר או להפוך לשחורים, וכאשר הם נזרעים עם גרגרים בריאים נגרמת העברת הנמטודות. *Anguina funesta* מייצרת עפצי זרעים על עשב שיפון באוסטרליה ופועלת כווקטור של חיידק המפיק רעלן, *Corynebacterium rathayi*.

## 3. נמטודות טפילות ונודדות אקטופארזיטיות של שורשים.

רוב מיני הנמטודות הטפילות על צמחים הן אקטופארזיטיות. מיני הנמטודות הטפילות על צמחים מקבוצות *Dorylaimida*, *Triplonchida* ו- *Criconematina* הם אקטופארזיטיים. ב- *Criconematina*, הזכר מצויד בדוקרן וושט דגנרטיביים ואינו יכול להיזון. נמטודות אקטופארזיטיות נודדות מצוידות בדוקרן קטן (כגון *Tylenchidae*, *Merlinius*) המאפשר להיזון משערות השורש ותאי אפידרמיס, או דוקרן ארוך (כגון *Hemicycliophora*, *Amplimerlinius*) המאפשר להיזון מרקמות עמוקות יותר. נמטודות כמו *Hoplolaimus galeatus* ו- *Belonolaimus* מזיקות לדשא. במגרשי גולף בפלורידה הן יוצרות כתמים

צהובים, ובעקבותיהן מערכת השורשים מצטמצמת משמעותית כתוצאה מהזנה של הנמטודות עליהם. אקטופארזיטים, כמו *Xiphinema* ו-*Tylenchorhynchus*, הורגים תאי אפידרמיס על-ידי הזנה וגורמים לדהייה ונקרוזיס שטחי. נמטודות מסוג *Trichodorus* ו-*Paratrachodorus* מעבירות וירוסים צמחיים.

#### 4. נמטודות אקטופארזיטיות ישובות של חלקי צמח תת-קרקעיים.

הנקבות של נמטודות מהסוג האקטופארזיטיות *Tylenchulus*, *Sphaeronema*, *Rotylenchulus* ועוד, זוהו רק על-ידי בדיקת השורשים. *Tylenchulus semipenetrans* גורם לדעיכה איטית של עצי הדר ומצוי בכל אזורי גידול ההדרים. הקצה הקדמי של הנקבה נמצא עמוק בשורש, מגיע לאזור צינורות ההובלה שבו היא ניזונה, בעוד שרוב גופה, הנשאר מחוץ לשורש, מתנפח. רקמות השורש מגיבות להזנת הנמטודה על-ידי יצירת תאי אחות ליד ראש הנמטודה, ובכך נמנע הרס הרקמות. הנמטודות עשויות להתאגד וליצור מושבות על השורשים המייצרות ביצים בחומר ג'לטיני מגן. הזחלים של *T. semipenetrans* נשארים פעילים באדמה במשך מספר שנים לאחר הסרת עצי ההדר. לכן, מציאת זחלים אלו באדמה של צמחים קיימים אינה הוכחה שצמחים אלו הם המארחים של נמטודות אלו.

#### 5. נמטודות אנדופארזיטיות נודדות של חלקי צמח תת-קרקעיים

מיני *Pratylenchus* ו-*Radopholus* חיים, ניזונים ומתפשטים בתוך רקמות השורש והגבעול התת-קרקעי. מיני *Pratylenchus* גורמים לנגעים נמקיים באפידרמיס ובפרנכימה הקורטיקלית שעשויים להתרחב אל האנדודרמיס וצינורות ההובלה. בסופו של דבר הנגעים מקיפים את השורש ומפסיקים את אספקת המים והחומרים המזינים לצמחים הנגועים. לעיתים קרובות נגעים אלו נפגעים על-ידי חיידקים ופטטריות הגורמים לרקבון, אשר משמידים לחלוטין את השורשים. *Radopholus similis similis* הוא מזיק חמור למטעי בננות, קוקוס, תה ופלפל שחור. *R. similis citrophilus* גורם לדעיכה המתפשטת של עצי הדר בפלורידה. העצים החולים מראים עלים מתייבשים, קמילת ענפים ועייפות כללית, תפוקה

נמוכה של פירות ומערכת שורשים ענייה בה שורשי ההזנה קצרים ופחותים בגודלם ומספרם לפחות מחצי מהגודל והמספר הרגילים.

#### 6. נמטודות אנדופארזיטיות ישובות של חלקי צמח תת-קרקעיים

נמטודות מסוג, *Meloidogyne spp* הן אנדופארזיטים אובליגטוריים ומזיקי צמחים חמורים במיוחד באזורים טרופיים. הם מזוהים בקלות בזכות העפצים שהם משרים, בדרך כלל בשורשים, אך לעיתים גם בגבעולים. עפצים גם מיוצרים על גבעולי עגבניות, תפוחי אדמה, גזר ושורשונים של בננה. זיהוי מיני *Meloidogyne* מבוסס בעיקר על מאפיינים של זחלים בשלב שני ודפוסים פרינאליים של הנקבה הבוגרת. עפצים בשורשים אינם מספיקים כראיה לנוכחות של מיני נמטודה זו. זחלים באדמה מסוג *Meloidogyne* הם המדד הטוב ביותר להמצאות נמטודות אלו. לעיתים זחלים של *Heteroderidi Meloidogyne* נמצאים באדמה סביב שורשי צמח גידול או עץ, אך חיפוש חוזרים אינם מצליחים לאתר את הנקבות. ייתכן כי הנקבות מצויות על שורשי עשב או עשב בר שקשור ולא על הצמח שנבדק, או שזחלים אלו הם השרידים של אוכלוסיות מצמחים קודמים. נמטודות, False root knot nematodes, *Nacobbus spp* ודומות ל-*Meloidogyne* בהשראת העפצים בשורש, אך שונות מאוד במורפולוגיה. מאחר והם מצויים רק באמריקות, אין בעיה לבלבל אותם עם מיני *Meloidogyne* בעולם הישן. נמטודות הציסטה הן גם אנדופארזיטיות, אך הנקבות הבוגרות בולטות משטח השורש כאשר הן ניזונות ומתפתחות, וכאשר גופן הופך לציסטות חומות או שחורות, הן יכולות להתנתק בקלות מהשורש. ציסטות של *Heterodera* ו-*Globodera* הן בצורת לימון ועגולות, בהתאמה. הציסטות נשארות פעילות באדמה ללא פונדקאים במשך שמונה עד עשר שנים. הציסטות מתנתקות מהאדמה באמצעות טכניקות ציפה. נמטודות הציסטה משרות יצירת *syncytia* בשורשים, מהם הן שואבות תזונה במהלך התפתחותן. צורות ההובלה נפגעים בתגובה הזו של הפונדקאי ואספקת המים והחומרים המזינים מופרעת. בגלל הייחודיות שלהן למארח, ניתן למנוע את הכנסתן והתפשטותן של נמטודות

הציטה על-ידי יישום אמצעי הסגר מחמירים. מחזור גידולים עם צמחים שאינם מארחים נחשב אמצעי שליטה טוב.

### 1. הקונספט האבולוציוני והקשרים הפילוגנטיים

טקסונומיה היא מדע זיהוי ושיום בעלי חיים וצמחים, והקצאתם לקבוצות במערכת מיון (קטגוריית מיון). הזיהוי והענקת שם לכל טקסון (רבים: טקסונים) נקרא מיקרוטקסונומיה, בעוד שהשמתם במערכת היררכית של מיון נקראת מקרוטקסונומיה. טקסונים כוללים כל קטגוריה, מתת-מין ועד על-משפחה. טקסונים גבוהים יותר מעל על-משפחה, כגון סדרה או מחלקה, אינם נכללים בקוד הבינלאומי לשיום בעלי חיים. טקסונים בדרך כלל מאובחנים על פי דמיון או הבדל פנוטיפי ולא על פי שושלת אב אחת משותפת (כפי שצריך להיות). מקרוטקסונומיה כמדע מיון מבוססת על הפילוסופיה של האבולוציה האורגנית. כל בעלי החיים והצמחים משתנים ללא הפסקה, כמו כל הדברים הדוממים ביקום. חלק מהשינויים מתרחשים בזמן קצר וניתנים לצפייה, אך אחרים לוקחים אלפי שנים ואינם נראים או נתפסים. מקרוטקסונומיה משתמשת במתודולוגיות שונות להבנת מנגנון ורמת השינוי הזה לאורך זמן. מתודולוגיות אלו משתמשות בתכונות של בעלי חיים וצמחים כדי לקבוע את הטבע הפרימיטיבי או המפותח שלהם על-ידי הערכת משקלם והומולוגיה שלהם. לאחר מכן מוסקות מסקנות על קשריהן לצורך בניית מערכת מיון היררכית. הקשרים מפורשים במונחים של התחלה מאב משותף אך זוהי משימה לא פשוטה, שכן פרשנות הומולוגיה מגדילה את כמות ההשערות. מכאן פותחו כמה גישות כדי לקבוע את קשרי הטקסונים ולמיין אותם. בספרו של סדיקי (Siddiqi, 1986) על *Tylenchida* יש דיון נרחב בגישות קלדיסטיות (ענפיות), ואבולוציוניות. עם זאת, במלאכת המיון, רבים מהנמטולוגים אינם משתמשים בגישות אלו כלל, אלא תלויים בעיקר בקונספטים ובניסיון האישי שלהם עם הקבוצות. נאמר כי עבודה של זיהוי, שונה מעבודה פילוגנטית, ולא בהכרח צריכה להסתמך על גישות אלו, אך סוגים ומינים חדשים, כאשר הם מוצעים, צריכים תמיד להיות מאובחנים כראוי וצריך לדון בקריטריונים להבדלים ביניהם כדי להראות את קשריהם עם טקסונים קיימים.

## שיטות מורפו-אנאטומיות

בזיהוי מינים נעשה שימוש בתכונות או במאפיינים מסוגים רבים, כולל מורפו-אנאטומיים, פיזיולוגיים, אקולוגיים, אתולוגיים, אמבריוולוגיים וציטוגנטיים. התכונות המועילות ביותר והשכיחות ביותר הן המורפו-אנאטומיות. יש לבצע מחקר השוואתי של מאפיינים מורפו-אנאטומיים בין מינים קרובים על מנת להעריך את חשיבותם בזיהוי. כולל בחינת יציבות או וריאביליות של כל מאפיין בתוך הקבוצה. חסן (Hasan, 1990) מציין: "רבים מהמינים מצויים בתערובת באוכלוסיות טבעיות. ברוב המקרים, בגלל חוסר נתונים על רבייה, ביולוגיה רבייתית, פיזיולוגיה, אקולוגיה והפצה גיאוגרפית וכו', נעשה שימוש במושג המין הפנוטי בסיווג נמטודות על מנת לאבחן טקסה. למושג זה יש חשיבות, אך רובם של מינים אלו הראו טווח רחב של שונות בתוך המין במורפולוגיה ובממדים, ולדבריו טקסונומיה של בעלי חיים היא תוצאה של בידוד גיאוגרפי, לחצים אקולוגיים או סביבתיים ואי-שוויון גנטי." מושג ה-Biospecies כולל את קביעת המין על פי האפיון, האם אוכלוסיות נושאות צאצאים אם חבריהם דומים זה לזה במורפולוגיה אך שונים מאוכלוסיות אחרות. בעיות צצות כאשר חברי האוכלוסיות דומים במורפולוגיה אך לא מזדווגים בהצלחה, או שהם כן מזדווגים אך אינם דומים במורפולוגיה. לדוגמה, אוכלוסיות של *Ditylenchus dipsaci* הטפילים על צמח הפלוקס אינן מזדווגות בהצלחה עם אוכלוסיות אחרות. מיני *G. Globodera rostochiensis* ו-*G. pallida* שונים במורפולוגיה, אך הם עשויים להתרבות בחופשיות בניסויים במעבדה, וצפוי שייעשו כך גם בשדה. (Sturhan, 1985) נקבה עשויה להזדווג עם כמה זכרים ולכן צאצאיה בקיסטה עשויים לא לייצג תרבות טהורה. הזדווגות כבדיקת זיהוי מין אינה חלה על צורות פרטנוגנטיות, ובין נמטודות טפיליות על צמחים, צורות כאלה נפוצות למדי. לכן, קביעת מינים בצורה מורפו-אנאטומית היא בעלת חשיבות רבה בצורות פרטנוגנטיות ומהווה את שיטת הזיהוי העיקרית. עם זאת, יישומה על תת-מינים הופך לקשה. למשל *Radopholus*, *R. citrophilus* ו-*R. similis* דומים בפרטים מורפו-אנאטומיים אך לא כך במאפיינים פיזיולוגיים וציטוגנטיים. אצל מיני-תת כאלה, המושג של תת-מין שווה ערך. המינים השניים עשויים להיקרא *Radopholus similis similis* ו-*R. similis citrophilus* כדי להראות את הקשר ביניהם

אך לשמור עליהם כצורות נפרדות. היווצרות מיני-תת קרובים סמפטריום ששומרים על זהותם המורפולוגית מעניקה להם מצב טקסונומי טוב.

מיני פרטנוגנטיות נוטים ליצור שכפולים משום שאין להם מיניות, דו-מינית ולכן אין העברת חומר גנטי. שכפולים כאלה נבדלים בהבדלים מורפולוגיים קטנים ולכן קריאתם כמינים נפרדים יכולה להיות מסוכנת. יש ללמוד את השונות בין אוכלוסיות גדולות מאזורים שונים. השונות נובעת מבידוד, הפרדה גיאוגרפית, השפעות מארח וכמה גורמים פיזיקליים וכימיים. מינים ימשיכו להיות מתוארים לפי תכונות מורפו-אנאטומיות.

### תכונות מורפומטריות ומורפואנטומיות

מאחר שנמטודות צמחים הן מיקרוסקופיות, יש לצפות ולפרש כראוי את התכונות המורפואנטומיות. אפילו טקסונומיסטים אינם מצליחים לצפות נכון בכמה תכונות. לדוגמה, מיני *Helicotylenchus* מסוימים מציגים בלוטת ושט דורסלית ברורה אך בלוטות תת-וונטרליות לא ברורות, ולכן הם תוארו תחת *Rotylenchulus/Orientalus*. אזור קדמי מוצק של קונוס הדוקרן ב-*Tylenchorhynchus* וקונוס בעל חלל אסימטרי ב-*Histotylenchus* יכולים להיבחן כראוי רק כאשר הם נראים בתצפית לטרלית. מחקרים מפורטים על תכונות מורפואנטומיות, כולל השתנותן באוכלוסיות רבות ממספר פונדקאים ואזורים גיאוגרפיים, מספקים את הבסיס ליצירת מינים חדשים.

**מין ודימורפיזם מיני:** הימצאותם או העדרם של זכרים ודימורפיזם מיני משמשים כתכונות להבחנה. כאשר זכרים נעדרים, הספרמטקה של הנקבות מצטמצמת וריקה. דימורפיזם מיני בצורת הגוף הוא תכונה טובה במשפחות Heteroderidae ו-Rotylenchulinae, ובאזור הקדמי (אזור ראש, דוקרן וושט) הוא מאפיין של Radopholinae בניגוד ל-Pratylenchinae.

**גודל וצורת הגוף:** אורך הגוף, רוחבו וצורתו (צילינדרי, מתחדד בקצוות, בצורת כליה, בצורת לימון וכו') וצורת המוות (ישר, קשת, ספירלי וכו') משמשים כתכונות שימושיות

להבחנה. יש לזכור כי קיבוע ועיבוד בגליצרין עשויים לגרום לשינויים, עיוותים וארטיפקטים. לכן, דגימות במים או בחומר קיבוע תמיד יש למדוד וללמוד.

**קוטיקולה:** עובי הקוטיקולה, חריצים, טבעות (חיזוניות ופנימיות), חירור וקישוטים, ושינויים בקוטיקולה (קווים, קוצים, קשקשים) משמשות כתכונות שימושיות, כמו גם השדה הלטרלי וחריציו. התעבות בקוטיקולה בקצה הזנב היא תכונה טובה עבור Trophurus ו-Paratrophurus. קווי אורך מאפיינים את Mulkorhynchus, בעוד שנכחות של חמש או שש חריצים לטרליים משמשת לאבחן את Quinisulcius ו-Merliniinae, בהתאמה. חורים בגוף משמשים כתכונות טקסונומיות ב-Trichodoridae, ומיקום חור ההפרשה משמש כתכונה טקסונומית, amphids, deirids, phasmids, ופטמות חישתיות, כולל פטמות משניות אצל זכרים, הם מאוד שימושיים בטקסונומיה של כל הקבוצות. רצועות בורסאליות על הזנב משמשות כאבחנה ב-Aphelenchidae, בעוד שנכחות hypoptygma סביב פי הטבעת משמשת להבדיל את Merliniinae מ-Telotylenchinae

**אזור הראש:** צורת ומידת ההפרדה של הראש מהגוף של הזור הראש משמשות בהבחנה בין מינים. חריצים רוחביים ואורכיים, היווצרות דיסק שפתיים, ומידת הסקלרטיזציה של מסגרת הראש גם הם חשובים.

**דוקרן וושט:** התכונות האבחנתיות ביותר נמצאות בדוקרן ובושט. אורך הדוקרן ואורך הקונוס שלו הם שימושיים, כמו גם גודל וצורת כפתורי הדוקרן. סדיקי (Siddiqi, 1971) (1986) דן בחשיבות הושט במיון ה-Tylenchida. בין ה-Tylenchina, משפחות Tylenchidae, Psilenchidae ו-Dolichodoridae מכילות בולבוס בסיסי העוטף את שלוש בלוטות הושט, בעוד שב-Heteroderidae, Hoplolaimidae ו-Meloidogynidae הבלוטות נמצאות חופשיות בחלל הגוף ומתרחבות לאורך המעי.

**מערכת רבייה נקבית:** מערכות רבייה יכולות להיות דיפלפיות, מונודלפיות, פסאודומונדלפיות (כאשר ענף אחד מצטמצם משנית), פרודלפיות, אופיסטודלפיות,

מונופרודלפיות ומונו-אופיסטודלפיות. אורך הענף הרבייתי כאחוז מאורך הגוף חשוב בכמה מקרים, אך באחרים הוא משתנה מאוד מכיוון שהוא תלוי במידת התפתחות השחלה. צורת המיקום של הוולבה היא מאפיין טוב, כמו גם נוכחות או היעדר של ממברנות וולביות לטרליות. צורת וגודל הספרמטקה ומיקומה ביחס לענף הגניטלי (צירי או משתנה) הם מאפיינים דיאגנוסטיים טובים.

**מערכת רבייה זכרית:** גודל וצורת הספיקולות, גוברנאקולום וספמטוזואות הם מאפיינים שימושיים. יש הבדל ברור בצורת הספיקולות והגוברנאקולה של ה-Tylenchorhynchinae מול ה-Merliniinae ושל הגוברנאקולה של ה-Pratylenchinae מול ה-Radopholinae. צורת הספמטוזואות שונה בין מיני Radopholus. פפילאות גניטליות העוזרות בהזדווגות שימשו על-ידי סדיקי (Siddiqi, 1973) להבדלת Trichodorus ותוספות ונטרא-מדיאליות הן מאפיינים חשובים בנמטודות טריכודורידיות ודוריליימדידות.

**זנב:** אורך וצורת הזנב משמשים בטקסונומיה, אך הם מראים שונות רבה. צורת קצה הזנב, אף שהיא מאפיין שימושי בקבוצות רבות, הראתה שונות במיני Pratylenchus מסוימים (Taylor & Jenkins, 1957). עם זאת, דפוס של צורת קצה הזנב מתגלה כאשר נבדקים מספר גדול של פריטים. הזנב מוארך באופן עקבי ב-Tylenchidae, בעל צורת קרס ב-Halenchidae, וקצר ומעוגל בנקבות של ה-Hoplolaiminae וזכרים של ה-Meloidogynidae. I Heteroderidae

## 5. שיטות ביולוגיות, ביוכימיות וציטוגנטיות

תכונות ביולוגיות, במיוחד העדפת הפונדקאי, יכולות לשמש בזיהוי של חלק ממיני נמטודות צמחים. עם זאת, השפעתם של גורמים פיזיים, כימיים וביולוגיים על קשרי פונדקאי-טפיל לעיתים קרובות משמעותית. הימצאות או היעדר זכרים היא גם תכונה להבחנה, אך ידוע שלפחות בחלק מהמינים, זכרים עשויים להיווצר כתגובה לעקה סביבית. טכניקות ביוכימיות

וציטוגנטיות משמשות לגילוי דרגת הדמיון הגנטי בקבוצה טקסונומית. נתונים כאלה חייבים להתקבל ממספר מינים לצורך השוואה עם חברי הקבוצה הפנימית והחיצונית. מחקר השוואתי של נתונים כאלה מספק מידע בעל ערך על תכונות ומאפיינים שהם תוצאה של חומר גנטי משותף, כמו גם כאלה שהם ייחודיים לחבר מסוים בקבוצה. הייחודיות קובעת את זהות הטקסון. לצורך קביעת קבוצות טבעיות ומגמות אבולוציוניות יכולים לשמש נתונים מולקולריים התלויים בגנטיקה בשילוב עם תכונות מורפואנטומיות. פנוטיפים של איזואזימים, במיוחד אסטרזות, שימשו לזיהוי מיני *Meloidogyne* (Esbenshade and Triantaphyllou, 1990). לצורך מחקר השוואתי נערך מיפוי של פנוטיפים של אסטרז - איזואזימים. על אף פוטנציאל הגדול, עד כה נעשה שימוש בנוגדנים פוליקלונליים (PCA) ומונוקלונליים (MCA) רק בתחום מוגבל לזיהוי וניהול של נמטודות מזיקות. אימונופלורסנציה ונוגדנים יכולים להוות כלים חשובים לגילוי מחלות נמטודות, זיהוי ומיון נמטודות טפילות של צמחים. המאפיינים הביוכימיים מקלים על הזיהוי ומזרזים את התהליך. טכניקות סרולוגיות באמצעות PCA ו-MCA נוסו, וזוהו אנטיגנים ספציפיים מנמטודות אנדופראזיטיות שנעשה בהם שימוש, לדוגמה בהבחנה בין *Globodera pallida* ל *G. rostochiensis* (Schots et al 1990). דיוויס ולנדר (Davies and Lander, 1992) מצאו מספר גדול של MCA בעזרת שלושה מיני *M. incognita: Meloidogyne javanica* ו-*M. arenaria*, אך אף אחד מהם לא היה ספציפי וכל אחד מהם הגיב עם לפחות מין אחד נוסף. עם זאת, שלושה MCA היו מבטיחים בהבחנה בין שלושת המינים בבדיקות ELISA ובדיקות אימונובלוטינג. טכניקות ציטוגנטיות לקביעת מספר הכרומוזומים שימשו בהצלחה במיון של טקסונים גבוהים ובזיהוי מינים ופתוטיפים של *Meloidogyne* ו-*Pratylenchidae*.

## 6. מומחיות בזיהוי נמטודות, ציוד וסיוע, ספרות ואוספי נמטודות ייחוס

טקסונומיסטים של נמטודות. יש צורך במומחים לפיתוח ולהטמעה של כל תוכנית מדעית. טקסונומיסטים של נמטודות הם מועטים ונדירים, והם נתפשים כ"גזע נכחד". חשיבותם של הנמטודות הצמחיות המזיקות לחקלאות, תפקידן במערכות אקולוגיות, והפוטנציאל של

השימור והשימוש במגוון ביולוגי באדמות שאינן חקלאיות, העלו את הדרישה לטקסונומיסטים של נמטודות. עם זאת, הדרישה אינה יכולה להתממש אלא אם ייושמו תוכניות ללימוד והכשרה טקסונומית ויימצאו כספים לתמיכה ולהתמדה בהן.

מיקרוסקופים ומחשבים. לכל עבודה דיאגנוסטית, מיקרוסקופ בסיסי טוב הוא חיוני. חיבור ציוד הפרעה למיקרוסקופ סטריאוסקופי מספק תמונות חדות ומפחית את העומס על העיניים. השימוש במיקרוסקופ אלקטרוני סורק (SEM) עלה בלימוד מיני נמטודות. לעיתים קרובות תיאורים של מינים חדשים כוללים צילומי SEM המדגימים בבירור מאפיינים כמו אמפידים, פפילאות שפתיות וצפליות, חריצים בשדה הלטרלי ופפילאות גניטליות. עם זאת, לזיהוי שגרותי, צילומי SEM אינם חיוניים. מאפיינים דיאגנוסטיים, אם מבוססים רק על תצפיות SEM, עשויים להיות קשים לשימוש. עם זאת, *Radopholus similis similis* ו-*R. similis citrophilus*, שאינם מופרדים לפי מאפיינים מורפולוגיים שנחקרו במיקרוסקופ אור, נבדלים בקלות על-ידי בדיקת צילומי SEM של אזור פי הטבעת. קיים צורך בשיתוף פעולה מחשבי בהקשר לרישומי סקרים ופיתוח זיהוי ממוחשב. מערכת לרישות כל המידע על הופעות של נמטודות צמחיות מזיקות, כולל רשימות פונדקאים באזור, היא צורך קריטי ועל כן יש להקדיש תשומת לב רבה לתיעוד. מידע כזה יהיה שימושי לכל המדינות באזור במעקב אחרי התפשטות מזיקים, טפילים ופתוגנים. בנוסף, עדיין נמצא בשלבי פיתוח שונים השילוב של בינה מלאכותית ביכולות מחשוביות לצורך זיהוי נמטודות.

אוספי סוג ואוספי ייחוס של נמטודות. חשיבותם של אוספי סוג וייחוס בזיהוי נמטודות אינה יכולה להיות מוגזמת. מחקרים בזיהוי כמעט תמיד כוללים השוואת בעלי חיים נבדקים לדגימות ממיני נמטודות אחרים. השוואות המסתמכות רק על נתונים שפורסמו עשויות להיות מסוכנות, שכן תיאורים של מיני נמטודות ולפעמים גם איורים עשויים להיות גרועים ולעיתים אף מטעים. זיהוי איכותי ומהימן תלוי במומחיות טקסונומית טובה, והשוואה עם דגימות אמיתיות ממיני קרובים היא חיונית. טקסונומיסטים צריכים תמיד להפקיד את דגימות הסוג של המינים החדשים שלהם באוספי נמטודות מוכרים שבהם ניתן לשמור אותן

כראוי ולהנגיש אותן למחקרים נוספים, אם יש צורך. אוספי סוג וייחוס טובים זמינים במאגרים הלאומיים בהודו (IARI, ניו דלהי) ופקיסטן (NNRC, קרצ'י) ובמרכזים בינלאומיים כמו המכון הבינלאומי לפרזיטולוגיה, סנט אלבנס, ותחנת הניסויים רות'המסטד, הממלכה המאוחדת.

שיטות ביוכימיות ומולקולריות לזיהוי מספקות גישות אבחון מדויקות ואמינות לזיהוי נמטודות טפילות על צמחים. בתחילה, השיטות שימשו רק למטרות טקסונומיות, אך בהדרגה הן הפכו לפופולריות כמרכיב במידע אבחוני לחקלאים, מגדלים ויועצים. כיום קיימות פרוצדורות אבחון המאפשרות להבדיל בין מיני צמחים פתוגניים ממיני צמחים קרובים אך לא פתוגניים. הגודל המיקרוסקופי של נמטודות טפילות על צמחים מציב בעיות, ולכן פותחו טכניקות להעשיר את הדגימות כדי להשיג מידע איכותי וכמותי. בנוסף, קיימות טכניקות להערכת נמטודות בודדות, ציסטות או ביצים של מיני צמחים בודדים בהפקות ממצעים של קרקע ורקמת צמח. שיטות האבחון כיום כוללות את השימוש במיקוד איזואלקטרי (IEF) ופולימורפיזמים של אורך רצועת קטעי הגבלה (RFLPs), ועוברות לגישות נוגדנים וטכניקות מבוססות ריאקציית שרשרת פולימראז (PCR) עדכניות. טכניקות מבוססות DNA או RNA הן הגישות הנפוצות ביותר לזיהוי, טקסונומיה ולימודים פילוגנטיים, אם כי במקרים מסוימים הפיתוח והשימוש בשיטות נוספות עדיין חשובים. קידוד ברקוד DNA והפקת DNA ממדגמים שמורים יסייעו רבות במידע אבחוני, והם נדונים בהקשר של הדרישות העתידיות לפרוטוקולים אבחוניים מדויקים ומהירים.

### אבחון מולקולרי

הדיווח הראשון על טכניקות מבוססות DNA לזיהוי נמטודות צמחיות מזיקות פורסם לפני למעלה מ-30 שנה. עבודה ראשונית זו של Curran וחבריו. (Curran *et al.* 1985) השתמשה במאפייני פולימורפיזם באורך מקטעי רסטריקציה (RFLPs) והדגימה כי טכניקה זו בעלת פוטנציאל הבחנה גבוה יותר בהשוואה לשיטות סרולוגיות וביוכימיות. ההתקדמות המשמעותית באבחון מולקולרי של נמטודות נבעה מהפיתוח וההכנסה של ריאקציית

שרשרת פולימראז (PCR). שיטה זו מאפשרת להפיק עותקים רבים ממולקולה אחת או ממספר מולקולות DNA שהופקו מאורגניזם באמצעות סינתזה כימית. שיטה זו שימשה לזיהוי מיני נמטודות צמחיות מזיקות. לדוגמה, איברהים וחבריו, (Ibrahim et al., 1994) השתמש ב-PCR להגדיל מקטע של רצפי rDNA מ-12 מינים ואוכלוסיות של *Aphelenchoides*. עבודות שהתמקדו ב-PCR שהשתמשו בהגברת rDNA, התבססו על רצפים שמורים בגנים S18 ו-26S של *Caenorhabditis elegans* (Files and Hirsh, 1981) ושימשו לראשונה בעבודה על נמטודות צמחיות מזיקות על-ידי וריאן וחבריו (Vrian et al., 1992) שבדקו RFLPs של rDNA בין מיני *Xiphinema americanum*. השימוש הנרחב ב-PCR באבחון משקף את יתרונות הטכניקה, שהיא מאוד רגישה, מהירה, קלה לביצוע וזולה. PCR משמש באופן שגרתי לאבחון נמטודות ונבדק באופן מקיף על-ידי מספר חוקרים בשנים 2006 ו-2007.

בהשוואה לשיטות הביוכימיות, לאבחון המולקולרי יש יתרונות רבים. הוא לא מתבסס על מוצרים המיוצרים ומושפע ממערכות אקולוגיות ותנאים סביבתיים או שלב ההתפתחות. ניתן להשתמש בכל שלב התפתחותי לאבחון. הוא רגיש בהרבה מכל שיטה ביוכימית וניתן להשתמש בו עם ננוגרמים של DNA שהופק מנמטודה אחת או אפילו מחלק מגופה של נמטודה. ניתן גם להשתמש בו עם סוגים שונים של דגימות, כגון מיצויים מהאדמה, חומר צמחי או דגימות מקובעות בפורמלין.

### שמירה על נמטודות עבור מחקרים מולקולריים והפקת DNA

יעילות הפקת DNA מדגימה תלויה בהכנת הנמטודות וקיבוצן. הוצעו ותוארו שיטות שונות לקיבוע, אך הגישה הטובה ביותר היא להשתמש בנמטודות חיוניות עבור אבחונים. אם התקופה בין הוצאת הנמטודות לבין הניתוחים המולקולריים היא מספר ימים או שבועות, ניתן לשמור את הנמטודות בטמפרטורות נמוכות עד לשימוש. במקרים מסוימים, תקנות הסגר לא מאפשרות שמירה והובלה של נמטודות חיוניות, לכן יש לחמם את הנמטודות באופן קצר כדי להמיתן אך לשמור על DNA בלתי פגום. לעיתים, במהלך נסיעות שטח

ארוכות, לא ניתן לשמור את הנמטודות בטמפרטורות נמוכות, ולכן קיבוע באלכוהול 75%–90%, גליצרול או פשוט ייבוש הנמטודות הם שיטות חלופיות לשמירה על DNA של נמטודות לצורך מחקר מולקולרי נוסף.

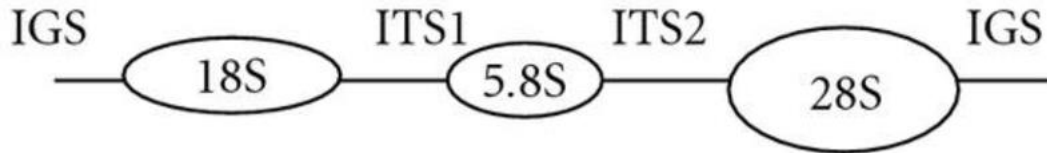
הפיתוח של פרוטוקול מוצלח להפקת DNA ו-PCR מנמטודות מקובעות פורמלין וגליצרין משקפים הזדמנויות חדשות לניתוח מיני נדירים עם הפצה מוגבלת, ולפתור בעיות דיאגנוסטיות רבות בנמטולוגיה. פתרון הנקרא DESS, המכיל דימתיל סולפוקסיד, דיאטילן טריאמין טטרה-חומצה אתילן (EDTA) ו-NaCl רווי, הראה שהוא שומר על מורפולוגיית נמטודות בצורה דומה לקיבוע בפורמלין ומאפשר ביצוע PCR על נמטודות בודדות (Yoder et al., 2006). כיום זוהי הבחירה המועדפת לשמירה על נמטודות.

### יעדי רצפי DNA לאבחון

ישנן שתי גישות עיקריות לבחירת רצפי DNA כיעדים למטרות אבחון: (i) להשתמש בגנים שמורים ידועים, המשותפים לכל מיני הנמטודות, ולחקור את השונות הספציפית ברצפים על מנת להבחין בין מינים; ו-(ii) לסרוק באופן אקראי את כל הגנום ולמצוא מקטעי DNA ספציפיים שניתן להשתמש בהם כמאפיינים לאבחון. עד היום, הגישה הראשונה משמשת יותר באבחון נמטודות אולם הוזלה בעלויות ריצוף גנומים פותחת את האפשרות השנייה כאפשרות לגיטימית ומזמינה. האזור העיקרי הממוקד לפיתוח אבחוני הוא גני rRNA גרעיניים, במיוחד האתרים התחומים הפנימיים 1 (1ITS) ו-2 (2ITS), הנמצאים בין גני rRNA 18S ו-5.8S ו-5.8S ו-28S בהתאמה. בחירת הגנים הללו נובעת חלקית ממחקרים בעבר, שכן הם היו הראשונים שמתוארים בנמטודות, וחלקית בזכות יתרונות בשיטה, כי גנים אלו קיימים בתא בעותקים רבים, ולכן ניתן להגבירם בקלות יחסית מתוך דגימה קטנה. גני ריבוזום והאתרים התחומים שלהם עברו שיעורי מוטציה שונים, דבר המאפשר שימוש באזורים שונים לאבחון ברמות טקסונומיות גבוהות יותר, כגון משפחה וגנוס, ועד לרמות מין, תת-מין ואפילו אוכלוסיות. אבחון מודרני של נמטודות מהמינים *Heterodera*, *Globodera*, *Bursaphelenchus*, *Pratylenchus*, *Anguina*, *Ditylenchus*, *Nacobbus* ו-

*Radopholus* מבוסס על פולימורפיזמים נוקלאוטידיים ברצפים של אתרי התחימה ITS. מיקום האתרים המשמשים לריצוף נראים באיור 1.

**איור 2 - מיקום האתרים המשמשים לריצוף**



על מנת להבחין ברוב המינים של נמטודות יוצרות העפצים, נעשה שימוש ב-" intergenetic spacer" (IGS) של rRNA גרעיני (Petersen and Vrain, 1996) שנמצא בין גני 28S rRNA ו-18S וב-"intergenic spacer" של DNA מיטוכונדריאלי - שנמצא בין החלק 5' של תת-יחידה II של ציטוכרום אוקסידאז לבין גני rRNA ריבוזומליים גדולים, בנוסף ל-ITS-rRNA מיני נמטודות יכולים להיבדל גם לפי אורך וגם לפי פולימורפיזם נוקלאוטידי של המקטעים המוגברים, כאשר הם מוגברים על-ידי ריאקציית ה-PCR. בגנים הסובבים את האתרים ( Powers & Harris, 1993).

יעדים לפיתוח שיטה אבחונית יכולים גם להתגלות על-ידי סריקה אקראית של אזורים בגנום לצורך מציאת רצפי DNA ייחודיים לטקסון מסוים. ניתן לבצע זאת בעזרת טכניקות מבוססות PCR כגון DNA פולימורפי מוגבר אקראי (RAPD) או פולימורפיזם של אורך מקטעים מוגברים (AFLP) המייצרות מקטעים אקראיים מהגנום. המקטעים מופרדים באמצעות אלקטרופורזה בג'ל והדפוסים נבדקים עבור טקסונים שונים. פסים פוטנציאליים ואופייניים לאבחון מבודדים, משוכפלים ומרוצפים, ולאחר מכן משתמשים בהם לתכנן מקדמים של אזור מוגבר מסודר עם רצפים מאופייניים (Zijlstra et al, 2000) כמעט בכל אורגניזם אאוקריוטי נמצא DNA לווניני, והוא מורכב מרצפים חוזרים המאורגנים כאלמנטים שחוזרים על עצמם בתור סדרות ארוכות. רצפי DNA לווין תוארו ממספר נמטודות צמחיות מזיקות והם הוכחו כייחודיים למיני נמטודות,

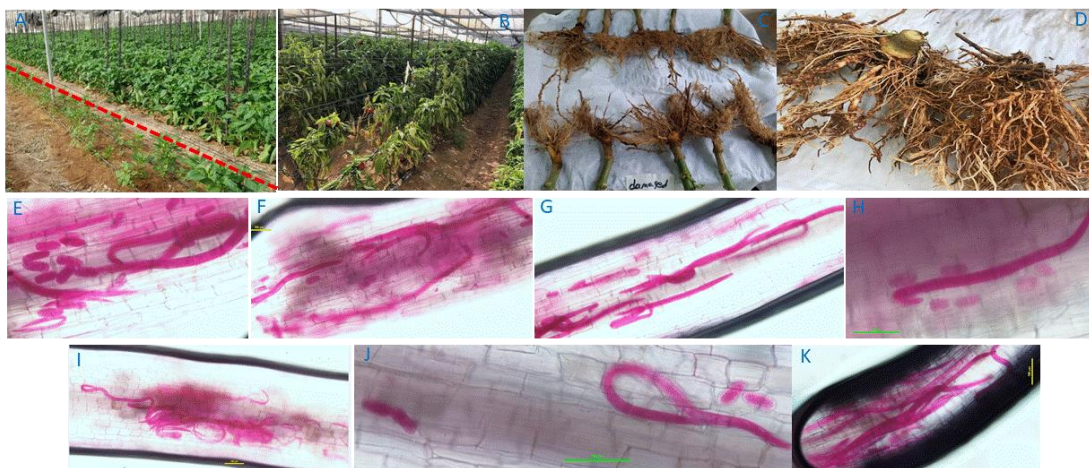
ולכן מהווים כלי אבחון שימושי לזיהוי מיני נמטודות בעלי עניין חקלאי (He et al., 2003; Castagnone-Sereno et al, 1999).

שימוש בשיטות ריצוף מתקדמות לזיהוי מין נמטודה נודדת חדשה *Pratylenchus capsici*

נמטודות יוצרת הכתמים מסוג פרטילנכוס (*Pratylenchus*) הן טפילים אנדופאראזיטיים נודדים השייכים למשפחת פרטילנכידאה (Pratylenchidae), עם 100 מיני נמטודות מוכרים כיום (Geraet, 2013; Hodda et al., 2014; Palomares-Rius et al., 2014; Wang et al., 2015). מיני פרטילנכוס נחשבים לנמטודות הצמחים השלישית החשובה ביותר מבחינה כלכלית וגורמות לאובדן יבול של עד 85% (Nicole et al, 2011). אובדן כזה יכול להיות אפילו גבוה יותר כאשר הנמטודות פועלות בסינרגיה עם פתוגנים צמחיים חיידקיים ופטרייתיים קרקעיים (Jones and Fosu-Nyarko, 2014). לכן, הזיהוי וההבחנה של מיני פרטילנכוס חשובים. עם זאת, הסטטוס הטקסונומי והאבחנה של המיני פרטילנכוס לעיתים קרובות בעייתיים. מחקרים קודמים היו מוגבלים בהסתמכותם על סט מצומצם של תכונות מורפולוגיות או על כמה גנים מבודדים למטרות קידוד מולקולרי (Wang et al., 2015; Singh et al., 2014; Hodda et al., 2014; Palomares-Rius et al., 2014; Janssen et al., 2017; Roman and Hirschmann, 1969; Tarte et al., 2011; Mai, 1976). לפיכך, יש צורך בגישה אינטגרטיבית, הכוללת שיטות הגדרה מולקולרית לא מוטות, לצורך תיאור מדויק של מיני פרטילנכוס.

הערבה הינה חלק מהשבר הסורי-אפריקאי, הממוקמת בדרום-מזרח ישראל ונמשכת מים המלח ועד הים האדום. מדובר באזור יבש במיוחד, בעל סביבה קיצונית עם אקלים חם ומליחות גבוהה (Pen-Mouratov et al 2010). החקלאות באזור זה כוללת ייצור אינטנסיבי בחממות תחת רשתות נתמכות על-ידי השקיה בטפטוף ודישון כדי להבטיח תנאים נאותים

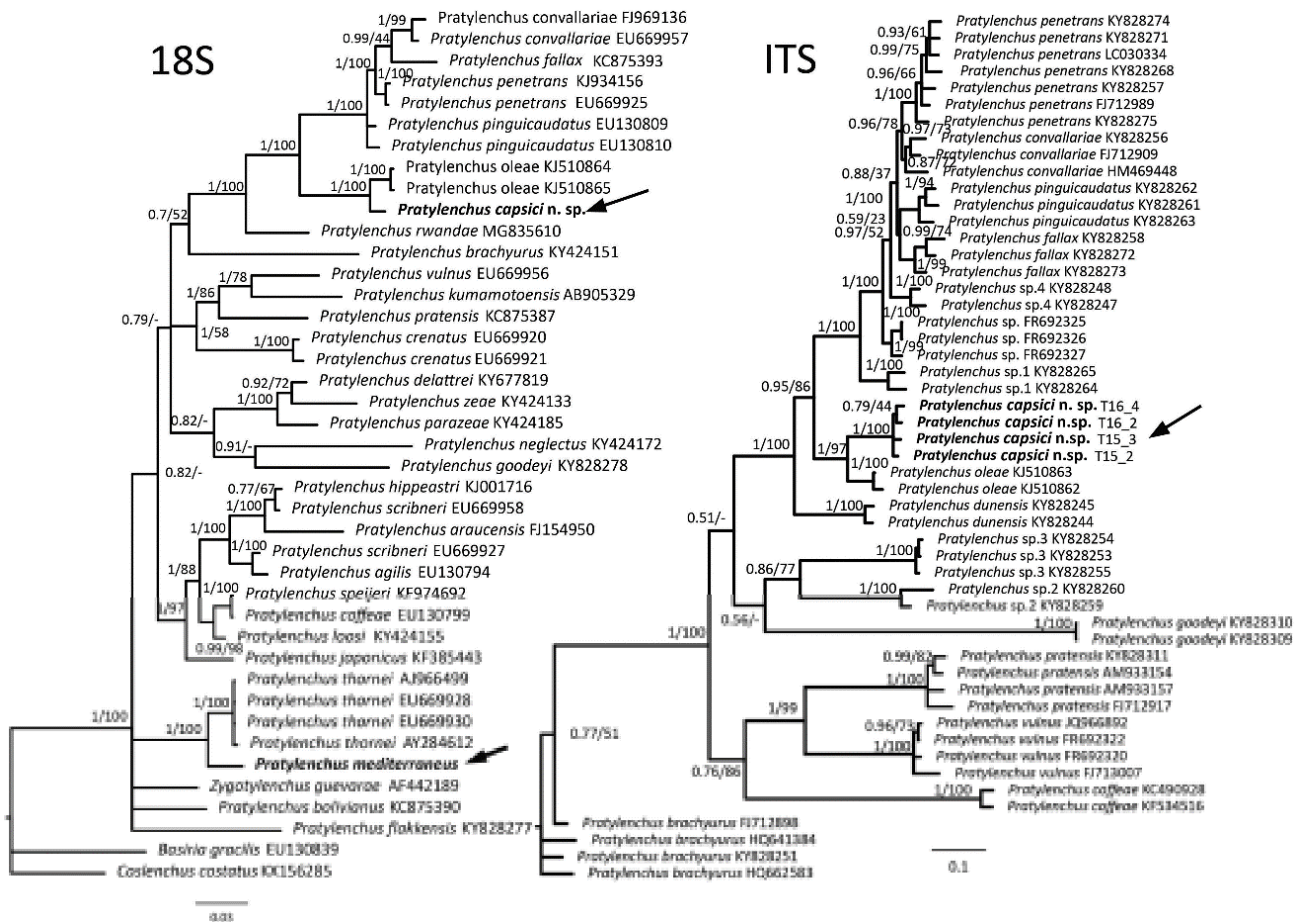
לגידול הגידולים. בעשורים האחרונים, הפכה הערבה לאקוסיסטמה חקלאית ייחודית עם טכנולוגיות חקלאיות מתקדמות, המייצרת ירקות טריים, תבלינים, פרחי קטיף ועוד, רובם לצורך ייצוא. עם זאת, בשנים האחרונות במספר חוות חקלאיות בערבה, זוהתה נגיעות חמורה בשורש שנגרמה על-ידי נמטודת פצעי-שורש בפלפלים, מה שמעיד על אינטראקציה מאוד הדוקה בין הנמטודה לצמח.

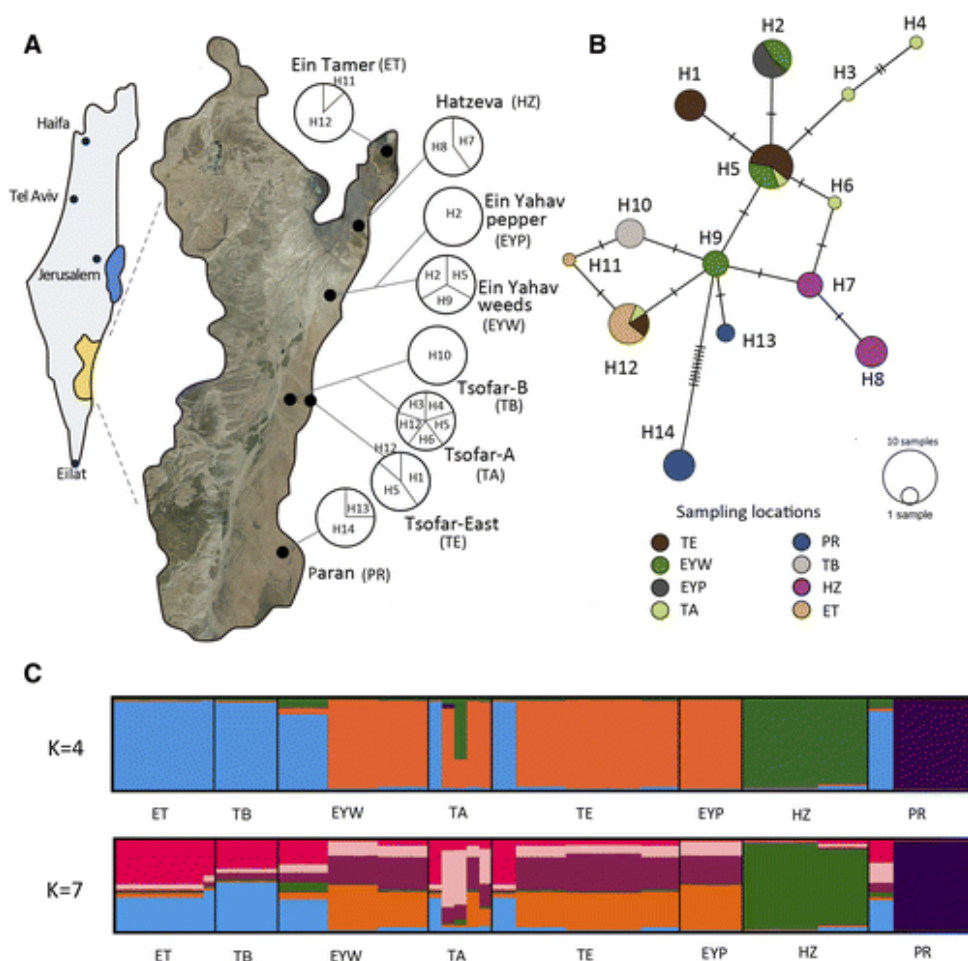


יתרה מכך, ניהול נמטודה זו לא היה מוצלח. לפיכך, עלו שאלות בנוגע לזהות והמקור של נמטודה זו, בהתחשב בשני היבטים עיקריים: הראשון, נמטודות צמחים טפיליות בדרך כלל מנוהלות היטב באזורים אחרים בישראל; השני, אזור הערבה הוא מרוחק ומבודד מאזורים חקלאיים אחרים.

לאור היבטים אלו מטרת המחקר היו: (i) לאפיין ולתאר באופן רשמי את המין הזה באמצעות גישות אינטגרטיביות, (ii) להשתמש בשיטות הגדרה מבוססות רצפים כדי לפרש באופן אובייקטיבי את גבולות המינים, ו-(iii) לעקוב אחר מקור אפשרי ונתיב ההעברה לצורך ניהול עתידי. בעבודה מקיפה שנעשתה הראנו כי בערבה נמצא מין חדש *Pratylenchus capsici*, אשר אופיין באמצעות גישות אינטגרטיביות, כולל מורפולוגיה מפורטת, פילוגנטיקה מולקולרית, גנטיקה אוכלוסייתית ופילוגראפיה. מין זה נפוץ באופן רחב בערבה, גורם לנזק משמעותי בשורשי פלפל (*Capsicum annuum*) ומעכב את צמיחת הצמח. הן הגדרת המין

המורפולוגית והן הגדרת המין המולקולרית תומכות בזיהוי המין החדש (איור 3). מצאנו שונות גבוהה בהפלוטיפים של תת-יחידה 1 של ציטוכרום אוקסידאז, וניתוח פילוגראפי מצביע על כך שזרימת גנים עכשווית נמנעת בין חוות חקלאיות שונות, בעוד שגיוס אוכלוסיות מהעשבים בסמיכות לצמחי הפלפל מתרחש בקנה מידה קטן יחסית (איור 4). התוצאות שלנו מצביעות על כך שצמחי עשב הם מאגר חשוב להפצת *Pratylenchus capsici* בין אם כמקור הנמטודה הראשוני ובין אם לפחות לשמירה על האוכלוסייה בין עונות הגידול.





לסיכום, במחקר הנוכחי, דגימות שנלקחו לאורך הערבה אפשרו ניתוחים גנטיים רחבים של האוכלוסיות. תוצאות ניתוחי רשת ההפלוטיפים המיטוכונדריאליים גילו גיוון גבוה בהפלוטיפים של COI ב-*P. capsici* (14 הפלוטיפים ייחודיים). גיוון גבוה כזה בתוך אזור גיאוגרפי מוגבל הוא מפתיע, כי לדוגמה, רק 16 הפלוטיפים נמסרו מחמישה מדינות עם אוכלוסיות *P. penetrans* מגוונות מאוד (Janssen *et al*, 2017), ודגימות *P. mediterraneus* מארבעה אתרים בישראל שיתפו הפלוטיפ אחד (הנתונים לא פורסמו). תוצאות שהתקבלו במחקר זה מצביעות על כך שעשבים חשובים או כמקור המקורי של הנמטודה או כתחזוקה של האוכלוסייה. נדרשים ניתוחים נוספים עם דגימות גיאוגרפיות רחבות יותר ומיני צמחים נוספים כדי להבהיר זאת.

## רשימת מקורות לפרק זה

- Castagnone-Sereno, P., Leroy, F., Bongiovanni, M., Zijlstra, C. and Abad, P. (1999) Specific diagnosis of two root-knot nematodes, *Meloidogyne chitwoodi* and *M. fallax*, with satellite DNA probes. ***Phytopathology*, 89**, 380-384.
- Curran, J., Baillie, D. and Webster, J. (1985) Use of genomic DNA restriction fragment length differences to identify nematode species. ***Parasitology*, 90**, 137-144.
- Davies, K. and Lander, E. (1992) Immunological differentiation of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) using monoclonal and polyclonal antibodies. ***Cistron*, 353-366**.
- De Luca, F., Reyes, A., Troccoli, A. and Castillo, P. (2011) Molecular variability and phylogenetic relationships among different species and populations of *Pratylenchus* (Nematoda: Pratylenchidae) as inferred from the analysis of the ITS rDNA. ***European Journal of Plant Pathology*, 130**, 415-426.
- Esbenshade, P. and Triantaphyllou, A. (1990) Isozyme phenotypes for the identification of *Meloidogyne* species. ***Journal of Nematology*, 22**, 10.
- Files, J. G. and Hirsh, D. (1981) Ribosomal DNA of *Caenorhabditis elegans*. ***Journal of molecular biology*, 149**, 223-240.
- Hasan, A. (1990) Morphological variations and the species concept in nematode taxonomy. ***Progress in Plant Nematology***, CBS Pub. & Distributors, 15-36.

- He, C., Poysa, V. and Yu, K. (2003) Development and characterization of simple sequence repeat (SSR) markers and their use in determining relationships among *Lycopersicon esculentum* cultivars. ***Theoretical and Applied Genetics***, **106**, 363-373.
- Hodda, M., Collins, S. J., Vanstone, V. A., Hartley, D., Wanjura, W. and Kehoe, M. (2014) *Pratylenchus quasitereoides* n. sp. from cereals in Western Australia. ***Zootaxa***, **3866**, 277-288.
- Ibrahim, S., Perry, R., Burrows, P. and Hooper, D. (1994) Differentiation of species and populations of *Aphelenchoides* and of *Ditylenchus angustus* using a fragment of ribosomal DNA. ***Journal of Nematology***, **26**, 412.
- Janssen, T., Karssen, G., Couvreur, M., Waeyenberge, L. and Bert, W. (2017) The pitfalls of molecular species identification: a case study within the genus *Pratylenchus* (Nematoda: Pratylenchidae). ***Nematology***, **19**, 1179-1199.
- Jones, M. and Fosu-Nyarko, J. (2014) Molecular biology of root lesion nematodes (*Pratylenchus* spp.) and their interaction with host plants. ***Annals of applied biology***, **164**, 163-181.
- Nicol, J., Turner, S., Coyne, D. L., Nijs, L. d., Hockland, S. and Maafi, Z. T. (2011) Current nematode threats to world agriculture. ***Genomics and molecular genetics of plant-nematode interactions*** (J. Jones, G. Gheysen and C. Phenoll, eds.) p. 21-43.
- Palomares-Rius, J. E., Cantalapiedra-Navarrete, C. and Castillo, P. (2014) Cryptic species in plant-parasitic nematodes. ***Nematology***, **16**, 1105-1118.

- Pen-Mouratov, S., Myblat, T., Shamir, I., Barness, G. and Steinberger, Y. (2010) Soil Biota in the Arava Valley of Negev Desert, Israel. ***Pedosphere***, **20**, 273-284.
- Petersen, D. and Vrain, T. (1996) Rapid identification of *Meloidogyne chitwoodi*, *M. hapla*, and *M. fallax* using PCR primers to amplify their ribosomal intergenic spacer. ***Fundamental and Applied Nematology***, **19**, 601-606.
- Powers, T. O. and Harris, T. (1993) A polymerase chain reaction method for identification of five major *Meloidogyne* species. ***Journal of nematology***, **25**, 1.
- Schots, A., Gommers, F. J., Bakker, J. and Egberts, E. (1990) Serological differentiation of plant-parasitic nematode species with polyclonal and monoclonal antibodies. ***Journal of nematology***, **22**, 16.
- Siddiqi, M. (1971) Structure of the oesophagus in the classification of the superfamily Tylenchoidea (Nematoda). ***Indian Journal of Nematology***, **1**, 25-43.
- Siddiqi, M. R. (1964) Studies on *Discolaimus* spp.(Nematoda: Dorylaimidae) from India. ***Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research***, **2**, 174-184.
- Siddiqi, M. R. (1973) Systematics of the genus *Trichodorus* Cobb, 1913 (Nematoda: Dorylaimida), with descriptions of three new species. ***Nematologica***, **1**, 25-43.
- Siddiqi, M. R. (1986) *Tylenchida parasites of plants and insects*. Wallingford, UK,: CABI Publishing. 645pp.
- Siddiqi, M. R., Stone, A. R., Platt, H. M. and Khalil, L. F. (1983) *Evolution of plant parasitism in nematodes*. Academic Press.

- Singh, P. R., Nyiragatare, A., Janssen, T., Couvreur, M., Decraemer, W. and Bert, W. (2018) Morphological and molecular characterisation of *Pratylenchus rwandae* n. sp.(Tylenchida: Pratylenchidae) associated with maize in Rwanda. ***Nematology***, **20**, 781-794.
- Sturhan, D. (1985) Species, subspecies, race and pathotype problems in nematodes 1. ***EPPO Bulletin***, **15**, 139-144.
- Tarte, R. and Mai, W. (1976) Morphological variation in *Pratylenchus penetrans*. ***Journal of Nematology***, **8**, 185.
- Taylor, D. and Jenkins, W. (1957) Variation within the nematode genus. ***Nematologica***, **2**, 159-174.
- Tomminen, J. (1991) Pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, found in packing case wood. ***Silva Fennica***, **25**, 109-111.
- Vrain, T., Wakarchuk, D., Lévesque, A. and Hamilton, R. (1992) Intraspecific rDNA restriction fragment length polymorphism in the *Xiphinema americanum* group. ***Fundamental and Applied Nematology***, **15**, 563-573.
- Wang, H., Zhuo, K., Ye, W. and Liao, J. (2015) Morphological and molecular characterisation of *Pratylenchus parazeae* n. sp.(Nematoda: Pratylenchidae) parasitizing sugarcane in China. ***European Journal of Plant Pathology***, **143**, 173-191.
- Zijlstra, C., Donkers-Venne, D. T. and Fargette, M. (2000) Identification of *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* and *M. arenaria* using sequence characterised amplified region (SCAR) based PCR assays. ***Nematology***, **2**, 847-853.

## פרק ד – נמטודות טפילות על צמחים כמחוללי מחלות בצמחים

### עלי כהן ויצחק שפיגל

ההערכה הכללית גורסת שכ-20%-14 מכלל איבודי היבול הנגרמים מדי שנה בגידולים החקלאיים העיקריים בעולם נגרמים בגין נמטודות טפילות על צמחים.

הנמטודות גורמות בדרך כלל לניוון הצמח ולפיגור בהתפתחותו בדרגות שונות של חומרה. המתת צמחים, הגם שהיא מתרחשת, הרי שהיא יוצאת דופן. בשדה הנגוע בנמטודות יראו כתמים המעידים על התפתחות לקויה של הצמחים, ורק לעיתים רחוקות וברמות אילוח גבוהות מאוד, תימצא השמדה אחידה של כלל הצמחים בשדה. רקמות הצמח השונות מגיבות באופן שונה להזנת הטפיל, הכל בהתאם למין הנמטודה וסוג הפונדקאי. כללית, אפשר להבחין בשלושה טיפוסים נזק ברקמה המאולחת בנמטודה: א. נקרזזה – המתת תאים. ב. גדילה מופרזת ובלתי מבוקרת של תאים – יצירת גידולים (tumors). ג. התמוטטות רקמה – הפרדת תאים אלה מאלה.

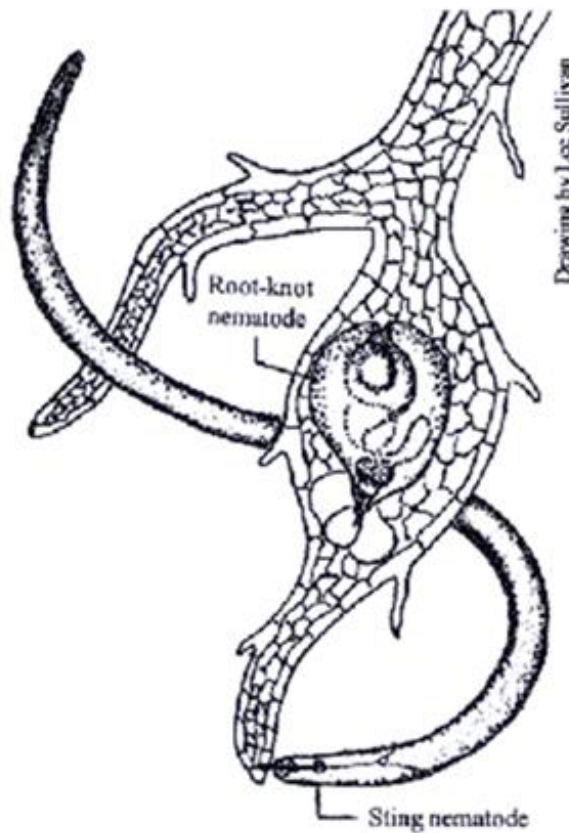
נוסף לנזק הישיר, לעיתים קרובות מתחולל נזק עקיף כתוצאה מיצירת קומפלקס בין הנמטודות לבין מחוללי מחלות אחרים, כגון פטריות, חיידקים, נגיפים או חרקים. הנזק נובע מיצירת פתחים לחדירת המיקרואורגניזמים עקב פגיעת הרקמה הצמחית, או החמרת ביטוי המחלות האחרות, או שבירת עמידות בפני מחלות שונות בזנים העמידים למחלות אלה. יש לזכור כי **רוב הנמטודות הצמחיות הן טפילים מוחלטים** ולכן הן מהוות גורם ראשוני וחשוב בקומפלקסים הללו. ראוי גם להדגיש שהנמטודות מעדיפות צמחים בריאים, בניגוד להנחה הרווחת בקרב חקלאים רבים בארץ שהנמטודות נטפלות דווקא לצמחים חלשים.

אנו מחלקים את הנמטודות הצמחוניות בהתאם להרגלי הטפילות שלהן לשתי קבוצות:

טפילים חיצוניים (ectoparasites) וטפילים פנימיים (endoparasites).

בקבוצת **הנמטודות האקטופרזיטיות** כל שלבי החיים הינם בעלי כושר תנועה והם מצויים **תמיד מחוץ לצמח**, ניזונים ממנו על-ידי הדוקרן שמוחדר לצמח. הנמטודות בקבוצת

האנדופארזיטים חודרים בשלב כלשהו בחייהן לתוך הצמח ומסוגלות לשהות בצמח תקופה ממושכת ואף להתרבות ולהקים דורות נוספים.



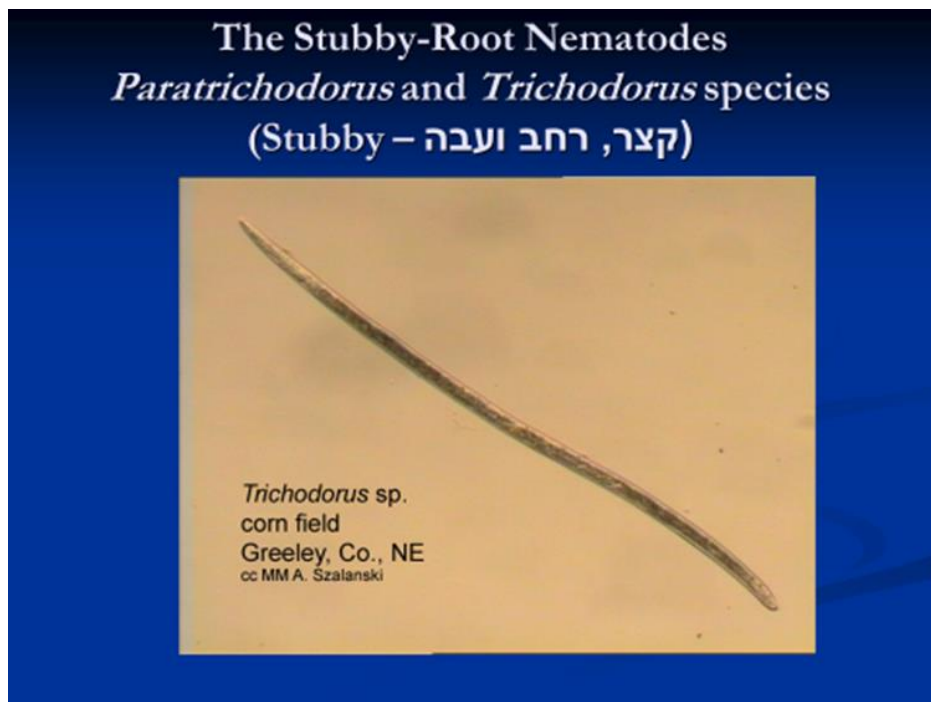
קבוצת הטפילים הפנימיים מתחלקת ל**נמטודות יישובות (sedentary)** ובשלב מסוים בחיי הנמטודות הן מאבדות את כושר התנועה, נשארות מקובעות ברקמת הצמח ולרוב מאבדות את צורתן הנחשונית. הקבוצה השניה בקטגוריה זו הן נמטודות נודדות (**migratory**) השומרות בכל מחזור חייהן על כושר תנועה עצמית ואינן מאבדות את צורתן הנחשונית. מהבחינה האבולוציונית התפתח אורך החיים היישובי מאוחר יותר. המעבר לצורת חיים יישובי מאופיין בכמה סממנים:

- א. איבוד כושר תנועה
- ב. דימורפיזם מיני – נטייה ברורה לאיבוד הצורה הנחשונית אצל הנקבה (המקבלת צורת כדור, אגס, כליה, או נקניק).

- ג. כושר ריבוי מוגבר המתבטא בעיקר בהגדלת מספר הביצים
- ד. פיתוח אמצעי הגנה על הביצים המוטלות במרוכז (הפרשת מסה ג'ילטינית, יצירת קיסטות או גופים דמויי-קיסטה).
- ה. יחסי טפיל-פונדקאי ייחודיים ויצירת תאי הזנה מיוחדים ברקמת הצמח.
- בפרקים הבאים יסקרו הנמטודות הטפילות על צמחים בשורשים בהתאם לאופי טפילותן והזנתן: בתחילה יידונו הטפילים החיצוניים ולאחר מכן, הטפילים הפנימיים והיישובים. בהמשך יסקרו אותן נמטודות הניזונות על חלקי צמח עילאיים, על פקעות ועל בצלים.

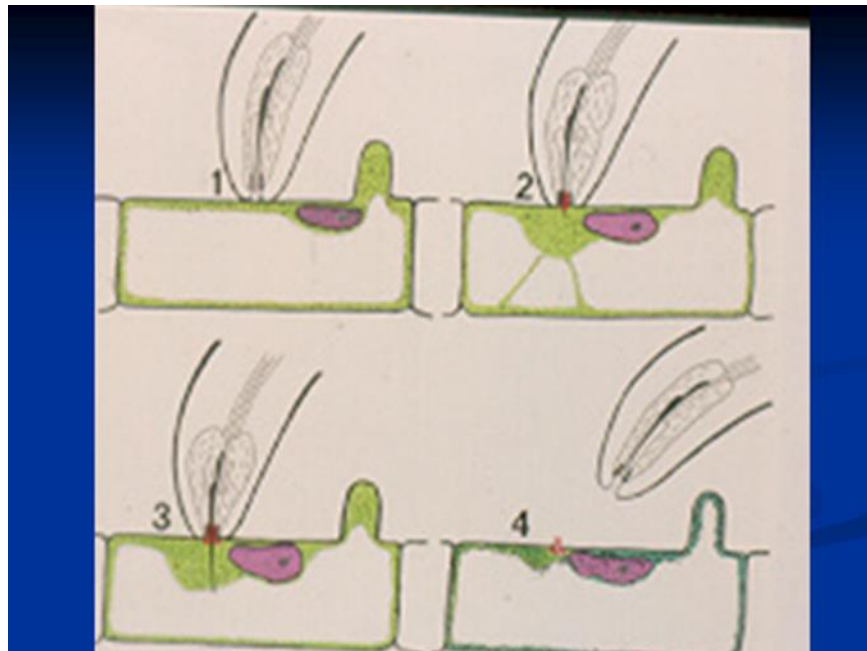
### 1 נמטודות אקטופרזיטיות נודדות הניזונות על תאי אפידרמיס:

#### 1.1 סדרה הדוריליימית – *Trichodorus*



## *Trichodorus* nutrition

- משך הזנה – מ.ס. דקות
- אתר הזנה – קצוות שורשים
- מהלך הזנה בנוי מ- 5 פאזות:
  - 1 מישוש דופן התא באמצעות השפתיים
  - 2 חדירה מבעד דופן התא ע"י הדוקרן (פמפום מהיר המכוון לאותה הנקודה).
  - 3 ריזר (salivation) – התחלת העיכול. שלב ארוך ביותר. אגירת ציטופלסמה יחד עם הגרעין שמתרוקן.
  - 4 בליעה
  - 5 הוצאת הדוקרן ותזוזה מאתר ההזנה. נוצר tube שמקורו מההפרשות המוצקות של ושת הנמטודה. תא שהתרוקן ונעזב מת.



טווח הפונדקאים: נמטודה רב-פונדקאית. תירס ופרטים אחרים ממשפחת העשבים נמנים על הפונדקאים הרגישים ביותר. צמחים נוספים כגון סויה, כותנה, חמניה, תפוחי אדמה וירקות רבים אחרים מדורגים כפונדקאים טובים, ואילו טבק ושעורה מדורגים כפונדקאים לא טובים.

סימפטומים נפוצים: ציצת שורשים וכלורוזה על הנוף.

הדברה: טווח הפונדקאים הנרחב אינו מאפשר לקיים מחזור גידולים באופן יעיל, וגידולים עמידים לנמטודה זו לא מצויים בשפע. הדברה כימית הינה הפתרון היעיל ביותר.

## 1.2 אקטופרזיטים נודדים מסדרת הטילנכידה: *Paratylenchus*, *Tylenchorynchus*, *Tylenchus*

הזנה: *Paratylenchus* משך ההזנה אורך לעיתים מספר ימים על תא אחד. אין העדפה לאזור מוגדר לאורך השורש הגדל כאתר הזנה. אין סימפטומים ברורים לאחר ההזנה. לעיתים פגיעה בהפסקת הגידול של שערות השורש. כללית הנזק החקלאי הכלכלי אינו משמעותי.

הזנה: *Tylenchorynchus & Tylenchus* משך ההזנה אורך מספר שעות. אתר ההזנה מצוי בקצות השורשים או מאחורי הקצוות. כללית הנמטודות לא מותירות סימפטומים ברורים ולכן הנזק הכלכלי מזערי.

## 2. אקטופרזיטים נודדים הניזונים מתחת לאפידרמיס

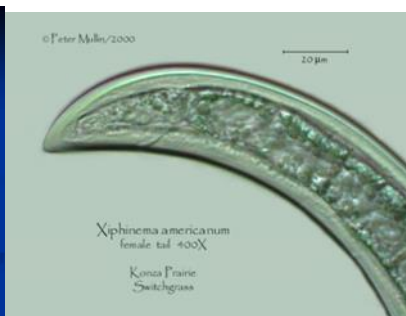
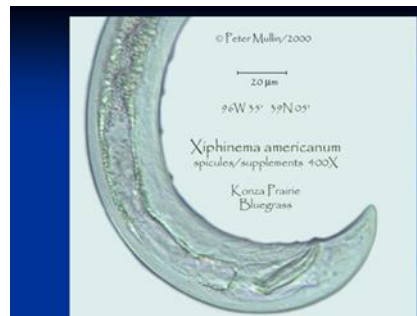
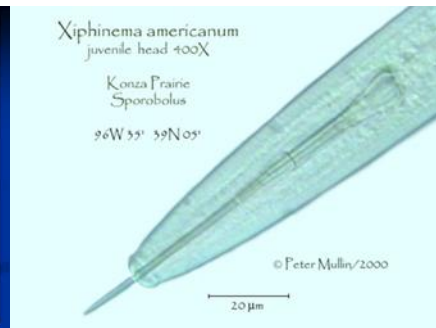
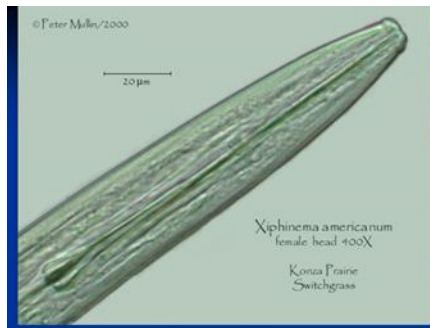
### 2.1 סדרת הדוריליימידה *Xiphinema & Longidorus* :

לנמטודות האלה מספר מאפיינים משותפים ומרכזיים:

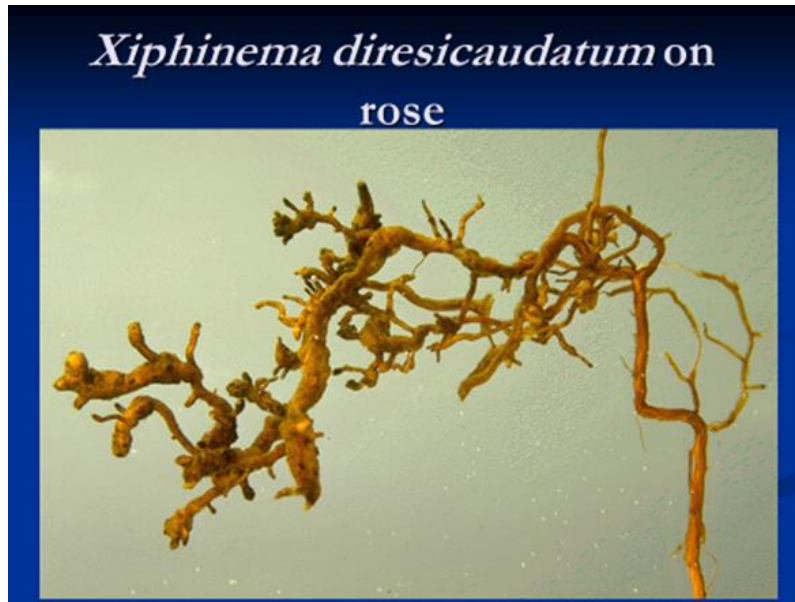
– נמטודות ארוכות מאוד ביחס לנמטודות הצמחיות האחרות.

- מצוידות בדוקרן ארוך המסוגל לחדור וליזון עד אזור הגליל המרכזי של השורש.
- שתי הנמטודות האלה מעבירות וירוסים צמחיים הפוגעים בצמחים.
- הנזק הכלכלי שהן גורמות לגידולים חקלאיים משמעותי מאוד והוא כפול, הן כנזק ישיר בגלל טפיליותן והן כנזק עקיף בגין הוירוסים שהן נושאות.

**תמונה 5 - *Xiphinema* – נמטודת הפגיון (*Dagger nematode*)**



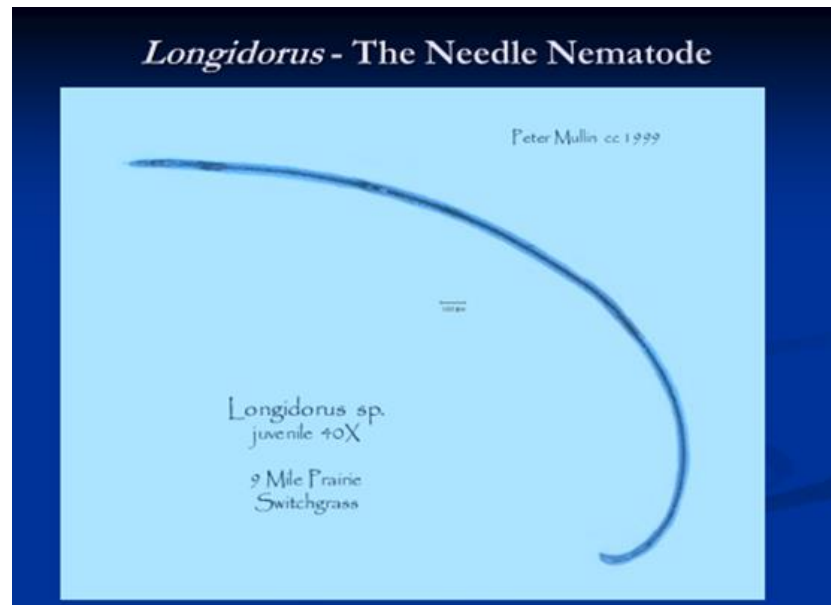
הזנה: משך ההזנה באזור קצות השורשים אורך דקות עד שעות. באזורים מבוגרים, עד מספר ימים. אתר ההזנה מצוי על קצות השורשים. נוצרים עפים טרמינליים ולאורך כל השורש יוצרו אזורי נקרוזה בלבד. פונדקאים מועדפים – צמחים מעוצים רב שנתיים.



הדברה: יתכנו מספר שיטות:

- טיפול בנמטוצידים לפני שתילה.
- שימוש בכנות עמידות.
- שימוש בחומר ריבוי נקי מוירוסים.
- ניקוי חומר ריבוי במים חמים.

*The Needle nematode, Longidorus - תמונה 6*

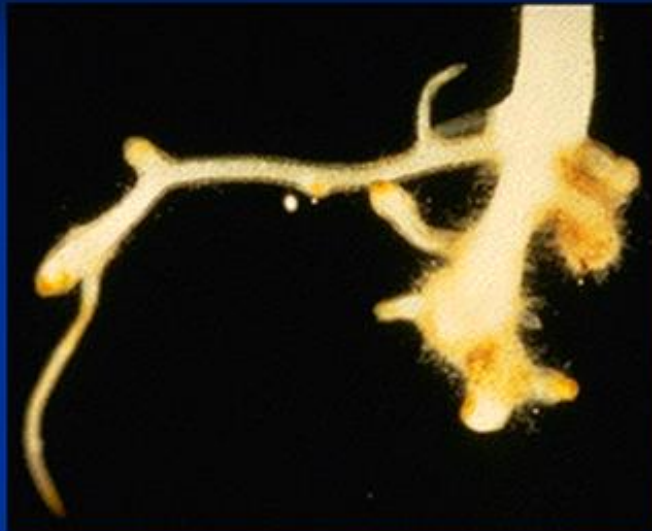


**הזנה:** משך ההזנה קצר, עד מספר דקות. אתר ההזנה מוגבל לקצה השורש או מאוד קרוב. פונדקאים – צמחים עשבוניים בדרך כלל חד שנתיים. סימפטומים אופייניים – התנפחויות או עפצים בקצה השורש עם נקרוזה. כתוצאה מההזנה נוצר עיוות במבנה השורש המלווה בהתרחבות הגליל המרכזי.

שורש קצוץ – סימפטום אופייני  
ל- *Longidorus*



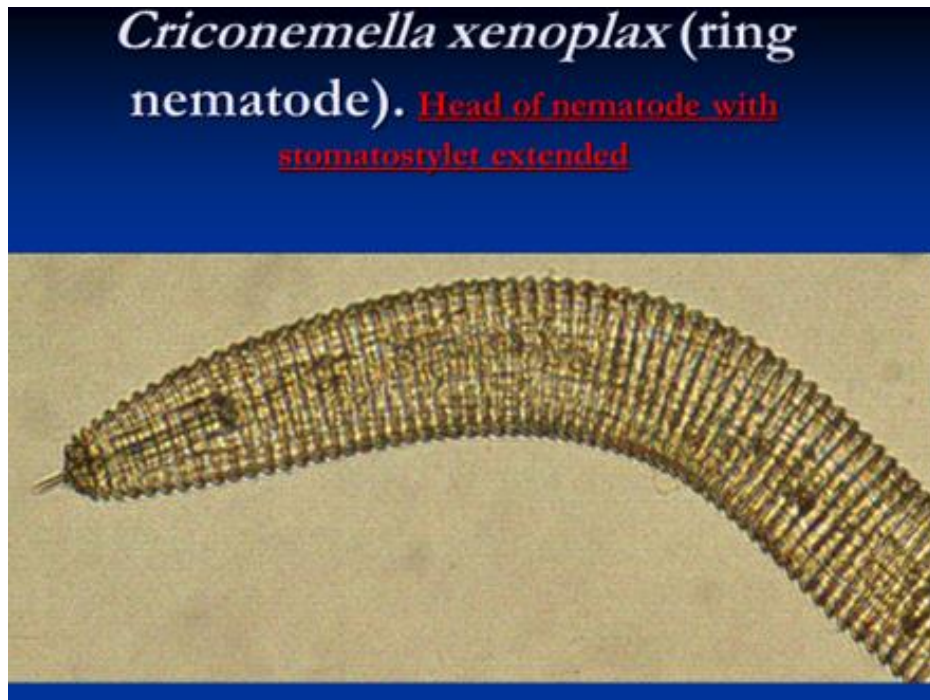
Roots of lettuce seedlings with galls at root tips



הדברה: שיטות זהות לאלו שהוצגו עבור *Xiphinema*

2.2 נמטודות מסדרת הטילנכידה

תמונה 7 - *Criconemella* Ring nematode



הזנה: משך ההזנה – מאריכה מאוד (שעות עד ימים) על אתר אחד בלבד. אתר ההזנה מצוי לאורך כל השורש כולל שערות השורש. סימפטומים ניכרים ככתמים נקרוטיים (lesions) והשחמה של השורשים.

### 3. טפילים מקבוצת האקטו-אנדו *Ecto-Endo parasites*

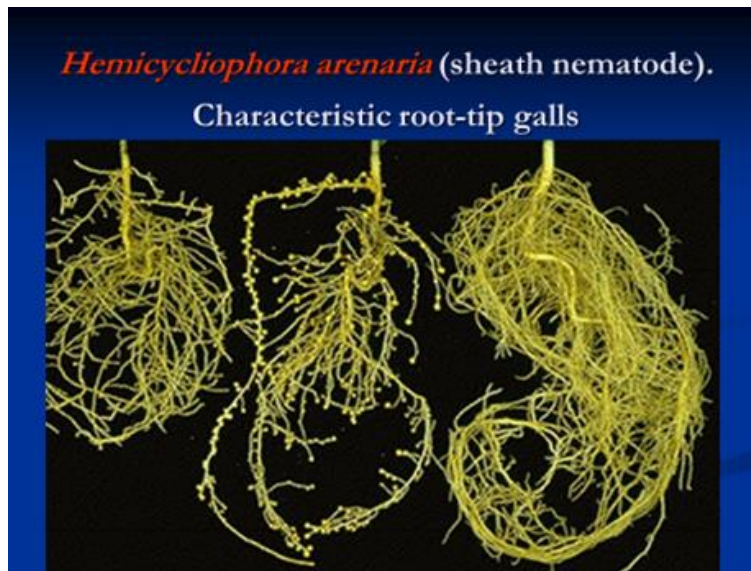
#### 3.1 נמטודת הנדן (*Sheath nematode*)

##### *Hemicycliophora arenaria*

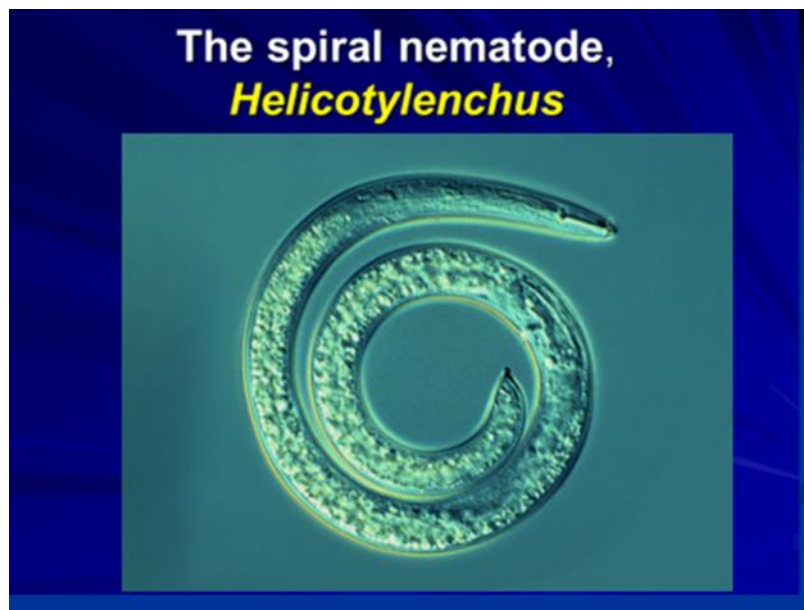


הנמטודה נפוצה בעיקר באמריקה הצפונית, הדרומית ובאוסטרליה. הנמטודה ניזונה ליד קצוות השורשים ויוצרת מעין עפצים באזור המודבק תוך כדי היווצרות שורשים צדדיים רבים אשר ממשיכים להתקף וליצור עפצים. האפקט הכללי מתבטא בהיווצרות שורשים קצרים ומעובים עם עפצים בקצוות מה שמביא לירידה בנפח השורשים ותפקודם ומכאן השפעה על מערכת הנוף.

הגידול העיקרי הנתקף הינו ההדר. עגבניות בקליפורניה וקנה סוכר בברזיל דווחו כנפגעי נמטודה זו.



3.2 הנמטודה הסלילנית, *Helicotylenchus*, The Spiral nematode,



הזנה ומחזור חיים: אתר ההזנה מצוי לאורך כל השורש: שערות שורש, בין השערות, באזור ההתארכות ואף על חלקים בוגרים ופקעות.

סימפטומים מתבטאים ככתמים נקרוטיים חומים וקטנים. נזק תוך צמחי: כאנדופארזיטים, גורמים לנזק לרקמות אנדודרמליות וקורטיקליות (פלואם ופרנכימה, בעיקר). מחזור חיים אורך כ-35-40 ימים. הנמטודה יכולה לשרוד ארבעה חודשים ללא פונדקאי. הריבוי חייב להיות על-ידי הזדווגות. בתום הנשלים, כשהזכר והנקבה הגיעו לבשלות מינית, חלה ההזדווגות כשהזכר מפרה את ביציות הנקבה. כל שלבי התפתחות הזחלים וההזנה מתקיימים מחוץ לשורש. הנקבה הבוגרת חודרת לשורש וניזונה מתאי הפרנכימה בתחילה ואח"כ מהפלואם. לא כל הנקבות חודרות לשורש.

בישראל, המין הנפוץ הוא *H. multincinctus*. מין זה תוקף בארץ בננות, ונחשב נפוץ גם בעולם.

טפיליות המינים של הנמטודות *Belonolaimus*-*Hoplolaimus* מקבוצה זו דומה מאוד לטפיליות הנמטודה הסלילנית.

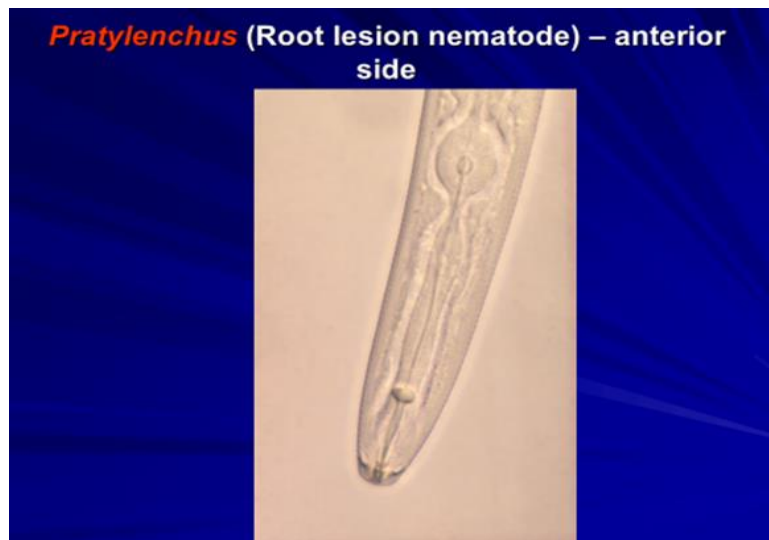
מאפייני הנמטודה *Hoplolaimus* המכונה "נמטודת הרומח" (lance nematode): שפתיים בעלות קוטיקולה עבה, דוקרן חזק מאוד עם גולות בולטות בבסיס הדוקרן, בולבוס בסיסי המכסה מעט את הקצה העליון של המעי, פתח מין באמצע הגוף שתי שחלות ופסמיד בולט. נמטודות אלה נפוצות בכל העולם. חלקן חודרות לשורש וחלקן ניזונות מחוצה לו. על פני השורש ניכרים כתמים כהים כתוצאה מפעילותן.

#### 4. נמטודות אנדופארזיטיות נודדות *Migratory Endoparasites*

(נמטודות השומרות על צורתן הנחשונית בכל אחד משלבי חייהן)

##### 4.1 *Pratylenchus*, The Root Lesion nematode,

###### תמונה 8 - נמטודת "תגי השורש"



- נמטודה רב-פונדקאית הנפוצה בכל העולם .
- ההזנה מתבצעת על קליפת השורש (cortex). החדירה לשורש היא בין ותוך-תאית. אתר ההזנה הינו הפרנכימה של הקליפה. כתוצאה מההזנה מתרוקן תוכן התאים והם מתים ודפנותיהם מתעבים ומתכהים וכך נוצרים הכתמים הכהים והאופייניים, "תגים", על פני השורשים. (lesions) התוצאה: פגיעה ביכולת לקלוט מים ומינרלים על-ידי השורשים ועצירה בהתפתחות. ברוב המינים דרושות אוכלוסיות גבוהות לגרימת נזק משמעותי (אלפי פריטים לגר' שורש).
- כל שלבי החיים מדביקים את השורש.

רבייה: נקבת הנמטודה בשלב הבוגר מטילה בין ביצה אחת לשתי ביצים ליום במשך 35

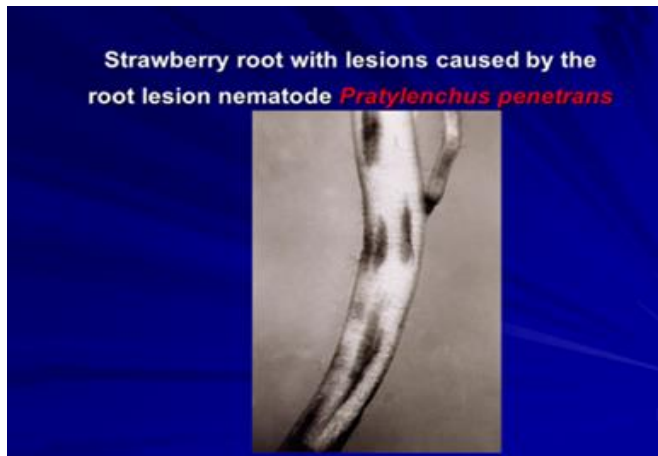
ימים. נקבה אחת יכולה להטיל מקסימום כ-68 ביצים.

- הביצים מוטלות בקרקע או בתוך השורש, בנפרד או בצבר.

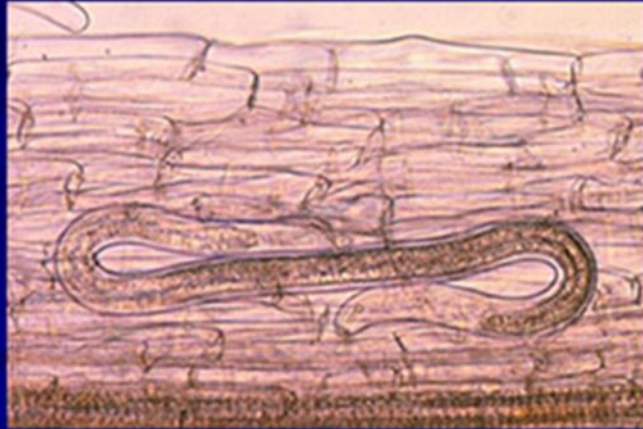
- במינים מסוימים הזכרים נחוצים לרבייה למשל (*P. penetrans*).

הנקבה הבוגרת היא באורך 300-900 מיקרון (תלוי במין) בעלת שפתיים שטוחות, דוקרן קצר 15-20 מיקרון, אך חזק ובולבוס בסיסי המכסה באופן חלקי את המעי. מיקום פתח המין הוא ב-70-80% לאורך הגוף. הזכר דומה בגודלו ובצורתו לנקבה ונושא בורסה ארוכה ושטוחה בקצה גופו. במינים מסוימים הזכרים נדירים מאוד (פ' בראכיורוס, פ' תורני) וההתרבות מתבצעת ברביית בתולין. במינים אחרים הרבייה מינית והזכרים מהווים כמחצית מהאוכלוסיה.

הנקבות והזחלים מדרגה 3 חודרים, בהעדפה ברורה, לשורש הצעיר מתחת לקצה השורש וגם לאזור הצפוף של שערות השורש. הזכרים נצפו פחות כחודרים לשורש. הנמטודות בוחרות באתר הזנה וחדירה מועדף על-ידי מישוש ודחיפת תאי האפידרמיס עם השפתיים והדוקרן. לאחר שהדוקרן מחורר את דפנות התא, הנמטודה נדחפת ומזריקה חומר רירי לתא, מעכלת את תוכנו, ואז חודרת פנימה לתוך שכבת התאים הקורטיקליים האמצעיים. תאי האנדודרמיס בשורש מהווים מחסום לחדירה יותר עמוקה. הנמטודה יכולה לנוע בשורש ולהטיל ביצים גם בתוך שורש. היא נעה חלופות בשורש ובקרקע. לאחר כחמישה ימים לאחר ההדבקה מופיעות הביצים.



Lesion nematode inside root -  
medium magnification



Lesions on peanuts caused by *Pratylenchus*



## מינים נפוצים במיוחד:

- ***P. penetrans***: תוקפת מאות מיני צמחים, בעיקר באיזורים ממוזגים של אירופה, צפון ודרום אמריקה, ד. אפריקה ואוסטרליה.
- ***P. coffeae***: טפיל של גידולים רבים באזורים טרופיים בעיקר קפה, בננה והדרים. לא מצויה בארץ
- ***P. vulnus***: פתוגן חשוב של עצי פרי נשירים וגידולים מעוצים אחרים בעיקר בדרום אירופה וצפון אמריקה. מצויה בארץ על עצי פרי נשירים
- ***P. thornei***: רב-פונדקאי על גידולים עשבוניים, בעיקר חיטה, באזורים סוב-טרופיים וצחיחים למחצה. מצויה בארץ
- ***P. mediterranea***: רב-פונדקאי על גידולים עשבוניים, בעיקר בקיה, חיטה, תפוז"א. נמצאה והוגדרה בצפון הנגב.
- ***P. capsici* n. sp**: מין חדש שזוהה לאחרונה בחממות הערבה. גידול: פלפל

כל מיני הפראטילנכוס הידועים הם כאמור רב-פונדקאים ועד היום דווחו מאות פונדקאים ממשפחות בוטאניות רבות ובהם גידולים חקלאיים חד ורב-שנתיים. תפוצתם של מיני פראטילנכוס בארץ היא רבה ובצפון הנגב נפוץ בעיקר המין פ' מדיטרנאיה אשר נחקר רבות במחלקתנו ונחשב מחולל מחלות בדגניים, קטניות ובתפוחי אדמה. מסתבר שנמטודה זו מפתחת אוכלוסיות גדולות וגורמת נזקים באזורים צחיחים-למחצה בעולם. בנגב הצפוני נרשמו נזקים בגידולים רבים, במיוחד בתפוחי אדמה שם נגרם על ידה נזק ישיר לגידול ואת הנזק מחריפה מחלת הדוררת הנגרמת על-ידי פטריית הורטיציליום דהליה. הפונדקאי הטוב ביותר של נמטודה זו בתנאי הנגב הוא כנראה הבקיה, שבה מגיעות האוכלוסיות לכאלפיים פרטים לגר' שורש. גידול רציף של הפונדקאי מגביר את אוכלוסיית הנמטודות ואת ממדי הנזק. הטמפ. המיטבית להתפתחות הנמטודה היא 18-22 מ"צ. בעונת הקיץ בתנאי צפון

הנגב שורדת הנמטודה בקרקע בתנאי "תרדמת יובש (anhydrobiosis) ועם בוא הגשמים בסתיו חוזרים הזחלים והבוגרים לפעילות.

הדברה: הדברת נמטודה זו מתבצעת כתלות בפונדקאי ובערכו הכלכלי. בחיטה מומלץ בעיקר משטר של מחזור זרעים מתאים, עם גידולים המשמשים פונדקאים גרועים של הנמטודה, או הפעלת כרב-נע או כרב שחור. טיפולי חיטוי קרקע שניתנו לתפוחי האדמה לפני השתילה, למשל עם אדיגן או חיטוי סולארי, הצליחו להדביר את הנמטודה ואף לצמצם את מחלת הדוררת.

#### 4.2 הנמטודה החופרת (**Burrowing nematode**) מהסוג רדופולוס (**Radopholus**)



אף כי סוג זה מכיל כמה עשרות מינים. הרי רק למין אחד יש חשיבות חקלאית ולכן במסגרת פרסום זה נדון רק בו. למין רדופולוס סימיליס (*R. similis*) נודעת חשיבות מיוחדת בשל נזקים חמורים שהוא גורם לשני גידולים חקלאיים בעלי חשיבות כלכלית ממדרגה ראשונה: הדרים ובננות. נמטודה זו נפוצה בארצות טרופיות ולעיתים מוצאים אותה גם באזורים סובטרופיים. כמו הפראטילנכוס, לה היא דומה מורפולוגית, נמטודה זו פוגעת בעיקר בריקמת הקליפה (קורטקס) של השורש ומבלה את חייה בתוך הצמח.

מין זה אינו בנמצא בישראל ( עד היום...) אך בשל חשיבותה הבינלאומית היא תידון בהרחבה.

ביולוגיה ומחזור חיים: כל שלבי הזחלים והנקבה הבוגרת חודרים לצמח הפונדקאי. הזחלים דומים בצורתם הכללית לזחלי הפראטילנכוס, אך הנקבה שאורכה 600-700 מיקרון, נבדלת מסוג זה בהיותה דיפלפית ובעלת פתח מין בערך 60-70% לאורך הגוף. לזכר שפתיים מוגבהות מעט ודוקרן ומערכת עיכול מנוונים ולכן הוא אינו ניזון מרקמת הצמח. ההתרבות מינית בעיקר, אך תיתכן גם רביית בתולין. התפתחות הנמטודה מהירה ובטמפרטורה מיטבית של כ 24-מ"צ יושלם מחזור החיים בפחות מ 20-יום.

יחסי טפיל-פונדקאי והנזק לצמח: חדירת הנמטודה לצמח מתבצעת באזור קודקוד הצמיחה של השורש ולאחר החדירה מסוגלות הנמטודות להשלים מחזור חיים ואף להקים דורות חדשים בתוך הרקמה. הנמטודות ניזונות הן מרקמת הקליפה והן באזור הקמביום והשיפה וכתוצאה מפעילותן ניכרת בפונדקאי תמותת תאים רבה. הסימפטומים החיצוניים מתבטאים בכתמים כהים נקרוטיים על פני השורשים. הנזקים לצמח חמורים מאוד: בבננה הצמח נוטה לצידו ונשבר כתוצאה מרקבון השורשים, בעיקר כשהצמח נושא פירות. בהדרים חל הליך מהיר של התנוונות כללית של נוף הצמחים וכעבור זמן קצר העצים מתים. בשל ההתפשטות המהירה של המחלה בפרדסים נגועים מכונה תופעה זו בשם "ההתנוונות המתפשטת" (spreading decline).

אקולוגיה ותחום פונדקאים: מין זה של הנמטודה הוא רב-פונדקאי התוקף מאות מיני צמחים ממשפחות שונות, בעיקר בארצות בעלות אקלים טרופי. עם זאת, הנזק הכלכלי המשמעותי ביותר נגרם כאמור לבננות והדרים ובמידה פחותה בקנה סוכר, אבוקדו ושרכים לנוי. נמטודה זו מהווה מזיק עיקרי בענף הבננות באזורים טרופיים (דרום אמריקה, למשל). בהדרים נוכחותה ופעילותה מוגבלת למדינת פלורידה בארה"ב ואינה מוכרת כמזיק באזורי הדרים אחרים בעולם. הוכח שקיימים שני גזעים שונים של מין זה, האחד תוקף בננות

והשני הדרים. יש הגורסים כי אלה הם אף מינים שונים של סוג זה של הנמטודה הנבדלים בין היתר במספר הכרומוזומים...



**דרכי הדברה:** השיטות המקובלות נמצאו כבלתי יעילות נגד נמטודה זו ולכן בפרדסי פלורידה בשנות השישים של המאה הקודמת הוחל במבצע עקירת עצים וחיטוי שטחי הדרים נגועים. פעולות אלה הצליחו במידה רבה למנוע את התפשטות הנזק במדינה זו. מאוחר יותר הוכנסו כנות עמידות. בבנות נוהגים לאייד את הקרקע לפני השתילה ולהשתמש בקוטלי נמטודות בזמן הגידול.

**יש לציין שנמטודה זו רשומה כפגע מסוכן מאוד ברשויות ההסגר בארצות רבות, לרבות ישראל, וחומר צמחי מיובא, בעיקר מפלורידה, נבדק בקפדנות רבה בכדי למנוע החדרת הנמטודה ארצה.**

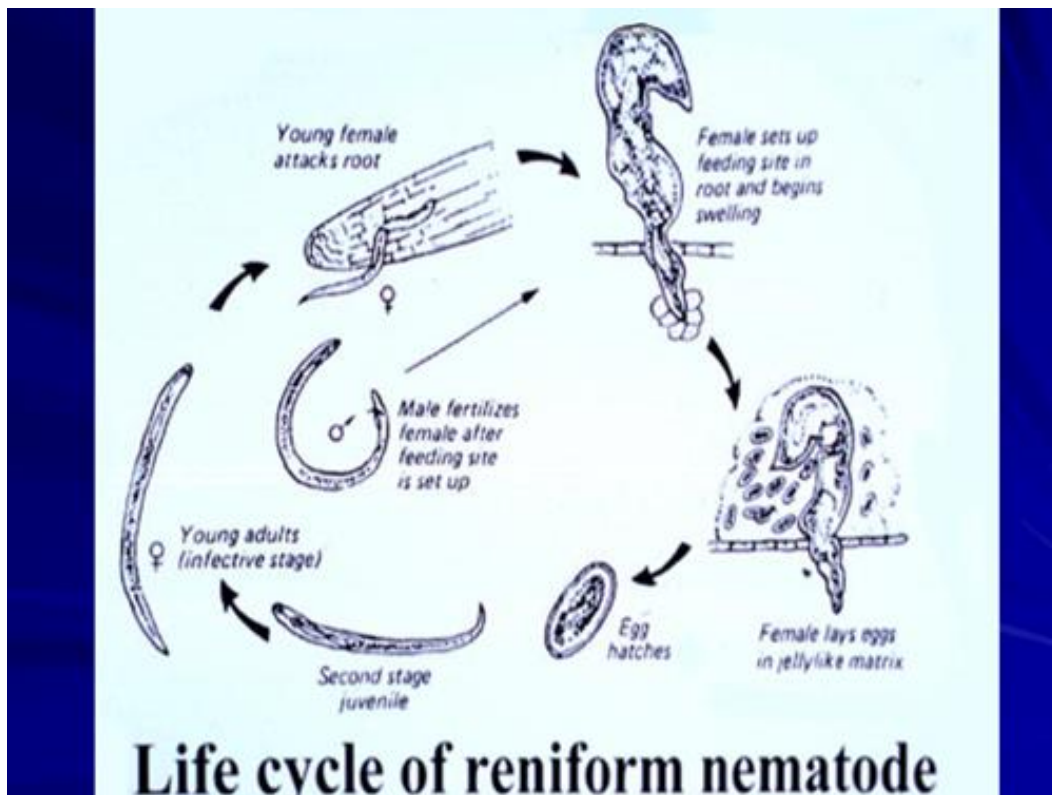
#### **4.3 *Rotylenchulus* – The Reniform nematode נמטודות דמויות כלייה**

נמטודת הכלייה היא נמטודה סמי-אנדופארזיטית השייכת לסדרה הטילנכידית. סוג זה מונה כעשרה מינים, הנפוץ והמוכר שבהם הוא המין *R. reniformis*, ורוב הדין יתייחס אליו.

ביולוגיה ומחזור החיים: זחלי הנמטודה המגיחים מהביצה הם מדרגה שנייה. אורכם כ-400-300 מיקרון והם עוברים נשלים נוספים בתוך מספר ימים ללא נוכחות הפונדקאי עד להפיכתם לזכרים בוגרים ולנקבות צעירות. הזכר הינו תולעת עם אברי פה ועיכול מנוונים, בעלי ספיקולי בולט ובורסה שיטחית. הזכר אינו ניזון כלל ולאחר הפריית הנקבה הוא מת. הנקבה הצעירה הינה תולעת בגודל 320-450 מיקרון, בעלת דוקרן וושט מפותחים, פתח המין (vulva) במיקום של 75% מקצה הגוף, אך ללא שחלות מפותחות.

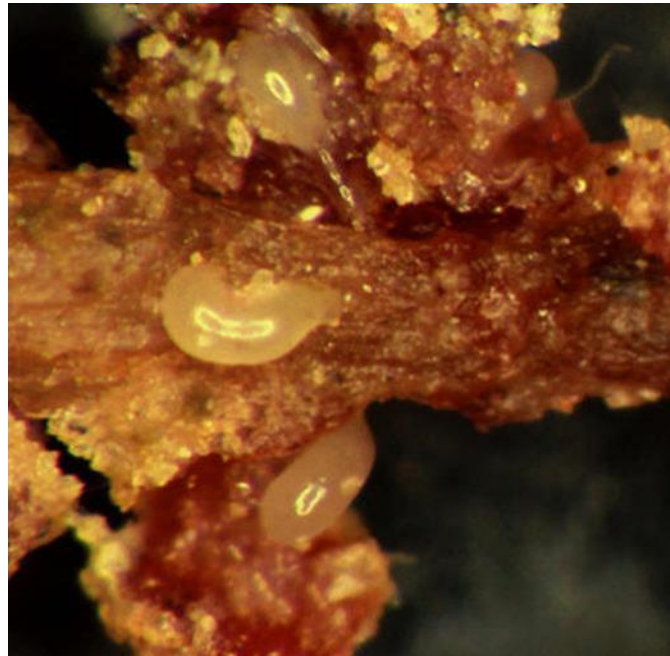
הנקבה הצעירה היא השלב הנייד של הנמטודה בקרקע והיא מדביקה את הצמח. הנמטודה חודרת לשורשי הפונדקאי בקרבת קודקוד הצמיחה ובעת התקדמותה לתוכו גופה מתנפח, בייחוד בחלק שנשאר מחוץ לשורש, ומתפתחות בו שחלות. בדרך כלל מופרית נקבה אחת על-ידי כמה זכרים, ולאחר ההפרייה הנקבה מפרישה מסה ג'ילטינית המכסה את גופה ולתוכה מוטלות 300-400 ביצים.

מחזור החיים של נמטודה זו בטמפרטורה מיטבית של 25 מ"צ אורך כ 25-יום.



יחסי טפיל-פונדקאי והנזק לצמח: הנקבה המתבססת בצמח יוצרת בקרבת ראשה אתר הזנה אופייני מאוד. התאים המרכיבים אתר זה הם בעיקר תאי פריציקל, גדולים במקצת מתאים שכנים, ומלאי פלסמה ואברוני תא וכן בעלי גרעין וגרעינון מוגדלים. מימדי התאים קטנים ככל שהם רחוקים מראש הנמטודה. סמוך למיקום הראש מתמוטטים לעיתים דפנות התאים ונוצרים למעשה תאי עזר. nurse cells נכלל נקבה יוצרת 100-200 תאים כאלה. ההזנה יוצרת היפרטרופיה של תאי הפריציקל ותאי האנדודרמיס. עם זאת, אין יצירה של עפצים בחלקי השורש הנגועים .

כשהאוכלוסיות גדולות, עיקר הנזק נגרם כתוצאה מהחלשת הצמחים עקב גזילת חומרי הזנה ומים. בארה"ב ובמצרים נחשבת הנמטודה הכלייתית גורם חשוב בהופעת מחלת הדוררת והפוזריום בכותנה .



אקולוגיה ותחום פונדקאים: הנמטודה הכלייתית הינה טפיל רב-פונדקאי הנפוץ בארצות טרופיות וסובטרופיות. בין פונדקאיה נמנים הכותנה, סויה, בטטה, קנה-סוכר, אננס, תה, קפה, בננה וגידולי ירקות רבים ממשפחות הסולניים, קטניות וכרוביים .

בישראל נתגלו בעבר מוקדים של נגיעות קשה בכותנה שדות באזור החוף, בעמק יזרעאל ובגליל התחתון, והיא לוותה בנזקים בולטים לגידול. בהדבקה במעבדה נמצאו פונדקאים נוספים ובהם תפוח אדמה, תירס וחמניות. יש לציין כי נמטודה זו היא אחת הנפוצות והחשובות מבין הנמטודות הצמחוניות בכמה ארצות שכנות בהן מצרים ולבנון. הדברה: בארה"ב הושגו תוצאות טובות בחיטוי קרקעות נגועות לפני זריעת כותנה ויישום קוטלי נמטודות שונים לפני ואחרי זריעת הכותנה. מחזור זרעים מהווה אפשרות להורדת אוכלוסיית הנמטודות. כמו כן פותחו זנים עמידים של כמה גידולים בעלי חשיבות כלכלית כגון סויה.

מלבד המין *R. reniformis* מוכרים בישראל עוד שני מינים של נמטודה זו: *R. macrosomus* תוארה לראשונה כאוכלוסייה שבודדה סביב עצי זית בחולדה וכן מעצי זית בשכם.

*R. macrodoratus* נמצאה בכמה ארצות באזורנו ובישראל. בארץ התגלתה (כולל צורתה היישובה) על שורשי אלון מצוי באזור הכרמל ובמעבדה הדביקה גם סויה, אם כי בהדבקה חלשה יותר. נמטודה זו עוררה תשומת לב בשל התגובה המעניינת שהיא מעוררת ברקמת פונדקאיה. אתר ההזנה של הנקבה היישובה בשורש מורכב מתא ענק יחיד בעל גרעין יחיד ענק ודופן עבה מאוד. זה המקרה היחיד הידוע, עד כה, של שינוי כה גדול בין אתרי הזנה של נמטודות מאותו סוג. בישראל לא נמצאו גידולים חקלאיים הנגועים במין זה, אף שהיא נחשבת למחולל-מחלה בכמה עצי פרי בדרום איטליה.

#### 4.4 *Tylenchulus semipenetrans*, The Citrus nematode נמטודת ההדרים

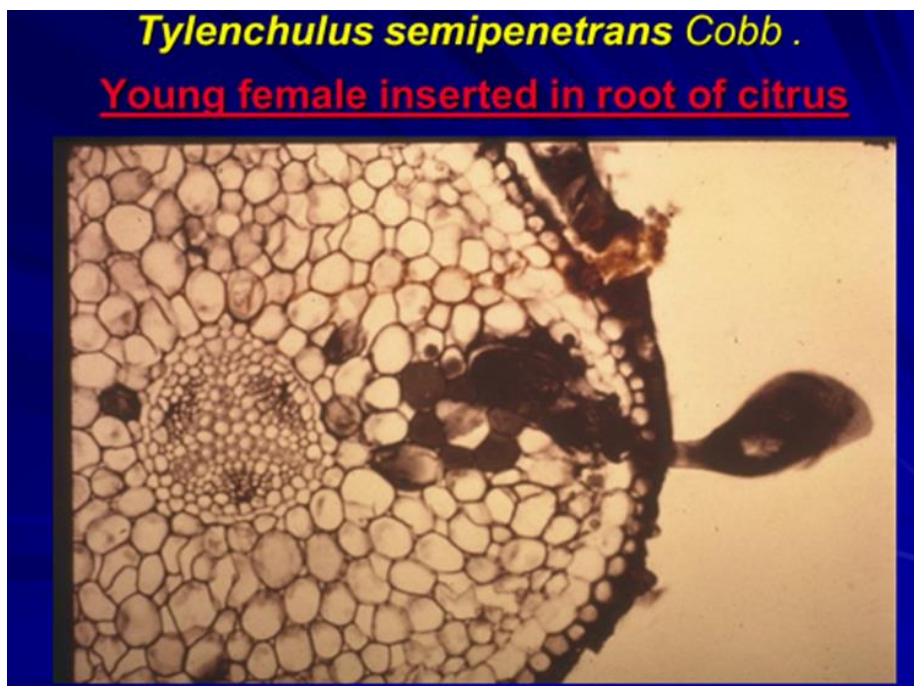
נמטודת ההדר היא אחת משני מינים מוכרים מהסוג טילנכולוס והיא נפוצה בכל חלקי העולם בהם מגדלים הדרים. המין השני של סוג זה, *T. furcus*, ידוע אך ורק כטפיל של שורשי קנה סוכר ונמצא באזור החוף המזרחי של דרום אפריקה. נמטודת ההדר נתגלתה על שורשי עצי הדר בפעם הראשונה ב-1912 בקליפורניה ובארץ ישראל בו בזמן (על-ידי אהרון

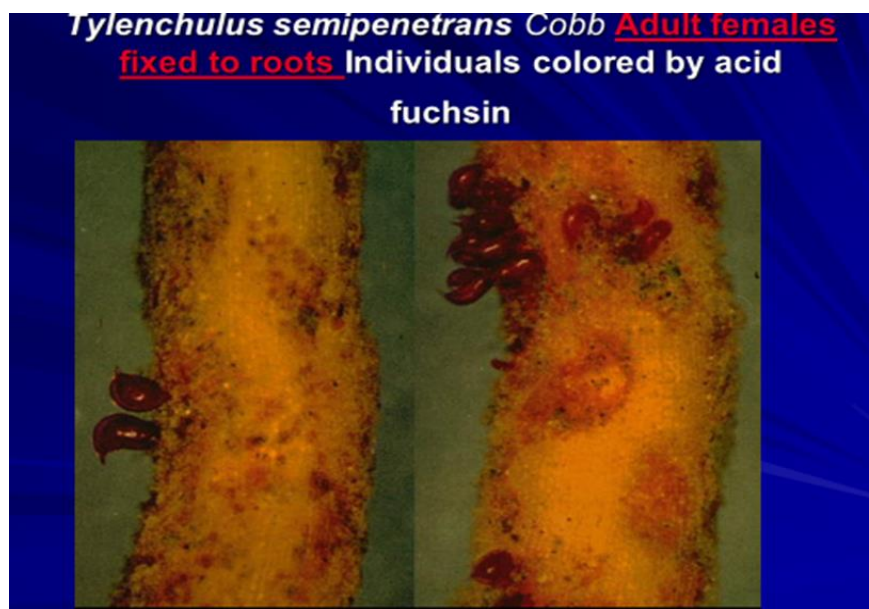
אהרונסון) ותוארה על-ידי Cobb שנה לאחר מכן. סימן ההיכר הבולט ביותר של סוג זה הוא הימצאותו של פתח ההפרשה (excretory pore) במחצית האחורית של הגוף. הפתח בולט ומפותח וממלא תפקיד חשוב בתהליך ההפרשה מהגוף מאחר ובסוג זה אין כלל פי טבעת. ביולוגיה ומחזור חיים: מן הביצה בוקע זחל מדרגה שנייה שעובר את הנשל הראשון בתוך הביצה. לזחלים אלה צורה נחשונית וכושר תנועה והם נעים באופן חופשי בקרקע. בשלב זה הזחלים הנקביים והזכריים דומים מאוד אלה לאלה. גודלם כ 300-מיקרון, הדוקרן מפותח, הבולבוס הבסיסי מסתיים לפני המעי והזנב מחודד. בתוך שעות עוברים הזחלים הזכריים עוד שני נשלים עד לקבלת הזכר הבוגר. מתקבלת תולעת באורך 200-400 מיקרון עם אברי עיכול (דוקרן, ושט, בולבוס מרכזי ובסיסי) מנוונים וזנב מחודד בעל זוג ספיקולי ברורים ליד קצהו וללא בורסה. זכרים אלה מתקיימים אך ורק מחומר התשמורת בגופם ואינם ניזונים כלל ולכן אינם נחשבים כטפילים של הצמחים. הם מהווים כ-40% מהאוכלוסייה ואינם הכרחיים לרבייה.

הזחלים הנקביים מסוגלים להמשיך ולהתפתח אך ורק בנוכחות פונדקאי. כאשר הפונדקאי זמין ותנאי הסביבה מתאימים, הזחלים ניזונים מרקמת השורשים הצעירים והקטנים של הצמח ומתחילים לחדור לתוכם. תוך כדי החדירה עוברים הזחלים עוד שני נשלים עד שמתקבלת נקבה צעירה בדמות תולעת מעט קצרה ויותר רחבה מהזחל ובעלת דוקרן וושט מפותחים. פתח ההפרשה מצוי במיקום של כ 70%-לאורך הגוף ופתח המין בולט בכ 85%-לאורך הגוף. כאמור, לנמטודה זו אין מוצא למערכת העיכול. בשלב זה הנקבה מאבדת את כושר תנועתה והיא מגיעה למקום מושבה בקליפת השורש (קורטקס), כאשר מחצית גופה מצוי מחוץ לרקמת השורש. בהמשך התפתחותה מתארך גוף הנקבה לכדי כ 400-מיקרון והחלק האחורי שלו, המצוי מחוץ לשורש, הולך ותופח. עם התבגרותה מפרישה הנקבה, דרך פתח ההפרשה, חומר ג'ילטיני המכסה את כל גופה ולתוכו היא מטילה את ביציה, 40-100. בתנאי טמפרטורה מיטביים של 24 מ"צ משלימה הנקבה את מחזור החיים בתוך 6 עד 8 שבועות.

יחסי טפיל-פונדקאי: הזחלים החודרים לשורש תוקפים לכל אורכו. רוב הזחלים חודרים לשורש כאשר הוא עדין צעיר, יחסית, דהיינו, כאשר רקמת הפרנכימה עשירה בקליפת

השורש וצרורות הצינורות מצויים עדין בשלבם הראשוני. עם רבוי הצרורות והקטנת שטח הקליפה, הולכת ומתמעטת החדירה. לפיכך, החדירה המירבית של הזחלים נצפתה בשורשים בני ארבעה עד חמישה שבועות. עם התבססותה יוצרת הנקבה אתר הזנה בקליפת השורש. אתר זה מורכב ממספר קטן, יחסית של תאי פרנכימה, כ 12-מסביב לראש הנמטודה המצוי בתוך תא בודד שהתרוקן מתוכנו. תאים אלה אינם שונים בגודלם מתאי הפרנכימה השכנים, אך נבדלים מהם בתוכנם. בניגוד לתאי קליפה רגילים בעלי חללית גדולה, תאי אתר ההזנה מלאים פרוטופלאזמה ואברוני תא ובעלי גרעין וגרעינון מוגדלים. תאים אלו מתרוקנים גם מעמילן. בהמשך מתמוטטים דפנות התאים של אתר ההזנה ומתים. בשלב זה מתרחשת פלישת מיקרואורגניזמים משניים (פטריות וחיידקים) לאורך מסלול חדירת הנמטודה בשורש ונוצרים פסים נקרוטיים בקליפת השורש.



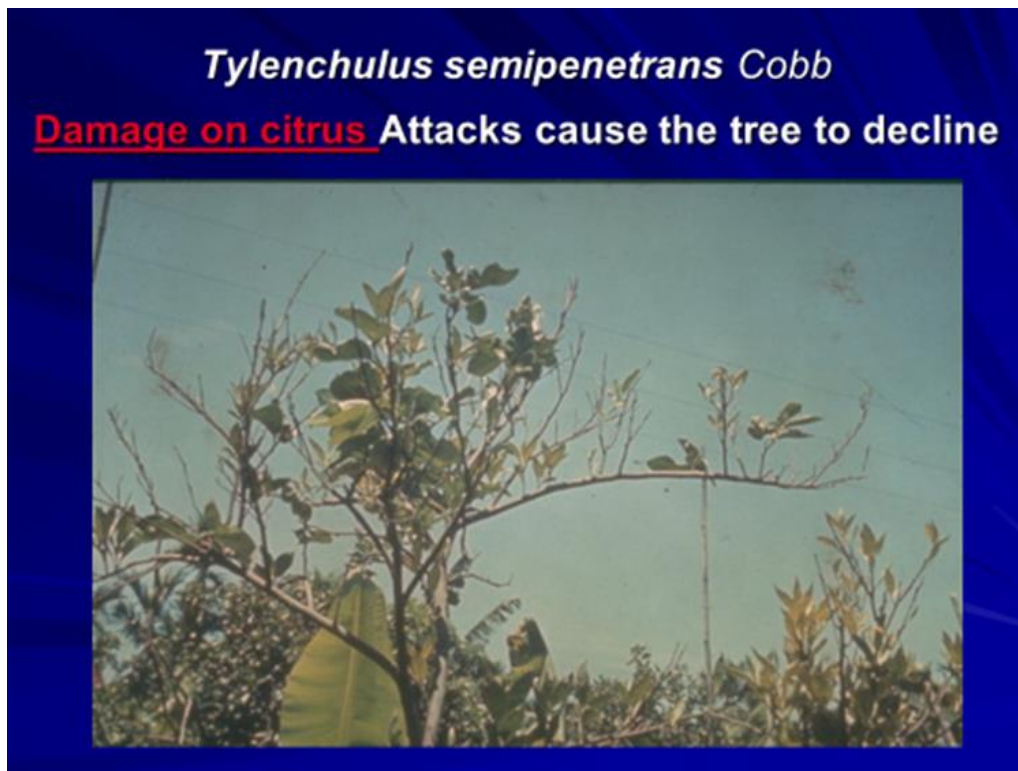


הנזק וסימני המחלה: נמטודת ההדר גורמת לתופעה הקרויה "ניוון איטי (slow decline)" בעצי הדר. פעילות הנמטודה פוגעת בתפקוד הנורמלי של השורשים המזינים את העץ ובכושרם לקלוט מים ומינרלים מן הקרקע. כתוצאה מכך בעצים הנגועים מבחינים בתופעות של צימאון מוקדם והפרעות בהליך ההזנה, כגון כלורוזה, תמותת קצות ענפים, גימוד, וכד'. בכל שנה התופעה תחריף ועלולה לפגוע ברווחיות הפרדס, אך רק לעיתים רחוקות תגרום לתמותת עצים. בשורשים לא נראים תסמינים ברורים לפגיעה בתפקוד אם כי צבע השורשים הנגועים כהה יותר בדרך כלל בהשוואה לשורשים הבריאים.

תחום פונדקאים ואקולוגיה: נמטודת ההדר היא טפיל ייחודי ומעטים הם הפונדקאים שלא ממשפחת הפיגמיים. כל המינים המוכרים של הסוג הדר (citrus) והכלאותיו וכן סוגים הקרובים לו, כמו ההדר התלת-עלי, ידועים כפונדקאים. רשימת הפונדקאים כוללת גם כ- 15 סוגים אחרים של משפחת הפיגמיים אך לא יותר משמונה מיני צמחים השייכים למשפחות בוטאניות אחרות. מביניהם ראוי להזכיר את הגפן, אפרסמון וזית.

בישראל נפוצה הנמטודה בפרדסים בכל הארץ: מישור החוף, עמקים פנימיים, נגב והגליל. סקרים העלו כי כ-90% מעצי ההדר הבוגרים בארץ נגועים במידה זו או אחרת בנמטודה. בנגב הצפוני יש את התנאים הטובים במיוחד להתפתחות הנמטודה: בפרויקט "נגב של

צמיחה", לאחר שלוש שנים התקבלו אוכלוסיות שיא. באוכלוסיות של כ-40,000 פרטים ל-10 גר' שורשים ניזוק העץ באופן בולט. זחלים מהדרגה השנייה יכולים לשרוד זמן ממושך בתנאי סביבה קשים ללא מזון. לדוגמה, כעשור לאחר עקירת הפרדס עדין נמצאו זחלים. הדברה: לפני שינטוע יש לנקוט בזהירות מירבית בהכנסת חומר ריבוי נקי מנמטודות. יש לבחון היטב את השתילים הצעירים המגיעים מהמשתלות. כמו כן רצוי לטפל בנמטוציד כלשהוא בכל השטח המיועד לנטיעה. במקומות שונים בעולם נעשתה עבודה רבה לפיתוח כנות הדרים עמידות לנמטודות. בדרך כלל כנות אלה הן תוצר הכלאה של מיני הדר עם הדר תלת-עלי.

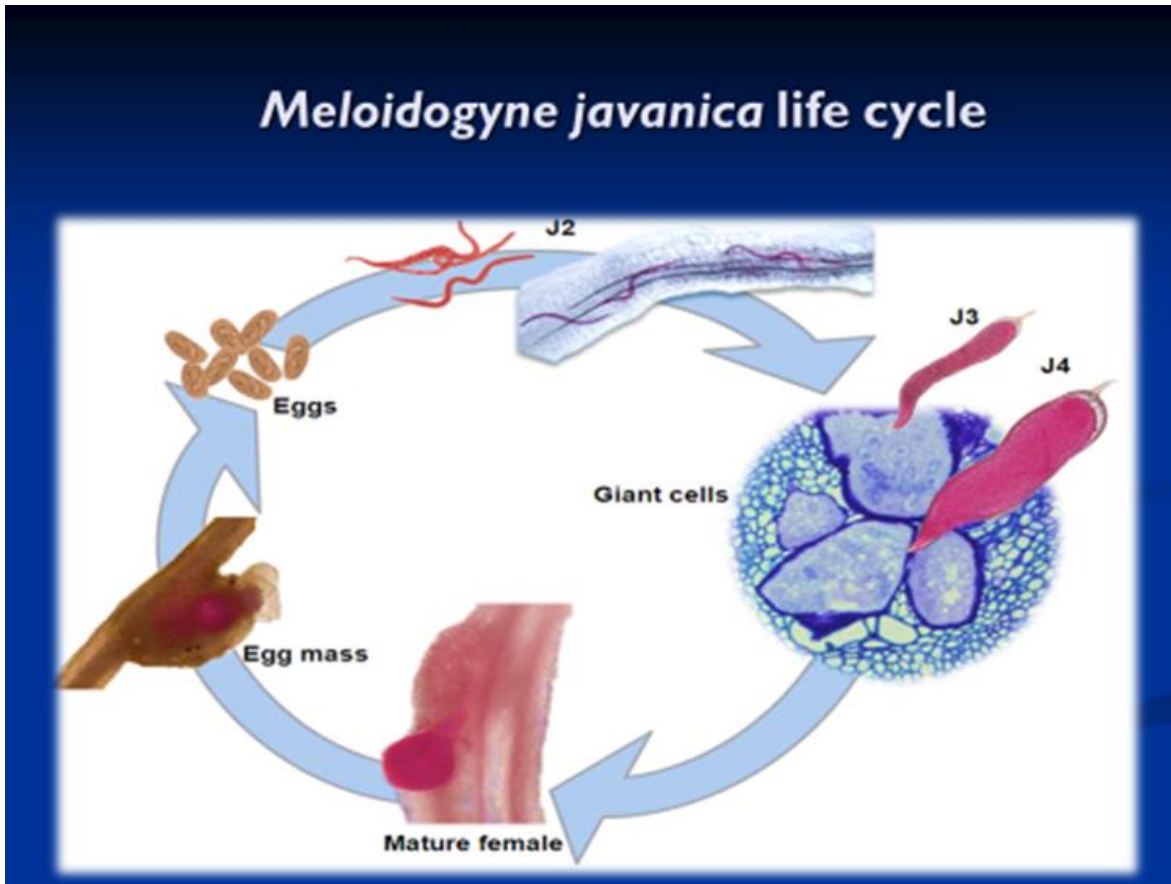


5. נמטודות ישובות אנדו פארזיטיות (Sedentary Endo Parasite)

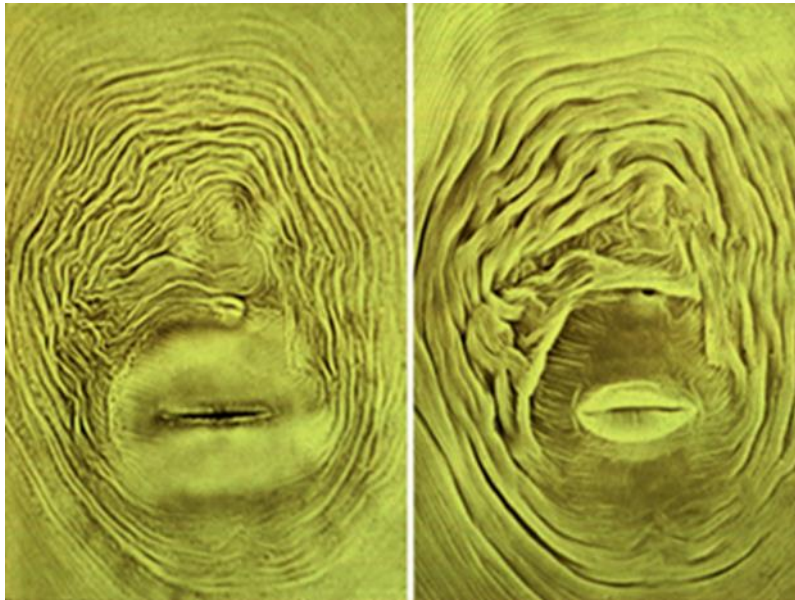
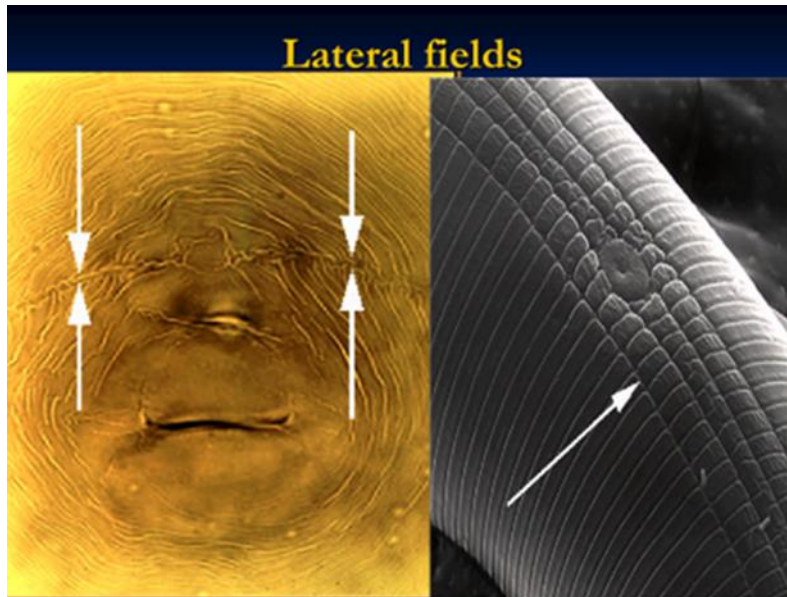
### 5.1 The Root-Knot Nematode, *Meloidogyne* spp

#### הנמטודה היוצרת עפצים מהסוג מלוידוג'ין

ביולוגיה ומחזור חיים: הזחל עובר נשל ראשון בביצה ומכאן שהזחל הבוקע ממנה הוא זחל מדרגה שנייה. שלב זה הוא השלב הנייד ולכן הוא גם השלב המדביק את הצמח הפונדקאי (השלב האינפקטיבי). אורכו של הזחל 280-500 מיקרון עם דוקרן מפותח באורך של כ 10-15 מיקרון וגולות עגולות בולטות. הבולבוס הבסיסי מכסה את קצה המעי והזנב מחודד. הזחלים הנעים בקרקע לעבר השורשים יעדיפו להתרכז באזור קודקודי הצמיחה, ליד פצעים קלים ובאתרים שכבר הייתה בהם חדירה. הזחל חודר לשורש ונע לכיוון הגליל המרכזי ושם יתיישב. הוא יאבד את כושר התנועה ויזון באתר אחד ברקמה שבה יתפתחו, סביב לראשו, תאי הזנה ייחודיים (feeding cells). הזחל תופח בהדרגה ומקבל צורת נקניק ואגב כך עובר עוד שלושה נשלים עד להופעת הבוגר או הבוגרת. בשלבי הזחל האחרונים ניתן כבר לזהות את מין הנמטודה: הזכר יראה מקופל בתוך המעטה הקוטיקולרי הנפוח ואחרי הנשל הרביעי יצא ממנו כתולעת נחשונית וניידת. אורכו של הזכר כ 1.5 – 1.0 מ"מ והוא מצויד בדוקרן חזק וגולות בולטות. האבר הזכרי (הספיקולי) קרוב לקצה הגוף, מחוסר בורסה וקצה זנבו מעוגל. הזכר ינדוד לעבר הנקבות הקבועות במקומן, או בקרקע. מן ההיבט הפיטופתולוגי אין לזכר משמעות שכן הוא חדל להיזון מרקמות השורש, ומהבחינה המינית, במינים מסוימים, הרבייה פרתנוקרפית.



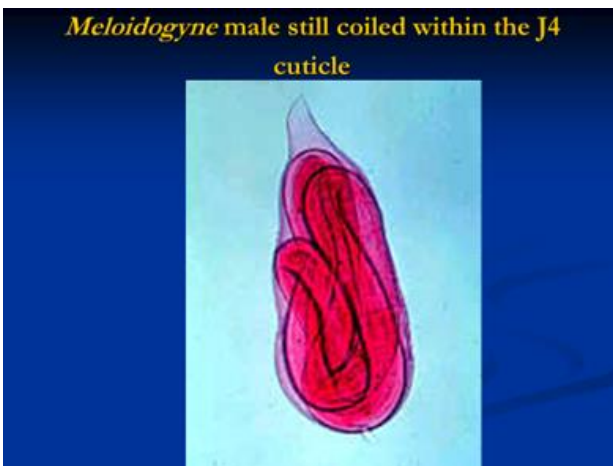
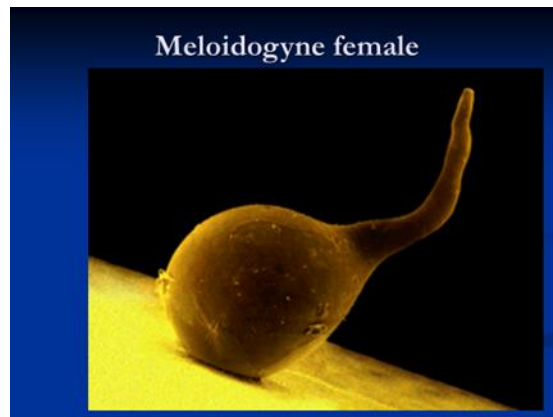
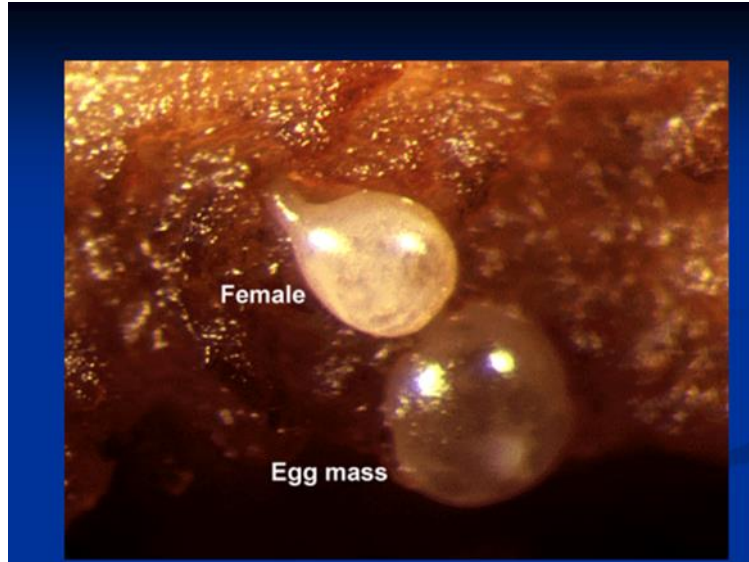
מהזחל הנקבי בדרגה הרביעית מתפתחת נקבה ישובה, בעלת צורה נפוחה, עגולה או אגסית, עם ראש וצוואר התקועים בתוך רקמת הפונדקאי. קיר גופה נשאר רך ולבן וגודלה כראש סיכה. בשל צורתה המעוגלת יוצר השינון הקוטיקולרי באזור האחורי של גופה מרקם טיפוסי ובמרכזו, רואים במבט מלמעלה, פתח מין ופי הטבעת הסמוכים זה לזה. "טביעת אחוריים" זו, שצורתה קבועה באוכלוסיות שונות של מיני הנמטודה, משמשת סמן-עזר נוסף לקביעת מין הנמטודה.



המינים נבדלים אלה מאלה גם בקיומם או אי קיומם של טביעת הקווים הצדדיים, גובה הקשת, צפיפות השינון הקוטיקולרי ועוד .

לקראת סוף חייה הנקבה מפרישה דרך פי הטבעת, חומר ג'ילטיני המיוצר על-ידי שש בלוטות גדולות המצויות באזור המעי האחורי. לצבר ג'ילטיני זה מוטלות מאות ביצים-300 (600). בשלב זה של חייה חלל גופה מאוכלס על-ידי השחלות. החומר הג'ילטיני שומר על הביצים מפני התייבשות. בדרך כלל מצוי צבר הביצים מחוץ לשורש, אך בחלקי שורש

בשרניים כגון פקעות תפוחי אדמה ושורשי בננות או עצים, צבר הביצים ימוקם גם בתוך הרקמה .



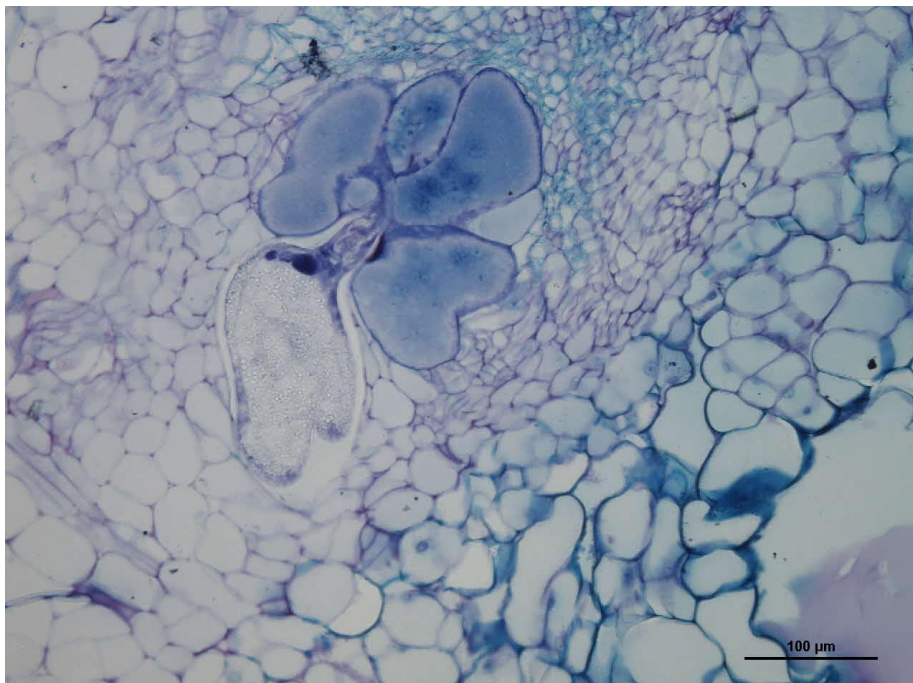
ברוב המקרים מתבצעת רביית בתולין. (parthenogenesis) גם כאשר קיימת החדרת תאי זרע למערכת הרבייה הנקבית אין הפרייה והמשך התפתחות הביצית היא פארטנוגנית. מצב זה מכונה בשם פסוידוגאמיה (pseudogamy) ומוכר אך ורק בנמטודות מהסוג מלוידוג'ין. מכאן, אנו למדים כי בסוג זה אין לזכר תפקיד חיוני ולכן חלקם היחסי באוכלוסיה נמוך. שיעור הזכרים יעלה בתנאי עקה כגון טמפרטורה לא מתאימה, צפיפות אוכלוסיה, מחסור במזון או צמח פונדקאי לא מתאים. בתנאים שאינם נוחים להתפתחות הנמטודה חלה אף הפיכת זוויג (sex reversal) ונוצרים זכרים (או זכרים לא מושמים מינית) מפרטים שמינם הנקבי כבר נקבע. מחזור החיים של הנמטודה בתנאים מיטביים, קרי, פונדקאי מתאים וטמפרטורה של 25 מ"צ, נמשך כארבעה שבועות. באזורים חמים בעולם מעמידה הנמטודה כמה דורות בשנה ובישראל היא מעמידה כשש עד שבע דורות.

■ **Hypertrophy (high-PER-trophy) means overgrowth or enlargement.**

**Hyperplasia means increased production in normal tissue or an organ. An excess of normal tissue.**

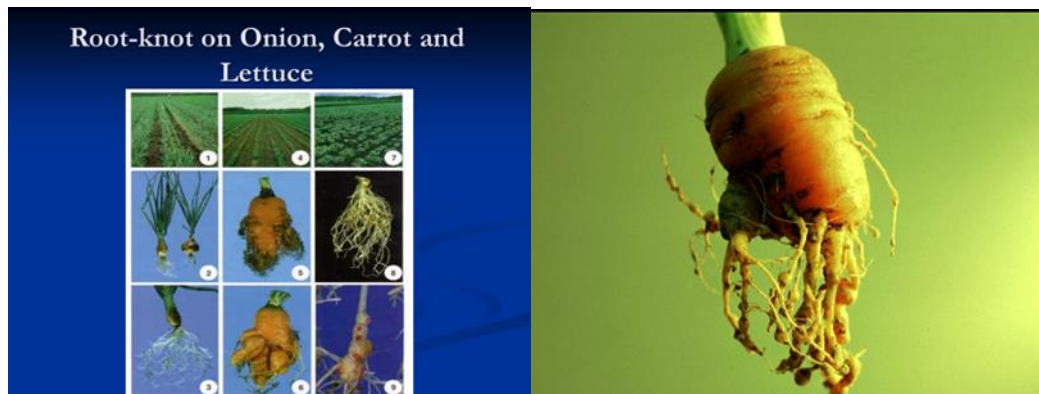
**עפץ - (gall), שילוב של היפרטרופיה והיפרפלסיה בתאי הפרנכימה של קליפת השרש והגליל המרכזי. מינים שונים מייצרים עפצים בגדלים שונים. שלא כמו תא-ענק, יחסי טפיל-פונדקאי אינם מותנים בקיום עפץ.**

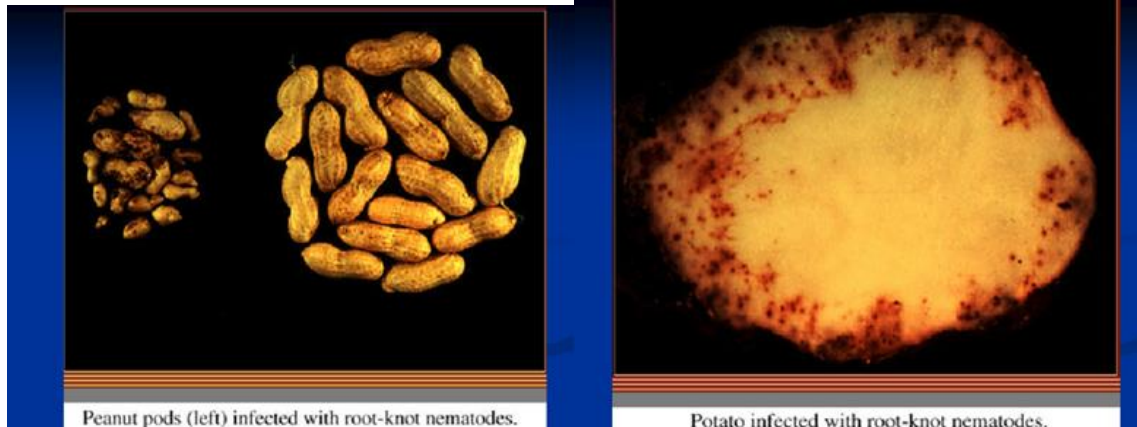
זחלי הנמטודה נמשכים אל הפרשות השורש של פונדקאיהם. כאמור, מרבית המשיכה מתבצעת בשורש לאזור קודקוד הצמיחה, באזור התארכות התאים, שהוא האזור העשיר ביותר בשורש בהפרשות מטבוליטים שונים, כולל סוכרים ופפטידים. מלבד שורשי הצמחים הנמטודה יכולה לתקוף גם חלקי צמח תת-קרקעיים אחרים כגון פקעות תפוחי אדמה וסייפנים, תרמילי אגוזי אדמה ואפילו פירות השרועים על פני הקרקע. באמצעות הדוקרן הזחל חודר לתוך רקמות הצמח, גם בין וגם בתוך התאים, ואגב החדירה הוא אף ניזון מתוכם. לאחר מספר שעות מגיע הזחל למקום מושבו הקבוע באזור הגליל המרכזי. בעיתוי זה, תוך כדי התפתחותו לנקבה בוגרת, חלים שינויים בתאים הסובבים את ראש הנמטודה. שני תהליכים שונים חלים ברקמות אלה: יצירת "תאי ענק (giant cells)" שהם תאי הזנה ייחודיים בלעדיהם אין לנמטודה אפשרות קיום. תאים אלה מתפתחים לפני תהליך הדיפרנציאציה, בעיקר מתאי הפריציקל, כתוצאה של הזנת הנמטודה ובתגובה להפרשת הרוק של הבלוטה הגבית של הוושט בזחל. התאים הענקיים הם רב-גרעיניים, מלאי פלסמה ואברוני תא ובעלי דפנות עבים ולא סדירים. בדרך כלל נוצרים מסביב לראשה של נמטודה אחת ארבעה עד שישה תאים ותפקודם מותנה בהמשך הגירוי מהטפיל. התאים נוצרים על-ידי גדילה לא רגילה של תאים, המלווה בחלוקת גרעינים רבות, ללא חלוקה ציטופלאזמטית.



**תמונה 9 - נקבת הנמטודה יוצרת העפצים (*Meloidogyne spp.*) ותאי הענק (תאי ההזנה) שנוצרים סביב ראשה, באזור הגליל המרכזי של השורש.**

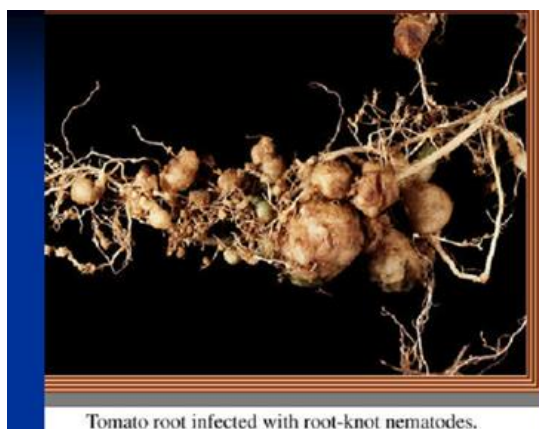
תהליך השני שחל בצמח באזור ההזנה של הנמטודה הוא היפרטרופיה והיפרפלאסיה של תאי הפרנכימה בקליפת השורש ובגליל המרכזי שכתוצאה ממנו נראים ברקמה הנגועה תפיחות או עפצים בגדלים שונים, כתלות במין הנמטודה, מהות הפונדקאי ואופי הרקמה המטופלת. עפצים אלה הם שמעניקים לסוג זה את שמה העממי. העפץ אינו הכרחי לקיום יחסי טפיל-פונדקאי. הנזק שנגרם לצמח בעקבות הנגיעות בנמטודה מתבטא בכמה אופנים: עיוות רקמות השורש על-ידי העפצים המפריע לתפקוד השורש בקליטת מים ומינרלים ובהעברתם לחלקי הצמח העל קרקעיים. כמו כן יצירת תאי הענק והגברת הפעילות המטבולית באתרים אלה מהווה יצירת מבלע (sink) ה'שואבת' את חומרי המזון ומהווה תחרות להעברתם לחלקי הצמח האחרים, בעיקר בשלבי הצמיחה, הפריחה ויצירת הפרי. כתוצאה מכך ניכרים פגיעות בהליך הפוטוסינתזה של הצמח (הופעת כלורוזה), בצמיחת הצמח וברמת ייצור היבול. בגידולים בהם התוצרת המשווקת היא מהחלקים התת-קרקעיים של הצמח כגון גזר, תפוחי אדמה, אגוזי אדמה, סלק וכד', הנזק חמור יותר שכן נפגמת גם איכות המוצר.





Peanut pods (left) infected with root-knot nematodes.

Potato infected with root-knot nematodes.



Tomato root infected with root-knot nematodes.

פגיעה בהתפתחות ונבילה של צמחי פלפל,  
כתוצאה מטפילות נמטודה יוצרת העפצים  
2016 פארן *Meloidogyne incognita*.



הנמטודה יוצרת העפצים יוצרת קומפלקסים עם פטריות קרקע וחיידקים ואלה מחמירים במידה ניכרת את ביטויי המחלה בצמח. כמו כן בעקבות יצירה והתפרקות העפצים, חוזרים לשורש מיקרואורגניזמים משניים בכמות גדולה וגורמים לרקבונות מוקדמים ולהקטנת מערכת השורשים. הוכח שבתנאים מסוימים שוברת הנמטודה את עמידות הצמח למחלות שורש מסוימות (למשל, מחלת הפוזאריום בעגבניות) בזנים שטופחו לעמידות בפני מחלות אלה.

תחום הפונדקאים ואקולוגיה: אלפי צמחים מוכרים כפונדקאים של נמטודה זו ובהם נציגים של כמעט כל המשפחות הבוטניות, לרבות צמחים חד ורב שנתיים, עשבוניים ומעוצים. רוב מיני הסוג *Meloidogyne* ובהם המינים המצויים בארץ, הם רב-פונדקאים ועל כן לעיתים קרובות מוצאים אוכלוסיות מעורבות של מינים אחדים גם בצמח אחד ואפילו בעפץ אחד.

עם זאת קיימים מינים התוקפים רק גידול יחיד או גידולים ספורים, כגון המין *M. coffeicola* התוקף רק עצי קפה (אינו מצוי בארץ).

הגידולים החשובים אשר אינם מוכרים בישראל כפונדקאים של הנמטודה (יצוין שמדובר רק בתנאי הארץ, ויתכנו שינויים בהתאם) הם: א. עצי פרי גרעיניים (תפוח, אגס, חבוש ואפרסימון). ביפן מצוי המין *M. mali* הנטפל רק לפונדקאים אלה. ב. הדורים: נגיעות בזחלי הנמטודות נראתה בארץ במקרים נדירים ביותר, אך לא הושלם מחזור החיים. במזרח הרחוק אובחנו המינים *M. limonae* התוקף לימונים *M. citri*, *M. fujianensis*, *M. u* - *mingnanica* התוקפים הדורים. ג. עצי פרי טרופיים ובהם אבוקדו ומנגו אשר אינם נמנים עם פונדקאי הנמטודה.

## מינים נפוצים

- *M. javanica* - רב-פונדקאית. ירקות, פרחים, גד"ש, עצי-פרי גלעיניים, בננות וגפן. (בארץ – ייחודי לכנות אפרסק).
- *M. incognita* – כנ"ל. בארץ – כותנה ופלפל.
- *M. hapla* – כנ"ל. בארץ – וורדים, תות-שדה, אגו"א.
- *M. arenaria* – אגוזי-אדמה.
- *M. artiellia* - דגניים
- בסה"כ בעולם יש כ-100 מינים מהסוג *Meloidogyne* אשר תוקפים כ-2000 צמחים

הדברה: בשל מהירות ההתרבות של סוג זה והרב-פונדקאיות של רוב המינים, יש צורך בניצול מירב האמצעים השונים והמגוונים להדברת סוג זה. השימוש בכימיקלים לחיטוי

הקרקע לפני שתילה או זריעה מקובל ויעיל למדי כאשר מדובר בגידולים חד-שנתיים רגישים מאוד (ירקות ופרחים) בתנאי שדה וחממה וכן בהכנת משתלות של עצי פרי רגישים. בדרך כלל תינתן עדיפות לאותם חמרי הדברה ואיוד שעדין מקובלים. טיפול בקוטלי נמטודות בפונדקאים רב-שנתיים בעת הגידול יעיל פחות ומוגבל הן בשל הפיטוטוכסיות והן בגלל היות סוג זה אנדופארזיטי וקיים קושי להדברת הנמטודה המצויה בתוך הרקמה הצמחית. דישון מוגבר בחנקות ובאשלגן יגביר את כושר הסבילות של הגידול להתמודדות מול הנמטודה, אך לא יועיל בכושר העמידות ואף עלול להגביר את גודל האוכלוסיה. חשיבותה הכלכלית של הנמטודה יוצרת העפצים הצדיקה השקעת משאבים בפיתוח זנים עמידים וכיום קיימים זנים מסחריים עמידים של עגבניה, פלפל, שעועית, טבק, כותנה ועוד וכן כנות עמידות של אפרסק, שקד וגפן. ברב המקרים העמידות אינה מוחלטת ומוגבלת למין אחד או כמה מינים וכן עלולה להשבר כתלות בתנאי הסביבה

מין חדש יחסית, *M. chitwoodi*, התגלה במערב אירופה ומצוי באמריקה הצפונית והדרומית ובדרום אפריקה ומהווה פתוגן שהוכרז כנמטודת קרנטינה בישראל. מין זה תוקף תפוחי אדמה וגידולים אחרים ממשפחת הסולניים כגון עגבניה.

## Symptoms



Found in USA, Mexico, Argentina, Europe and South Africa.

It has been estimated that as little as one juvenile per 250 g of soil at the beginning of the growing season can lead to a total loss of marketability at harvest.

### 5.2 נמטודות יוצרות קיסטות (Cyst-Forming nematodes)

הנמטודות יוצרות הקיסטה נמנות עם הנמטודות החשובות ביותר בעולם מהבחינה החקלאית והכלכלית, בעיקר באזורים ממוזגים. כמה מהמינים מהווים בעיה גם בארצות סובטרופיות שבהן הן פעילות בעיקר בעונות הקרירות והלחות. בניגוד לנמטודות יוצרות העפצים בשורשים, המשתייכות לאותה משפחה, מיני הנמטודות יוצרות-הקיסטה הן בעלות תחום פונדקאים צר וייחודי, בדרך כלל, ותוקפות בעיקר צמחים עשבוניים וגידולים חקלאיים חד-שנתיים. בעבר השתייכו כל הנמטודות הללו לסוג אחד - הטרודרה (*Heterodera*) אשר בודד לראשונה באירופה המרכזית ב 1871-מצמחי סלק סוכר שסבלו "מעייפות קרקע", והמין שתואר הוגדר כ *M. schachtii*. -בתוך כמה שנים נתגלו נמטודות דומות גם על תפוחי

אדמה ודגנים באירופה ובמקביל על סויה ביפן. הן נחשבו כגזעים חדשים של המין שבודד על סלק סוכר. מאוחר יותר הן הוכרו כמינים של הסוג הטרודרה ותוארו כמה עשרות מינים נוספים של אותו הסוג. התכונה הבולטת והמשותפת למינים אלה היא הפיכת הנקבה לאחר מותה לגוף מעוגל, קשה, מלא ביצים, קרי, הקיסטה. כיום ממוינות הנמטודות יוצרות הקיסטה לשישה סוגים שונים והנפוצים שבהם: כ-60 מיני *Heterodera*, 13 מיני *Globodera*, 3 מיני *Punctodera*, ו-*Cactodera* עם 10 מינים. סוגים אלה נבדלים ביניהם, בין היתר, בצורה הכללית של הנקבה הבוגרת ושל הקיסטה. הם שייכים למשפחה *Heterodiridae* בסדרת הטילנכידה.

ביולוגיה ומחזור חיים: מהביצה הנתונה בתוך הקיסטה (ובכמה מינים מביצים המוטלות בחלקן גם ל"שק הביצים" בתוך חומר ג'ילטיני) בוקע זחל מדרגה שנייה לאחר שעבר נשל אחד בתוך הביצה. שלב זה הוא השלב המדביק את הפונדקאי, בוקע את קליפת הביצה באמצעות הדוקרן, דרך פתחי מילוט שבכמה ממיני הקיסטה ונודד לאדמה. לזחל צורת תולעת באורך 400-600 מיקרון והוא בעל דוקרן מפותח המצויד בגולות בולטות וזנב מחודד. בצורתו הכללית דומה הזחל לזחל משלב 2 של הנמטודה יוצרת העפצים. כשהוא מאתר את הפונדקאי, חודר הזחל לשורש, בדרך כלל במרחק קצר מקצהו ונודד דרך קליפת השורש לרקמת הפריציקל או לרקמות אחרות שבגליל המרכזי, שם יאבד את כושר תנועתו ומתיישב בקביעות. לאחר הנשל השני מופיע הזחל משלב 3, מנופח, ואז אפשר כבר להבדיל בין המינים. הזכר, דמוי הנקניק, היוצא מהקוטיקולה של הזחל משלב 4 הוא תולעת באורך של כ-1000 מיקרון ודומה גם הוא לזכר של הסוג מלידוג'ין, קרי, דוקרן חזק, זנב מעוגל, ספיקולי קרוב לקצה הגוף וחסר בורסה. הזכרים נודדים לעבר הנקבות שקצות גופן האחורי פרצו את רקמות השורש ובולטים מחוצה לו. הם מפרים את הנקבות ולעיתים מבחינים בכמה זכרים סביב נקבה יחידה. הזכרים אינם ניזונים מהצמח ולאחר כמה ימים הם מתים.

בזחל הנקבי משלב 4, בעל מבנה גוף נפוח, תופסות כבר השחלות את רב חלל הגוף. לאחר הנשל הרביעי קורעת הנקבה הישובה את רקמות קליפת השורש עד שהחלק האחורי של גופה ימצא מחוץ לשורש. בשלב זה היא מטילה את הביצים ושומרת אותן בתוך גופה.

הנקבה הצעירה והבוגרת הינה עגלגלה או דמויות לימון ופתחי הטבעת והמין שבקצה גופה נמצאים מחוץ לשורש. בתחילה צבעה לבן ווברוב המינים בשלב זה הנקבה מפרישה כמויות שונות של חומר ג'ילטיני דרך פתח המין ובכמה מינים אף מטילה הנקבה ביצים בודדות לתוך חומר זה. בכל המינים החלק הארי של הביצים המגיע לכמה מאות, מוטל ונשמר בתוך גוף הנקבה. צבעה של הנקבה הופך מלבן לגוונים שונים של חום. בשלב זה מתקבל גוף בעל דופן קשה, מלא ביצים, המכונה קיסטה. הקיסטה ניתקת מהשורש לקרקע. בקרקע היא יכולה להישמר מספר שנים, אם כי היא פגיעה גם לשינויים פיזיים וכימיים החלים בקרקע וכן לפעילותם של אויבים טבעיים.

הרבייה בנמטודות הקיסטה היא דו-מינית, ודרושה הפרייה של הנקבה לשם התפתחות הביצים. מחזור החיים ברב המינים נמשך 30-45 יום בתנאי טמפרטורה מתאימים.

מבנה הקיסטה: מיון הנמטודות יוצרות הקיסטה מבוסס בחלקו הגדול על תכונות הקיסטה. שלב זה בחיי הנמטודה הוא הזמין ביותר לאבחון ולכן נחקר מבנה הקיסטה על פרטיו. צורות הקיסטות הבסיסיות נעות בין עגולה, דמויית-ביצה ודמויית-לימון. גודלן משתנה ונע בין-0.8 0.5 מ"מ כתלות במין. תכונות דופן הקיסטה ובהן העובי והקווקוו החיצוני של הדופן חשובות למיון הנמטודה. הסימן הנפוץ ביותר במיון הקיסטה הוא מבנה החלק האחורי שלה, באזור פתח המין.



יחסי טפיל-פונדקאי: בקיעת הזחל מן הביצה תלויה בהפרשות השורשים ואובחנו דרגות תלות שונות, במינים השונים, החל מאי-תלות (העדר הפרשות שורש) ועד לתלות כמעט מחלטת. מרכיבי "פקטור הבקיעה" זהו כמעט לחלוטין, וקיימים גם גורמי בקיעה מלאכותיים כגון חומצות אורגניות. הזחלים הבוקעים נמשכים לשורשי הפונדקאי ותוקפים אותו באזור קודקוד השורש, אזור התארכות התאים ושערות השורש. החדירה לשורש מהירה ומתבצעת עשרות דקות לאחר המגע של הזחלים עם השורש. הזחל חודר דרך תאי קליפת השורש בעזרת הדוקרן ומגיע לאתר ההזנה הקבוע שלו שבאנדודרמיס או בפריציקל, או באזורים אחרים בגליל המרכזי. מסביב לראש הנמטודה מתפתח הסינציטיום (syncytium) שהוא תא גדול, רב גרעיני, הנוצר מאיחוי של תאים אחדים. קטעי דפנות התאים עדיין מזוהים לעיתים בתוך הסינציטיום, אשר מכיל גם גרעינים וגרעינונים מוגדלים, פלאזמה צפופה ואברוני תא רבים. אין הוכחה לחלוקה או איחוי של גרעינים. דופן הסינציטיום עבה ובסמוך לצרורות הצינורות יש בו בליטות. כמו בנמטודה יוצרת העפצים המעוררת יצירת תאי ענק, קיימת תלות בין הנמטודה יוצרת הקיסטה לבין הסינציטיום הנוצר על ידה. בפונדקאי עמיד או בלתי מתאים, כאשר אין התפתחות של הסינציטיום, אין הנמטודה מגיעה לבגרות.

נזק וסימני מחלה: בחלקות הנגועות בנמטודות אלה נראים מוקדי צמחים חלשים ומפגרים המפוזרים בשדה. במקרים של התקפה קשה במשך העונה יראו אף כתמי צמחים מתים עם רבוי עשבי בר ביניהם. סימן ההיכר הבולט ביותר לנגיעות הוא נוכחותן של הקיסטות על פני מערכת השורשים הנראות כנקודות לבנות או צהובות-חומות בגודל ראש סיכה, בהתאם למועד הבדיקה. בכמה מינים השורשים החדשים הנוצרים באזור תקיפת הנמטודות מתפצלים והדבר מעניק מראה אופייני של רבוי שורשים באתרים מסוימים של מערכת השורשים הכללית.

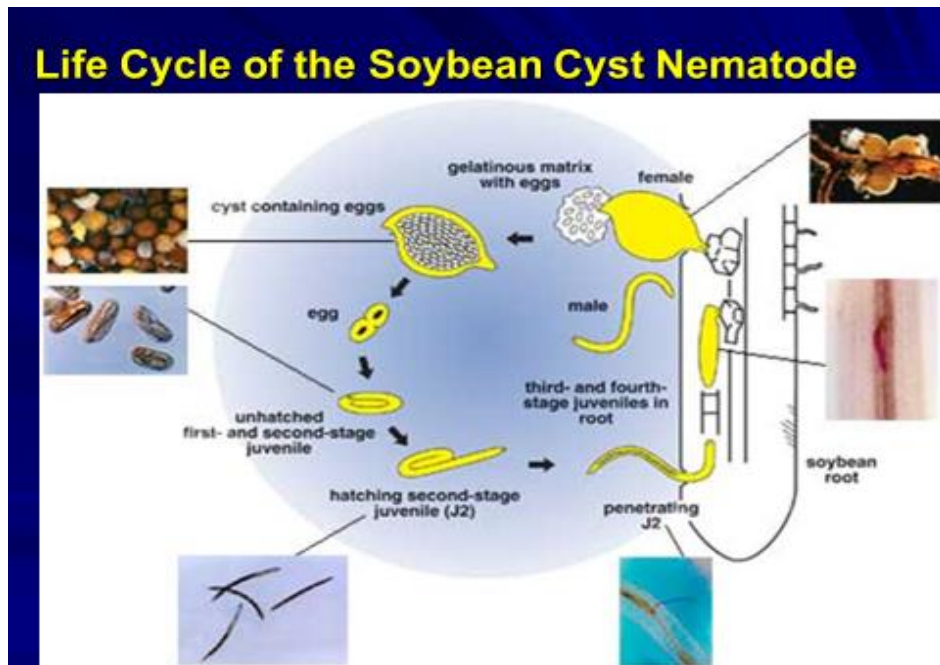
תחום פונדקאים ואקולוגיה: הנמטודות יוצרות קיסטה מאופיינות בתחום פונדקאים צר וייחודי המורכב בעיקר מגידולים עונתיים ועשבוניים. מחזור החיים של רוב המינים מותאם היטב לאורח חיי פונדקאיהם ובדרך כלל הם מקיימים רק דור אחד בעונה. בהיותם טפילים

באזורים ממוזגים הופעתם בארץ מוגבלת לעונות הגידול סתיו-חורף-אביב ועל כן הם תוקפים בעיקר גידולי חורף בישראל.

להלן סקירה של המינים המוכרים בישראל וכן של המינים המוכרים והחשובים בעולם:

### The Soybean Cyst nematode, *Heterodera glycines* (SCN)

נמטודת הקיסטה של הסויה



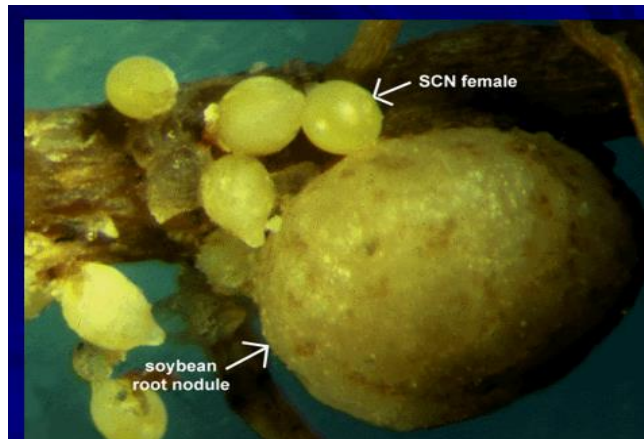
בארה"ב הנזק השנתי הנגרם בגין נמטודה זו מערך בכ-1.2 ביליון דולר ובכך מהווה את האיום הכלכלי הרציני ביותר לגידול סויה בארה"ב.

עד כה נמטודה זו לא אובחנה בישראל.

פונדקאים: סויה (פונדקאי עיקרי) וקטניות נוספות.

מחזור חיים: כחודש, בטמפרטורה אופטימלית של 25 מ"צ. במעבר לאתר ההזנה בשורש הזחל עובר בתוך התאים (בניגוד ליוצרת עפצים, שהמעבר הוא ברובו בן-תאי).

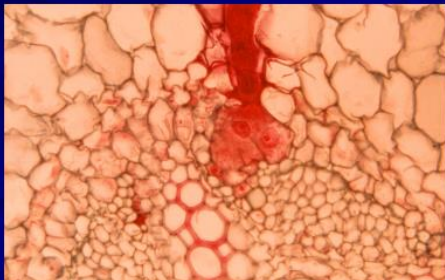
רביה מינית (כמו גם בכל המינים).



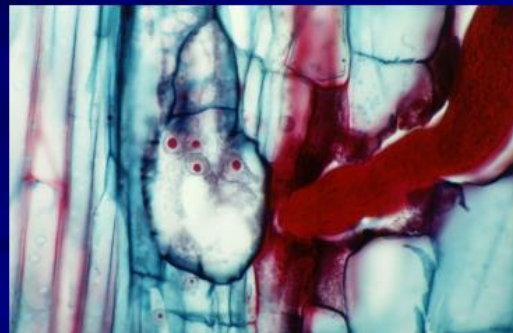
Soybean field with symptoms of infection by soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*. Note poor stand and stunting of soybean plants.



Cross section of soybean root resistant to soybean cyst nematode, showing restricted development of nematodes and associated syncytia at 5 days after inoculation.



Longitudinal section of soybean root showing a third-stage juvenile of soybean cyst nematode at its feeding site and a syncytium. The syncytium, which functions as a food reservoir, has dense cytoplasm and multiple nuclei that result from dissolution of cell walls.



***The Cereal Cyst nematodes, Heterodera avenae, H. latipons (H. hordecalis)***

**נמטודת הקיסטה של הדגניים**

***H. avenae***: נפוצה בכל העולם: אסיה, צפון אמריקה, אוסטרליה, צפון ודרום אירופה. נמטודה זו תוקפת בעיקר דגני חורף: כל זני החיטה המסחריים, שעורה וחפורית. נמצאה לראשונה באירופה על שיבולת שועל (הגזעים של מין זה המצויים בארץ אינם טפילים על שיבולת שועל) וכן על מספר נוסף של צמחים ממשפחת הדגניים. בישראל, כמו בארצות נוספות בעלות אקלים ים-תיכוני, הנמטודה גורמת נזקים ניכרים בדגנים אלה. הנזק בולט בעיקר בשנים של חורף קר וגשום ובמקרים של גידול רציף של דגנים במשך מספר שנים נגרמים נזקים חמורים. נזקים אלה תועדו בשדות החיטה בנגב הצפוני, הן באדמות לס והן באדמות חוליות. אוכלוסיות הנמטודות ממין זה ונזקיהן גם תועדו בשדות דגן רציף באזור החוף, עמקי בית שאן ויזרעאל ובעמק החולה.

***H. latipons***: מין זה אף הוא תוקף דגניים כגון חיטה, שעורה ושיבולת שועל. מין זה עשוי להופיע באוכלוסיות מעורבות עם המין *H. avenae* או בנפרד. הנמטודה התגלתה באזורים נרחבים בצפון הנגב, בשדה שיבולת שועל בשרון ובשדה בעמק בית שאן. אב טיפוס נוסף של מין זה תואר לראשונה כאוכלוסיה מישראל והאתר הטיפוסי של המין הוא בגילת. הנמטודה נפוצה בעיקר באגן הים התיכון, אך נמצאה גם בערבות רוסיה. התקפת הזחלים הבוקעים מהציסטות מתרכזת לאורך השורש הצעיר על תאים שעברו התמיינות ובניגוד למין *H. avenae* קשה להבחין בסימפטומים חיצוניים על השורשים בתנאי שדה.

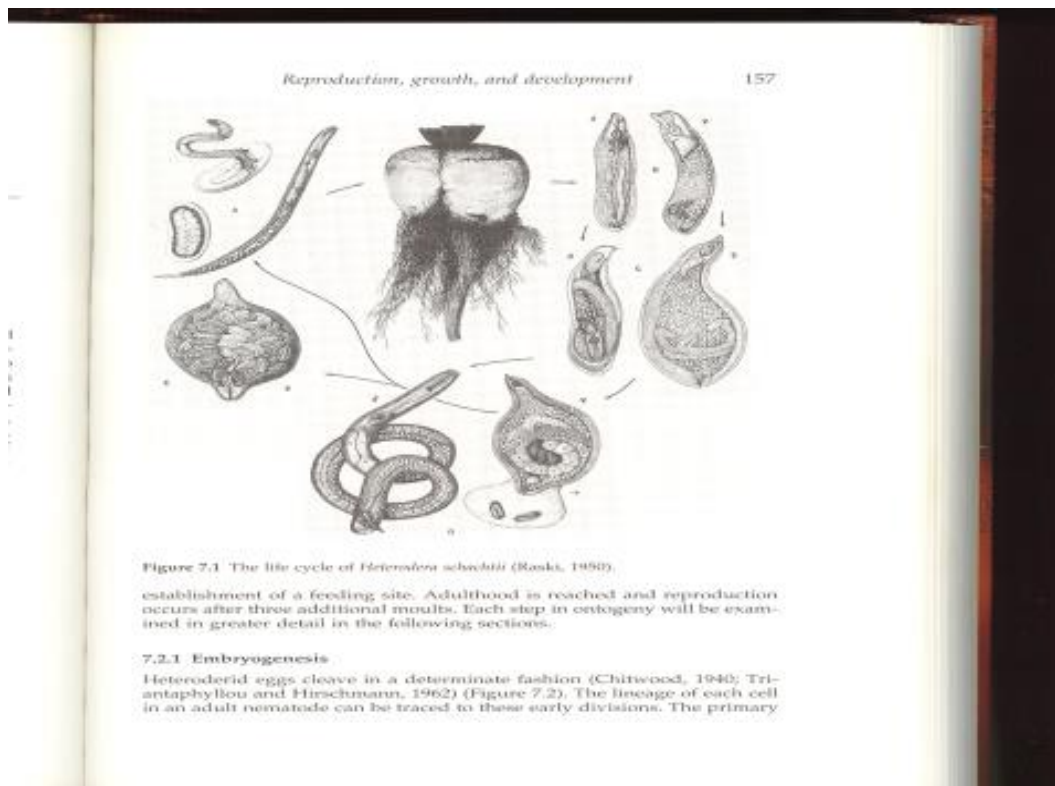
***The Sugar Beet Cyst nematode, Heterodera schachtii***

**נמטודת הקיסטה של סלק סוכר**

מין זה נחשב כמין התוקף את גידולי סלק הסוכר וידוע כתוקף גם צמחים אחרים של משפחות הסלקיים והמצליבים. הנמטודה נתגלתה בארץ לפני שנים רבות בשדות סלק סוכר

אך לא נחשבה כמזיק רציני. בארץ ובעולם היא גורמת לנזקים כלכליים משמעותיים לגידולים כרוביים, בעיקר בתנאי חורף קשים בארץ ובהעדר מחזור זרעים תקין.

**Reduction in size of storage root of sugar beet due to heavy parasitism by *Heterodera schachtii*.**



***H. trifolii***: מין זה ידוע בעולם כטפיל צמחי קטניות שונות. בארץ הוא גרם לנזק משמעותי לציפורן, הן בתנאי שדה והן בחממות. הנמטודות מסוגלת להגיע תוך זמן קצר לאוכלוסיות גבוהות העלולות לפגוע ביבולים.

***H. cacti***: מוכרת בארץ רק כמזיק לקקטוסים בעציצים.

### **נמטודות הקיסטה של תפוחי האדמה: *The Potato Cyst nematodes, Globodera rostochiensis & G. pallida***

*G. rostochiensis* ידועה בשם "הנמטודה הזהובה". שני המינים הללו בישראל נחשבים לנמטודות עם תגית של קרנטינה.

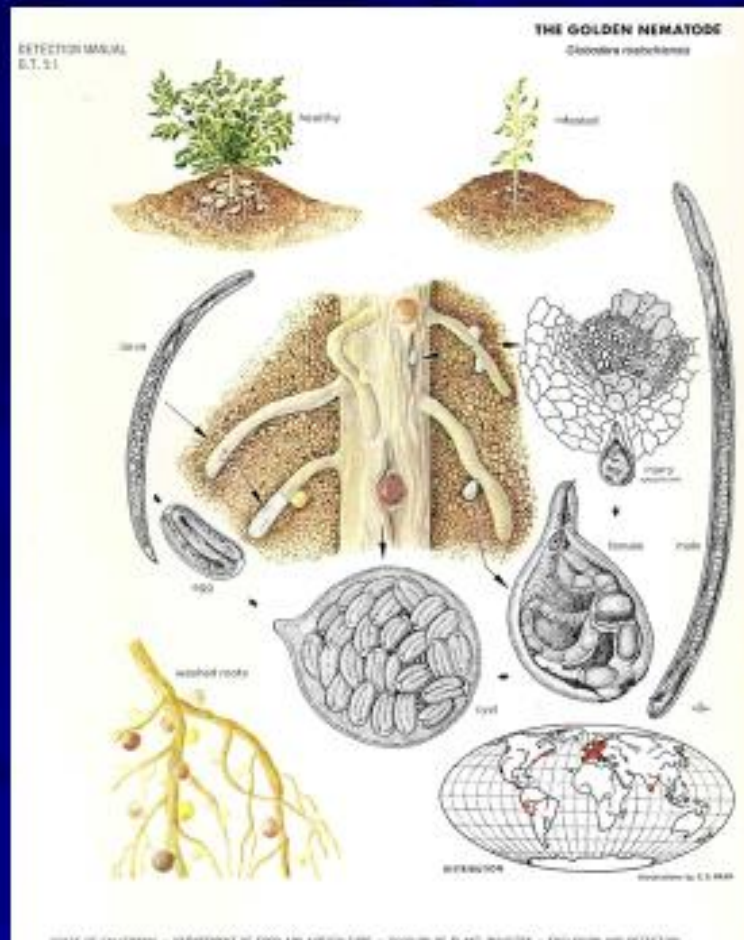
אורך מחזור חיים בין 38-48 יום, תלוי בטמפרטורת הקרקע.

תחום פונדקאים: תפוח אדמה (בעיקר), עגבנייה ומספר עשבים בעיקר מהסולניים. בקיעת הזחלים מהציסטה בין 60%-80 בהשפעת הפרשות שורש הפונדקאי. רק כ-5% יבקעו בהשפעת מים. אחוז מסוים יבקע בשנה הבאה. *G. pallida* הרבה יותר אגרסיבית מ-*G. r.* ומשתלטת יותר ויותר בשדות. לנו ידוע על מספר גזעים של נמטודות אלו. *G. pallida* מגיבה יותר להפרשות שורש תפוח אדמה ולכן כשני המינים מצויים בתערובת, *G.p.* יהיה המין השולט. שני מינים אלו נפוצים בכל העולם. ברם, בישראל דווח על *G.r.* בתפוחי אדמה בעיקר באזור השרון בשדות בהם היה גידול רציף במשך כמה שנים רצופות. אוכלוסיית הנמטודה בארץ אינה מגיעה בדרך כלל לרמות שעלולות לפגוע ביבולים במידה חמורה, אך עצם קיומה בארץ מפריע למסחר הבינלאומי של ישראל בשל חוקי ההסגר החמורים הקיימים נגדה ברוב ארצות העולם.

אין דיווח על המצאות המין *G.p.* בישראל.

הדברה: א. מחזור זרעים. יש להמנע מגידול דגניים ותפוחי אדמה במשך שלוש עד ארבע שנים, ובתנאים אלה האוכלוסיות לא תגענה לרמה שתסכן את הגידול. באקלים ממוזג, אוכלוסיית הסף הכלכלי של רוב המינים היא כ-10 זחלים לגר' קרקע. ב. בתפוחי אדמה

ובדגניים טופחו זנים עמידים הזמינים לחקלאי אך קיום הזנים השונים עלול לפגוע ביעילות הזנים העמידים. ג. בשל עונתיות הנמטודות בארץ יש אפשרות להתחמק מהן על-ידי הקדמת מועד הזריעה. בדרך זו נוצר מצב שבשעת הופעת הנמטודות, בתחילת החורף, הצמחים יהיו מעבר לשלב הנבט ולכן יהיו פחות פגיעים בעת התקפת הנמטודות.



***Globodera rostochiensis*** Attack on tubers of potato **Cysts are visible at the surface of the tuber.**



<u>Characteristic</u>	<u>Heteroderinae</u>	<u>Meloidogyninae</u>
Feeding site	Multinucleate syncytium	Multinucleate giant cell
Host range	Narrow	Wide
Reproductive strategies	Sexual	Mainly parthenogenic
Eggs	Mainly retained in female body	Deposited in egg mass
Female body	Becomes hardened cyst	Does not form cyst
Hatching factors	From host root exudates	Favorable environmental conds.

## 6. נמטודות הטפילות על חלקי צמח על-אדמתיים, פקעות ובצלים

קבוצת נמטודות זו כוללת סוגים בודדים שהיו בין ראשוני הנמטודות הצמחוניות שזוהו בשל הקלות היחסית בהבחנתן לעומת טפילי הקרקע. עם זאת יש לציין שבכולן, אתר טפילותן בצמח הוא משני ומקורו בקרקע. נמטודות אלה השתלבו באופן הדוק במחזור החיים של פונדקאיהם ואף פיתחו תכונות המייחדות אותן מן הסוגים השוכנים במהלך כל חייהן בתוך הקרקע. רוב הסוגים כוללים מינים ספרופגיים רבים ואין ספק שמהבחינה האבולוציונית המעבר לטפילות מהווה אצלם מסלול נפרד מזה של טפילי השורש. כמה מינים של נמטודות אלה שוכנים במשך תקופה מסוימת בגופם של חרקים, אם לא כטפילים, אזי לפחות כסימביונטים או בקשר פורטי (phoretie).

נמטודות אלה פיתחו בין היתר שתי תכונות בולטות: א. כושר התרבות גדול ומהיר. ב. מנגנון השרדות בתנאי יובש, תכונה המכונה cryptobiosis או anhydrobiosis והמאפשרת לאורגניזם לשרוד פרקי זמן ארוכים במצבי יובש תוך שמירה על האופציה להופכות בתהליכי החיים.

בפרק זה יידונו חמישה סוגים שכולם טפילים פנימיים נודדים היכולים לעיתים להיזון גם כטפילים חיצוניים.

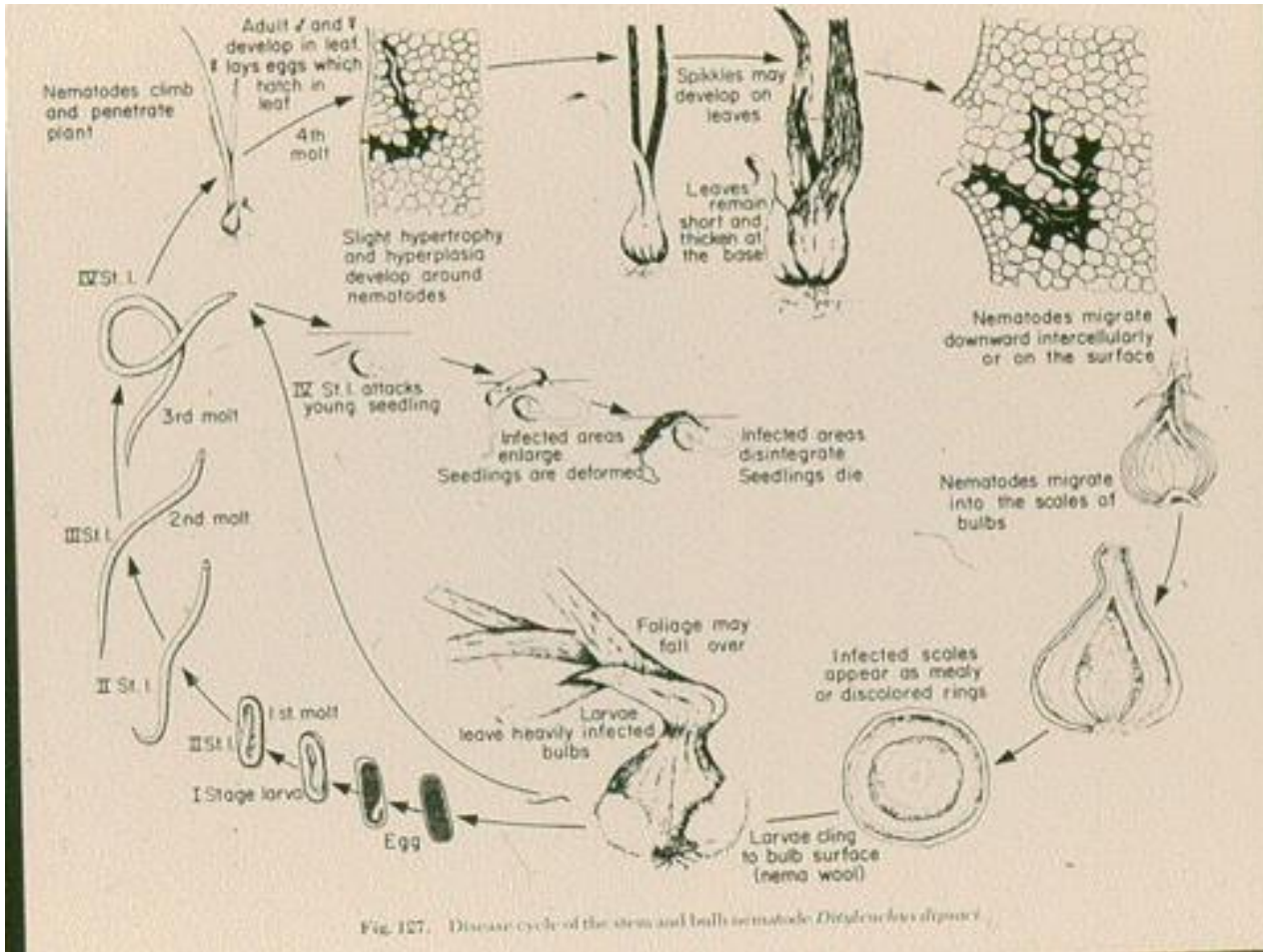
### 6.1 נמטודות מהסוג דיטילנכוס (*Ditylenchus*)

#### *D. dipsaci* : נמטודת הגבעול והבצל (*The Stem & Bulb nematode*)

הסוג דיטילנכוס כולל למעלה מ-60 מינים, חלקם סאפרופגיים, חלקם ניזונים מפטריות ואצות וחלקם ניזונים מצמחים עילאיים. הסוג שייך למשפחת הטילנכידה. לשלושה מינים חשיבות חקלאית והחשוב שבהם הוא המין דיטילנכוס דיפסקי, שעליו נסב רוב הדיון.

המין ד. דיפסקי הינו טפיל על חלקים לא מושרשים (בצלים, פקעות, גבעולים ועלים) של מגוון צמחים והוא שכיח במיוחד באזורים ממוזגים בעולם. בארץ מין זה מחולל-מחלה חשוב בכמה גידולי חורף.

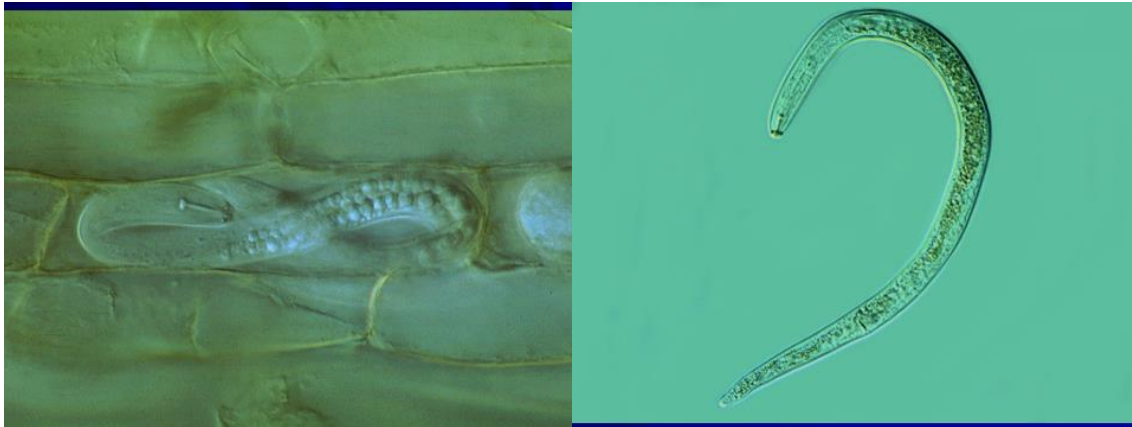
תמונה 10 - ביולוגיה ומחזור חיים של נמטודת הגבעול והבצל



כמו ברוב הנמטודות הצמחוניות, הנשל הראשון מתקיים בביצה וממנה מגיח זחל מהדרגה השנייה. זחל זה עובר שני נשלים נוספים גם בלא נוכחות הפונדקאי, עד לקבלת זחל מהדרגה הרביעית שהוא השלב המדביק והשלב בעל היכולת להכנס למצב של "תרדמת יובש" ממושכת. זחל זה חודר בעיקר לרקמות הגבעול או הבצל של נבטי הפונדקאי בשעה שהם עדין מצויים מתחת לפני האדמה והם מסוגלים גם לחדור לחלקי הגבעול העל-אדמתי בעזרת טיפות מים מותזות. בתוך הרקמה הנמטודה גורמת להתמוטטות לאמלת-הביניים של התאים ובכך לגרום לרקבון הריקמה. הזחל נודד בתוך רקמות הצמח, עובר נשל נוסף ומתפתח לבוגר או בוגרת ואלה מקיימים דורות נוספים. הנקבה הבוגרת הינה תולעת

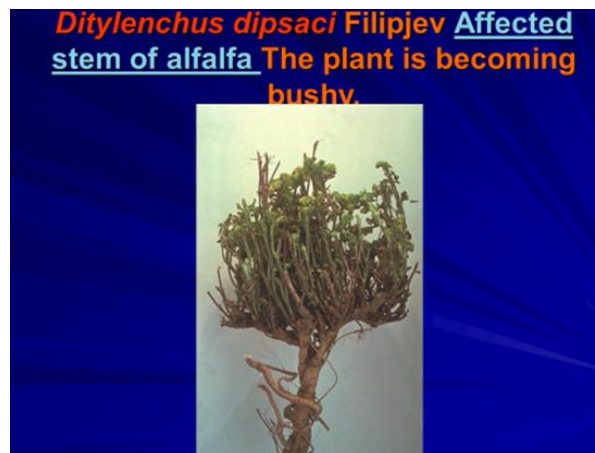
באורך 800-1400 מיקרון, בעלת דוקרן קצר, בולבוס מרכזי בולט וזנב מחודד. פתח המין ממוקם 75%-80 אורך הגוף. בגוף מצויה שחלה אחת. הזכר דומה בצורתו הכללית לנקבה, מצויד בבורסה ארוכה מאוד. כל שלבי הנמטודה מסוגלים להיזון מרקמות הצמח. ההתרבות מינית ומחזור החיים מושלם ב 16-מ"צ כעבור שלושה שבועות. הנקבה חיה כ 45-75 ימים ומטילה 200-500 ביצים במהלך חייה. עם התייבשות הצמח, בסוף חייו, נכנסת הנמטודה לשלב הרביעי של הזחל, לתרדמת יובש וכך הנמטודה שורדת בתוך הרקמה לאורך זמן.

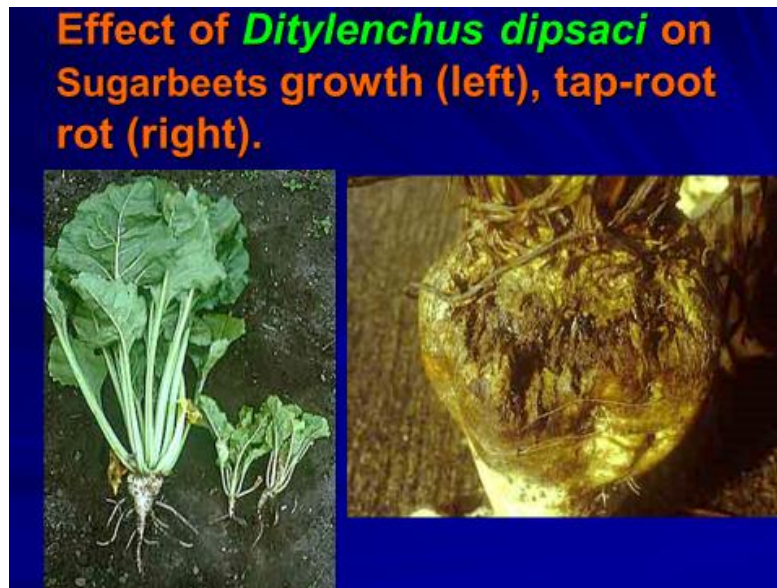
- אנהידרוביוסיס (Anhydrobiosis) הינה תופעה המתרחשת כתוצאה מהליכי ייבוש קיצוניים.
- נמטודות העוברות הליך זה מייצרות מולקולות טרהלוז (trehalose) (שני מולקולות גלוקוז המחוברות יחד) אשר אמורות להגן על האורגניזם מנזקי יובש.
- כמו כן מעורבים בהליך תגובות מולקולריות שמוצאים כנגד הופעת רדיקלים חופשיים וכד' כמו הופעת חלבוני עקת-חום (heat shock proteins)



תחום פונדקאים וסימני מחלה: צמחים רבים משמשים פונדקאים של הנמטודה ובהם גידולים חקלאיים חשובים. גזעים שונים של הנמטודה תוקפים באופן ייחודי גידולים מסוימים ואין אפשרות להבחנה מורפולוגית ביניהם לבין הגזעים האחרים. מספר גידולי נוי כגון נרקיס, צבעוני ויקינטון נתקפים על-ידי הנמטודה והיא מועברת מעונה לעונה באמצעות הבצלים. בארצות הצפוניות מהווה נמטודה זו מטרד רציני בגידולים רבים וביניהם תלתן, אספסת, תות-שדה וגידולי ירקות שונים. התסמינים מאופיינים בעיוות אברי הצמח, נינוס הנוף, תפיחה והתרככות בסיס הגבעול.

בישראל ניכרים נזקי הנמטודה בעונת הגידול החורפי ואוכלוסיות שלה נמצאו על שישה פונדקאים: בצל, שום, נרקיס, אספסת, חפורית ושבולת שועל. בבצל מתבטאים סימני הנגיעות בעלים מעוותים ומסולסלים ובהתבצלות מוקדמת והבצל שנוצר ספוגי ורך. הצמחים הנגועים אינם מתפתחים ורבים מתים. גם בשום ניכרת עלווה מעוותת ובזנים רגישים כגון השום הברזילאי הצמחים מתים בשלב נגיעות מוקדם. בשיבולת שועל מבחינים בנינוס חמור של הצמח כולו והוא מתנפח בבסיס הגבעול. בנרקיס נוצרות בליטות זעירות על העלים ובחתך רוחב של הבצל ניכרים פסים כהים בגלדים הנגועים. על פי המידע שהצטבר בארץ עד כה נראה כי קיימים לפחות שלושה גזעים של הנמטודה בישראל: גזע הבצל התוקף גם את השום, גזע הנרקיס וגזע החפורית (שאינו תוקף בצל). בהולנד, למשל, זהו 11 גזעים שונים של הנמטודה.





אקולוגיה והדברה: המין ד. דיפסקי חי בעיקר באזורים ממוזגים בעולם, ומעדיף תנאי טמפרטורה קרירה ולחות גבוהה. בישראל הנמטודה מועברת מעונה לעונה ומופצת באזורים חדשים בעיקר באמצעות חומר ריבוי וגטיבי, כגון בצלים ואף בזרעים של בצל ואספסת. בחומרי ריבוי אלה הנמטודה תמצא בתרדמת יובש ומסוגלת לשרוד שנים רבות. החיוניות יכולה להישמר למשך 23 שנים. לעומת זאת, כושר השרדותן בקרקע אינו רב ביותר. בארץ הצליחו להתגבר על בעיית הנמטודה בנרקיס על-ידי טיפול במים חמים לפני הזריעה. גם בשננות שום השתמשו בשיטה זו, אך ללא הצלחה כלכלית. בתנאי הארץ מחזור זרעים עשוי לעזור שכן בארץ טווח הפונדקאים של הנמטודה אינו גדול. בעולם טופחו זנים עמידים של תלתן, אספסת ושיבולת שועל ואלה מצליחים יפה באירופה. חיטוי קרקע וטיפול סולארי הביאו להצלחה טובה בגידול השום בארץ.

מיני דיטילנכוס אחרים החשובים מהבחינה החקלאית הם:

***D. destructor***: מין זה שאינו זוהה בארץ, הוא רב-פונדקאי וגורם לרקבונות שורש בפקעות של צמחים שונים כדוגמת תפוחי אדמה גזר וסלק סוכר.



*D. myceliophagus*: ניזון מתפטיר פטריות ומהווה גורם מקביל בגידול פטריות מאכל.

## 6.2 נמטודת זרעים מהסוג אנגואינה *Anguina*, The Seed-gall nematode

הנמטודות מהסוג אנגואינה הן טפילים פנימיים בזרעים ולעיתים גם בעלים של צמחים ממשפחת הדגניים ותפוצתן עולמית. נמטודה מסוג זה הינה הראשונה שזוהתה והוגדרה כתולעץ נימית עוד במאה ה-18, אך חשיבותה הכלכלית פחתה בסוף המאה הקודמת בשל הנהגת שיטות ניקוי זרעים. סוג זה שייך למשפחת ה-*Anguinidae* -ומכיל כ-20 מינים שהחשובים שבהם, *A. tritici*, *A. agrostis* & *A. graminis*.

פרק זה יוקדש למין *A. tritici*

ביולוגיה ומחזור חיים: אורך החיים של מין זה קשור קשר הדוק למחזור החיים של הפונדקאי: "זרעי" חיטה מאולחים מכילים אלפי פרטים של זחלים מהדרגה השנייה של הנמטודה המצויים בתרדמת יובש. "זרע" כזה הנופל לקרקע סופג לחות וזחלי הנמטודות משתחררים מתוכו, חוזרים לפעילות ומוצאים את דרכם לבסיסי העלים הראשונים של נבטי הפונדקאי ומשם הם חוזרים לתפרחת הצעירה. כאן יעברו הזחלים נשלים נוספים והנמטודה משלימה מחזור חיים ומקימה כמה דורות.

הנקבה הבוגרת היא תולעת יחסית ארוכה ( 3-6 מ"מ) ושמנה, בעלת דוקרן קטן, שחלה אחת עם פתח מין אחורי (V=90%) וזנב מחודד. הזכר קצר יותר ( 2-2.5 מ"מ) עם בורסה שטוחה. הרבייה מינית ונקבה אחת מטילה עד 2000 ביצים. בטמפרטורה מירבית מחזור החיים נמשך כ-שלושה שבועות .

בדרך כלל בעת הקציר מצויים בתפרחת הנגועה עפצים המכילים רק זחלים מהדרגה השנייה. אלה מסוגלים להיכנס לתרדמת יובש ולהישאר במצב זה שנים רבות. אובחנו זחלים פעילים גם לאחר תקופה של 28 שנים .

יחסי טפיל-פונדקאי וסימני מחלה: כבר בשלבים מוקדמים ניתן לאבחן סימני נגיעות בנוף הצמחים כאשר הנמטודות מצויות עדיין בעלים. הצמחים הנגועים מפגרים בהתפתחותם ועליהם מסולסלים ומעוותים. בצמח הבוגר מתפתחים עפצים כהים מלאי נמטודות במקום הזרעים, ועפצים אלה מעוגלים, קטנים במעט מהגרגירים הרגילים וצבעם חום עד שחור. בעת הקציר מתערבבים הגרגירים עם העפצים וכך הנמטודות מופצות בעת הזריעה .



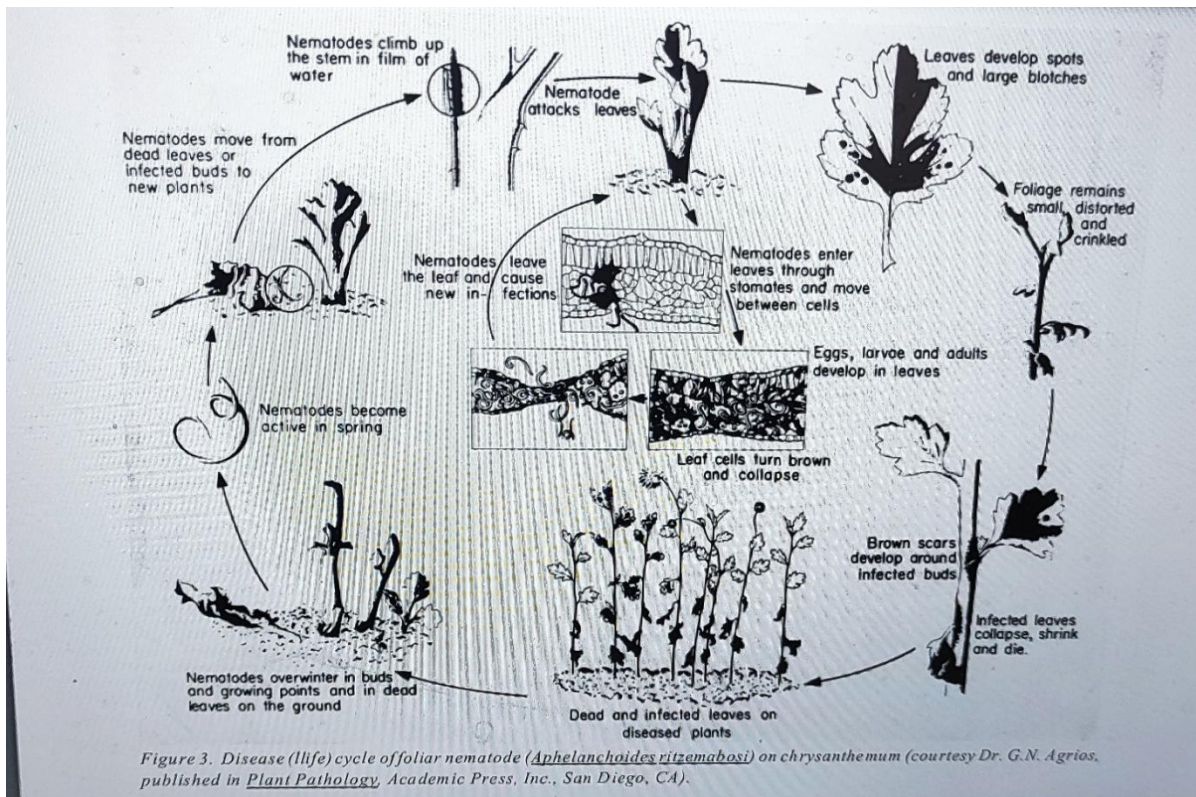


תחום פונדקאים: המין *A. tritici* תוקף כמה מיני חיטה ושעורה. שיבולת שועל נחשבת לפונדקאי מינורי, שכן הנמטודה לא מסוגלת להתרבות בהם. המין *A. agrostis* תוקף את עשב השיפון (ryegrass). הדברה: השיטה היעילה ביותר להתגבר על מחולל המחלה היא הרחקת הזרעים הנגועים בעזרת בירור וניקוי הזרעים. בדרך זו ניתן היה להיפטר מהנמטודות ברוב חלקי אירופה המערבית, אמריקה הצפונית, אוסטרליה וישראל. הנמטודה נחשבת גורם כלכלי בכמה ארצות אסיה ואפריקה ובהודו מקדישים לה עבודות מחקר נרחבות. העדר הפונדקאי בקרקע למשך שנה אחת מספיק להדברת הנמטודה בקרקע.

### 6.3 נמטודות העלווה מהסוג אפלנכואידס (The Seed & Bud nematode, *Aphelenchoides*)

הסוגים שיידונו להלן שייכים למשפחת אפלנכואידידה (*Aphelenchoididae*). הסוג אפלנכואידס, כמו גם סוגים אחרים במשפחה זו, כולל נמטודות הטפילות על אורגניזמים שונים ובהם חרקים, פטריות, אצות וטחבים. מינים אחרים הם צמחוניים. הסוג כולל 80-60 מינים אך בסקירה זו יידונו רק הטפילים על צמחים עילאיים, כולם פוגעים בעלים. את רוב הסקירה נערוך על המין המוכר ביותר הוא א. ריצמאבוס (*A. rhitzemabosi*), נמטודת העלה של החרצית וצמחי נוי נוספים.

ביולוגיה ומחזור חיים: מהעלים הנגועים הנושרים לקרקע, מגיחים נמטודות רבות מכל שלבי החיים, זחלים, בוגרים ובוגרות. הנקבה הבוגרת היא תולעת שאורכה 700-1200 מיקרון, המצוידת בדוקרן קצר ודק, בולבוס מרכזי גדול ובולט במיוחד, פתח מין בכ-70% מאורך הגוף וזנב מחודד בעל מספר תוספות. הזכר, בעל אורך דומה, נושא כמה בלוטות על זנבו (papilla) ומחוסר בורסה. הנמטודות אינן נשארות בקרקע זמן רב ובתנאי לחות מתאימים הן נעות בתוך פילם דק של מים לאורך גבעול הצמח וניזונות מפקעים ומקודקודי-צמיחה כטפילים חיצוניים. לבסוף הנמטודות מוצאות דרכן, אם בכוחות עצמן או בעזרת התזה של טיפות גשם, לעלים. בדרך כלל הן חודרות לעלים דרך הפיוניות, מתמקמות שם, ניזונות ומתרבות. למעלה מ-10,000 פרטים עשויים לאכלס עלה יחיד של חרצית. הרבייה מינית והנקבה מטילה כ-30 ביצים בקבוצות קטנות. מחזור החיים מסתיים בתוך פחות משבועיים.



## V-shaped necrotic lesions caused by *Aphelenchoides ritzemabosi*

Leaf browning is due to oxidation and polymerization of leaf phenols.



יחסי טפיל-פונדקאי והנזק לצמח: לאחר החדירה לעלי צמח החרצית נודדות הנמטודות במירווחים הבין-תאיים וניזונות מתאי הפרנכימה של המזופיל. התאים הנפגעים מתים במהירות וכך מתהוות קבוצות של תאים נקרוטיים הנראים ככתמים כהים על פני העלים, תחילה במופע חום שהופך לשחור. הכתמים מתרחבים עד שהעלה מתייבש ונושר ארצה. הנמטודות נוטשות את הרקמה הנקרוטית בצמח ויכולות לנדוד על פני הצמח לפקעי הפרח ולחדור ולפגוע בפרחים הנוצרים.



אקולוגיה ותחום פונדקאים: מין זה הוא רב-פונדקאי התוקף, מלבד החרצית, מספר רב של צמחי נוי ועשבי בר, רובם ממשפחת המורכבים. בין הפונדקאים נמנים: דהליה, פלוקס, תות שדה, תותים שונים, ביגוניה וציניה. בישראל זוהתה בעיקר על צמחי בית כגון פפרומיה בכמה בתי זכוכית ולעיתים על צמח השושן (Lilium). מין זה נחשב למזיק באזורים ממוזגים, בעיקר, בהם הנמטודה פעילה בקיץ הגשום וחורפת בפקעים ובקודקודי צמיחה רדומים של פונדקאיה. הנמטודה מופצת בעיקר על-ידי חלקי צמח נגועים המשמשים לריבוי ומסוגלת לשרוד בהם במצב של תרדמת יובש לתקופות של כמה חודשים.

הדברה: שיטת ההדברה מגוונות וכוללות שמירת תברואה נכונה בבתי זכוכית על-ידי הרחקה והשמדת עלים נגועים, מניעת מגע בין עלים של צמחים שכנים ומניעת התזת מים על העלווה. בתנאי שדה ניתן להדביר את הנמטודה בקרקע על-ידי כרוב נח במשך מספר חודשים.

מינים נוספים של הסוג אפלנכואידס:

***A. subtenuis*, *A. fragariae*, *A. composticola***

המין סובטנואיס נגרם מנמטודות הנמצאות בשורשי הצמח. לפני מספר שנים זוהה בארץ בבצלים פגועים והוכח כי עיקר הנזק נגרם מנמטודות המצויות בשורשי הצמחים. חיטוי הבצלים במים חמים משפר את מצב הצמחים לאחר השתילה.

המין פרגריה זוהה בישראל בשנות ה-90 של המאה הקודמת על צמחי רוסקוס בחלקות מסחריות המחופות ברשתות ובשטחי מסחר של אקוניטום. נמטודה זו רב-פונדקאית וגורמת נזקים בעיקר לשרכים ולמיני משפחת השושניים, הרקפתיים והנוריתיים.

לסיכום :

**מעבר לטפיליות מחלטת על צמחים**

***Aphelenchoides*** – most species feed on fungi, few are facultative, fewer are absolute parasites.

***Ditylenchus*** – Few are mycophagous, one facultative and most are absolute parasites

***Anguina*** – All are absolute parasites

מרכבות יחסי טפיל-פונדקאי לפי הסדר הבא:

***Aphelenchoides* < *Ditylenchus* < *Anguina***

**6.4 נמטודות צמחוניות מסוגים הקרובים לאפלנכואידס**

פרק זה מתייחס לשני מיני נמטודות אשר אינם מוכרים בארץ, לפי שעה, אך הם בעלי חשיבות כלכלית בארצות אחרות בעולם, בשל תמותת העצים שהם גורמים. שתי הנמטודות שייכות לעל-משפחת האפלנכואידה ולשתיהן קשר לחרקים המשמשים להם נשאים (וקטורים).

נמטודות דקלי הקוקוס, רדינאפלנכוס קוקופילוס (*Rhadinaphelenchus cocophilus*): מין זה תוקף דקלי קוקוס ודקלי שמן באיים הקאריביים ובאמריקה הלטינית וגורמת למחלה הקרויה "טבעת אדומה". הנמטודות מתרבות ברקמת העצה בתוך הגזע ובעלי (כפות) הדקלים וגורמות להשחמת הריקמה. בחתך רוחב נראים האזורים הנגועים כפסים אדומים סביב לגזע ומכאן שם המחלה. כתוצאה מהאילוח בנמטודה, נושרות הכפות והעץ נובל. הנמטודות מעברות לצמחים ולחלקי צמח חדשים על-ידי חדקונית הדקל הנושאת אותן הן בתוך גופה והן על פניה. מחלה זו חמורה ביותר והעצים מתים בתוך 3 - 4 חודשים לאחר הופעת סימני הנגיעות הראשונים. עד כה לא נמצאו אמצעי הדברה יעילים, והדברה חלקית מושגת על-ידי עקירת העצים הנגועים וטיפול בחדקונית על-ידי קוטלי-חרקים.



נמטודת עץ האורן *Bursaphelenchus xylophilus* גורמת לתמותת עצי אורן ביערות יפן, ארה"ב ומערב אירופה. הנמטודה מעברת על-ידי חיפושיות הקליפה ובמיוחד על-ידי החיפושית *Monochamus alternatus*. הנמטודות חודרות לריקמת העץ דרך פציעות שעושים הנשאים. הנמטודות נודדות לעצה, מתרבות לאוכלוסיות ענקיות והורסות את תעלות השרף (resin). העצים נובלים כתוצאה מהפרעה בהובלת המים בצמח. מחלה זו חמורה אף היא, והעצים הנגועים מתים בתוך חודשים ספורים מאז הופעת התסמינים הראשונים.

## פרק ה - אינטראקציה (השפעה הדדית) בין נמטודות למיקרואורגניזמים

### יצחק שפיגל

פרק זה יידון באפיוני מגוון האינטראקציות בין נמטודות צמחוניות למיקרואורגניזמים שונים:

- אינטראקציה עם אורגניזמים סימביונטיים.
- נמטודות כמעבירות וירוסים הגורמים למחלות צמחים.
- אינטראקציה עם פתוגנים של נמטודות:

א. חיידקים. II. פטריות. III. נמטודות. IV. אקריות:

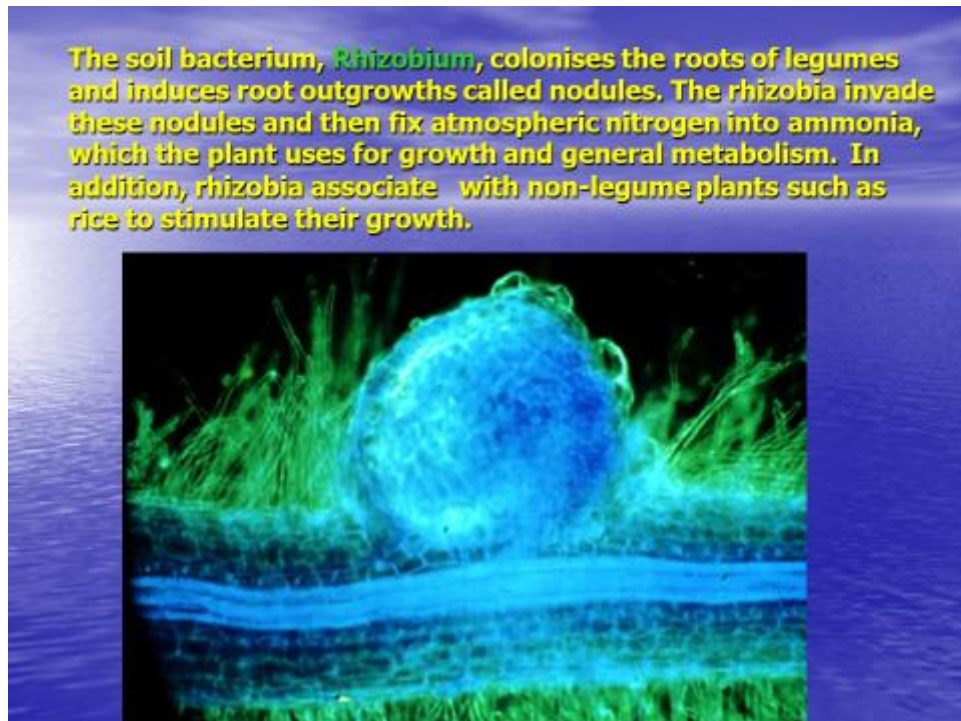
חלק זה יידון בהרחבה במסגרת הפרק הדין בהדברה ביולוגית של נמטודות  
צמחוניות.

#### 1. אינטראקציה עם אורגניזמים סימביונטיים

מיקוריזה: פטרייה סמביונטית העוזרת לשורש לקלוט מים ומינרלים, בעיקר זרחן שהצמח מתקשה לקלוט וייתכן גם אבץ וגפרית. יש אינדיקציות **להעלאת הסבילות** אך לא הוכח כי הפטרייה משנה הפרשות שורש או את הפיסיולוגיה של הפונדקאי ועל-ידי כך מאפשרת הקניית עמידות.

ריזוביום. האינטראקציה עם צמחי סויה נגועים ב- *Heterodera glycines* נחקרה רבות. נמטודה זו פוגעת קשות ביצירת הפקעיות ומנוונת את הקיימות. הנמטודה פוגעת בעיקר בביוסינטיזה של הפיגמנט האדום המצוי בקטנית ותפקידו בהעברת חמצן דרך הפקעית לבקטרואיד להבטיח יצירת פוספורילציה אוקסידטיבית. הפגיעה יכולה להעשות ב'שלט-רחוק'. עובדה זו הוכחה על-ידי מערכת split-root. האינטראקציה שתוארה עם *H. glycines* אינה תואמת יחסי קטנית – נמטודה אחרים. לדוגמא, זחלי נמטודה יוצרת עפצים

התוקפים סויה חודרים לשרש ויוצרים תאי ענק ועפצים לצד הפקעות בלי לגרום נזק לתפקוד הפקעית. כנ"ל לגבי יחסי קטנית עם הנמטודה *Rotylenchulus reniformis*

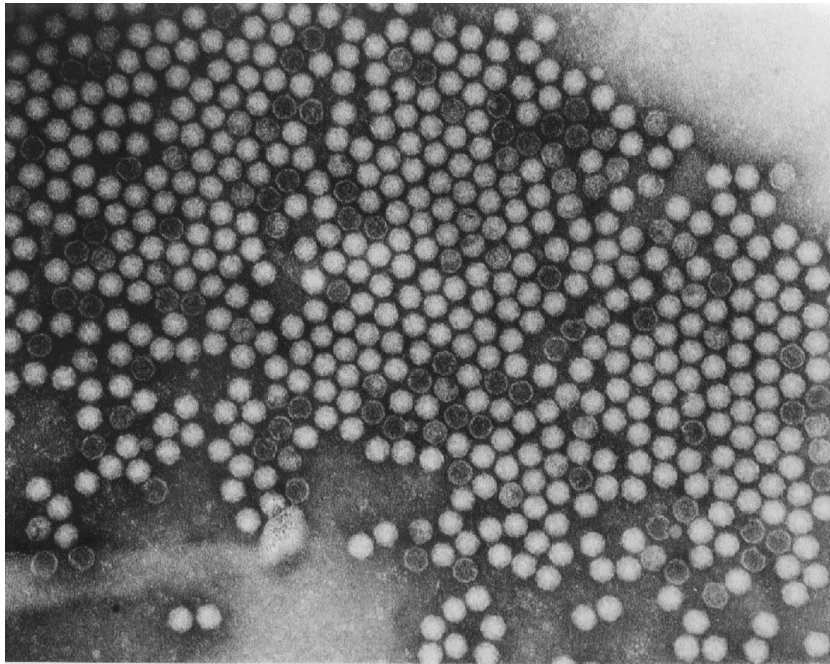


2. נמטודות כמעבירות וירוסים הגורמים למחלות צמחים

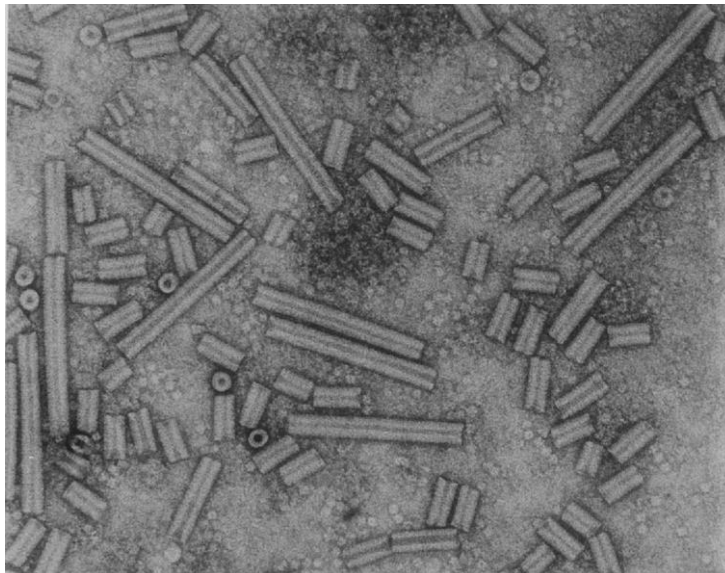
הנמטודות המעבירות וירוסים הן מסדרת הדוריליימדה :

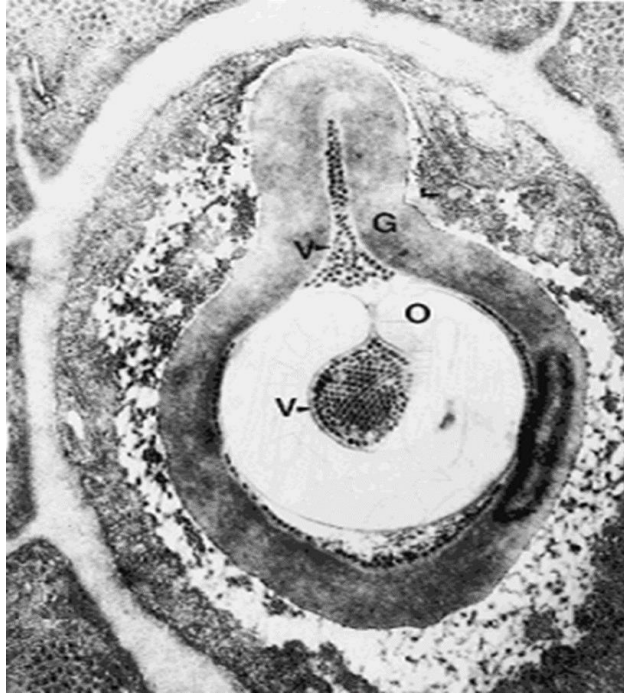
*Xiphinema* ו *Longidorus* -מעבירות וירוסים ממשפחת ה **Nepovirus**-בעוד ש-  
*Trichodorus & Paratrichodorus* מעבירות את ה **Tobraviruses**.-מקור הוירוסים  
 יכול להיות בעשבייה, זרעים או שתילים שהובאו לשטח והנמטודה מעבירה אותם למערכת  
 השורשים ומשם הנגע מתפשט סיסטימית לנוף.

**תמונה 11** - Nepovirus (Longidorus & Xiphinema)



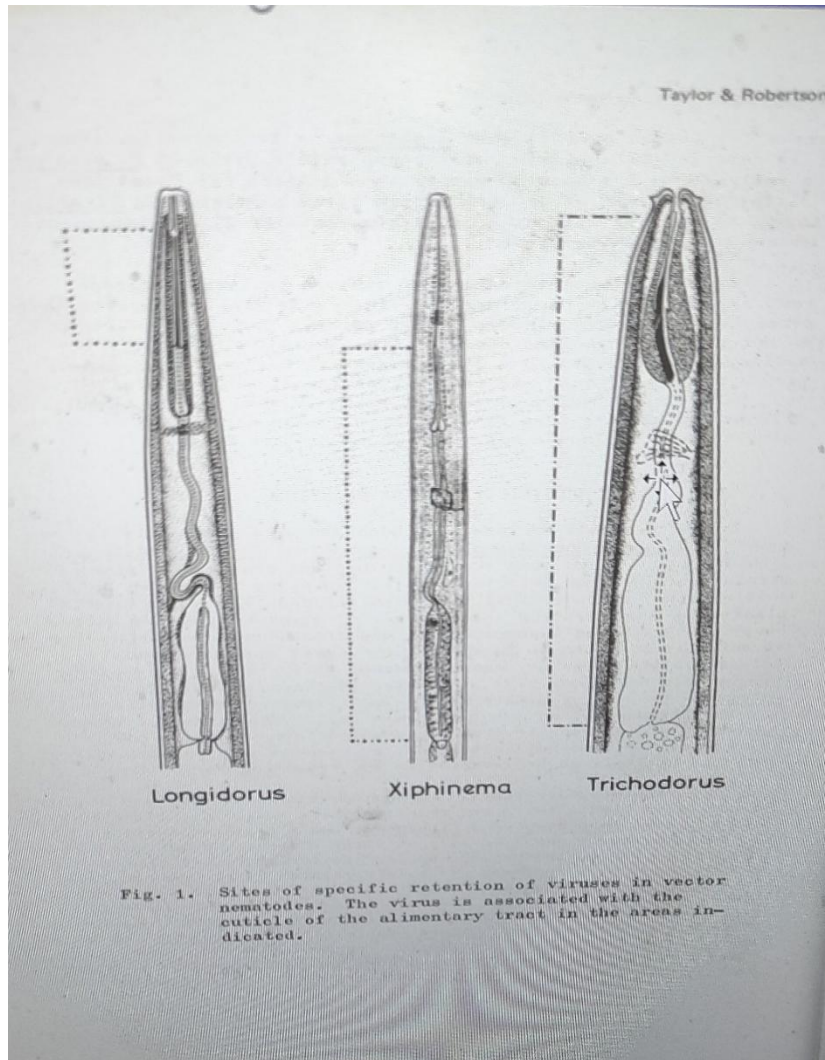
**תמונה 12** - Tobravirus (Trichodorus & Paratrichodorus)





**תמונה 13 - חתך רוחב באודונטוסיטילט של *Longidorus* בו מוצגים חלקיקי הוירוס (V) בחלל הדוקרן**

שלבי העברת הוירוס: שלב הקליטה (acquisition) משתנה מנמטודה אחת לרעותה ולרוב הגדלת הזמן מגבירה את יעילות העברת הוירוס. שלב השמירה (retention) המשתנה מסוג אחד לרעהו. בכל הנמטודות שלב זה מצוי באזור הוושט. הוירוסים עשויים להשמר עד לכדי 10 חודשים ואף יותר. בנמטודות שונות שלב ההדבקה וההעברה (inoculation & transmission) משתנה. זחלים ובוגרים מעבירים באותה יעילות וההעברה תתבצע אך ורק לתא צמחי חי.



**איור 3 - אתרי שמירת הוירוסים, באזורי הוושט, הספציפית לכל אחת מהנמטודות מהסדרה הדורילימית**

**ספציפיות :**

- וירוסים שונים יכולים להיות מעברים על-ידי קטור אחד.
- הימצאות הוירוס בתוך הנמטודה עדיין לא מהווה הוכחה להעברה ולצורך ההוכחה יש לבצע מבחני העברה.

- הספציפיות הינה רבה ביותר. לדוגמה: גזעים סקוטיים של וירוס raspberry ring spot & tomato black ring מעברים על-ידי *L. elongatus*, אך הגזעים האנגלים, מעברים על-ידי *L. macrosoma* & *L. attenuatus*, בהתאמה.

מנגנון העברת הוירוס: לא ברור עדיין.

הספציפיות נקבעת כנראה על-ידי קישור לדוקרן בשלב האסוציאציה, השמירה או הדיסוציאציה. לשינוי ה-pH בחלל הדוקרן יש כנראה תפקיד בתנועת הוירוס (התנתקות וקשירה לדוקרן). למולקולת ה-RNA-2 (אחד ממרכיבי הוירוס) יש כנראה תפקיד נכבד במנגנון שכן הוא המרכיב האחראי ליצירת ה-coat protein שלו כנראה תפקיד בקישור לנמטודה. יתכן ולמולקולות סוכר באתרי הקישור בנמטודה תפקיד במנגנון.

### 3. נמטודות כמעבירות חיידקים הגורמים למחלות צמחים ובעלי חיים

***Anguina, the Seed-gall nematode***: מחזור החיים ושאר אפיוני הנמטודה תוארו בפרק ד. בפרק זה נתאר את ההשפעה ההדדית של שני מיני נמטודה זו עם שני חיידקים המצויים איתם באינטראקציה.

הנמטודה *Anguina tritici*, הטפילה על דגניים כמו חיטה ושעורה, נושאת את החיידק *Clavibacter tritici*. השלוב יוצר קומפלכס פתוגני בשם Tundu.

הנמטודה *Anguina agrostis*, הטפילה על עשב השיפון (ryegrass), נושאת את החיידק *Clavibacter toxicus (rathayi)*. החיידק מפריש רעלן הרעיל למוח בקר הניזון מהעשב.

הנמטודה *'Anguina graminis'*, נושאת את החיידק *Rathayibacter festucae*. צבע מושבות החיידקים הינו ורוד-כתום.

מחזור החיים של הנמטודה והחיידק: זחל דרגה II של הנמטודה, הנושא את החיידק, חודר לצמח הפונדקאי ונישא על פני קודקדי הצמיחה. הנמטודות חודרות לתפרחת, עוברות שלושה נשלים והופכות לנקבות זכרים. הנקבה מטילה כמות רבה של ביצים, בוקע זחל

דרגה I וממנו דרגה II אשר נכנס לתרדמה. מתפתחים שלושה סוגי עפץ: חיידקים בלבד, נמטודות בלבד או משולב.

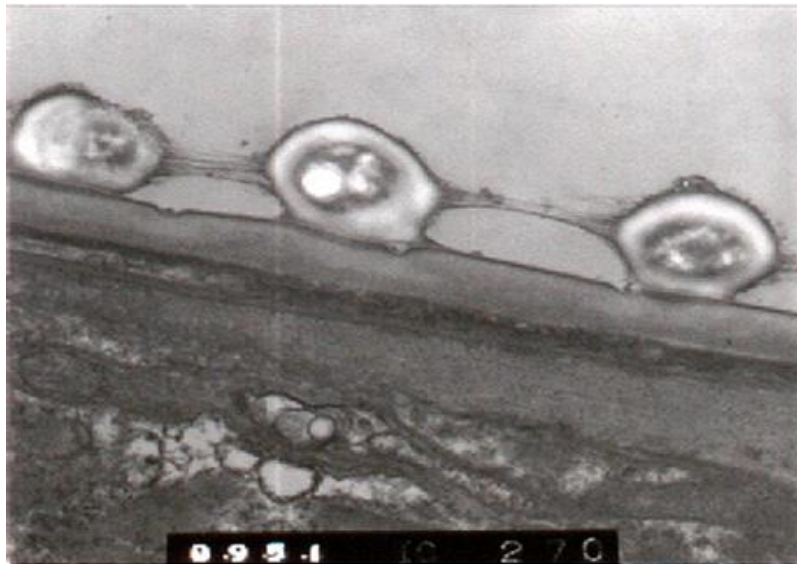


**תמונה 14** - זרעי עשב השיפון (*rye grass*) הנושאים, משמאל לימין: היקש (ללא נגיעות), נמטודות בלבד, חיידק + נמטודות וחיידק בלבד

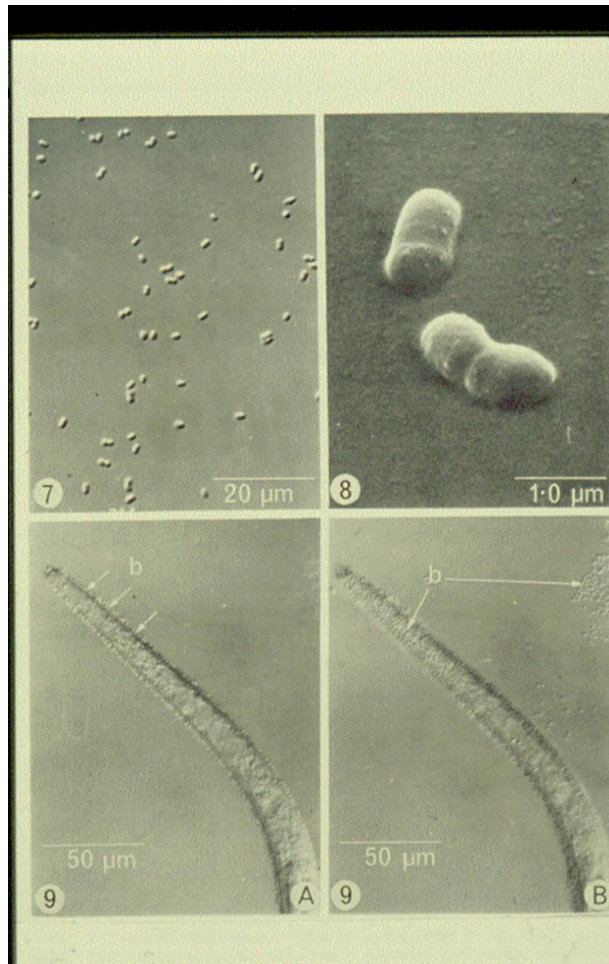
מנגנון קישור וספציפיות: מנגנון הקישור של החיידק לנמטודה וספציפיות הקישור מונעים על-ידי ה-surface coat של הנמטודה ומעטה ה-glycocalyx של החיידק. לנוכחות סוכרים ומולקולות קושרות סוכר חשיבות בקישור.



**תמונה 15.** שכבת מעטה הגוף העוטה את הקוטיקולה של הנמטודה מסוג אנגוינה  
*Surface coat of Anguina*



**תמונה 16** - קישור החיידק על פני שטח הנמטודה



**תמונה 17** - חיידקים (מיקרוסקופ אור, שמאל, ומיקרוסקופ סורק, ימין) וקישור החיידקים לפני שטח הנמטודה

## פרק ו – ניטור ובידוד נמטודות מהקרקע ומרקמות הצמח

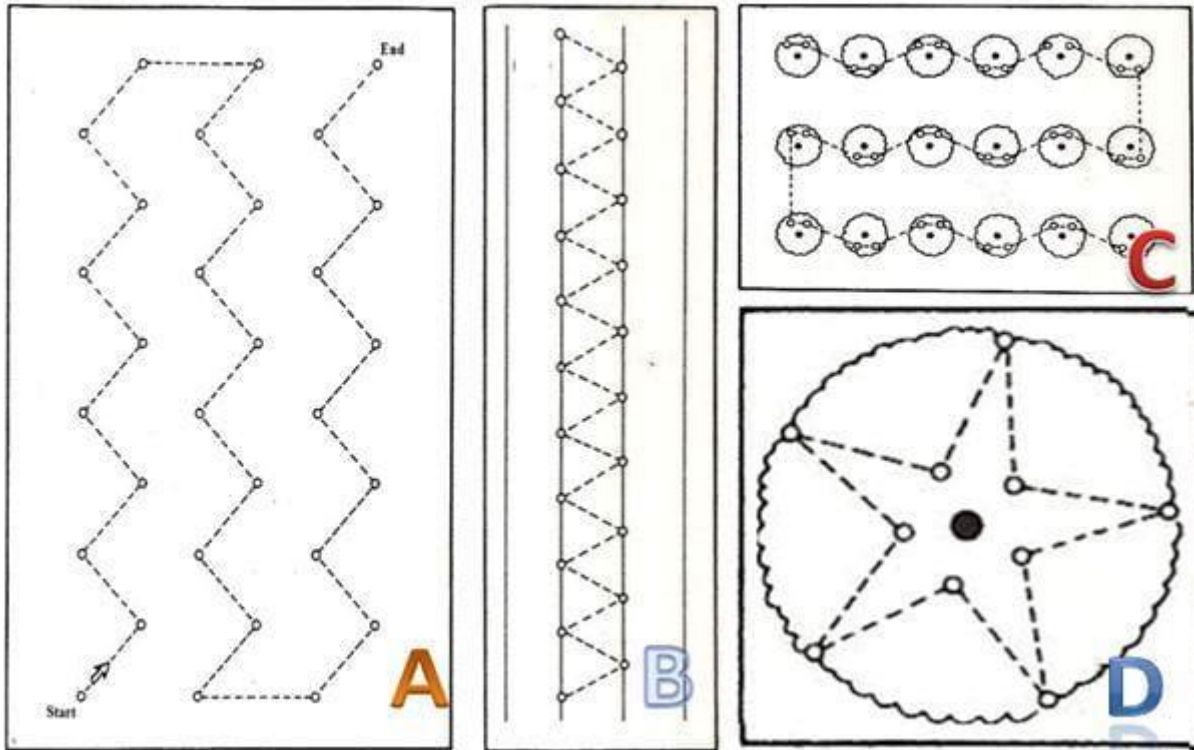
### יצחק שפיגל

#### דיגום הקרקע

השטח המיועד לדיגום מסומן ומחולק בהתאם לגודל השטח או הפונדקאי (הגידול הצמחי). כל נקודה על פני השטח המסומן ימוספר וכל דגימה נלקחת בעקבות הסימון מעומק של כ-15 ס"מ. רצוי ששטח הדיגום יהיה לח אך לא יבש או בוצי. מכל נקודה יוכנסו לשקית ויעורבו שלוש דגימות-בת. משקל כל דגימת-בת כ-150-200 גר. לכל שקית תוכנס תווית ממוספרת בהתאם. במעבר בין אזורים רצוי לשטוף את כלי הדיגום כדי למנוע העברת אינוקולום מאתר מאולח לאתר לא מאולח. את השקיות רצוי לאחסן בצידנית קירור או בארגז שיונח במקום מוצל או מקורר בעת הנסיעה. אין להשאיר שקיות עם דגימות חשופות לשמש שכן התייבשות עלולה לשבש את הליך הדיגום.



תמונה 18 - דוגמאות לכלי דיגום נמטודות בקרקע

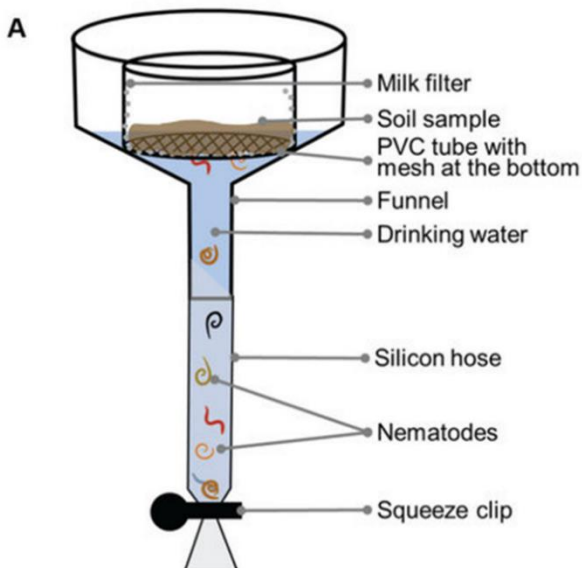


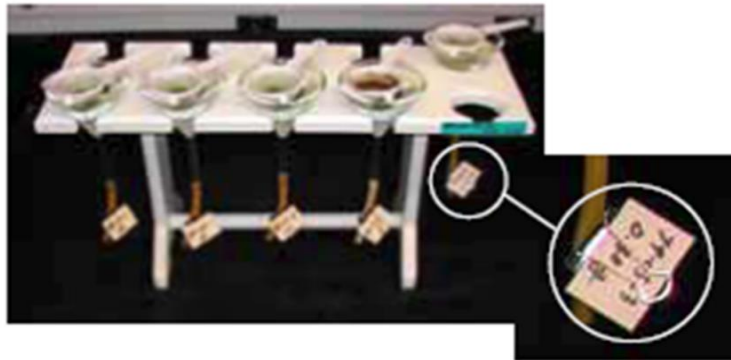
איור 4 - תבניות המוצעות לדגימת נמטודות מהקרקע: A. שדה גדול (למעלה מ-20 דונם); B שני שורות, מתוך ארבעה שורות גידול; C. גידול רב-שנתי; D. אזור גידול בית שורשים חשוד

#### מיצוי הנמטודות מדגימת קרקע

מכל שקית שנדגמה, נלקחת דגימת קרקע במשקל 100 גר'. הקרקע מוכנסת לכלי בנפח 1 ליטר ומעורבבת עם כ-800 סמ"ק מי ברז. לאחר הערבוב, ממתינים מספר דקות עד שהקרקע שוקעת בתחתית הכלי. את המים שופים בזהירות על גבי סדרה של נפות, כשהנפה העליונה הינה עם המש (mesh) הנמוך ביותר (כלומר מרווחי הרשת גדולים ביותר) והנפה התחתונה עם מרווחי הרשת הצפופים ביותר (מש גבוה) שאריות הלכלוך מהדגימה (שאריות שורשים וכו') אמורים להישאר בנפה העליונה בעוד הנמטודות אמורות להיאסף בנפה התחתונה. חוזרים על פעולה זו מספר פעמים. בסיום, מניחים את הנפה

התחתונה על גבי משפך ברמן (ראה תמונה). את הנמטודות הנוודות במורד המשפך אל נקודת האיסוף בקצה המשפך אוספים כעבור מספר שעות, כתלות בגודל הנמטודה הנדגמת: רוב הנמטודות הגדולות מהסדרה הדוריליימדיית (כסיפנמה ולונגידורוס) תרדנה בתוך שעתיים עד שלוש שעות, בעוד לזחלים של נמטודת ההדר או הנמטודות היישובות, יש להמתין לפחות 12 שעות. אפשרות נוספת הינה הנחת 100 גר' קרקע על הנפה המתאימה (גודל המש בהתאם לנמטודה הנדגמת), והנחת הנפה (בזהירות!) על משפך הברמן כך שהמים במשפך ירטיבו היטב את הדגימה אך לא יציפו אותה. שיטה זו מהירה יותר אך היא טומנת בחובה שתי בעיות: הראשונה, לא בטוח שכל הנמטודות בדגימת החול תצאנה ותעשה דרכן במורד המשפך והשנייה, יש סיכוי לקבל דגימת נמטודות מלוכלכת בקצה המשפך, גבוה יותר, עובדה שתקשה בהמשך על זיהוי הנמטודות. את תרחיף הנמטודות במים שנאסף מתחתית המשפך מעבירים לצלחת ספירה והזיהוי האיכותי והכמותי יתבצע בעזרת בינוקולר, ובמידת הצורך מבעד למיקרוסקופ.





Example of the funnel method of extraction with rubber tube clipped and labeled at the base. Nematodes will be concentrated just above the clip.

נמטודת הקיסטה של תפוחי אדמה, למשל, המצויה בדגימת קרקע, מופרדת משאריות של חומר אי-אורגני על-ידי מכשיר הנעזר בהצפה במים. מכשיר זה קרוי משפך פנוויק (Fenwick Cans)

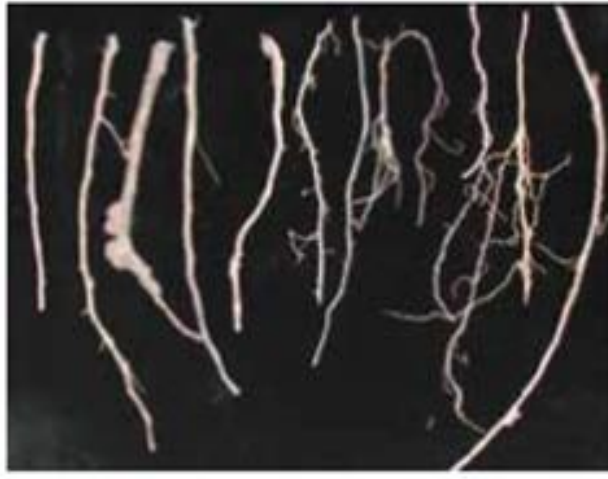


בבואנו להעריך את מידת הנגיעות של הנמטודה יוצרת העפצים בשדה, נהוג לבצע **הערכה** של האחוז מהשורש המאוכלס בעפצי הנמטודות. שיטה זו מהירה מאוד אך אינה מדויקת! שכן:

1. האבחון תלוי במיומנות המאבחן.
  2. האבחון הינו סובייקטיבי (כתלות במאבחן. מאבחנים שונים עלולים לקבוע דרגת נגיעות שונה במעט) .
  3. לעיתים בעפץ אחד שוכנות יותר מאשר נקבה אחת.
  4. גודל העפצים עשוי להשתנות בהתאם למיקום על פני השורש ובהתאם לפונדקאי.
- דרגת הנגיעות נקבעת, בדרך כלל, על פני סקאלה מ 0 עד 5, כך ששורש ללא עפצים יקבל דרגה 0, כ-20% נגיעות = דרגה 1, 40% = דרגה 2, 60% = דרגה 3, 80% = דרגה 4, ושורש מאוחלס כולו בעפצים יקבל את הדרגה המכסימלית – דרגה 5.
- כאמור, הערכת דרגת הנגיעות מאפשרת הערכה של מידת הנזק הנגרם או עשוי להגרם לצמח. מקובל להעריך כי צמחים נגועים ששורשיהם הערכו עד דרגה 2, לא ישאו בנזק כלכלי משמעותי בגין הנגיעות, בעוד שמעל דרגת נגיעות זו צפוי נזק כלכלי לגידול בהתאם לרמת הנגיעות.



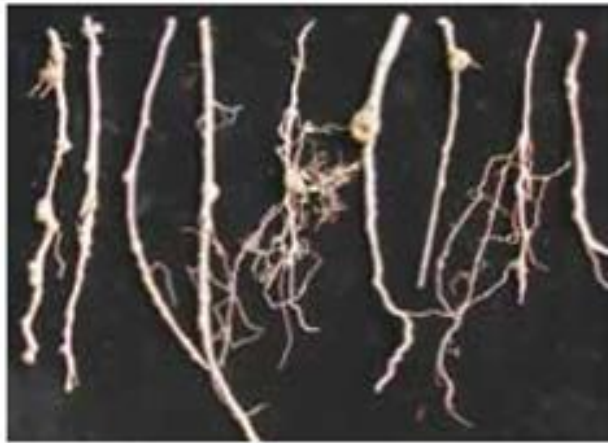
1. No galls observed, feeder roots intact.



2. At least one gall observed.



3. Numerous galls, about 50% of roots affected.



4. Numerous galls, most roots affected.



5. Heavy galling on most roots, with necrosis, and feeder roots heavily affected or absent.

Root-knot gall scoring on lettuce



1. No galling damage.



2. Slight galling.



3. Mild galling.

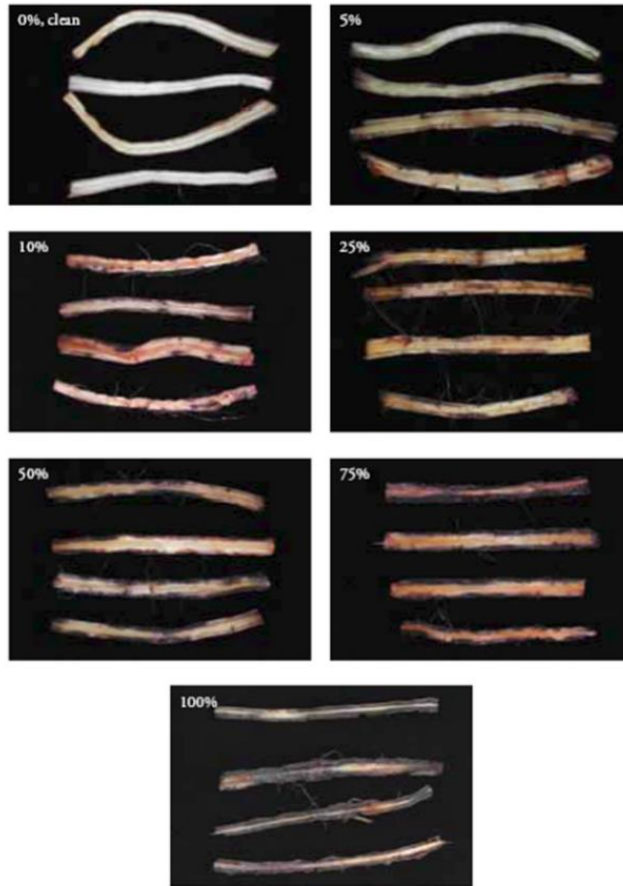


4. Moderate galling.



5. Severe galling.

Lesion scoring for banana roots  
Adapted from Paul Speijer and Dirk De Waele (1997).

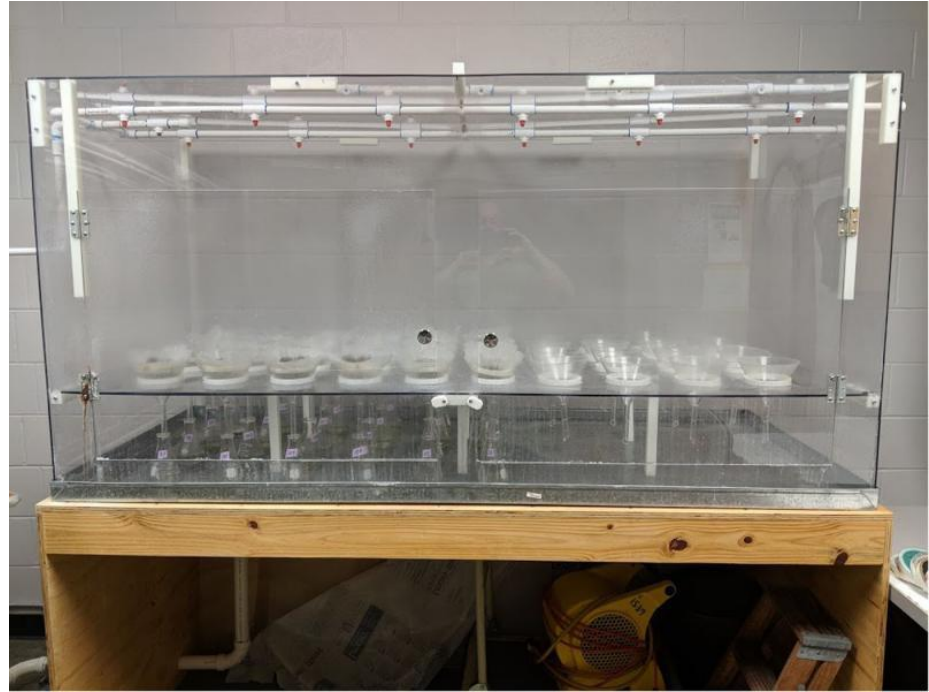


### תמונה 19 - הערכת נגיעות על שורשי בננה הנגועים בנמטודה הסלילנית

#### מיצוי נמטודות מחלקי צמח שונים

נמטודות המצויות בחלקי שורשים, עלים, או מקטעי פקעות ובצלים ניתן למצות באמצעות תא ערפול (Mist chamber). משקל מוגדר של חלקי הצמח מונחים על נפה המונחת על משפך ברמן כך שהמים במשפך מכסים את החלק הצמחי. המשפכים מאוחסנים בתא הערפול למשך כ-24 שעות וכל העת מתבצע ערפול של מים בתוך התא. הנמטודות מגיחות מהחלק הצמחי לתוך הנפה ויורדות במדרון המשפך ונאספות בתחתית המשפך. בסוף

ההליך נאספות הנמטודות [על-ידי פתיחת ה'קליפס' (מההדק)] ומבאות לזיהוי איכותי וכמותי באמצעות בינקולר.



## פרק ז – הדברת נמטודות טפילות על צמחים

יוג'י אוקה ויצחק שפיגל

**פרק זה מוקדש לזכרו של אייל כהן ז"ל, מנהל בכיר בחברת 'קופיה', שהלך מאיתנו בטרם עת, שותפנו הנאמן בפרויקט לבניית תכשיר להדברה ביולוגית של נמטודות צמחוניות (פרויקט "נמטואיט").**

חקלאים נאבקו עם נמטודות טפילות על צמחים עוד לפני שהמידע על המזיק היה מצוי בידם, תוך שימוש בשיטות חקלאיות כגון סניטציה, מחזור יזרעים, כרב שחור (אי זריעה), בחירת צמחים המפרישים חומרים בעלי פעילות נמטוצידית וכו'. האירוע המהפכני בהדברת נמטודות היה פיתוח קוטלי נמטודות וזנים עמידים לנמטודות. בפרק זה מוצגים מספר שיטות להדברת נמטודות: הדברה כימית, אגרוטכנית, פיזיקלית, ביולוגית ומשולבת.

### הדברה כימית

#### 1. חומרי חיטוי קרקע נדיפים ובלתי נדיפים

חמרים אלו משמשים כאמצעי הדברה, בעיקר בגידולים בעלי ערך כספי גבוה, למעלה מ-60 שנה. יישום קוטלי נמטודות פשוט יחסית ואינו דורש זיהוי מוקדם של הנמטודות או הבנת הביולוגיה שלהן. התרכובת הראשונה ששימשה להדברת נמטודות היתה פחמן דיסולפיד ( $CS_2$ ) אשר שימשה בעיקר להדברת פילוקסרה בכרמים. בשנת 1811 תרכובת זו שימשה להדברת נמטודת הקיסטה של סלק הסוכר, *Heterodera schachtii* ולאחר מכן, נמטודות העפצים. מאוחר יותר פותחו מספר חומרי חיטוי קרקע נדיפים, כולל כלורופיקרין (אשר שימש כגז מדמיע במלחמת העולם הראשונה), אתילן דיברומיד, (EDB) דיברומוכלורופרון, (DBCP) מתיל ברומיד, תערובת דיכלורופרופאן-דיכלורופרופן (D-D) וכמה תרכובות משחררות מתיל איזותיוציאנטים, (MIT) כגון מתאם

סודיום EDB, D-D ו. DBCP-שימשו בעיקר להדברת נמטודות, בעוד שאחרים היו חומרי חיטוי קרקע כלליים להדברת עשבים, פטריות וחרקים, שגם להם הייתה פעילות נמטוצידית במידה מסוימת. רוב חומרי החיטוי הללו פותחו מסוף המאה ה-19 ועד אמצע המאה ה-20. לאחר יישום בקרקע, הפאזה הגזית של חומרי החיטוי מתפשטת בין חלקיקי הקרקע, יוצרת מגע עם הנמטודות וקוטלת אותן. חלק גדול מחומרי החיטוי הללו (D-EDB, DBCP) נאסרו בשל רעילותם לסביבה ולבני אדם. השימוש במתיל ברומיד, ששימש כחומר החיטוי העיקרי של הקרקע במשך עשרות שנים, הופסק ב-2005 ברוב המדינות המפותחות וב-2015 במדינות המתפתחות. מספר תכשירים המבוססים על 1,3-דיכלורופרופן שהוא החומר הפעיל של D-D בלי או יחד עם כלורופיקרין או עם חומר משחרר MIT החליפו את המתיל ברומיד; עם זאת, היעילות שלהם בדרך כלל נמוכה יותר, והשימוש בהם הוגבל באזורים מסוימים. דימתיל דיסולפיד (DMDS) הוא כנראה חומר חיטוי הקרקע המסחרי היחיד עם טווח רחב (יעיל נגד נמטודות, עשבים ופתוגנים פטרייתיים) שנכנס לשוק לאחר האיסור על מתיל ברומיד.

## 2. קוטלי נמטודות ישנים

הנמטיצידיים הישנים הבלתי נדיפים מבוססים על קרבמטים או זרחנים אורגניים ופותחו לאחר 1960, כולל תיאמין, פנסולפטיון, אלדיקארב, פנמיפוס, אתופרופוס, אוקסמיל, קרבופורן, קדוספוס ופוסטיאזאט. ניתן להשתמש בחומרים אלה לפני ואחרי השתילה או הזריעה מכיוון שבדרך כלל הם אינם פיטוטוקסיים. החומרים הללו מיושמים לקרקע כגרגירים או בתמיסה, והפעילות מתפשטת בקרקע עם המים. קוטלי הנמטודות הללו הינם מעכבי פעילות אנזימתית של acetylcholine esterase הקשור להעברת אותות במערכת העצבים. הם אינם הורגים נמטודות במינונים המיושמים בשטח, אך הם משתקים אותן. בהשתף החומרים מהנמטודות במים או בפרוקם בקרקע, הנמטודות המשותקות עלולות להתאושש ולהדביק צמחים. הנמטוצידיים הללו גם רעילים מאוד לבני אדם. המינון הקטלני החציוני (LD50) של החומרים הללו בחולדות, במתן דרך הפה, נע בין 0.5 ל-73 מ"ג לק"ג משקל גוף. בגלל רעילותם הגבוהה, הוגבל השימוש בהם ורובם הוסרו מהשוק.

### 3. קוטלי נמטודות חדשים

לפני האיסור בשימוש במתיל ברומיד ובמהלך הירידה בשימוש של רוב קוטלי הנמטודות מהדור הישן, החברות האגרוכימיקליים יזמו חיפוש אחר קוטלי נמטודות חדשים בעלי רעילות נמוכה. מבחינה טכנית, פיתוחם של קוטלי נמטודות מאתגר שכן המולקולה הכימית חייבת להגיע לנמטודות בקרקע. לאחר היישום, תנועת החומר עשויה להיות מוגבלת על-ידי ההשפעות הפיזיוכימיות של הקרקע ועל-ידי ההשפעות השליליות של פעילות מיקרוביאלית, כגון פירוק. עם זאת, למרות הקשיים הללו, בשנים האחרונות פותחו ושוחררו לשוק כמה מוצרים חדשים בעלי יעילות הדברה גבוהה ובטוחים לשימוש.

Fluensulfone: החומר פותח על-ידי חברת "אדמה" בארץ ונרשם לראשונה בארה"ב בשנת 2014 עבור מספר ירקות. הנמטוציד אינו קרבמט או זרחן אורגני, אלא שייך לקבוצה כימית חדשה heterocyclic fluoroalkenyl sulfones. בניגוד לנמטוצידים מהדור הישן, הפלואנסולפון רעיל הרבה פחות לבני אדם ולאורגניזמים שאינם מטרה. לדוגמה LD50 - לחולדות במתן דרך הפה נמוך מאוד, יחסית, נתון המצביע שהחומר בטוח פי אלף עד פי מאה מרוב הנמטוצידים הישנים. החיסרון של החומר נעוץ בפיטוטוקסיות שלו, המגביל את השימוש בו לפני שתילה וזריעה בלבד, למעט דשא.

אתר היעד או מנגנון הפעולה של fluensulfone בנמטודות נותר לא ברור. עם זאת, ייתכן כי החומר משפיע על מספר פונקציות הקשורות בתפקוד הנמטודות, בניגוד לזרחנים אורגניים וקרבמטים, כמו גם לנמטוצידי לקטונים מקרוציקליים Fluensulfone משפיע על תפקודי תנועה, שאיבת הלוע, הטלת ביצים והתפתחות של *Caenorhabditis elegans*, שהן נמטודות הרבה יותר עמידות לחומר מאשר זחלי *M. javanica*. כמו כן, נמצא כי החומר מעכב בקיעה של זחלי *Globodera pallida*.

התכונה המבדילה ביותר בין fluensulfone לבין הנמטוצידים הישנים היא פעילות נמטוצידית בלתי הפיכה; במילים אחרות, החומר הורג נמטודות על-ידי שיתוק בלתי הפיך. עם זאת, הוא משפיע ומשתק נמטודות הרבה יותר לאט מאשר זרחנים אורגניים. מעניין כי גם כאשר זחלים בשלב השני של *Meloidogyne spp* היו תנועתיים, לאחר חשיפתם ל-fluensulfone ולאחר מכן שטיפה במים, הזחלים איבדו בהדרגה את התנועתיות. פעילות

נמטוצידיית מובהקת זו של fluensulfone הופכת אותו ליעיל מאוד להדברת נמטודות, במיוחד עבור *Meloidogyne spp* כמו קוטלי נמטודות אחרים, הפעילות הנמטוצידיית של החומר משתנה בין סוגי נמטודות, ואפילו בין מינים באותו סוג. לדוגמה, נמטודות נודדות, כגון *Ditylenchus dipsaci*, *Bursaphelenchus xylophilus* ו-*Aphelenchoides spp*, היו הרבה יותר עמידות לחומר מאשר *M. javanica*.

Fluopyram: נמטוציד זה פותח על-ידי Bayer CropScience. החומר, השייך לקבוצת הפירידיניל-אתיל-בנזמיד, פותח לראשונה כקוטל פטריות נגד מספר פטריות פתוגניות, כמו *Pyrenophora Botrytis*, *Sclerotinia*, *Erysiphe* מאוחר יותר, והוא נרשם כקוטל נמטודות במספר מדינות. כמו קוטלי הנמטודות החדשים האחרים, ל-Fluopyram רעילות לבעלי חוליות ולחסרי חוליות. ה-LD50 של fluopyram הוא יותר מ-2000 מ"ג לק"ג זהו המשקל המומלץ עבור חולדות במתן דרך הפה, נתון זה מעיד על בטיחותו בהשוואה לחומרים הישנים.

Fluopyram: מדביר פטריות על-ידי עיכוב האנזים succinate dehydrogenase המשפיע על העברת אלקטרונים בהליך הנשימה במיטוכונדריה. בנמטודות, דווח כי התרכובת מעכבת קומפלקס (succinate-ubiquinone reductase) המעורב גם בנשימה המיטוכונדריאלית. מוטציה בקומפלקס זה בנמטודה החופשית *Caenorhabditis elegans* גרמה לעמידות ל-Fluopyram ולתרכובות הדומות מבחינה מבנית. עם זאת, ה-Fluopyram הוא קוטל הפטריות המסחרי היחיד של SDHI עם פעילות נמטוצידיית נגד *C. elegans*, *M. incognita* ו-*Rotylenchulus reniformis* בריכוזים נמוכים.

Fluopyram משפיע על נמטודות הרבה יותר מהר מאשר Fluensulfone כמעט 100% של זחלי *M. javanica* היו משותקים לאחר חשיפה של 24 שעות ל-2.0 מ"ג Fluopyram לליטר מים. אותו ריכוז של Fluensulfone דרש חשיפה של 48 שעות, ואחריה עוד תקופת אינקובציה של 24 שעות במים, על מנת להגיע לאותה רמה של שיתוק הזחלים. ניתן לכנות פלואופירם "נמטוציד אמיתי", הגורם לחוסר תנועה בלתי הפיך ומוביל למוות של נמטודות לאחר תקופת חשיפה קצרות בריכוזים נמוכים יחסית. ל-Fluopyram פעילות עיכוב קיעה גבוהה בהרבה כנגד ביצי *Meloidogyne* מאשר ל-Fluensulfone. עם זאת, הבקיעה

החלה לאחר שטיפת הביצים במים, אפילו מביצים שנחשפו ל-100 מ"ג Fluopyram לליטר למשך שלושה ימים, ואחוז הבקיעה הסופי היה קרוב מאוד לזה של ההיקש .

Fluazaindolizine: נמטוציד זה פותח על-ידי חברת Corteva Agriscience התרכובת היא סולפונאמיד מקבוצת האימידאזופירידין (imidazopyridine). יש מעט מאוד מידע זמין על הרעילות של Fluazaindolizine . ה-LD50 האקוטי עבור חולדות במתן אוראלי הוא יותר מ-1187 מ"ג לק"ג. השפעתו על אורגניזמים שאינם מטרה הוזכרה בקצרה. החשיפה של *Caenorhabditis elegans* בשלב בוגר ל-300 מ"ג לליטר לתקופה של מעל 120 שעות לא הייתה קטלנית. החשיפה המתמשכת של *Acrobeles buetschlii* , נמטודה בקטריופאגית, ל-Fluazaindolizine בריכוז של עד 250 מ"ג לליטר לא השפיעה על תנועתיות הנמטודה. התכונה הבולטת ביותר של Fluazaindolizine היא השפעתו האיטית על נמטודות, בניגוד להשפעה של 'תגובת בזק' על-ידי זרחנים אורגניים, קרבמטים וFluopyrami. חשיפה ליותר מ-1000 מ"ג לליטר של Fluazaindolizine למשך 24 שעות תגרום ככל הנראה למוות מהיר של זחלים של מיני *Meloidogyne* עם זאת, זחלי *Meloidogyne* שנחשפו ל-5 מ"ג לליטר של Fluazaindolizine אפילו למשך 24 שעות בלבד, ולאחר מכן שטיפה במים, איבדו את התנועתיות וכושר ההדבקה שלהם במהלך אינקובציה נוספת במים. פעילות נמטוצידית בלתי הפיך זו, גם לאחר שטיפה, דומה מאוד ל-Fluensulfone. מנגנון הפעולה של Fluazaindolizine אינו ידוע, אך הוא כנראה חדשני.

- Tervigo – Abamectin (Syngenta)
- Nemaquill – Plant extract ((מכתשים, אדמה)
- **Votivo – based on *B. firmus* (faced out recently)**
- Velum - Fluopyram (Pyridinylethylbenzamide) 500 g/l, Bayer
- Garland – Garlic extract
- Viva – Oxamyl ('תרסיס' י"ע מיובא)
- Nimitz – Adama (Machteshim)
- Agrocelon (1,3 D Chloropropen) - Agan

טבלה 1 - חומרי הדברה המיושמים בישראל כנגד נמטודות (עדכני לשנת 2024)

#### הדברה אגרוטכנית

#### סניצטציה

סניצטציה מהווה אמצעי יעיל ביותר למניעת כניסתן והתבססותן של נמטודות לשטח. התבססות בשדה או באדמת חממה לאחר פלישת נמטודות, תקשה ביותר על הדברתה, וכמעט בלתי אפשרית. חומרי ריבוי, כגון זרעים, פקעות ושתילים, חייבים להיות נקיים מנמטודות ומחלות ויש לרוכשם מספקים או משתלות אמינות. נטיעת שתילים, במיוחד עצים, שגודלו בקרקע נגועה בנמטודות, מייצגת את האופן הנפוץ מאוד להפצת נמטודות בשדות. ניתן ליישם שיטות מסוימות להדברת נמטודות בחומרי ריבוי ושתילים נגועים, כגון טיפול במים חמים, אך אלו אינן מומלצות למגדלים לא מיומנים מכיוון שהטיפול עלול גם להרוג את חומרי הריבוי או לא להדביר את הנמטודות ביעילות.

זנים עמידים

זנים עמידים לנמטודות, כמו אלו העמידים בפני פתוגנים צמחיים אחרים כגון פטריות ווירוסים, זמינים במספר גידולים. השימוש בזנים עמידים לנמטודות מהווה דרך יעילה, זולה וקלה להגן על יבולים מפני נזקי נמטודות. על אף שזנים עמידים רבים ידועים בקרב מיני צמחי בר, זנים עמידים בגידולים חקלאיים זמינים רק בגידולים מוגבלים, כגון עגבנייה, תפוחי אדמה, דגניים, עצי פרי מסוימים, ענבי מאכל ויין, פלפל וסויה, והם עמידים רק למספר קטן של מיני נמטודות. זנים עמידים לנמטודות עמידים בעיקר לנמטודות אנדופרזיטיות ישובות, כגון נמטודות עפצים וכיסטה. בזנים כאלה, הנמטודות יכולות לחדור לשורשי הצמח אך אינן יכולות לבסס את תאי ההזנה שלהן. לפיכך, הנמטודות אינן יכולות להתפתח לשלב הבוגר. זמינות נמוכה קיימת לגידולים עמידים נגד נמטודות נודדות, כגון מיני *Pratylenchus* ונמטודות גבעול ופקעת (*Ditylenchus*). העמידות המפורסמת והפופולרית ביותר לנמטודות בגידולי ירקות היא זו שבזני עגבניות לנמטודות עפצים. מקורו של גן העמידות (Mi) הוא מעגבנית בר (*Lycopersicon peruvianum*) בפרו, והגן הוכנס לעגבנייה תרבותית *Lycopersicon esculentum* לפני יותר מ-60 שנה. רבים מזני העגבניות שפותחו בעשור האחרון נושאים את הגן הזה. זני עגבניות בעלי גן זה עמידים למינים העיקריים של נמטודות עפצים *M. incognita*, *M. javanica* ו *M. arenaria*, אך רגישים ל *M. hapla*-עם זאת, השימוש האינטנסיבי בזני עגבניות עמידים לנמטודות הוביל להתפתחותם של אוכלוסיות הנמטודות עפצים השוברות את העמידות בכמה מדינות. בעיה נוספת בגן העמידות בצמחי עגבניות היא שהעמידות תלויה בטמפרטורה: בטמפרטורות קרקע מעל 28 מעלות צלזיוס העמידות עשויה להישבר. עמידות חשובה נוספת לנמטודות בגידולים שונים הן אלו לנמטודות קיסטות. נמטודות קיסטות הן הפתוגנים החשובים ביותר בתפוחי אדמה, סויה וסלק סוכר. מאחר וגידולים אלו גדלים בשדות פתוחים בקנה מידה עצום וערך היבול שלהם נמוך יחסית וכן ההדברה הכימית אינה תמיד משתלמת כלכלית, הרי שחשיבותם של זנים עמידים גבוהה. זני תפוחי אדמה עמידים לנמטודת הקיסטה בתפוחי האדמה *Globodera rostochiensis* פותחו ושחררו בשנות ה-80; עם זאת, אלה העמידים ל *G. Pallida* מין נוסף של נמטודת הקיסטה בתפוחי אדמה, שוחררו רק מאוחר

יותר גם במספר נמוך יותר, אך רמת העמידות עשויה להיות נמוכה מזו של *G. rostochiensis* זני סויה עמידים לנמטודת הכיסטה *Heterodera glycines* שוחררו בשנות ה-70; בחירת זנים עמידים לנמטודות בשדה מחייבת זיהוי הגזע של הנמטודות. מספר זנים עמידים לנמטודות קיסטות זמינים גם בחיטה ושעורה נגד *Heterodera avenae*.

### שתילים מורכבים

כנות עמידות לנמטודות העפצים זמינות בעצי פרי גרעיניים. קיימים מספר כנות עמידות לנמטודות העפצים וגם לנמטודות נודדות *Pratylenchus* spp. טכנולוגיית ההרכבה בגידולי ירקות נושאי פרי פותחה והשתמשו בה בעיקר ביפן ובקוריאה במשך כ-90 שנה לפני שהטכניקה התפשטה למדינות אחרות. שתילים מורכבים משפרים את הצמיחה על-ידי התגברות על עקות אביוטיות וביוטיות, כגון טמפרטורה נמוכה או גבוהה, מליחות ומחלות שוכנות קרקע שונות. השימוש בשתילים מורכבים הוא הפופולרי ביותר בגידולי דלועיים וסולאניים, כגון מלון, אבטיח, עגבנייה וחצילים. שיטת ההרכבה מאפשרת "החדרה" מיידית של עמידות או סבילות למחלות שוכנות קרקע בזנים מסחריים. החסרונות בשימוש בשתילים מורכבים נובעים מהעלות הגבוהה לשתיל ואי התאמה אפשרית בין השורש לנוף, מה שעלול לגרור הפחתת יבול, גם בתנאי שדה אופטימליים. כנות עמידות לירקות בפני נמטודות עפצים זמינות בעגבניות, חציל ופלפל ומהוות כלי חשוב מאוד להפחתת נזקי הנמטודות בממשק אורגני. כנות עגבניה העמידות לנמטודות נושאות אותן בעיות כמו זנים עמידים לנמטודות, כלומר, העמידות תלויה בטמפרטורה וזמינותם של גזעים שוברי עמידות, מכיוון שהכנות נושאות אותו גן עמיד. עם זאת, צמחי עגבניות מורכבים הם בדרך כלל סובלניים (tolerant) יותר מזני עגבניות רגישים שאינם מורכבים, גם כאשר הכנות נגועות בנמטודות עפצים.

מחזור זרעים

מחזור זרעים הוא מנהג מסורתי בחקלאות ומטרתו שמירה על פוריות הקרקע והפחתת אוכלוסיות המזיקים והפתוגנים מתחת לסף הכלכלי. מחזור זרעים המשתף צמחים שאינם מהווים פונדקאים למיני נמטודות מסוימים יכול להפחית את אוכלוסיות הנמטודות בשטח. צמח שאינו פונדקאי יכול להיות גידול בעל ערך כספי, או לא (גידול כיסוי). גידול כזה עשוי לשמש כזבל ירוק או למטרות אחרות: למשל להגדלת שיעור החנקן בקרקע על-ידי צמחים מקבעי חנקן, הדברת עשבים ומניעת שחיקת קרקע. יש להקדיש זהירות רבה לבחירת הגידולים (או אפילו הזנים), כמו גם גידולי הכיסוי, עבור המחזור הגידולי מכיוון שלמיני נמטודות מסוימים יש טווח פונדקאים רחב מאוד בעוד שלאחרים טווח הפונדקאים צר מאוד. יש לזהות את הנמטודות המאלחות את הקרקע לפני בחירת הצמחים. יעילות הדברת הנמטודות באמצעות גידולי מחזור עשויה להיות מאוד ספציפית לזני גידול ולנמטודות בשטח. טווח הפונדקאים עשוי להשתנות אפילו בין גזעים באותו מין של סוג הנמטודה. בבחירת הצמחים במחזור יש לשקול גם רגישות למחלות ומזיקים אחרים לפני הכנסת הגידול למחזור. ניתן למנוע נזקי נמטודות קיסטות בתפוחי אדמה, סויה, סלק סוכר ודגנים על-ידי מחזורי זרעים עם צמחים לא פונדקאים לאורך מספר שנים מכיוון שנמטודות אלו שורדות באדמה שנים רבות כקיסטות. בדרך כלל, לתקופת מחזור זרעים עם צמחים שאינם פונדקאים ניתן למנוע נזקים כלכליים הנגרמים על-ידי נמטודות הקיסטה לאורך ארבע עד שש שנים. מבין נמטודות הקיסטה, קל יותר להדביר את נמטודות הקיסטה של הדגנים מקבוצת *H. avenae* על-ידי מחזור מחושב היטב מכיוון שביצי הנמטודה בוקעים ללא תלות בגורמי הבקיעה המצויים בהפרשת שורש הפונדקאי.

עבור נמטודות בהן בקיעת הביצים מושפעת מהפרשות שורש הפונדקאי, כגון כמה מיני נמטודות הקיסטה, גידולים רגישים או עמידים המכילים גורמי בקיעה בהפרשת השורש עשויים לשמש כגידולי מלכודת.

עבור נמטודות בעלות טווח פונדקאי רחב, בעיקר נמטודות עפצים ונמטודות נודדות, נעשה שימוש במחזור הזרעים בגידולי כיסוי שאינם בעל ערך כספי, כדי להוריד את אוכלוסיות הנמטודות בשטח. גידולי כיסוי פוטנציאליים למחזור גידולים להדברת נמטודות כוללים:

עשב אמריקאי (*Aeschynomene americana*), עשב פאספלום (*Aspalum notatum*), קיקיון (*Ricinus communis*), שיפון (*Secale cereal*), שומשום (*Sesamum indicum*), דורה (*Sorghum bicolor*), כלאי דורה-סורגום סודאני (*Sorghum bicolor* × *S. bicolor*), קרוטלריה (*Crotalaria juncea*), טגטס (*Tagetes spp*), שעועית קטיפה (*Mucuna pruriens*), בקיה (*Vicia sativa*), ועוד.

### זבל ירוק וביופומיגציה

גידול כיסוי המשמש במחזור גידולים יכול להיות משולב באדמה כזבל ירוק כדי להגדיל את תכולת החומר האורגני והפוריות בקרקע ולהפחית את אוכלוסיית הנמטודות באמצעות עלייה במיקרואורגניזמים אנטגוניסטיים לנמטודות, היעדר צמחים פונדקאים או תרכובות קוטלי נמטודות המשוחררות בזמן פירוק הזבל. צמחים המכילים תרכובות בעלות פעילות נמטוצידית מועדפים כזבל ירוק לדיכוי אוכלוסיות נמטודות. כפי שהוזכר בסעיף הקודם, כלאי דורה וסורגום-סודני, המכילים פרה-קורסור לציאניד, משמש כזבל ירוק לנמטודות עפצים. צמחי זבל ירוק אחרים המכילים חומרים נמטוצידים או פרה-קורסרים הם, *Tagetes spp.*, *Crotalaria spp.* ו-*Brassicaceae*. חומרים רבים עם פעילות נמטוצידית בודדות מצמחים ממשפחת *Asteraceae*. החומר הידוע ביותר ממשפחת צמחים זו הוא-□ terthienyl המצוי בשורשי *Tagetes spp.* עם זאת, המעורבות של תרכובת זו באדמה ולא בתוך שורשי הצמח אינה ידועה. הכנסת עלווה או תמציות של *Tagetes spp* לקרקע הפחיתה אוכלוסיות נמטודות.

צמחים השייכים למשפחת המצליבים מצויים בשימוש נרחב כזבל ירוק להדברת מחלות שוכנות קרקע, כולל נמטודות. צמחים אלו מכילים גלוקוזינולטים (glucosinolates) המתפרקים לאיזותיוציאנטים (isothiocyanates: ITCs) בתהליך הפירוק בקרקע. תרכובות אילו דומות לחומר הפעיל (methyl ITC) הנוצר ממתאם סודיום, החומר המסחרי לחיטוי הקרקע. ל-Methyl ITC יש פעילויות נגד נמטודות, עשבים ופטריות. שיטת הדברה זו למחלות שוכנות קרקע, המשתמשת בתרכובות נדיפות משאריות צמחים בקרקע, נקראת "ביו-פיומיגציה". לפתית וחרדל הם הגידולים

העיקריים המשמשים לביו-פיומיגציה. נגזרות מרכיבי הגלוקוזינולטים ושינויים בריכוזיהם קיימים בגידולי *Brassicaceae* ושלבי ההתפתחות שלהם. גם רוקט (*Eruca sativa*) הובחן כצמח פוטנציאלי להדברת נמטודות בשל עמידותו הגבוהה לנמטודות עפצים ונוכחות הגלוקוזינולטים. שאריות צמחים אחרי קטיף של גידולי מצליבים, כגון ברוקולי, כרוב וכרובית, ניתן לשלב להצנעה בקרקע לצורך ביופומיגציה.

### תוספי קרקע אורגניים

יישום תוספי קרקע אורגניים, בעיקר קומפוסט, חיוני בחקלאות על מנת לשמור על פוריות הקרקע ומבנה קרקע המתאים לגידולים. השפעת תוספים אורגניים על נמטודות ידועה כבר עשרות שנים, וסוגים רבים של תוספים אורגניים שימשו להדברת נמטודות. תוסף אורגני המשמש להדברת נמטודות הוא חומר צמחי המכיל תרכובות בעלי פעילות נמטוצידית. תרכובות אלה עשויות להשתחרר בקרקע במשך פרק זמן קצר. מוצרי זרעים או עלים של עץ הנים או אזדרכת הודית (*zadirachta indica*) הינו התוסף עם הפעילות הידוע ביותר. מספר תכשירים מסחריים מעץ זה זמינים להדברת חרקים, נמטודות ומחלות פטרייתיות. תרכובות רבות, בעיקר לימונואידים, זוהו מצמח זה, ביניהם אזדירכטין (*Azadrachin*) שהוא התרכובת העיקרית להדברת מזיקים. סוג אחר של תוסף הוא כזה המשחרר חומרים רעילים במהלך הפירוק. התוסף הפופולרי והיישומי ביותר להדברת נמטודות הוא זבל בעלי חיים, עם או בלי תהליך קומפוסטציה. חומרים אורגניים נוספים המשמשים למטרה זו הם קמח זרעי כותנה, שלדי סרטנים, קמח נוצות, קמח עצמות, קמח דם, קמח קרניים, תפטיר פטרייתי וכו'. לחומרים אלו יש יחסי חנקן לפחמן גבוהים. כאשר חומרים אורגניים אלו עוברים תהליך פירוק על-ידי מיקרואורגניזמים בקרקע, משתחררת אמוניה. אמוניה, בריכוזים גבוהים, הורגת נמטודות ופטריית פתוגניות לצמחים. תוספים אלה מיושמים זמן רב לפני הזריעה או השתילה על מנת למנוע רעילות לצמח על-ידי האמוניה ותרכובות אחרות. המגבלות בשימוש תוספים אורגניים משחררי אמוניה להדברת נמטודות נעוצות בדרישת כמויות גדולות, אפשרות לרעילות לגידולים, עלויות גבוהות והסכנה הבטיחותית המלווה את היישום. בדרך כלל, נדרשות כמויות גבוהות של תוספים

אורגניים מקבוצה זו (מעל 1,600 ק"ג חנקן או 20 טונות תוספים ל-10 דונם) לצורך הדברת נמטודות, ויעילות הדברת נמטודות תלויה מאוד בתנאי הקרקע.

#### חיטוי קרקע רדוקטיבי

חיטוי קרקע רדוקטיבי למחלות שוכנות קרקע נוצר על-ידי הצנעת תוספים אורגניים בקרקע ולאחר מכן השקיה וכיסוי פני הקרקע ביריעת פלסטיק כדי לגרום לתנאים אנאירוביים. יישום סובין חיטה ואחריו הצפה וכיסוי פני הקרקע הדביר כמה מחלות, כולל פטרית *Fusarium* וחיידקים פתוגנים של צמחי עגבנייה. הצטברות חומצות אורגניות, כגון חומצות אצטית ובוטירית, נחשבה כאחת מהמנגנונים המעורבים בהדברת פתוגנים בשיטה זו.

### הדברה פיזיקלית

#### חיטוי סולרי

הליך חיטוי סולרי לקרקע פותח בישראל כשיטת הדברה פיזיקלית למחלות שוכנות קרקע ועשבים. כיסוי קרקע לחה עם יריעת פלסטיק בעונות החמות, בדרך כלל למשך חודש או חודשיים, מעלה את טמפרטורת הקרקע עד לכדי כ-50 מעלות צלזיוס בעומק של 10 ס"מ. טמפרטורת הקרקע המוגברת עשויה להרוג באופן ישיר גורמי מחלה בקרקע, מה שהופך את גורמי המחלה לרגישים יותר לחומרי הדברה כימיים או לאויבים טבעיים. חיטוי סולרי יעיל יותר בדרך כלל נגד גורמי מחלה פטרייתיים מאשר נמטודות מכיוון שהנמטודות נודדות משכבת הקרקע העליונה לעמוקה יותר לאחר חיסול הגידול. נמטודות הממוקמות בעומק של 30 עד 40 ס"מ או יותר מושפעות רק במעט מהחום הנוצר על-ידי חיטוי סולרי. עם שתילתם והתבססותם של הצמחים בקרקע לאחר חיטוי סולרי, הנמטודות נעות חזרה לכיוון פני הקרקע ומדביקות את השורשים. עם זאת, מספר דיווחים הראו כי חיטוי סולרי הדביר נמטודות באופן יעיל.

הצנעת תוספים אורגניים משחררי אמוניה לפני החיטוי הסולרי משפרת את יעילות הדברת הנמטודות. יישום קמח כותנה, קמח סויה ולשלת פטם בשיעורי יישום של 0.75 עד 2.0

ק"ג/מ"ר הגדיל את יעילות ההדברה של נמטודות עפצים *M. javanica*, *M. incognita* - בניגוד לחיטוי סולרי או יישום התוספים בלבד. ההנחה היא כי טמפרטורות קרקע גבוהות מגבירות את ריכוז האמוניה בקרקע, ויריעת הפלסטיק מונעת פליטת אמוניה, ושומרת אותה בקרקע לתקופות ארוכות יותר.

### הצפה

הצפה בשטח הגידול גורמת לתנאים אנאירוביים בקרקע ופוגעת בפתוגנים, לרבות נמטודות. בנוסף, כאמור לעיל, מספר חומצות אורגניות הרעילות לנמטודות נוצרות בתנאים אנאירוביים מחומרים אורגניים בקרקע. טכניקה זו ניתנת ליישום באזורים המשופעים במים, והאדמה מסוגלת לשאת מים במשך מספר שבועות או חודשים. יש להקפיד כי ניקוז השדה הנגוע בנמטודות לא יפיץ נמטודות לשדות קרובים. תקופת ההצפה עשויה להשתנות בהתאם למין הנמטודות ולשלב התפתחותן. ביצים נחשבות עמידות יותר לתנאי אנאירוביים.

### מים חמים, אידוי והקרנת מיקרוגל

יישום מים חמים מהווה שיטת הדברה נוספת באמצעות הטמפרטורות הגבוהות של המים. לדוגמה, הגמעת קרקע במים בטמפרטורה של 90 מעלות צלזיוס בסתיו או בתחילת האביב הפחיתה את נמטודות העלים *Aphelenchoides fragariae* בגידול הוסטה (*Hosta spp.*) במשתלות ובשטח. בסוף שנות ה-70 פותח ביפן אב טיפוס למערכת יישום מים חמים. המערכת הזרימה מים חמים (70 עד 95 מעלות צלזיוס) על פני הקרקע והעלתה את טמפרטורת הקרקע לרמה שהייתה קטלנית לפתוגנים, מזיקים וזרעי עשבים. למרות שהושגה יעילות הדברה טובה בשיטה זו, היא עשויה להתאים רק לאזורים קטנים בשל דרישה למים ולאנרגיית חימום.

אידוי קרקע ויישום מיקרוגל הן שיטות הדברה אחרות המבוססות על עליית טמפרטורת הקרקע. מספר שיטות משמשות לאידוי קרקע, אך היעילה ביותר למחלות שוכנות קרקע היא מערכת הלחץ השלילי, שבה מכניסים אדים בין פני הקרקע לכיסוי קרקע. את האדים מחדירים לתוך הקרקע בעזרת לחץ שלילי. עם זאת, קיטור הוא תהליך יקר בשל עלויות

האנרגיה הגבוהות שלו, והוא לא תמיד נחשב "ידידותי לסביבה" בגלל פליטת CO<sub>2</sub> במהלך הפקת קיטור על-ידי שריפת דלקים.

טכניקה נוספת להדברת נמטודות היא מיקרוגל באמצעותו מעלים את הטמפרטורות. נמטודות עץ האורן (*Bursaphelenchus xylophilus*) הודברו בעץ באמצעות ציוד מיקרוגל מסחרי של - 2.45.GHz פטריות ונמטודות בקרקע הודברו ביעילות באמצעות גלים של  $20 \pm 2,450$  מגה-הרץ. ביישום השיטה בשטח גדול, צריכת האנרגיה גבוה ועשויה להיות גורם כלכלי מגביל.

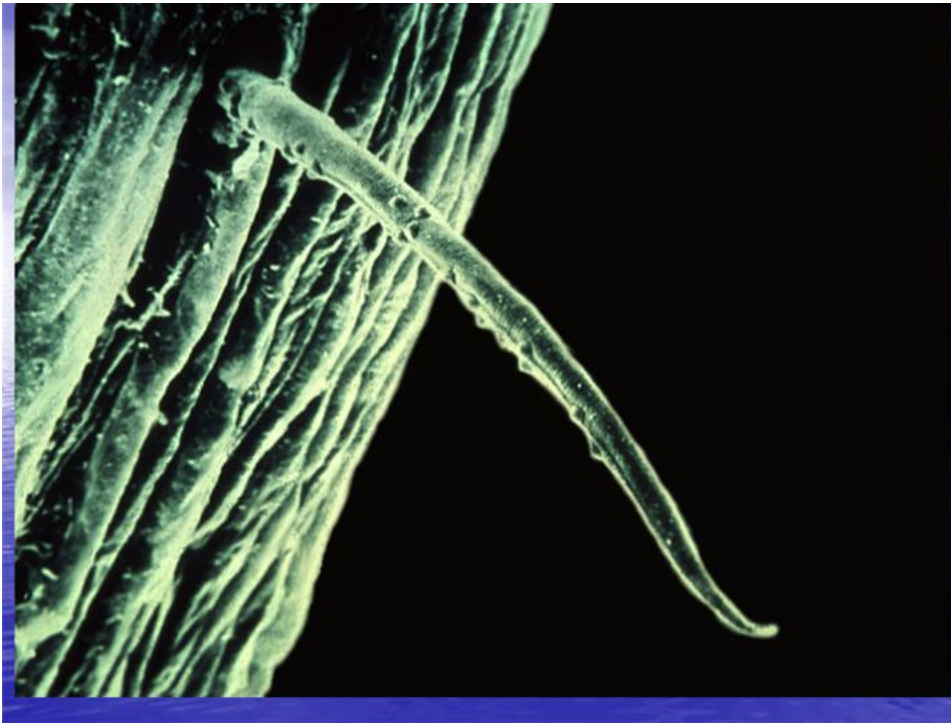
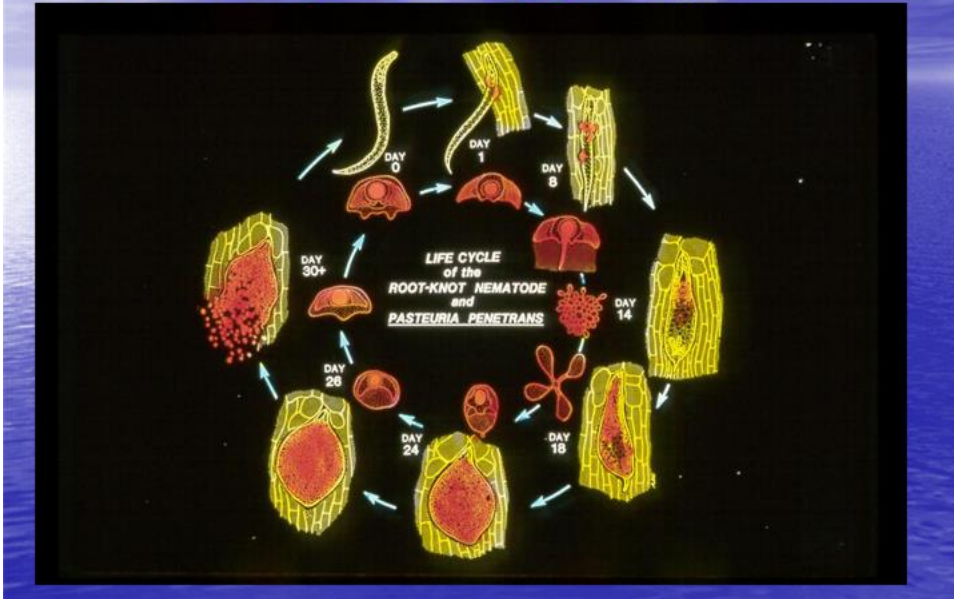
### הדברה ביולוגית

הדברה ביולוגית היא בדרך כלל פחות עקבית, פחות יעילה ופועלת לאט יותר בהשוואה להדברה כימית. הדברת נמטודות על-ידי אויבים טבעיים או אורגניזמים אנטגוניסטים יכולה להתבצע באמצעות שתי גישות עיקריות: הגישה הראשונה, הכנסת טפילים, טורפים או אורגניזמים אנטגוניסטים לקרקעות מאולחות בנמטודות והגישה השנייה, ריבויים של אורגניזמים אנטגוניסטיים הקיימים על-ידי מניפולציה של סביבת הקרקע, כגון הצנעת תוספים אורגניים בקרקע. בקרקע מצויים באופן טבעי מגוון טפילים וטורפים של נמטודות ואורגניזמים נוגדי נמטודות, בעיקר פטריות, חיידקים ונמטודות טורפות. ייצור כמויות גדולות של חלק מהאויבים / אנטגוניסטים הטבעיים הללו קל יחסית בגלל תכונותיהם הטפיליות הפקולטטיביות, אך יישומם בשדה לא תמיד מביא להדברה מספקת; מאידך, אויבים טבעיים מסוימים היעילים בהדברה ניתנים לריבוי אך ורק על הטרף שלהם, קרי נמטודות חיות. ייצור המוני ומסחור של טפילים אובליגטוריים מחייבים נמטודות חיות. יתרה מכך, יעילות הדברת נמטודות של תכשיר ביולוגיים מושפעת מאוד מסביבות הקרקע, וחלק מהאויבים הטבעיים ספציפיים מאוד למיני נמטודה מסוימים. עם זאת, קיימים בשוק מספר מוצרים מסחריים להדברת נמטודות המבוססים על אויבים או אנטגוניסטים טבעיים.

חיידקים

החיידק הנחקר ביותר ומי שנחשב כמבטיח מאוד להדברת נמטודות מקורו בסוג *Pasteuria*. חיידק זה הינו טפיל אובליגטורי ומאוד ספציפי למיני נמטודות. מיני *Pasteuria* הם חיידקים גרם חיוביים, יוצרים אנדוספור (נבג פנימי), וקרובים גנטית לבצילוס (*Bacillus*) ולקלוסטרידיום (*Colostridium*). החיידקים גדלים בתוך גוף הנמטודות, מתפתחים ומעכים את רביית הנמטודות, וגוף הנמטודות מתמלא בנבגים. מספר מינים של *Pasteuria* זוהו ממינים שונים של נמטודות, למשל *P. nishizawae*. זוהו על מיני *Heterodera* ו-*Globodera* ו-*Pratylenchus thornei*. החיידק הוכר כאמצעי פוטנציאלי להדברה ביולוגית לנמטודות העפצים במשך יותר משני עשורים. יישום נבגי החיידקים, אשר יוצרו על נמטודות עפצים על שורשי צמחי עגבניות, הפחית בעילות את מספר העפצים בשורשי העגבניה שמקורם בנמטודה *M. javanica*. עם חיידק זה בוצעו ניסויים רבים המוכיחים את כושרם להדברת נמטודות בגידולים שונים. אופיין האובליגטורי של גידול וריבוי החיידקים והספציפיות הגיאוגרפית שלהם, עיכב פיתוח שיטות ייצור בכנה מידה מסחרית. פריצת הדרך בייצור ההמוני של *P. penetrans* היה בהליך הרבוי על מצע מלאכותי. בשנת 2002 הודיעה חברת הזנק בארה"ב כי הצליחה לייצר את החיידק בתנאי *in-vitro* וחברת סינג'נטה, שרכשה את חברת ההזנק, הוציאה את המוצר הראשון המבוסס על נבגי החיידק שיוצרו בתנאי *in-vitro*. המוצר מכיל *P. nishizawae* ומשמש לטיפול בזרעי סויה כנגד *H. glycines*

***Pasteuria* life-cycle on root-knot nematode, *Meloidogyne* sp.**



תמונה 20 - זחל מדרגה 2 של הנמטודה יוצרת העפצים, הנושא את החיידק *Pasteuria penetrans*, החודר לשורש הפונדקאי

מוצר מסחרי נוסף המשמש להדברת נמטודות והמבוסס על נבגי חיידק הוא החיידק *Bacillus firmus*. התכשיר שיושם ב-200 ו-400 ק"ג ל-10 דונם היה יעיל בהפחתת מספר העפצים והגדלת גובה ומשקל צמחי העגבניות ביחס להיקש שלא טופל בשדה המאולח בנמטודות עפצים. המוצר הפחית באופן משמעותי את אוכלוסיות הנמטודות ואת נגיעות השורשים בגידולים אחרים כגון, מלפפון, פלפל, שום וכמה עשבי תיבול. טיפולי קרקע בחיידק משפר מדי פעם את הצמיחה, כנראה בשל העובדה שהמין ידוע כחיידק המייצר פיטו-הורמונים ומסיס פוספטים בקרקע. בשל השפעה זו פותחה פורמולציה מסחרית לטיפול בזרעים. ברם שיווק המוצר בישראל על-ידי חברת לוכסנבורג פסק לאחרונה. בנוסף לטיפולת הישירה של חיידקים על נמטודות, חלק מהחיידקים מפחיתים, בעקיפין, נזקי נמטודות או מגבירים את עמידות הצמח לנמטודות. חלק מהחיידקים שוכני אזור השורשים, המכונים "plant-growth promoting rhizobacteria (PGPR)" דווחו כמגבירים את צמיחת הצמח. כמה דיווחים הצביעו על כך שהשימוש ב-PGPR - במצע השתילים משפר את הצמיחה ומפחית מדי פעם נזקים הנגרמים על-ידי נמטודות עפצים, כמו גם ממחלות שוכנות קרקע אחרות. חיידקים אלו הם בעיקר מהסוגים *Bacillus* ו *Pseudomonas*.

### פטריות

מיני פטריות מהסוג *Arthrobotrys*, *Dactylaria*, *Dactylella*, *Hirsutella* ו- *Monacrosporium* מצויים באינטראקציה עם נמטודות על-ידי יצירת מלכודות, כולל רשתות דביקות, טבעות, נבגים וטבעות. פטריות אלו הן פטריות טפיליות פקולטטיביות שניתן לגדלן על מצע מלאכתי. נעשו מספר ניסיונות לפתח מוצרים להדברת נמטודות המבוססים על פטריות טפיליות אלו. עם זאת, לא תמיד הושגה הדברה מספקת, כנראה בשל שיעורים נמוכים של היווצרות מלכודות, אשר עשויות להיות תלויות מאוד בצפיפות הנמטודות ובהתבססות הפטריות בקרקע.

מספר פטריות יכולות להדביק קיסטות וביצי נמטודות. הפטרייה *Pochonia* (*chlamydosporia* (= *Verticillium chlamydosporium*)) נחקרה על הפוטנציאל שלה

כאמצעי להדברה ביולוגית, מכיוון שניתן לגדל פטרייה זו (טפיל פקולטיבי) בקלות, יחסית. הפטרייה בעלת כושר הדבקה של נקבות וביצים בנמטודות הקיסטה, נמטודות עפצים, ונמטודות אחרות. אחד הקשיים בפיתוח מוצרים מסחריים באמצעות הפטרייה הוא המגוון הגנטי המצוי בין אוכלוסיות שונות באזורים שונים. לפיכך, נדרשת בחירה קפדנית של בידודים עבור נמטודות המטרה. תבדיד נבחר של *P. chlamydosporia var. catenulate*. יושם בצפיפות דומה לזו המופיעה באופן טבעי בקרקעות והתוצאה היתה הפחתה של אוכלוסיית הנמטודות. הפטרייה הפחיתה משמעותית את ההדבקות של *M. incognita* בגידולי עגבניות בשילוב עם מחזור זרעים.

פטרייה טפילית פקולטיבית נוספת היא *Paecilomyces lilacinus* המסוגלת להדביק נקבות וביצים של נמטודות עפצים ונמטודות קיסטה. מספר בידודים של הפטרייה נבדקו כנגד נמטודות עפצים, ותבדיד אחד מהפיליפינים (PL 251) פותח לשימוש מסחרי. על אף שמספר בידודים קרובים מאוד בזהותם בודדו ממחלות פטרייתיות בבני אדם, התבדיד המשמש להדברת נמטודות בטוח לבני אדם מאחר והוא אינו מייצר מיקוטוקסינים ואינו יכול לגדול בטמפרטורה של 36 מעלות צלזיוס. מספר מוצרים המבוססים על אותה פטרייה פותחו להדברת נמטודות זמניים בשוק.

בדומה לחיידקים אנטגוניסטים, חלק מהפטרייות, בעיקר פטריות אנדופיטיות (פטריות שוכנות תוך שורש), מגבירות את עמידות הצמח לנמטודות.

מנגנונים אפשריים המעורבים בהגברת סבילות הצמחים לנמטודות על-ידי פטריות הם:

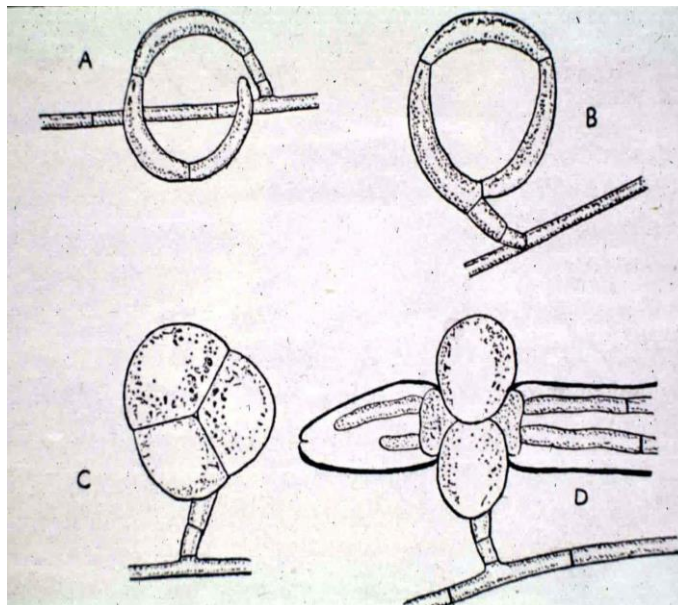
- 1) עיכוב חדירת נמטודות לשורש על-ידי התבססות פיזית של הפטריה בשורש.
- 2) הפעלת תגובות הגנה של הצמחים על-ידי הפטריה נגד פתוגנים.
- 3) ייצור מטבוליטים רעילים לנמטודות.
- 4) הפרעה בתהליך איתור שורשי הפונדקאי על-ידי הנמטודות כתוצאה משינוי הפרשת השורשים.

מספר מיני *Trichoderma* כולל *T. harzianum* *T. koningii* *T. lignorum* משמשים להדברת נמטודות טפילות על צמחים. בניסויי חממה, טיפול בקרקע עם תכשירי *T.*

*harziamun* במצע סובין וכבול הפחית את דרגת הנגיעות בשורשים והגדיל את משקל  
הנוף הטרי של עגבניות שדה הנגועים ב-*M. javanica*.



תמונה 21 - Ring traps



תמונה 22 - מופעים שונים של תפטירי פטריות הלוכדות נמטודות

נמטודות טורפות

הרעיון להשתמש בנמטודות טורפות כדי להדביר נמטודות טפיליות על צמחים הוצע לפני כמעט 90 שנה. הובחנו שלוש סדרות של נמטודות טורפות: סדרת הדוריליימדה, המונונכואידה והדיפלוגסטרידה.

בניגוד לנמטודות אנטומופתוגניות שפותחו כתכשירי הדברה ביולוגית מסחריים למזיקי חרקים, לא פותחו מוצרים מסחריים המנצלים נמטודות טורפות נגד נמטודות טפילות על צמחים. ישנן מספר מגבלות לשימוש בנמטודות טורפות כמדביר ביולוגי לנמטודות צמחיות. הרבוי ההמוני של נמטודות טורפות, כגון אלה מהסדרה המונונכואידית, נתקל במספר קשיים:

- א. נמטודות אלה זקוקות לטרף (נמטודות) חי כמקור מזון.
  - ב. פוריותם הנמוכה מעכבת קבלת רבוי המוני.
  - ג. מחזור חיים יחסית ארוך.
  - ד. היעדר שלב עמיד לשרוד תנאים סביבתיים לא נוחים (להבדיל מהנמטודות האנטומופתוגניות שניתן בנקל להגיע לשלב עמיד).
  - ה. שיעור גבוה של קניבליזם. מחקרים מוקדמים על טורף מסדרת הדיפלוגסטרידה הראה פוטנציאל ליישום כתכשיר ביולוגי להדברת נמטודות טפילות על צמחים. יתרונה של נמטודה זו אשר גודלה על מצע חיידקים, שהיא אינה ברירנית למין הטרף ולנוכחות רובד החיידקים.
- סדרה של מחקרים על נמטודות טורפות אחרות מסדרת הדיפלוגסטרידים, כגון *M. longicaudatus* ו-*M. fortidens* הראו כי טורפים המשתייכים לדיפלוגסטרידה עשויים להיות מעמדים טובים כמדבירים ביולוגיים מהסיבות הבאות:
- א. ניתן לגדלם ולהרבותם על חיידקים.

ב. הם בעלי כושר טריפה גבוה

ג. מחזור חייהם קצר.

ד. בעלי שלב נעורים ומעבר לשלב העמיד לתנאי סביבה קשים.

ה. שיעור קניבליזם נמוך.

ו. מגוון רחב של אוכלוסיות נטרפות.

בתחילת שנת 2000, בודדה במחלקה לנמטולוגיה במכון וולקני, נמטודה טורפת מסדרת הדיפלוגסטרידה. הנמטודה הוגדרה תחילה כ- *Koerneria sudhausi* ושמה הוסב ל- *Allodiplogaster sudhausi*. בסדרת בדיקות שנערכו במחלקה הוכחה פעילותה וכושרה כנמטודה טורפת של נמטודות טפילות על צמחים מסוגים ומינים שונים, כגון הנמטודה יוצרת העפצים, נמטודת הקיסטה ופרטילנכוס. לנמטודה הותאם מצע גידול נוזלי הכולל, בין השאר, חיידקים שאינם פתוגניים לבעלי חיים ולצמחים. בעזרת חברה חיצונית שוכלל הגידול לקבלת רבוי המוני והוכנה פורמולציה המהווה בסיס לתכשיר מסחרי להדברה ביולוגית. נכון לכתיבת שורות אלה, ולאחר שנבחנה יעילותו בסדרת ניסויי שדה בישראל, התכשיר עובר סדרת בחינות בחו"ל.



**תמונה 23** - נמטודות טורפות, משמאל לימין: מונונכואידה (שים לב למבנה פה בצורת כוסית המצוידת בשן); מונונכואידה התוקפת זחל של נמטודת ההדרים. למטה: A. *sudhausi* הניזונה על צבר ביצים של הנמטודה יוצרת העפצים.

### קוטלי נמטודות טבעיים

#### מטבוליטים צמחיים

צמחים הם מקור פוטנציאלי של כימיקלים חדשים לפיתוח חומרי הדברה. פיטוכימיקלים בעלי פעילות נמטוצידית טובים בדרך כלל לסביבה ולבני אדם. לנמטוצידים ממקור צמחי מגוון גדול של מבנים כימיים, כגון אלקלואידים, פנולים, סוקיטרפנים, דיטרפנים,

פוליאצטילנים ונגזרות תיאניל בודדו ממשפחות צמחים שונים. חלק גדול מהפיטוכימיקלים הללו בודדו מצמחים ממשפחת המורכבים (Asteraceae) על אף שתרכובות רבות אשר מקורן מצמחים הינן בעלות פעילות נמטוצידית, השימוש בהן להדברת נמטודות בחקלאות כתמציות צמחים או תרכובות סינתטיות המבוססות על חומרים טבעיים מוגבל מאוד. שמנים אתריים מצמחים, שהם תרכובות נדיפות המופקות בעיקר מתבלינים וצמחים ארומטיים, נמצאים בשימוש נפוץ בתעשיית הרפואה, הקוסמטיקה והמזון. שמנים אלו ידועים כבעלי פעילות אנטי-מיקרוביאלית וקוטלי חרקים. אף נבדקו שמנים אתריים ומרכיביהם של כמה צמחים בהתייחס לפעילותם בקרקע כנגד נמטודות בתנאי *in-vitro*. שמנים אתריים שמקורם בצמחי מנטה, קימל, שומר, אורגנו, אורגנו סורי וטימין בר נמצאו בעלי פעילות נמטוצידית נגד *M. javanica* בריכוזים מעל 125 חל"מ בתמיסה ומעל 100 מ"ג לק"ג קרקע. המרכיבים העיקריים של שמנים אתריים אלה, כגון, t-anethole carvacrol, (+)thymol (-), ו-carvone נמצאו בעלי פעילות נמטוצידית. על אף ששמנים אתריים טבעיים יעילים בהדברת נמטודות בתנאי ניסוי, הרי כאשר רצה ליישם הדברה זו בשטח עלותם עשויה להיות גבוהה מדי.

#### מטבוליטים מיקרוביאליים

מספר מטבוליטים המופרשים על-ידי מיקרואורגניזם הובחנו כבעלי פעילות נמטוצידית. לדוגמה Avermectins מקבוצת הלקטונים המאקרוציקליים המיוצרים על-ידי *Streptomyces avermitilis* ידועים בפעילותם נגד חרקים, אקריות ונמטודות, ומשמשים כקוטלי חרקים, אקריות וכן נגד נמטודות בחיות משק ובית.

בשנים האחרונות התגלה כי לאבמקטין (B1a avermectin B1b) יש פעילות נמטוצידית נפותרה בהצלחה כמה מוצרים מסחריים כקוטלי נמטודות ליישום קרקע ולזרעים. מוצר המבוסס על מטבוליטים ותפטיר הפטרייה *Myrothecium verrucaria* פותח כקוטל נמטודות טבעי. דווח כי מוצר זה הדביר מספר מיני נמטודות חשובות מבחינה כלכלית, כגון

נמטודות עפצים, קיסטה ונמטודות נודדות. נמטודות טפילות על חרקים, המשמשות כאמצעי הדברה ביולוגית של חרקים, נושאות בגופן חיידקים סימביוטיים; למשל סוגי חיידקי *Xenorhabdus* הנישאים על-ידי סוגי נמטודות *Steinernema* וסוגי חיידקי *Photorhabdus* על-ידי נמטודות *Heterorhabditis*. מטבוליטים כגון-3,5-dihydroxy-4-isopropylstilbene ואינדול, המבודדים מהחיידק *P. luminescens* רעילים ל- M. incognita באופן דומה. חיידקי *Xenorhabdus* והמטבוליטים שלהם דיכאו את הבקיעה של *Meloidogyne* spp ובמקרים מסוימים גרמו לתמותה של הזחלים.

### הדברה משולבת

יישום אמצעי הדברה יחיד כנגד נמטודות בשטח, אינו מספיק בדרך כלל להדברה יעילה. אולם יישום שילוב של שיטות ההדברה המתוארות לעיל חיוני להפחתת נזקי הנמטודות, כל עוד ניתן לבצע שילובים אלו מבחינת העלות הכרוכה בכך, ההתאמה והזמינות. הדברת הנמטודות קשה יותר במהלך תקופת הגידול מאשר לפני השתילה או זריעה. לכן יש לעשות מאמץ מרבי לצמצם את אוכלוסיות הנמטודות בקרקע לפני עונת הגידול. לדוגמה, כאשר רמת אוכלוסיות הנמטודות גבוהה, ובשטח מתוכנן גידול בעל ערך גבוה, ראוי ליישם את שילובם של טיפול קרקע עם נמטוצידים, ושתילת זנים עמידים. בחקלאות אורגנית, ניתן לשלב גידול צמחי כיסוי, הצנעתם בקרקע, חיטוי סולרי, ושתילת זן עמיד. אם שיעור הזמן לגידול צמח כיסוי ארוך וכדי ליישמו נדרשות שיטות אינטנסיביות יותר, כגון שילובם של חיטוי סולרי ויישום תוספים אורגניים המשחררים אמוניה לפני השתילה הרי במהלך עונת הגידול, שיטות ההדברה הישימות תהיינה מוגבלות מאוד. יישום תכשיר כימי בעונת הגידול מוגבל בשל שאתיות החומר ביבול ובקרקע ואפשרות לפיטוטוכסיות.

## פרק ח – משיכה והכרת הפונדקאי (הצמח) על-ידי הנמטודה

### הצמחית הטפילה עליו

#### יצחק שפיגל

מסקירת הנמטודות הטפילות על צמחים מתבררים מספר הבדלים בין הנמטודות השונות במבנה המורפולוגי, באופן טפיליותן של הנמטודות על הצמחים (נמטודות אקטופרזיטיות, אקטו-אנדו פרזיטיות ונמטודות אנדו-פרזיטיות, כמו גם החלוקה לנמטודות נודדות או נמטודות יישובות), וכן הבדלים בתחום הפונדקאים של הנמטודות, ללא תלות באופן טפיליותן. סוגיה זו משכה את סקרנותם של חוקרים רבים בשל העניין הביולוגי והמדעי שיש לחקר הספציפיות שביחסי טפיל-פונדקאי, והן בשל ההשלכה המעשית העשויה להוביל להדברה בעתיד באם סוד השונות בתחום הפונדקאים יפוצח.

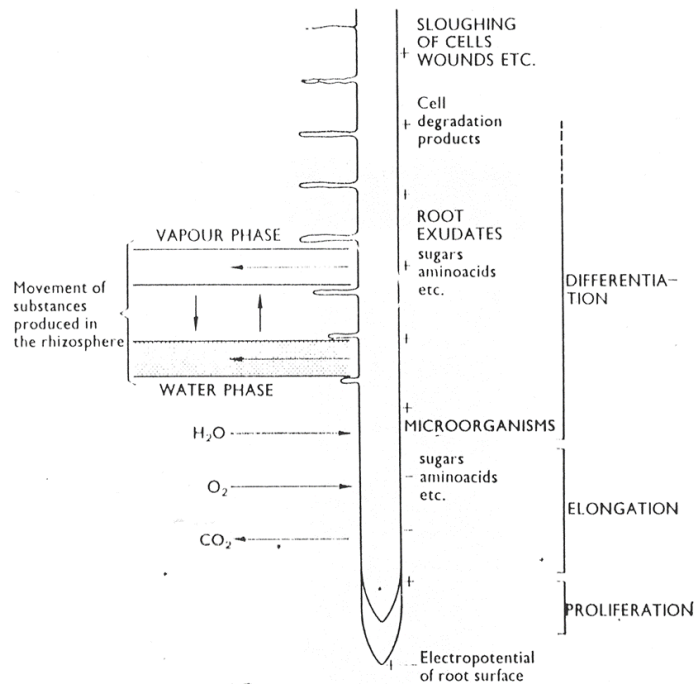
כללית, קבוצת הנמטודות הצמחיות נחלקת לפרטים המוגדרים כרב-פונדקאים (הנמטודה היוצרת עפצים, לדוגמה), נמטודות בעלות טווח-פונדקאים מצומצם (נמטודות ההדר, למשל) או נמטודות חד-פונדקאיות למשל, *M. coffeicola*. בעשורים השישי והשביעי של המאה הקודמת עלתה שאלת הגעתן של הנמטודות אל שורש הפונדקאי בהליך אקראי או משיכה ספציפית. תיאוריית ההגעה האקראית הייתה נפוצה למדי בספרות הנמטולוגית ובד בבד התקבלו הוכחות למשיכה לא ספציפית להפרשת פחמן דו-חמצני (CO<sub>2</sub>) משורשי הפונדקאי אשר נתמכה הן על-ידי עבודות במעבדה והן מעדויות למשיכת מיקרואורגניזמים אחרים לשורש על-ידי גז זה. מאוחר יותר החלו להתקבל עדויות מעבודות במעבדה (ניסויי *in vitro*) על משיכה או דחיה של נמטודות לחומרים שונים כדוגמת חומצות אורגניות או אי-אורגניות, מלחים שונים וכד'. ברם ממצאים אלה לא הצביעו בהכרח על משיכה ספציפית אל שורשי הפונדקאי.

בעשורים האחרונים מתקבעת ההבנה בדבר משיכת הנמטודה והכרת הפונדקאי בשורת הליכים, חלקם, בתחילת המסע של הנמטודה לשורש, אינם בהכרח ספציפיים וככל שהנמטודה קרבה לשורש ההליכים נעשים יותר בררניים.

הגורם המרכזי במשיכת הנמטודה לשורש הפונדקאי הינו הפרשות הנובעות מהשורש (root exudates). אזורים שונים על פני השורש מפרישים חומרים שונים אשר ניתן לחלקם לשלוש קבוצות עקריות: א. חמרים נדיפים (כגון פחמן דו-חמצני, אתילן, חמצן וטרפנים); ב. חומרים מסיסים במים בעלי יכולת תנועה מהירה בקרקע (חומצות אורגניות ואי-אורגניות, פפטידים, גליקופרוטאינים וגליקוליפידיים מסיסים, סוכרים וחומצות אמינו); ג. חומרים בלתי מסיסים הצמודים לשורש.

אזורי ההתארכות והדיפרנציאציה שעל פני השורש מפרישים את המגוון הגדול ביותר של החומרים המסיסים, ובהתאמה אתרים אלה מעדפים הן על-ידי רב הנמטודות והן על-ידי מיקרואורגניזמים הנמשכים לשורשים (חיידקים ופטריות).

## RESPONSES TO CHEMICALS



**Figure 21** Diagrammatic representation of the root-soil complex, showing some of the factors that may affect nematode orientation to plant roots. (Jones, 1960).

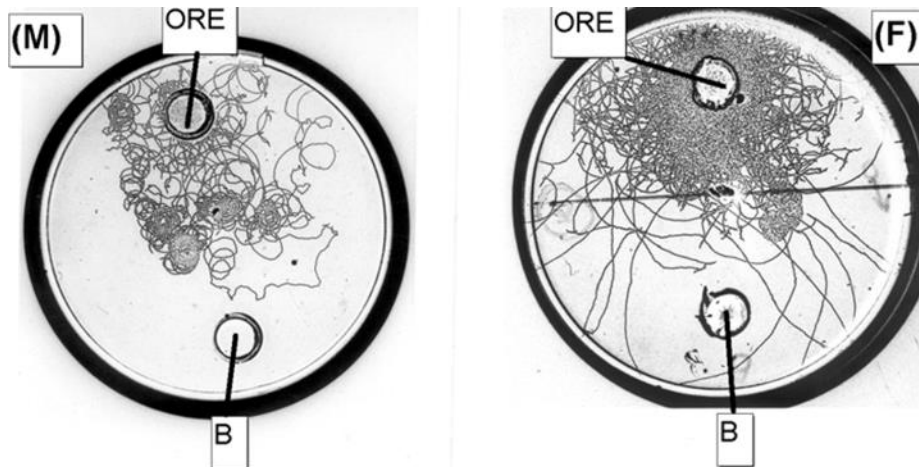
כלומר, המקור העיקרי לגרוי או משיכת הנמטודה אל הצמח הינו שורש הצמח וגורמי המשיכה המרכזיים הינם **הפרשות השורש** אליהם הנמטודה מגיבה באמצעות **כימוטקסיס**.

לסיכום, הנמטודה המצויה בקרקע נמשכת לשורש, תחילה אל החומרים הנדיפים שמקורן בהפרשות השורש, במשיכה לא-ספציפית. בהתקרב הנמטודה לאזור בו מצויים חומרי הפרשה המסיסים במים (ולכן הם בעלי כושר תנועה בקרקע), אברי החישה (chemo sensors) של הנמטודה, בעיקר באזור הראש (אמפידים), יחושו מרכיב(ים) ספציפיים מאותן הפרשות ויניעו את הנמטודה באמצעות מערכת השרירים המעוצבבים והמקושרים למערכת העצבים המרכזית, אל פני שורש הפונדקאי.

הנחת הליך המשיכה כפי שתואר לעיל מסתמכת על עבודות-מחקר שבוצעו על-ידי קבוצות מחקר מארה"ב, סקוטלנד וקבוצתנו במכון וולקני.

אחת מהעבודות שהתבצעו ביחידה לנמטולוגיה במכון וולקני, פורסמה בשנת 2003 (15) ברשימת הספרות):

בעבודה זו הראינו משיכה ספציפית של הנמטודה דיטילנכוס דיפסקי אל הפרשות שורש סטריליות שהופקו משורשי בצל. בסדרת מבדקי משיכה של מין זה אל הפרשות השורש של צמחים ממשפחות בוטניות אחרות, ניתן היה לאבחן דרגות משיכה שונות החל ממשיכה חלשה יותר, ללא משיכה ודחיה של הנמטודות, בהשוואה למשיכתן להפרשות שורשי הבצל. מדרג זה של המשיכה תואם לחלוטין את הידוע לנו ממדרג תחום הפונדקאים של מין זה בתנאי שדה. ניסיונות לזיהוי מדויק של המרכיב(ים) המהווים את מקור המשיכה לא צלחו. הממצאים הצביעו על פפטיד בעל משקל מולקולרי נמוך, אך כאמור מבנהו לא זוהה.



תמונה 24 - Negative prints of tracks of five males (M) and five females (F) of *Ditylenchus dipsaci* in replicate plates. ORE = Onion (*Allium cepa* cv. White Lisbon) root exudates. B = 0.05 M CaCl<sub>2</sub> buffer

## פרק ט – נמטודות אנטומופאתוגניות (תוקפות חרקים)

נמטודות טפילות על חרקים המשמשות להדברה ביולוגית של מזיקים

### איתמר גלזר

רוב הפרקים בפרסום זה מתארים נמטודות טפילות על צמחים שגורמות נזק לגידולים חקלאיים. הפרק הנוכחי יעסוק בנמטודות הטפילות על חרקים. במהלך השנים נעשה שימוש מועיל במנגוני הטפילות והנזק שהן גורמות לחרקים לשם הדברה ביולוגית של מזיקי חקלאות.

לתופעת הטפילות של נמטודות לחסרי חוליות וביניהם חרקים יש מנעד רחב של אופי הטפילות. מקשר של מגע (פורסיס) שבו משמש הפונדקאי המאחסן נשא של הנמטודות מנישה אקולוגית אחת לשניה, עד לטפילות אובליגטורית שמובילה למות המאחסן. על מגוון מיני הנמטודות הטפילות על חרקים, הביולוגיה וסוגי האינטרקציות עם הפונדקאי יעסוק פרק זה..



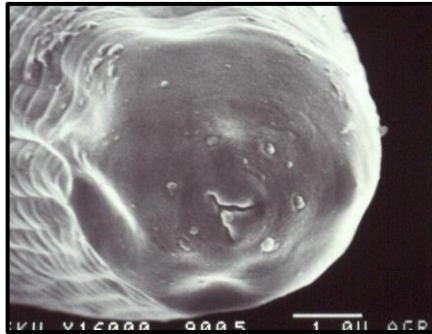
הפרק הנוכחי יתאר נמטודות אנטומופאתוגניות ממשפחת רבדיטידה Entomopathogenic Nematodes, המשמשות אמצעי ביולוגי יעיל להדברת חרקים מזיקים, במיוחד אלו השוכנים בחלק ממחזור חייהם בקרקע. נמטודות אלו הינן מהסוגים *Steinernematidae* ו-*Dilman et al., 2012* *Heterorhabditidae*.

כמו כלל הנמטודות גם מחזור החיים של הנמטודה מהמינים *Steinernema* ו-*Heterorhabditis* כולל ארבע

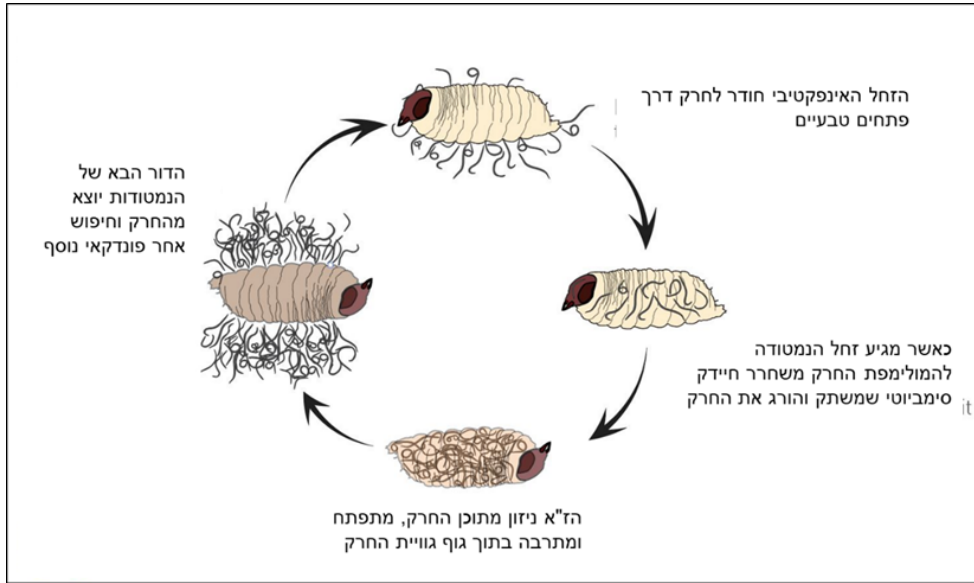
דרגות התפתחות הזחל ודרגות הבוגר (זכר ונקבה). לנמטודות מהמינים הנ"ל יש שלב

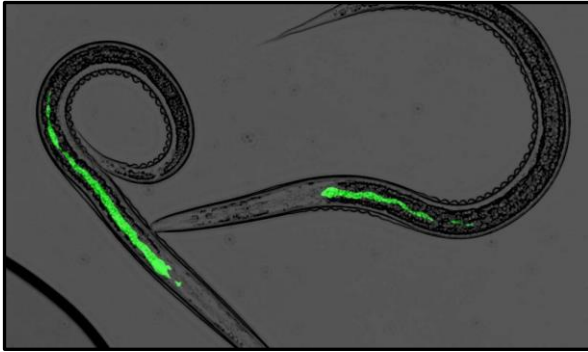
תקיפה "זחל תוקף" (ז"ת) שהינו מקביל דרגת הזחל השלישית במחזור ההתפתחות של הנמטודה. לזחל התוקף יכולת לנוע בקרקע ולאתר חרק פונדקאי לחדור לתוכו ולהמיתו, כפי שיפורט בהמשך. כמו כן הזחל התוקף מותאם לשרוד בקרקע תקופה ארוכה ובתנאי עקה, וזאת בשל חומרי התשמורת שבגופו והקוטיקולה העבה שהוא עוטה.

אברי חישה הנמצאים בראש דרגת הזחל האינפקטיבי (תמונה מס' 1) מאפשרים לו לאתר חרק פונדקאי, לנוע לעברו ולחדור לתוכו דרך פתחי הגוף הטבעיים (פה, אנוס ופתחי נשימה).



הזחל האינפקטיבי חודר דרך ממברנות הגוף ומגיעה לנוזל הגוף של החרק (ההמוצל) שם משחרר הזחל התוקף חיידק סימביוטי שנמצא באופן קבוע במערכת העיכול שלו. החיידק מתרבה בגוף החרק וקוטל אותו תוך 24-48 שעות. הנמטודות ניזונות מתוכן ההמוצל ומהחיידקים. הן משלימות מספר מחזורי חיים (לפחות 2-3) עד ליציאה של הז"ת לחיפוש אחר פונדקאי חדש בקרקע. מחזור החיים מתואר בסכמה המצ"ב.





החיידקים הסימביוטיים הינם גרהם שליליים ונמנים על משפחת Entrobacteriaceae ה *Steinernematida*. נושאת את החיידק *Xenorhabdus*, הסוג *Heterorhabditida*. את החיידק מהמין *Photorhadus* sp. (Forst et al., 1997; Stock, 2019)

יחסי הגומלין הסימביוטיים בין האורגניזמים הנ"ל מתבטאים בכך שהז"ת מעביר בגופו את החיידקים מנישת גידול (החרק הפונדקאי) אחת לשנייה. לפני הפרשת החיידק להמוצל, משחרר הז"ת הפרשה חלבונית המכילה מרכיבים שמנטרלים את מערכת החיסון של החרק וכך מאפשרים לחיידק להתבסס ולהתפתח ביתר קלות ומהירות. החיידק, מאידך, מפריש רעלנים ואנזימים המפרקים את תוכן הגוף של החרק וכן מגינים על החרק מפני חדירה של אורגניזמים אחרים מהקרקה (פטריות, חיידקים וכדו').

יכולתו של הז"ת לחדור באופן אקטיבי לחרק, לנטרל את המערכת החיסונית ולהפריש חיידק קטלני לגופו, ומאפשרת לנמטודות מהסוגים *Heterorhabditidae*-ו *Steinernematidae* לקטול מגוון רחב של חרקים. בספרות נמנים כ-3,000 מיני חרקים אשר נמצאו רגישים לנמטודות אלו. אך עיקר החרקים שמודברים באופן מעשי על-ידי הנמטודות הינם כאלה שלפחות חלק ממחזור חייהם מבלים בקרקע, הסביבה הטבעית של הנמטודות.

אקולוגיה ותפוצה של הנמטודות האנטומופיתוגניות—כאמור הסביבה הטבעית של הנמטודות הנמנות על הסוגים *Steinernematidae*-ו *Heterorhabditidae* הינה הקרקע. לאור חשיבותן היישומית כמדביר ביולוגי (ראו להלן) נערכו סקרים ומחקרים רבים לבידוד אוכלוסיות טבעיות של הנמטודות מהמינים הנ"ל באזורים רבים ונישות אקולוגיות מגוונות ברחבי העולם (Hominick et al., 1996). בסקרים אלו נאספו דגימות קרקע והנמטודות בודדו באמצעות הטמנת חרקים רגישים שהותקפו על-ידי הנמטודות. ברוב הסקרים נמצאו

נמטודות אנטומופתגניות בשיעור של 4-7% מהדגימות הקרקע שנלקחו (Levi et al., 2019).

במחקרים רבים בהם נבחן כושרו של הז"ת של הנמטודות לשרוד בתנאי עקה נמצא כי הזחל רגיש לתנאים קיצוניים של טמפרטורה מעל 30 מ"צ ומתחת ל-12 מ"צ, לחשיפה ללחות נמוכה וכן לקרינה. תנאים אלו מגבילים את הפעילות הביולוגית של מדביר ביולוגי זה. כמו כן סוג הקרקע, צפיפות הגרגירים, חומציות וכד' משפעים על הישרדות הנמטודות (Kung et al., 1990). גם בארץ נערכו מספר סקרים בהם נמצאו נמטודות במגוון רחב של נישות אקולוגיות, ובכלל זה גם בבתי גידול יבשים מהערבה, הנגב ועד הגליל העליון (Levy et al., 1993; Glazer et al., 1991; 2019).

כבר אז הועלה ספק מהטענה כי נמטודות פועלות בעיקר בבתי גידול לחים, ומכאן עלתה המחשבה כי מינים או טיפוסים אקולוגיים, המתקיימים בבתי גידול יובשניים, עשויים להתאים יותר כמדבירים מאשר בני אותם המינים, החיים באופן טבעי בבתי גידול לחים. עד עתה לא נמצאו מיני נמטודות המותאמות ופעילות לפעילות בתנאים קיצוניים.

ייצור מסחרי של הנמטודות מהסוגים:

### *Heterorhabditidae* ו-*Steinernematidae*

מאחר וחיידיק הסימביוטי משמש לנמטודות מקור מזון להתפתחות והתרבות, ניתן לגדלו באופן מלאכותי על גבי מצע. תכונה זו אפשרה פיתוח של שיטות לגידול המוני של הנמטודות האנטומופתוגניות. מספר חברות מסחריות, שהחשובות בהן נמצאות בהולנד (Koppert), בגרמניה (E-nema), ובאנגליה BASF, המייצרות ומשווקות תכשירים המבוססים על נמטודות אנטומופתוגניות. הריבוי המוני של הנמטודות מתבצע במתססים (פרמנטורים) בנפחים של 60,000 עד 100,000 ליטר. התהליך מתחיל באילוח המתסס בחידקים הסימביוטיים ולאחר מכן בנמטודות. אחרי מספר דורות של התרבות במתססים, עולה עד מאוד צפיפות אוכלוסיית הנמטודות ומגיעה ל-150,000-200,000 פרטים לסמ"ק.



בצפיפות זו נוצרים התנאים המאפשרים התפתחות של הזחלים התוקפים (ז"ת). בשלב זה של התהליך ממצים פרטים של הז"ת מתוך נוזל הגידול ואורזים אותם לצורך אחסון ושיווק כאבקה רטיבה באריזות בגדלים שונים, בהתאם לשימוש. אריזות אלו נשמרות בקירור של 4-8 מ"צ וכך אם המוצר נשמר על פי ההמלצות, חיי המדף שלו נע בין שניים לארבעה חודשים מייצור ליישום. חיי מדף אלו קצרים יחסית, בהשוואה לתכשירים כימיים, ולפיכך מהווים מגבלה משמעותית להרחבת השימוש בנמטודות.

#### כיצד מיישמים את תכשירי הנמטודות האנטומופתוגניות

את התכשיר המכיל את הז"ת מיישמים בשיטות המקובלות ביישום של קוטלי פגעים כימיים כגון ריסוס, המטרה, הגעה ישירה או דרך מערכות הטפטוף. התכשיר נמהל במים וכך נטמע בדרך כלל בקרקע ומיושם כנגד אותם שלבי התפתחות של החרק הנמצאים בסביבה הטבעית של הנמטודות עם יישומים של הנמטודות (Glazer, 1992). עם זאת, יישומם של הנמטודות תוארו גם על פני הנוף, מומלץ במקרה זה להוסיף חומרים המעכבים את תהליך ההתייבשות של הז"ת. הז"ת נע אל מזיק המטרה באופן מכוון כטורף לכל דבר. התנהגות זו מאפשרת יישום התכשיר גם בסביבת המזיק ללא צורך במגע ישיר איתו. מיני נמטודות אנטומופתוגניות נבדלים בטקטיקות שלהם לאיתור הפונדקאי. חלק מהמינים המכונים "משייטים" תרים אחר פונדקאי תוך תנועה במרחב הקרקע. לעומתם, מינים אחרים המכונים "אורבים" מצויים במצב המתנה בסביבה מצומצמת בקרקע ותוקפים את החרק שעובר בקרבתם. ה"משייטים" בעומק הקרקע, עד 30-40 ס"מ, תוקפים חרקים

כמו דרני זבליות. לעומתם ה"אורבים" מיושמים כנגד חרקים הנעים על פני הקרקע ובשכבות העליונות שלה, כמו זחלי עש.

**טבלה 2 - רשימה של חרקי המטרה נגדם מיושמות נמטודות באופן מסחרי בעולם**

<b><u>Pest-Common name</u></b>	<b><u>Pest -Scientific name</u></b>	<b><u>Crop(s) targeted</u></b>	<b><u>Primary EPNs used</u></b>
Artichoke plume moth	<i>Platyptilia carduidactyla</i> (Riley)	Artichoke	Sc
Armyworms	Lepidoptera: Noctuidae	Vegetables <sup>b</sup>	Sc, Sf, Sr
Banana moth	<i>Opogona sachari</i> Bojer	Ornamentals	Hb, Sc
Banana root borer	<i>Cosmopolites sordidus</i> (Gemar)	Banana	Sc, Sf, Sg
Billbug	<i>Sphenophorus</i> spp. (Coleoptera: Curculionidae)	Turf	Hb,Sc
Black cutworm	<i>Agrotis ipsilon</i> (Hufnagel)	Turf, vegetables	Sc
Black vine weevil	<i>Otiorhynchus sulcatus</i> (F.)	Berries, ornamentals	Hb, Hd, Hm, Hmeg, Sc, Sg
Borers (e.g., peachtree borer)	<i>Synanthedon</i> spp. and other sesiids	Fruit trees & ornamentals	Hb, Sc, Sf

Citrus root weevil	<i>Pachnaeus</i> spp. (Coleoptera: Curculionidae)	Citrus, ornamentals	Sr, Hb
Codling moth	<i>Cydia pomonella</i> (L.)	Pome fruit	Sc, Sf
Corn earworm	<i>Helicoverpa zea</i> Boddie	Vegetables	Sc, Sf, Sr
Corn rootworm	<i>Diabrotica</i> spp.	Vegetables	Hb, Sc
Cranberry girdler	<i>Chrysoteuchia topiaria</i> (Zeller)	Cranberries	Sc
Crane fly	Diptera: Tipulidae	Turf	Sc
Diaprepes root weevil	<i>Diaprepes abbreviatus</i> (L.)	Citrus, ornamentals	Hb, Sr
False codling moth	<i>Thaumatotibia leucotreta</i> (Meyrick)	Citrus	Hb, Hz
Fungus gnats	Diptera: Sciaridae	Mushrooms, greenhouse	Sf, Hb
Iris borer	<i>Macronoctua onusta</i> Grote	Iris	Hb, Sc
Large pine weevil	<i>Hylobius abietis</i> (L.)	Forest plantings	Hd, Sc
Leafminers	<i>Liriomyza</i> spp. (Diptera: Agromyzidae)	Vegetables, ornamentals	Sc, Sf
Mole crickets	<i>Scapteriscus</i> spp.	Turf	Sc, Sr, Scap
Navel orangeworm	<i>Amyelois transitella</i> (Walker)	Nut and fruit trees	Sc
Plum curculio	<i>Conotrachelus nenuphar</i> (Herbst)	Fruit trees	Sr, Sf

Red Palm Weevil	Rhynchophorus ferrugineus	Palm trees	Sc, Hb
Scarab grubs	Coleoptera: Scarabaeidae	Turf, ornamentals	Hb, Sc, Sg, Ss, Hz
Shore flies	Scatella spp.	Ornamentals	Sc, Sf
Strawberry root weevil	Otiorhynchus ovatus (L.)	Berries	Hm, Sc
Sweetpotato weevil	Cylas formicarius (Summers)	Sweet potato	Hb, Sc, Sf
Western flower thrips	Frankliniella occidentalis (Pergande)	Greenhouse, flowers	Sc, Sf

Hb=Heterorhabditis bacteriophora, Hd = H. downesi, Hm= H. marelata, Hmeg = H. megidis, Hz = H. zealandica, Sc=Steinernema carpocapsae, Sf=S. feltiae, Sg=S. glaseri, Sk = S. kushidai, Sr=S. riobrave, Sscap=S. scapterisci, Ss = S. scarabaei.

#### מחקר הנמטודות האנטומופתוגניות בישראל ויישומן

כבר במחצית שנות השמונים, ביחידה לנמטולוגיה במנהל המחקר החקלאי במרכז וולקני בוצע מחקר העוסק בנמטודות האנטומופתוגניות ובוחן אפשרות שילובן במערך ההדברה בארץ. פרופ' עלי כהן ז"ל השכיל לראות את החשיבות הגלומה בקבוצה זו של אויבים טבעיים לחקלאות הישראלית. המחקר עסק אז בלימוד הכרת המינים ובתי הגידול שלהם בישראל. בסקרים שנערכו נמצא שמיני נמטודות אלה נמצאים במגוון רחב של נישות אקולוגיות ובכלל זה גם בבתי גידול יובשניים מהנגב ועד הגליל העליון. אחד הספקות שעלו כבר אז נבע מכך שנמטודות פועלות בעיקר בבתי גידול לחים, ומכאן עלתה המחשבה

שמינים או טיפוסים אקולוגיים המתקיימים בבתי גידול יובשניים עשויים להתאים יותר כמדבירים מאשר בני אותם המינים החיים באופן טבעי בבתי גידול לחים. במחקר נוסף נבדקה רגישותם של מזיקים חשובים בחקלאות לנמטודות (טבלה 2) ואף נערכו ניסויי שדה ראשוניים לבחינת שימוש מעשי בנמטודות אנטומופתוגניות כתכשיר הדברה. הדחיפה הגדולה ליישום המסחרי של תכשירי נמטודות החלה בעשור האחרון, זאת בשל הדרישה למצוא חלופות לתכשירי הדברה כימיים שהוצאו משימוש וכן בעקבות מעורבותן של חברות מסחריות בשיווק תכשירים מתקדמים של נמטודות אנטומופתוגניות.

השימוש בנמטודות אנטומופתוגניות בישראל: חרקי המטרה האולטימטיביים להדברה באמצעות נמטודות הם מיני מזיקים המתקיימים לפחות חלק ממחזור חייהם בתוך הקרקע, או במרקם דמוי קרקע. לפיכך החלו הבדיקות בקבוצה זו של מזיקים. בין השיקולים שהופיעו בבדיקה היו הדברה מוצלחת מוכחת קודמת של קבוצות מזיקים ספציפיות במקומות אחרים בעולם, כמו גם החשיבות הכלכלית של המזיק ויעילות הפתרון הממשקי החלופי. להלן שלוש דוגמאות :

#### חיפושית המלדרה

זבליות (המלדרה המטרידה) הן ממזיקי הקרקע הקשים בעולם.

המינים המזיקים מצויים כל חייהם בקרקע, פרט לתקופה קצרה בה הבוגרים מעופפים וחיים תקופה קצרה, במהלכה הם מזדווגים, מטילים ביצים ועוברים בין בתי הגידול. הזבליות מהוות מטרה מוצלחת ליישום נמטודות אנטומופתוגניות בעולם. המלדרה המטרידה היא מין פולש מדרום מערב אסיה, שהופיע לראשונה בישראל בסוף שנות ה-80. עם השנים הצטמצמה אוכלוסיית הזבלית, אך נותרו כמה גידולים הרגישים מאוד לחיפושית, כגון אגוזי אדמה ובטטות. בין השנים 2009 ל-2013 נערכו ניסויים רחבי היקף (ביחידות של 5 עד 7 דונמים לטיפול) בשטחי גידול של אגוזי אדמה ובטטות בנגב.

המטרה הייתה לבחון את יעילות השימוש בתכשירי הנמטודות ולבחון שיטות יישום מתאימות כגון ריסוס, המטרה והצנעה. ההדברה באמצעות הנמטודות הביאה להפחתה

של 80%-90% בנזק שנגרם לאגוזי האדמה והשתוותה ביעילותה להדברה באמצעות קוטלי חרקים סינתטיים. למעשה, ניתן ליישם את הנמטודות באופן מסחרי למניעת נזקי חיפושית המלדרה באגוזי אדמה, אך עדיין השימוש בתכשירי הדברה מועדף על-ידי החקלאים, כנראה מפאת שיקולי עלות ופשטות היישום.

### חיפושית הקפנודיס

קפנודיס האבל וקפנודיס השקדים (*Capnodis tenebrionis*) הינם מיני מזיקים מקומיים הגורמים נזק עצום למטעי גלעיניים. הדברת הקפנודיס מבוססת על שימוש נמרץ בתכשירים חריפים, אולם בספרד דווח על הצלחה בשימוש בנמטודות אנטומופיתוגניות כנגד קפנודיס האבל. הדברה ידידותית של הקפנודיס היא אתגר קשה. כך לדוגמה, זחלי המזיק חשופים לפגיעת הנמטודות בחלון הזדמנות צר לאחר הבקיעה, במהלך התנועה בקרקע ובשבועות הראשונים לאחר החדירה לשורש.

במחקר שנערך בשנים האחרונות שהוביל ד"ר חיים ראובני ז"ל, במסגרת המחקר ליישום הנמטודות כנגד קפנודיס האבל, נצבר ניסיון רב ביישומן באמצעות השקיה בטפטוף. במחקר זה התבצעו ניסויי שדה בחוות המטעים בעמק החולה ובחוות מתיתיהו שבגליל העליון. בניסויים אלה נבחנה האפשרות למנוע אכלוס שורשי גלעיניים בזחלי קפנודיס כמו גם אפשרות הקטילה של הזחלים שהתבססו בתוך השורש. בניסויים אלה גם הושוותה היעילות של מיני נמטודות שונים. הניסויים טרם הסתיימו אך הראו תוצאות מבטיחות. יישום בהגמעה הביא בחלק מהמקרים להפחתה של 60%-80% במספר הזחלים ובנזק.



**תמונה 25 - זחל של חיפושית הקפנודיס מודבק בנמטודות מהסוג *Steinernema***

### חדקונית הדקל האדומה

חדקונית הדקל האדומה (*Rhynchophorus ferrugineus*) מוצאה בדרום מזרח אסיה והיא מוכרת כמין פולש באזורים רבים בעולם. היעד להדברה של החדקונית באמצעות נמטודות אנטומופתוגניות הם הזחלים והגלמים, המתפתחים בעיקר בגזע ובצוואר השורש בדקל התמר ובכותרת של עצי דקל קנרי. ניסויים בישראל ובספרד הראו כי יישום נמטודות אנטומופתוגניות עשוי להיות פתרון יעיל. מהלכי יישום אלה כבר הביאו לריבוי והתאוששות של מאות דקלים בישראל בעיקר דקלי נוי שאוכלסו בחדקונית. כיום נערכים ניסויים להדברת המזיק הקשה במטעי תמרים על-ידי קבוצת המחקר בראשות יעקובי (Yaccobi *et al.*, 2023)

התקווה היא כי תכשירי נמטודות אנטומופתוגניות יוכלו לשמש תחליף יעיל לתכשירי הדברה חריפים.

## כיווני פיתוח ויישום עתידיים

### נמטודות אנטומופיתוגניות בהדברה משולבת

מאחר והז"ת הינו השלב העמיד במחזור החיים של הנמטודות וניתן לשלבו במערכות יישום מקובלות (ריסוס, מערכות השקיה וטפטוף וכד). קיימת גם האפשרות לשלב את הנמטודות האנטומופיתוגניות עם חומרי הדברה ואף במערכות הדברה משולבת. לדוגמה: יחד עם פטריות אנטומופיתוגניות, להדברת חדקונית הדקל. דוגמה נוספת: שילוב של הדברת תריפס הפרחים הקליפורני- יישום כנגד שלבי הגולם ותרום-גולם בקרקע ביחד עם מדבירים ביולוגים נוספים על פני הנוף.

ישראל מאופיינת במזג אויר יובשני ותנאי גידול קיצוניים בקיץ. בנוסף החקלאות הישראלית מגוונת בגידולים ושיטות הגידול הן בדרך כלל אינטנסיביות. בשנים האחרונות רווחת הגישה של שימוש בחלופות לחומרי הדברה כימיים. וכעולה מהנאמר במאמר זה נמטודות אנטומופיתוגניות יכולות לשמש כלי בידי החקלאים להדברת מגוון מזיקים, אך רגישותן לתנאי סביבה קיצוניים (טמפרטורה, לחות וקרינת שמש) מהווים מגבלה לגבי יעילותן והרחבת השימוש בהן. הגישה להתגבר על מגבלות אלו משלבת סלקציה ושימוש במיני נמטודות (Glazer, 2015) עמידות לתנאי עקה ואפיון תבדידים טבעיים של נמטודות מאזורים שונים בארץ. (Salame et al., 2010)

כמו כן במכון להגנת הצומח במכון וולקני פותחו ונבדקו סדרה של פורמולציות שמטרתן להגן על הנמטודות ולשפר את פעילותן והישרדותן בתנאי העקה האמורים (Kotliarevski, 2022)

מהלכים אלה כוללים שיפור התאוריות להגנה על הנמטודות מהתייבשות. המחקר מכוון גם לפיתוח תאוריות שיאפשרו יישום הנמטודות גם כנגד מזיקים שעל פני נוף הצמח, מה שעשוי לפתוח עידן חדש בהדברת מזיקים בישראל.

**טבלה 3 - כחרקים מזיקים בישראל שרגישותם לנמטודות אנטומופתוגניות נבדקה  
בישראל ברמת מעבדה, חממה ושדה**

מאמרים	שדה	חממה	מעבדה	גידול	שם מדעי	המזיק
Glazer, & Gol'berg 1989, 1993	+	+	+	אגוזי אדמה, בטטות	<i>Maladera insanabilis</i>	חיפושית המלדרה
Glazer et al. 2006	+		+	דקל תמר	<i>Nitidulidae</i>	חיפושית תסיסה
Glazer & Wysoki. 1990.		+	+	אבוקדו	<i>Boarmia selenaria</i>	זחל מודד
לא פורסם	+		+	גזר וצנונית	<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	ערצבים
Glazer, Galper & Sharon 1990	+	+	+	כותנה	<i>Spodoptera littoralis</i>	פרודניה
Glazer, Navon & Nakash, 1996	+	+	+	כותנה	<i>Pectinophora gossypiella</i>	זחל ורוד
Glazer & Navon, 1990	+	+	+	כותנה	<i>Helicoverpa armigera</i>	הליוטיס
לא פורסם		+	+	תפוח	<i>Carpocapsa pomonella</i>	עש תפוח
לא פורסם	+	+	+	תירס	<i>Ostrinia nubilalis</i>	נובר התירס
לא פורסם		+	+	ירקות	<i>Liriomyza trifolii</i>	מנהרן העורקים
לא פורסם			+	ירקות	<i>Liriomyza huidobrensis</i>	מנהרן החממות
לא פורסם		+	+	הדרים	<i>Phyllocnistis citrella</i>	מנהדר
Gazit et al., 2000		+	+	הדרים	<i>Ceratitidis capitata</i>	זבוב ים תיכון
Chyzik, et al., 1996			+	פלפל	<i>Frankliniella occidentalis</i>	תריפס הפרחים המערבי
לא פורסם	+	+	+	פטריית מאכל	<i>Sciaridae</i>	זבובי פטריות
לא פורסם	+	+	+	גלעיניים	<i>Capnodis tenebrionis</i>	קפנודיס
Weiss, et al., 1993.			+	בני אדם	<i>Pediculus humanus humanus</i>	כיני גוף
Glazer et al., 2004			+	כלבים ובקר	<i>Ixodidae &amp; Argasidae</i>	קרציות*
Yaacobi et al., 2023	+	+	+	דקל קנרי ותמר	<i>Rhynchophorus ferrugineus</i>	הדקוניית הדקל

## רשימת ספרות לפרק זה

- Chyzik, R., Glazer I., and Klein M., (1996). Susceptibility of western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*) to different entomopathogenic nematodes species. *Phytoparasitica* 24: pp. 103-110.
- Dillman, A.R., Chaston. J.M., Adams, B.J., Ciche, T.A., Goodrich-Blair, H., Stock, S.P., and Sternberg, P.W. (2012) An entomopathogenic nematode by any other name. *PLOS Pathogens*. 8, e1002527.
- Forst, S., Dowds, B., Boemare, N., and Stackebrandt, E. (1997) *Xenorhabdus* and *Photorhabdus* spp.: bugs that kill bugs. *Annual Review of Microbiology*. 51, pp. 47–72.
- Gazit, Y., Rossler, Y., and Glazer. I. (2000). Evaluation of entomopathogenic nematodes for the control of Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae). *Biocon. Sci. Technol.* 10: pp. 157-164.
- Glazer, I. and A. Gol'berg (1989). Laboratory evaluation of Steinernematid and Heterorhabditid nematodes for control of the beetle *Maladera matrida* Argaman. *Phytoparasitica* 17: pp. 3-11.
- Glazer, I. and M. Wysoki. (1990). Steinernematid and Heterorhabditid nematodes for biological control of the giant looper *Boarmia selenaria*. *Phytoparasitica* 18: pp. 9-16.
- Glazer, I. and A. Navon (1990). Effects and persistence of entomogenous nematodes used against *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Econ. Entomol.* 83: pp. 1795-1800.

- Glazer, I., S. Galper and E. Sharon (1990). Virulence of the nematode (Steinernematids and Heterorhabditids) bacteria (*Xenorhodus* spp.) complex to the Egyptian cotton leafworm *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Inver. Pathol.* 56: pp. 94-100.
- Glazer, I., N. Liran and Y. Steinberger (1991). A survey of entomopathogenic nematodes (Rhabditida) in the Negev desert. *Phytoparasitica* 19: pp. 291-300
- Glazer, I. (1992). Survival and efficacy of the nematode *Steinernema carpocapsae* in an exposed environment. *Biocon. Sci. and Technol.* 2: pp. 101-107.
- Glazer, I., M. Klein, A. Navon and Y. Nakache. (1992). Comparison of efficacy of entomopathogenic nematodes combined with antidesiccants applied by canopy sprays against three cotton pests. *J. Econ. Entomol.* 85: pp. 1636-1641. Glazer, I., N. Liran, G. O. Poinar Jr and P. Smits. (1993). Identification and characterization of biological activity of new isolated heterorhabditid population in Israel.
- Glazer, I. and A. Gol'berg (1993). Field efficacy of entomopathogenic nematodes against the beetle *Maladera matrida* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biocon. Sci. and Technol.* 3: pp. 367-376
- Glazer, I., Samish, M. and del Pino G. F. (2004). Use of EPNs against Veterinary, and Human Pests. In "Nematodes as Biological Control Agents ", Grewal, P. S. Ehlers, R-U and Shapiro-Ilan D. I. [Eds], pp. 295-315, CABI Publishing

- Glazer, I. (2015). Improvement of entomopathogenic nematode – a genetic approach. In: "Nematode Pathogenesis of Insects and Other Pests". Campos-Herrera, R. [Ed]. Pp 29-56. *Springer, Heidelberg*, New York, London.
- Hominick, W. M., Reid, A.P., Bohan, D. A. and Briscoe, B. R. (1996) Entomopathogenic nematodes: biodiversity, geographical distribution and the convention on biological diversity. *Biocontrol Science and Technology* 6, pp. 317-331.
- Kotliarevski, L., Cohen, R., Ramakrishnan, J., Wu, S., Ananth, K. A., Feldbaum, R., Yaakov, N., Zelinger, E., Belausov, E., Shapiro-Ilan, D., Glazer, I., Ment, D. and Mechrez, G. (2022). Individual coating of entomopathogenic nematodes with Titania (TiO<sub>2</sub>) nanoparticles based on oil-in-water Pickering emulsion: A new formulation for Biopesticide. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.2c04424>
- Kung, S.P. and Gaugler, R. (1990) Soil type and entomopathogenic nematode persistence. *Journal of Invertebrate Pathology* 55, 401-406.
- Levy, N., Faigenboim, A., Salame, L., Molina, C., Ehlers, R-U, Glazer, I. and Ment, D. (2019). Characterization of the phenotypic and genotypic tolerance to abiotic stresses of natural populations of *Heterorhabditis bacteriophora*. *Scientific Reports*, <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67097-0>
- Salame, L., Glazer, I., Miqaia, N. and Chkhubianishvili, T. (2010). Characterization of new populations of entomopathogenic nematodes isolated at diverse sites across Israel. *Phytoparasitica* 38: pp. 39-52.

Stock, S Patricia. (2019). "Partners in Crime: Symbiont-Assisted Resource Acquisition in *Steinernema* Entomopathogenic Nematodes." *Current Opinion in Insect Science, Ecology • Parasites/Parasitoids/Biological control*, 32 (April): pp. 22–27. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.10.006>

Yaacobi, G., Salame, L. and Glazer, I. (2023). Persistence of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* on red palm weevil-infested date palm trees in an arid environment. *Nematology*, 25: pp. 1-7. <https://DOI:10.1163/15685411-bja102>

## מקורות לקריאה נוספת

Barker, K., Pederson G and Windham G., (1998). *Plant and Nematode Interactions*. ספר כללי על נושאים הנידונים בספר ועל גידולים הנתקפים על-ידי נמטודות

Baum, T. J, Hussey, R. S, Davis, E. L. (2007). Root-knot and cyst nematode parasitism genes: the molecular basis of plant parasitism. *Genet Eng (N Y)* 28: pp. 17-43.

Chen, Z. X., Chen, S. Y. and Dickson, D. W. (Eds.). (2004). *Nematology: Advances and Perspectives. Vol II: Nematode Management and Utilization*. CABI.

Chen, Z.X., S.Y. Chen and D.W. Dickson (Eds.). (2004). *Nematology: Advances and Perspectives. Vol I: Nematode Morphology, Physiology and Ecology*. CABI.

Ciancia, A. and Mukerji, K. G. (Eds.). (2008). *Integrated Management and Biocontrol of Vegetable and Grain Crops Nematodes*. Springer.

- Cohn, E., Koltai, H., Sharon, E. and Spiegel, Y. (1996). Root- nematode interactions: recognition and pathogenicity. In: *"Plant Roots: The Hidden Half"* (Waisel et al., Eds.), 2nd Edition. Chapter 39, pp. 783-796. *Marcel Dekker Inc.*, New York, N. Y
- Davies, K. and Spiegel, Y. (Eds.). (2011). *Biological Control of Plant Parasitic Nematodes: Building Coherence between Microbial Ecology and Molecular Mechanisms*. Springer.
- Davis, E. L, Hussey, R. S, Mitchum, M. G., Baum, T. J. (2008). Parasitism proteins in nematode-plant interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.* 11: pp. 360-366.
- Evans, K., Trudgill, D.L. and Webster, J.M. (Eds.). (1993). *Plant-Parasitic Nematodes in Temperate Agriculture*. *CAB International*. ספר המאורגן לפי גידולים. הנתקפים על-ידי נמטודות.
- McCarter, P. J. (2008). Nematology: terra incognita no more. *Nature Biotechnology* 26: pp. 882 – 884.
- Perry, R. N. and Wright, D. J. (1998). *The Physiology & Biochemistry of Free-Living and Plant-Parasitic Nematodes*. CABI.
- Rosso, M. N., Jones, J. T. and Abad, P. (2009). RNAi and functional genomics in plant-parasitic nematodes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 47: pp. 207-32.
- Siddique, S., Coomer, A., Baum, T. and Williamson, V.M. (2022). Recognition and response in plant–nematode interactions. *Annu. Rev. Phytopathol.* 60: pp. 143-162.

- Sikora, R. A., Desaeger, J., and Molendijk, L. P. G. (Eds.). (2022). Integrated Nematode Management: State-of-the-Art and Visions for the Future. CABI  
ספר המאורגן בהתאם למשפחות, סוגי ומיני נמטודות.
- Spiegel, Y., P. M. Burrows and M. Bar-Eyal. (2003). A chemo attractant in onion root exudates recognized by *Ditylenchus dipsaci* in laboratory bioassay. *Phytopathology* 93: pp. 127-132.
- Williamson, V. M. (1999). Plant nematode resistance genes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2: pp. 327-331.
- Zasada, I. A., halbrendt, J. M., Kokalis-Burelle, N., LaMondia, J., McKenry M.V. and Noling, J. W. (2010). Managing nematodes without methyl bromide. *Annu. Rev. Phytopathol.* 48: pp. 311-28.