אפוני הבר של ישראל והלבאנט

שחל עבו – האוניברסיטה העברית בירושלים, הפקולטה לחקלאות, רחובות – shahal.abbo@mail.huji.ac.il

רון אופיר – מינהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, ראשון לציון – ron@volcani.agri.gov.il

תמונת השער: אפון קיפח, חרבת רקית הכרמל, צילמה חוה להב ©

פורסם: 15.11.2024

———————-

תקציר: הסוג אפון בישראל כולל שלושה מיני בר- **אפון מצוי, א. קיפח וא. נמוך**, **אפון תרבותי** ומין תרבות נוסף מאתיופיה – **אפון אתיופי**. המאמר מפרט את התפוצה והאקולוגיה של מיני האפון בישראל ועומד על יחסי הקרבה הגנטית בין מיני הבר למין התרבות. האפון המצוי נפוץ בישראל מגבול הצפון ועד לאזורי הספר של הנגב המערבי ודרום הר חברון. האפון הקיפח מוכר מהגליל העליון, צפון הגולן, והכרמל. מובחנים שני אקוטיפים של **אפון נמוך**; **צפוני**, המוכר מבתות בצפון הגולן והחרמון ו**דרומי**, אלמנט של בתי גידול מופרים, שדות מעובדים וצדי דרכים מבקעת כנרות דרך עמק יזרעאל, רמות מנשה, השפלה והנגב המערבי. על פי יחסי ההכלאה ומדדי קרבה שנקבעו על פי סמני דנ״א ניתן לקבוע כי מוצאו של האפון התרבותי מהאקוטיפ הצפוני של האפון הנמוך. מוצאו של האפון האתיופי מאוכלוסית מיכלוא עתיקה בין אפון קיפח לבין האקוטיפ הדרומי של האפון הנמוך.

==========

מבוא

עיון במגדירי הצמחים של ישראל מעלה כי הסוג **אפון** *Pisum* מכיל מיני בר מעטים. **אפון מצוי** *P. fulvum*, **אפון קיפח** *P. elatius* **ואפון נמוך** *P. humile*. בסוג נכללת כמובן גם אפונת התרבות *P. sativum* שעל פי המקובל בספרות בויתה מהמין אפון נמוך. גם באתר

צמחית ישראל וסביבתה נזכרים שלושה מיני בר של אפון; אפון מצוי, א. קיפח וא. נמוך (https://flora.org.il).

הסוג הקרוב ביותר לאפון הוא **טופח**, ויש החושבים את מיני האפון כקבוצת מינים (סקציה) שיש לכלול בסוג טופח, זאת בדומה לטענה שיש לכלול את מיני העדשה כסקציה בסוג ביקיה. יש יסוד לסברה זו וניתן להדגימה על ידי בחינה של נבטים צעירים של טופח צהוב *Lathyrus aphaca*. מסתבר שעלי הלוואי הראשונים של טופח צהוב מזכירים בצורתם עלי לואי של אפונה. בהמשך הגידול עלי הלואי של הטופח הצהוב משנים את צורתם לזו המוכרת.

האפון התרבותי הוא גידול חקלאי חשוב בכל היבשות המיושבות ולכן מוקדשת תשומת לב מדעית רבה לבוטניקה, לטקסונומיה ולאקולוגיה של קבוצת מינים זו. יתר על כן, מאז ימי גרגור מנדל, שגילה את חוקי הגנטיקה על סמך התפלגות תכונות מורפולוגיות בצאצאי הכלאות שביצע בגן המנזר שלו (אשר בברנו, צ׳כיה) משמש האפון כצמח מודל למחקר גנטי. ואולם, בהינתן תשומת הלב המדעית המוקדשת לסוג אפון יש מידה רבה של אירוניה בעובדה שלמרות שהמדובר בקבוצה קטנה יחסית הכוללת טקסונים בודדים בלבד, אין הסכמה על המיון (טקסונומיה של קבוצה זו) בקרב הקהילה המדעית.

אין מחלוקת בקרב הטקסונומים של האפון(=אפונה) על מעמדו העצמאי של **האפון המצוי**. לעומת זאת, יש הכוללים את **האפון הנמוך והאפון הקיפח** במין אחד, ובנוסף להם מונים גם את **אפונת התרבות** כמין עצמאי. יש המונים בסוג אפון שני מינים בלבד- **אפון מצוי** ולעומתו מין מקובץ הכולל את כל הטיפוסים האחרים. לפי גישה זו, **האפון התרבותי, האפון הקיפח והאפון הנמוך** נחשבים כתת-מינים. אלו רק שתי דוגמאות לגישות המיון השונות.

אלמנט נוסף התורם למבוכה הטקסונומית הנוגעת לאפון, הוא קיומה של קבוצת זני תרבות בעלת יחוד מורפולוגי הקרויה "אפון אתיופי" *Pisum abyssinicum*. כפי שניכר משמם, זנים אלו נאספו במאה התשע-עשרה ובתחילת המאה העשרים ברמות של מזרח אפריקה (אתיופיה ואריתריאה) ובתימן. במספר בנקי-גנים בעולם שמורות דוגמאות זרעים מועטות של אפון אתיופי שנאספו לפני מאה שנים ויותר, ואלו נבחנו בידי גנטיקאים ואגרונומים העוסקים באפונה. ההבדלים המורפולוגיים המייחדים זנים אלו מאפוני התרבות המוכרים הם קומה נמוכה יחסית, עלי לואי ועלעלים משוננים (עוד נשוב לתכונה זו), זרעים אובליים

קטנים בעלי קליפה חלקה ומבריקה ושעווה קוטיקולרית המעניקה לעלווה גוון אפרפר. על פי הספרות, הצרוף של תכונות אלו נדיר מאד בקרב זני אפונת תרבות וזו ככל הנראה הסיבה העיקרית לכך שהוענק להם מעמד של מין עצמאי, **אפון אתיופי**, בעת שתוארו לראשונה בשנת 1841. לעומת זאת, טקסונומים אחרים חושבים קבוצה זו לתת-מין של האפון התרבותי.

כידוע, כל צמחי התרבות של האדם בויתו ממיני בר, למשל **העדשה התרבותית** שמוצאה מ**העדשה המזרחית** המוכרת מבתי גידול סלעיים בחבל הים תיכוני של ישראל, או **חיטת הדורום** שבויתה מחיטת **הבר הדו-גרגרית** (אם-החיטה). בדומה לזה ועל סמך הדמיון המורפולוגי, מקובל ש**אפון תרבותי** בוית מאחד משני הטיפוסים של **אפון נמוך** או **אפון קיפח**. לפיכך עולה השאלה מה מוצאם של זני האפון בעלי הייחוד המורפולוגי של אתיופיה ותימן? חשוב בהקשר זה לדעת שאין כל דיווח על מיני בר של אפון ממזרח אפריקה או דרום חצי האי ערב. כלומר כל דוגמאות האפון האתיופי הקיימות בידנו למעשה מייצגות זני תרבות שגדלו עד תחילת המאה העשרים בשדות חקלאיים באתיופיה ותימן.

התפוצה של מיני הבר בסוג אפון



שלושת מיני האפון הגדלים בר בישראל, מימין לשמאל: אפון קיפח (צלמה ענבר ז'ז'ק ©), אפון מצוי (צילם איתן שפירא בגלבוע ©) ואפון נמוך אקוטיפ דרומי (צילם עוז גולן בהר-הנגב ©).

אפון מצוי

למין זה בעל הקומה נמוכה יחסית, פרח בעל צבע כתום-חלוד, תרמילים קצרים יחסית המכילים לרוב 4-5 זרעים אשר צבעם לרוב שחור אך לעיתים ירוק או חום. הצמח גדל בתצורות הצומח שונות בחבל הים-תיכוני של ישראל בצפון הארץ (גליל, חרמון, גולן), דרך מישור החוף, הכרמל, הרי המרכז ועד לספר המדבר (חבל יתיר, מזרח השומרון ואף מכתש בארי). ניתן לראותו בבתות פתוחות, בשולי חורשים או ביערות אורן נטועים. הצמח מועדף

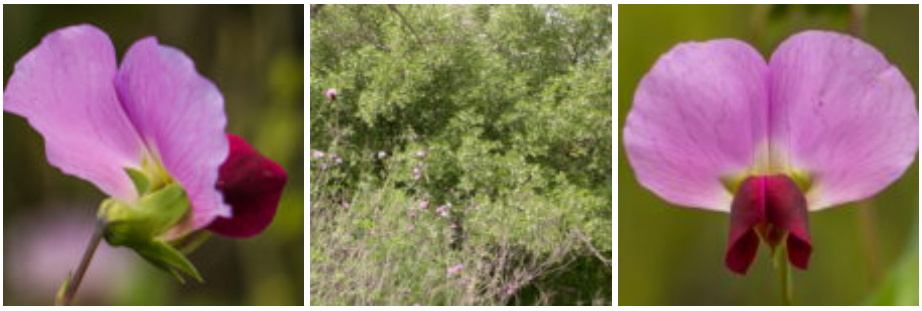
על צאן ובקר ולכן באתרים הנתונים לרעיית יתר ימצאו הצמחים מקלט בין ענפי שיזפים (רמות נפתלי, גלבוע) או בתוך כרים מפותחים של אלת מסטיק ורק לעיתים רחוקות יגיחו מתוכם. בשכנות לנו, מין זה מוכר גם מירדן (הרי אדום, עג׳לון, ג׳רש וצפונה מאירביד), מהגולן הסורי ומלבנון. מוכרים גם דיווחים מדרום מערב טורקיה אם כי אחד ממחברי שורות אלו כשל לא מעט פעמים בניסיונות למצוא אפון מצוי בהרים שבין אדנה לאנטליה.



אפון מצוי, הפרח בצבע קוניאק-חמרא, 2-1 פרחים בתפרחת. צילמו משמאל ענבל ז'ז'ק ©, מימין ובמרכז איתן שפירא ©

אפון קיפח

מין זה עשוי להגיע לגובה של יותר מארבעה מטר (תוך טיפוס על עצים), הוא בעל שלושה זוגות עלעלים (בניגוד לשני הזוגות המאפיינים אפון מצוי), עוקצי פרחים ארוכים מאד הנושאים לרוב שניים או יותר פרחים דו-גוניים גדולים יחסית, ותרמילים ארוכים המכילים לרוב 7-8 זרעים. הפרח הדו-גוני בעל מפרש כותרת ורוד-ארגמן וסירה בצבע בורדו כהה. המין מוכר בחלקים היותר גשומים של החבל הים-תיכוני של ישראל ולרוב בבתי גידול לחים או בערוצים בהם זורמים מים מספר חדשים בשנה (גליל מערבי ועליון, כרמל, נחל דישון, עמק החולה, מורדות צפון הגולן, אך גם במורד נחל עמוד) ותפוצתו חופפת ל**אפון המצוי** (למשל באזור אדמית, בנחל גלים, בערוץ נחל כזיב, או מורד נחל עמוד). בארצות השכנות מין זה מוכר מירדן ולפיכך יש להניח שגם גדל בלבנון ומערב סוריה. בניגוד לאפון המצוי בעל התפוצה המוגבלת למזרח אגן הים-התיכון, אפון קיפח תועד בפורטוגל, מרוקו, ספרד, דרום צרפת, איטליה, הבלקן כמו גם מהרי הטאורוס (מעל מרסין ואנטליה) בטורקיה וכן באיי הים-התיכון: קפריסין, סרדיניה, סיציליה והאיים הבלאריים. מעבר לאגן הים-התיכון המין מדווח גם ממרכז אירופה (דרום הונגריה, רומניה, לחוף הים השחור בבולגריה) ואף מזרחה משם בחצי האי קרים, גיאורגיה, ארמניה ואזרביג׳אן.



אפון קיפח הוא מין האפון בישראל בעל הפרח הגדול וכותרת דו-צבעונית. בתמונה במרכז: בנחל עמוד בשולי חורש לח, צילם אולג קוסטרין ©, התמונות מימין ומשמאל: בחורש בכרמל, צלמה חווה להב ©

אפון נמוך

בדומה למין אפון מצוי, למין זה קומה קצרה ביחס לאפון הקיפח. לרוב עליו בעלי שני זוגות עלעלים, עוקצי הפרחים קצרים מאלו של האפון הקיפח אך ארוכים באופן ניכר מאלו של האפון המצוי. פרחי האפון הנמוך קטנים מאלו של האפון הקיפח וצבעם עז פחות מהוורוד-ארגמן המוכר של א. קיפח. תרמילי האפון הנמוך ארוכים מאלו של א. מצוי אך קצרים מאלו של א. קיפח ומכילים 5-7 זרעים לעומת 7-8 זרעים בתרמילי א. קיפח. בישראל מין זה מוכר מהחרמון וצפון הגולן (מורדות הר אביטל, ח׳רבת צורימן) אך גם מבתי גידול שונים לחלוטין כמו שולי שדות בעמק יזרעאל, שדות שלחין בעמק בית-שאן (מזרחית למסדה ליד גדר הגבול), לאורך הדרך המובילה לח׳רבת מיניה-אתר ספיר, גבעות השפלה-מודיעין, גזר, אזור לכיש ובית גוברין (בעיקר בצידי דרכים ושטחים מעובדים), גבעות חלץ, גבעות רוחמה, גילת, יער רעים, מכתש בארי. כפי שניכר מרשימת בתי הגידול בישראל, מין זה מאכלס שטחים עשבוניים פתוחים ובתות ולא שולי חורש בדומה לא. קיפח ולא. מצוי.



שני טיפוסי אפון נמוך הגדלים בישראל, מימין לשמאל:
1) אפון נמוך צפוני, הר-אביטל, צפון הגולן, צילם אולג קוסטרין ©
2) אפון נמוך צפוני, שולי יער אלונים משיר עלים, נפת מרדין, דרום מזרח טורקיה, מאי 2009. צלם שחל עבו ©
3) אפון מצוי דרומי, קיבוץ גלאון. צילם אולג קוסטרין ©
4) אפון מצוי דרומי, בית-גוברין, צילם שחל עבו ©

בחינה קפדנית של גיליונות העשביה (כולל גליונות היסטוריים המופקדים בחו״ל) כמו גם השוואת בתי הגידול השונים מהם תועדו פרטי אפון נמוך הובילה אותנו לאמץ אבחנה בין שני טיפוסים; **אפון נמוך צפוני** ולעומתו טיפוס של **אפון נמוך דרומי**. אבחנה זו הוצעה

לראשונה על ידי נחמה בן-זאב ודניאל זהרי עוד בשנת 1973.

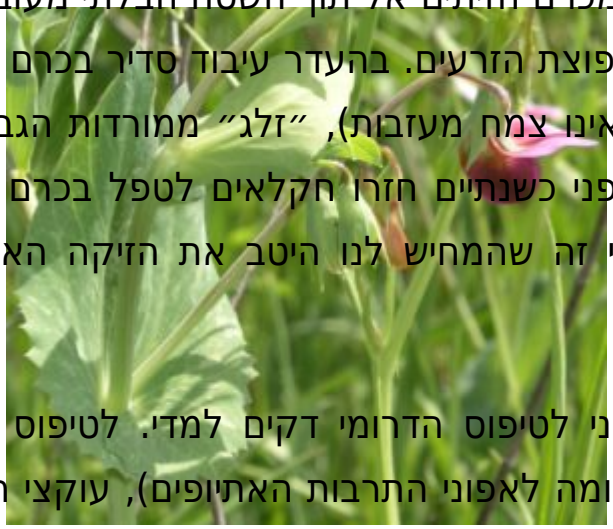
א. **אפון נמוך צפוני** – על טיפוס זה נמנות האוכלוסיות המוכרות בארץ מצפון הגולן והחרמון. טיפוס זה תועד גם בחורשים סביב מצודת עג׳לון בירדן, בגולן הסורי, בדרום טורקיה (הרי הטאורוס מעל מרסין ואנטליה) במזרח טורקיה (גזיאנטפ, דיארבקיר, מרדין ומזרחה משם), בארמניה (לא רחוק מגבול אירן) ודרום-מערב אירן (הרי הזגרוס). יודגש כי בניגוד למוכר בארץ, חלק מהאוכלוסיות המוכרות בטורקיה (בהרים מעל אנטליה ומרסין) תועדו בשולי חרשים פתוחים יחסית. בחלק מהאתרים בארץ (מורד הר אביטל, חרמון) או בירדן טיפוס זה גדל צד בצד עם אפון מצוי (סביב מצודת עג׳לון).

א. **אפון נמוך דרומי** – מרבית האתרים בהם תועדו בשנים האחרונות טיפוסים הנכללים בקטגוריה זו הנם בתי גידול מופרים; צידי דרכים, שולי שדות חקלאיים . להלן מספר דוגמאות: השדה הגובל בכביש הגישה לקיבוץ מגידו, תעלות הניקוז ושולי הכבישים באזור לכיש – בית-גוברין – בית-ניר, שדות שלחין באזור טירת-צבי, בתוך ובשולי שדות פלחה באזור חלץ – כוכב, חורשות אקליפטוס בגבעות רוחמה, שדות פלחה במרכז מחקר גילת (מכון וולקני). בחלק מהאתרים טיפוס זה מופיע בחפיפה עם אפון מצוי למשל למרגלות הגלבוע (לא רחוק ממסילות), במכתש בארי או באזור בית גוברין.



שני הטיפוסים של אפון נמוך (אלה הם שני אקוטיפים שאפשר לראות בהם גם תתי-מינים כיון שהם בעלי אזור גיאוגרפי נפרד אלופטרי):
מימין:אפון נמוך-דרומי, נחל אריכא הר-הנגב, 19.4.2010[אביב גשום ביותר באזור], צילם עוז גולן ©.
משמאל: אפון נמוך צפוני בהר-אביטל בצפון הגולן, 2019, צילם אולג קוסטרין ©.

משך יותר מעשר שנים עקבנו אחר הצמחיה בכרם זיתים נטוש מזרחית לצומת בית-גוברין, שם הבחנו בתופעה הבאה: בהעדר עיבוד, חדרו מיני בר רבים אל תוך כרם הזיתים בהם מיני סחלבים ושיחים רב-שנתיים (פרסיון) כמו גם מיני דגן וקטניות חד-שנתיים (מיני שברק, תלתן, אספסת, בקיה) בכרם הנטוש התקיימה בעשר השנים האחרונות אוכלוסיה סימפטרית של **אפון מצוי וא. נמוך דרומי**. כרם הזיתים תחום בדרומו בגדר תיל הגובלת בשטח חורש נמוך ונטוע בחלקו אורנים המשמש מעת לעת לרעיה. בכל שנות המעקב שלנו, אוכלוסיית ה**אפון הנמוך** לא חרגה מכרם הזיתים אל תוך השטח הבלתי מעובד, זאת למרות שגדר התיל אינה מהווה מכשול לתפוצת הזרעים. בהעדר עיבוד סדיר בכרם כאמור, **האפון המצוי** לעומת זאת (שבדרך כלל אינו צמח מעזבות), ״זלג״ ממורדות הגבעה אל תוך כרם הזיתים, שם היה מוגן מרעיה. לפני כשנתיים חזרו חקלאים לטפל בכרם ובאביב האחרון ראינו רק שרידים של מצב ייחודי זה שהמחיש לנו היטב את הזיקה האקולוגית השונה של שני המינים\הטקסונים.



ההבדלים המורפולוגיים בין הטיפוס הצפוני לטיפוס הדרומי דקים למדי. לטיפוס הדרומי בדרך כלל עלי לואי ועלעלים משוננים (בדומה לאפוני התרבות האתיופים), עוקצי הפרחים קצרים מעט ואולם אלו לעיתים רבות נושאים יותר מ- 2-3 פרחים. תרמילי שני הטיפוסים דומים בארכם אך בצפוני הם שטוחים/פחוסים יחסית ובדרומי לרוב גליליים יחסית. צבעי הסוואה מאפיינים את קליפת הזרעים של שני טיפוסי הנמוך, רקע ירוק או חום עם כתמים שחורים ואפורים; לעיתים רחוקות הזרעים שחורים לחלוטין בדומה לאפון מצוי.

חשוב לציין שכל טיפוסי הבר שנזכרו לעיל הנם בעלי תרמילים המתבקעים ומתיזים את

הזרעים לעת הבשלה. מאפיין נוסף של כל טיפוסי הבר הללו היא תרדמת זרעים חזקה בשל קליפת זרע קשה. בדומה לקטניות בר אחרות (למשל בסוגים **בקיה, חמצה, עדשה, טופח**) לאחר הבשלה בתחילת הקיץ, קליפת הזרע הקשה לא מאפשרת ספיחת מים ומגבילה את הנביטה בתנאים טבעיים לשיעור של פחות מ- 10%. תכונה זו מאפשרת למינים אלו לבנות בנק זרעים בקרקע המקנה שרידות גם בתנאים של בצורות תכופות או לחץ רעייה. בניגוד לתכונות אלו של מיני הבר, זני אפונת תרבות (משני הטיפוסים שתוארו) הינם בעלי נביטת זרעים חופשית של מעל 85% לאחר הרטבה וכמו כן תרמילים שאינם מתבקעים לעת ההבשלה (מה שמקל על החקלאים לאסוף את יבול הזרעים).

האפיניות של טיפוסי האפון הנמוך הדרומי לבתי גידול משניים ומופרים (לעיתים ממש רודראלים), המשרעת האקולוגית הנרחבת מהחבל הים תיכוני ועד לספר המדבר כמו גם התכונות המורפולוגיות (מורפולוגיה פחות עדינה יחסית לזה של הנמוך הצפוני) גרמה לתהיות רבות באשר למקורם. פרופסור גדעון לדיז׳ינסקי למשל סבר שמקור אוכלוסיות אלו בפליטי תרבות (feral), כלומר שאינם טיפוס בר אותנטי. חשוב בהקשר זה לזכור שדי בשתי מוטציות בלתי תלויות ברקע גנטי של זן תרבות על מנת להקנות מחדש את תכונת התרמיל המתבקע וקליפת הזרע הקשה שאינה מחדירה מים, שתי תכונות המאפשרות הישרדות ארוכת טווח בתנאי בר. כאמור, יכולתם של טיפוסים אלו לשרוד לאורך עשרות רבות של שנים בשטחים הנתונים תחת ממשק חקלאי (לעיתים מודרני ואינטנסיבי כמו באזור מגידו, מערב הנגב או לכיש) והמורפולוגיה הפחות עדינה שלהם ביחס לאפון הנמוך הצפוני או לזו של האפון הקיפח נחשבה כראיה להיותם פליטי תרבות או נגזרות שלהם.

במהלך השנים, לצורך ריבוי זרעים וביצוע הכלאות או על מנת לבצע איפיון פנוטיפי של האוסף הגנטי של טיפוסי האפון שבידנו, גידלנו פעמים רבות את הטיפוסים השונים אלו לצד אלו בחוות הפקולטה לחקלאות ברחובות, בעציצים וגם בקרקע. חלק ניכר מניסויים אלו (common garden experiments) נערכו בחזרות על מנת לאפשר ניתוחים סטטיסטיים. בכל המקרים, וללא יוצא מהכלל, שמרו הטיפוסים השונים על המורפולוגיה (כפי שתוארה לעיל) המוכרת שלהם מבתי גידולם הטבעיים וכפי שמתועד בגליונות עשביה שנאספו מבתי גידול כאלו. מכאן עולה שניתן לראות את הטיפוסים השונים בתוך קבוצת **אפון קיפח-נמוך-תרבות** כאקוטיפים הנבדלים זה מזה הן בגומחה האקולוגית שהם מאכלסים והן במורפולוגיה הייחודית המותאמת ככל הנראה לבתי גידולם.



פירות מיני הבר של האפון הטופח והבקיה מצטיינים באסטרטגית של "פתיחת התפוצצות" עם ההבשלה: הפרי המתייבש מסתלסל בבת אחת והפיצוץ מעיף את הזרעים הכבדים למרחק של עשרות סנטימטרים(בתמונה מימין למעלה, אפונה ריחנית היא מין טופח – *Lathyrus odoratus*). לא כן הדבר במיני התרבות של אפון בקיה וטופח אשר בהם התרמיל נשאר סגור עם הבשלתו.
בתמונה המרכזית; פיגמנטציה על תרמילים של אפון מצוי; אולי כתמים כהים על קשוות התרמיל וגם בקליפת הזרעים (מצוי בזרעי טופח) משמשים כמנגנון הסוואה. צילם ארז נעים ©.
בתמונה משמאל: הפלת עוברים(חלק מזרעי האפונה בתרמיל) ידועה בתרמילי הקטניות כמנגנון למנו גידול בצאצאים בעלי און גנטי נמוך, כנראה בעקבות הפריה עצמית. צולם פרי של "אפונה ריחנית" [הוא מין של טופח] בהר-גילה, 2016.

יחסי ההכלאה בין מיני הבר השונים ובין מיני הבר לזני תרבות

בנוסף לגישה הקלסית המבוססת על הבדלים מורפולוגיים בלבד (ע״פ קרל לינאוס) לצורך תיחום מינים וסוגים, מוכר קריטריון המיון המבוסס על הכושר להעמיד צאצאים פוריים לאחר הכלאה. על פי אחת הגישות (בצמחים ובעלי חיים) כל הפרטים היכולים להעמיד צאצאים פוריים בעקבות הכלאה מהווים למעשה מאגר גנטי אחד ולכן יש לחשוב אותם כמשתייכים לאותו המין הביולוגי. לשתי הגישות, הקלאסית וזו הגנטית, יתרונות וחסרונות. גנטיקאים וחוקרי אבולוציה של צמחים (ובע״ח) משתמשים בזו או בזו לפי טיב העניין ובעיקר על פי הביולוגיה של הקבוצה הרלבנטית לשאלות המחקר שלהם. במקרה הנוגע לסוג אפון, וכפי הנראה בעקבות ריבוי השיטות לתיחום מינים ותת-מינים בקבוצה זו, נאספו קווי בר מתנאים אקולוגיים שונים בישראל ובאגן הים-התיכון ונערכו מבחני הכלאה בין טיפוסי הבר השונים וביניהם לבין זני תרבות של אפון. מחקר זה נעשה בהנחיתו של פרופ׳ דניאל זהרי ע״ה באוניברסיטה העברית בסוף שנות השישים ותחילת השבעים של המאה הקודמת (Ben-Ze’ev and Zohary 1973). נערכו הכלאות בין טיפוסי **אפון קיפח** ל**אפון נמוך** (צפוני ודרומי) ו**אפון מצוי**. כמו כן נערכו הכלאות בין כל טיפוסי הבר לבין אפון תרבותי, כל זאת במסגרת עבודת המוסמך של הגב׳ נחמה בן-זאב.

להלן פרוט השיטה של בדיקת יחסי ההכלאה בין הטקסונים השונים: לאחר סרוס הפרחים (הסרת האבקנים טרם פתיחתם) של צמח הנקבה מניחים על הצלקות גוש אבקה שנלקח מפרח שנפתח (של טיפוס אחר). מנביטים את זרעי המכלוא שהבשילו בתרמילים שנוצרו לאחר הכלאה, ולאחר שצמחי המכלוא הגיעו לבגרות בוחנים את חיוניות האבקה שלהם. ערכי חיוניות אבקה הגבוהים מ- 85% מקובלים כאינדיקציה לכך שצימוד הכרומוזומים בעת החלוקה המיוטית בתאים יוצרי האבקה (והביציות) היה מלא (תקין). במילים אחרות,

המבנה (סדר הגנים) של הכרומוזומים שנתרמו מההורה הנקבי וההורה הזכרי של ההכלאה זהה (או דומה מאד) ולכן מאפשר צימוד תקין. לעומת זאת ערכי חיוניות אבקה נמוכים יותר מעידים בדרך כלל על צימוד לא תקין, תולדה של הבדלים בסדר הלינארי של הכרומוזומים של שני הורי ההכלאה. על מנת לאמת זאת בוחנים תחת מיקרוסקופ את תאי אם-האבקה בצמחי המכלוא, לאחר צביעה מיוחדת של הכרומוזומים.

על סמך דגם צימוד הכרומוזומים במיוזה בצמחים שהתקבלו מהכלאות בין אפוני בר לאפון תרבות ובין טיפוסי הבר השונים הגיעו נחמה בן-זאב ודניאל זהרי למסקנות הבאות:
1] כפי שעולה מהמורפולוגיה, המין **אפון מצוי** הוא טקסון עצמאי ונבדל מכל האחרים.
2] טיפוסי **אפון קיפח, א. נמוך** (צפוני ודרומי כאחד) ו**אפון תרבותי** מהווים למעשה מין ביולוגי אחד משום שהכלאות ביניהם פוריות במידה כזו או אחרת וניתן לחשוב את כולם למאגר גנים אחד.
3] טיפוסי האפון הנמוך הצפוני הם הקרובים ביותר לזני אפון תרבותי וקרוב לוודאי שסטוק מסוים של אפון נמוך צפוני הוא הורה הבר, דהיינו, אם-האפונה.
4] מבחינת מבנה (סדר הגנים) הכרומוזומים **האפון הקיפח** קרוב יותר לטיפוס ה**אפון הנמוך הדרומי** מאשר לאפון **התרבות**.

למרות שאחד מזני התרבות שבחנה נחמה בן-זאב מקורו באתיופיה, לא ניתן להבין מהמאמר שפורסם האם מדובר בזן של *P. sativum* או ב- *P. abyssinicum*. ואמנם במסקנות של בן-זאב וזהרי אין התייחסות לזני האפונה של מזרח אפריקה. מאז שפורסמה עבודתה של נחמה בן-זאב ועד לימים אלה משמשים הסטוקים הגנטיים הללו כסטנדרטים באין ספור מחקרים גנטיים באפונה, ובדומה לזה מסקנותיהם לגבי יחסי המינים/טיפוסים בסוג מקובלות על מרבית החוקרים עד היום.

אומדני קרבה גנטית בין הסטוקים השונים בסוג אפון ע״פ נתוני ריצוף דנ״א

טכנולוגיה של ריצוף דנ״א (מלא או חלקי) והשוואת הנתונים של טיפוסים שונים מאפשרת לקבל אומדני קרבה גנטית במנותק מכושר ההכלאה (כאמור לעיל) אשר מושפע מגורמים שונים לבד מהסדר הלינארי של הכרומוזומים. על מנת לקבל תמונה אמינה על יחסי הקרבה הגנטית יש לכלול בהשוואה כזו דוגמאות רבות מכל אחד מהטקסונים המכסות באופן נרחב ככל הניתן את המשרעת האקולוגית של כל אחת מהקבוצות הנתונות לבחינה. ואמנם בעשרים השנים האחרונות, אספנו דוגמאות אפון בר מעשרות בתי גידול בישראל

ובחו״ל (ירדן, טורקיה, ארמניה, אזרביג׳אן, טורקמניסטן, יוון, איטליה, קרואטיה, צרפת, הונגריה, פורטוגל, אירן, גיאורגיה, בולגריה). את מרבית הדוגמאות אספנו בעצמנו (ולכן בידנו מידע על בית הגידול הטבעי והמאפיינים שלו) ומיעוטן התקבלו מעמיתים ובנקי-גנים בחו״ל. בדומה לזה קיבלנו טיפוסי אפון תרבות ממדינות שונות (כולל טיפוסי אפון אתיופי) מבנק הגנים של ארצות הברית וממוסדות אירופאים (בריטניה, גרמניה). גידלנו צמחים מדוגמאות אלו לצורך הפקת דנ״א אשר נשלח לקביעת הגנוטיפ ע״פ ריצוף, בעגת המחקר – GBS דהיינו Genotype by sequencing. נתוני ריצוף הדנ״א נבחנו על ידי תלמיד דוקטור שלנו בשם טימו הלוויג במספר שיטות סטטיסטיות והעלו מספר מסקנות מעניינות, חלקן בהתאמה למקובל מימים ימימה וחלקן חדשות ואפילו מפתיעות במידת מה. בין היתר, מאפשרות מסקנות אלו לענות על השאלות הבאות:

– מהו טיבם של טיפוסי האפון הנמוך הדרומי? האם הם פליטי תרבות או טקסון בר אותנטי?

– מיהם הורי הבר של זני אפונת התרבות? או, במילים אחרות, מיהי אם-האפונה? (בפרפראזה על אם-החיטה של אהרונסון).

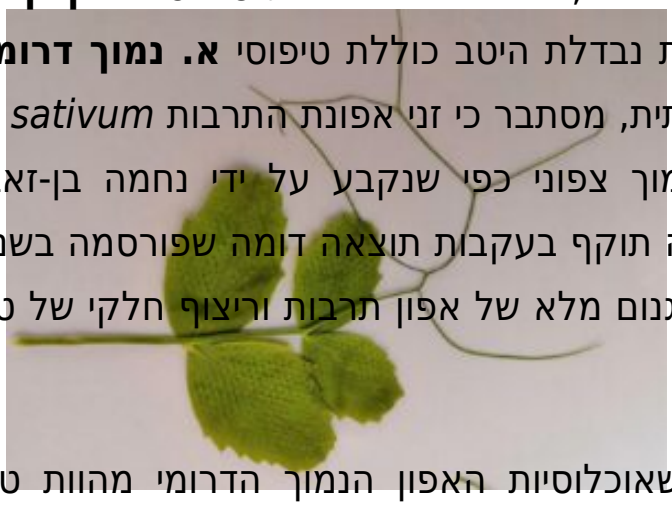
– מה מעמדם של זני התרבות המיוחדים מאתיופיה? האם תת-קבוצה של אפונת התרבות המוכרת? או טיפוס עצמאי? ואם כך, מאיזה טיפוסי בר נגזרו?



הסימן המאפיין העיקרי של הסוג אפון להבדילו מהסוג טופח ובקיה(לשלושתם קנוקנות) הם עלי הלוואי בבסיס העלה(בתמונה מימין); שני עלי הלוואי הלופתים את הגבעול גדולים יותר מהעלעלים. בקצה העלה גדלות קנוקנות מסועפות המאפשרות לצמח להשתרג על שיחים וצמחים גבוהים אחרים. אפון מצוי במפל התנור בצפון עמק החולה (א.ש.11.2.19).

מהשוואת נתוני ריצוף הדנ״א של מיני הבר וטיפוסי התרבות שביצע ד״ר הלוויג עולה כי:
1] כפי שניכר על פי המורפולוגיה ויחסי ההכלאה, ה**אפון המצוי** מהווה מין עצמאי ומובחן היטב ביחס לכל שאר המינים. למעשה ניתן להבחין בסוג אפון בשתי קבוצות בלבד; האחת של ה**אפון המצוי**, וקבוצה אחרת הכוללת את כל הטיפוסים האחרים, בר ותרבות (ראה לעיל).

2] בבחינה של אפוני בר ניתן לזהות (לבד מקבוצת **האפון המצוי** המובחנת היטב), מספר תת-קבוצות הרחוקות זו מזו במידה דומה, שלוש מהם כוללות טיפוסי **אפון קיפח**, אחת כוללת טיפוסי **א. נמוך צפוני** ואחרת נבדלת היטב כוללת טיפוסי **א. נמוך דרומי**. כאשר כוללים בהשוואה גם זני אפונה תרבותית, מסתבר כי זני אפונת התרבות *P. sativum* אמנם קרובים מאד לחלק מטיפוסי א. נמוך צפוני כפי שנקבע על ידי נחמה בן-זאב בזמנו. מסקנותיה של בן-זאב מקבלות משנה תוקף בעקבות תוצאה דומה שפורסמה בשנת 2019 על ידי קבוצת מחקר שבצעה ריצוף גנום מלא של אפון תרבות וריצוף חלקי של טיפוסי בר וזני תרבות (Kreplak et al. 2019).



3] בניגוד למה שחשבנו, מסתבר שאוכלוסיות האפון הנמוך הדרומי מהוות טקסון בר אותנטי ואינן פליטי תרבות שנוצרו בעקבת מוטציות מחזירות לתכונות של תרמיל מתבקע ותרדמת זרעים. יתר על כן, כאשר בונים עץ פילוגנטי לטיפוסים השונים מסתבר שההתפצלות של האפון הנמוך הדרומי עמוקה בעץ המבנה מהתפצלות תת-הקבוצות המכילות טיפוסי א. קיפח או א. נמוך צפוני. במילים אחרות, ככל הנראה התפצלות האפון הנמוך הדרומי התרחשה מיד לאחר ההתפצלות בין האפון המצוי לכל תת-הקבוצות האחרות (קיפח ונמוך כאחד). כלומר אין כל בסיס לסברה שטיפוסי האפון הנמוך הדרומי

הינם פליטי תרבות. מנתוני ריצוף הדנ״א מסתבר שניתן למצוא את שרידי הגנום של האפון הנמוך הדרומי וגם של האפון הקיפח בגנום של זני אפונת התרבות מאתיופיה ותימן. ואולם, מה שמקשה על שחזור מוצאו של האפון האתיופי *Pisum abyssinicum* היא העובדה שבחלק מהאנליזות הגנטיות נראה שתרומתו של האפון הדרומי היתה רבה יותר אך בשיטות בחינה אחרות נראה שתרומתו של האפון הקיפח יותר משמעותית. כלומר, אפוני התרבות המיוחדים של מזרח אפריקה אינם תת-מין (או קבוצת זנים) של אפונת התרבות המוכרת, אלא נראים כשריד לאירוע ביות עצמאי שמקורו בטיפוסים עתיקים ככל כנראה אוכלוסיה היברידית בין אפון נמוך דרומי ואפון קיפח קדמון.



אפון נמוך טיפוס דרומי, שדה חקלאי ליד תל-מגידו, 2.4.2024 צלמה מרס שמאלי ©. לרוב חובבי הטבע טקסון זה מוגדר כ"אפון קיפח" אך בחינה מדוקדקת מעלה כי זהו הטיפוס הדרומי של אפון נמוך; לשני המינים פרח ארגמן-סגול אך באפון קיפח ישנו גבול ברור קונטרסטי בין מפרש הכותרת הורוד לסירה שצבעה בורדו כהה. כמו כן הפרח של א.קיפח גדול יותר.

מכיוון שנכון להיום, **האפון הנמוך הדרומי** מוכר ומתועד רק מישראל, יש להניח שאירוע ביות זה שנתן מוצא לזני אפון אתיופי התרחש בדרום הלבאנט באזור בו התקיימו בעבר (בדומה להיום) אוכלוסיות סימפטריות (או קרובות מאד) של אפון נמוך דרומי ואפון קיפח. דוגמה אחת לאתר כזה מוכרת לנו ממורד נחל עמוד, שם קימת אוכלוסיה יפה של אפון קיפח במורד הנחל אחרי הגשר המוביל לקיבוץ חוקוק לאורך של יותר מקילומטר. לא רחוק משם, לצידי הדרך המובילה לאתר השאיבה של המוביל הארצי תעדנו אוכלוסיה של אפון נמוך דרומי. יש כמובן אפשרות שביות האפון האתיופי התרחש בצפון הלבאנט (דרום-מזרח טורקיה) באזור בו התרחש ביותם של כל גידולי הגרגרים העתיקים של המזרח הקרוב (**חיטה, שעורה, עדשה, חמצה, פשתה, כרשינה ואפונה תרבותית**), זאת כיוון שהשונות הגנטית הגבוהה ביותר בקבוצות אפון קיפח וא.נמוך תועדה בצפון הלבאנט. כדי לקבל שחזור שכזה יש להניח שתחום תפוצת האפון הנמוך הדרומי השתרע בעבר גם אל צפון הלבאנט, כולל דרום-מזרח טורקיה בחפיפה עם אפון קיפח. דא-עקא, אין לנו כל דרך לאשש סברה כזו. לכן אנו מעדיפים להסתמך על תפוצת מיני הבר הנוכחית ולהניח שביות האפונים המיוחדים כיום למזרח אפריקה התרחש ככל הנראה בדרום הלבאנט (אזור ישראל) בקונטקסט תרבותי אגראריי, כמה מאות שנים (או אף יותר) לאחר ביות החיטה, השעורה הפשתה, העדשה והחמצה בדרום מזרח טורקיה.

לימים, זני אפונה אלו שמקורם בדרום הלבאנט (זני אפון אתיופי עתיקים) מצאו את דרכם למזרח אפריקה, ככל הנראה יחד עם החיטה, השעורה, העדשה, החמצה, הפשתה, הטופח והפול – כולם צמחי תרבות שמוצאם מהמזרח הקרוב ואשר הורי הבר שלהם לא מוכרים מאתיופיה. על השאלה האם הגעתם של גידולי הגרגרים של המזרח הקרוב למזרח אפריקה התרחשה בעת חזרתה של מלכת שבא מהביקור בירושלים או בעידן קדום יותר לא ניתן לענות על פי הנתונים שבידנו.

אם אמנם מקורם של זני אפון אתיופי בדרום הלבאנט, מדוע לא שרדו באזור זה כזני מורשת בידי חקלאים מקומיים? ומה גרם לתפוצה המוגבלת שלהם במזרח אפריקה ותימן? זנים אלו מאופיינים בפריחה מוקדמת ועונת גידול והבשלת זרעים קצרה ומהירה. בדרך כלל פריחה מוקדמת של צמחים חד-שנתיים בתנאי ישראל או באגן הים-התיכון היא תולדה של רגישות נמוכה (או אף אדישות) לאורך היום. בדומה לזה, לאחר זריעה סתווית בישראל, זני חמצה או עדשים שמקורם מאתיופיה יפרחו מוקדם יותר מזנים מקומיים. פריחה והבשלת זרעים מוקדמת מקנות לזנים אלו יתרון באזורים יבשים יחסית (התחמקות מבצורת), לכן,

עוד פחות מובן מדוע לא שרדו זנים כאלו באזורנו או בחלקים אחרים של אגן הים התיכון.

סיכום

הסוג אפון בישראל כולל שלושה מיני בר- **אפון מצוי, א. קיפח וא. נמוך**. בסוג נכלל גם מין התרבות – **אפון תרבותי**. מין תרבות נוסף של אפונה תועד בעבר באתיופיה ותימן – **אפון אתיופי**. המאמר מפרט את התפוצה והאקולוגיה של מיני האפון בישראל ועומד על יחסי הקרבה הגנטית בין מיני הבר למין התרבות. האפון המצוי נפוץ בישראל מגבול הצפון ועד לאזורי הספר של הנגב המערבי ודרום הר חברון. האפון הקיפח מוכר מהגליל העליון וגליל-עליון מזרחי, צפון הגולן, והכרמל. מובחנים שני אקוטיפים של אפון נמוך; **צפוני**, המוכר מבתות בצפון הגולן והחרמון ו**דרומי**, אלמנט של בתי גידול מופרים, שדות מעובדים וצדי דרכים מבקעת כנרות דרך עמק יזרעאל, רמות מנשה, השפלה, אזור-לכיש והנגב המערבי. על פי יחסי ההכלאה ומדדי קרבה שנקבעו על פי סמני דנ״א ניתן לקבוע כי מוצאו של האפון התרבותי מהאקוטיפ הצפוני של האפון הנמוך. מוצאו של האפון האתיופי מאוכלוסיית מיכלוא עתיקה בין אפון קיפח לבין האקוטיפ הדרומי של האפון הנמוך.



אפון מצוי הוא המין השכיח בישראל מבין מיני האפון. אופייני לו פרח קוניאק להבדיל מפרחי א.נמוך וא.קיפח להם פרח ורוד-סגלגל. בצילום רואים היטב את עלי-הלוואי של העלה הלופתים את הגבעול והם גדולים בהרבה מהעלעלים. צילם שיר ורד©

רשימת קריאה

גופר א ועבו ש 2016 ביות הצמחים וראשית החקלאות במזרח הקרוב, רסלינג, תל אביב.

——————————————

Ben-Ze’ev N Zohary D 1973 Species Relationships in the Genus *Pisum* L. in Israel. Israel Journal of Botany 22: 73–91

Hellwig T Abbo S Ophir R 2022 Phylogeny and disparate selection signatures suggest two genetically independent domestication events of pea (*Pisum* L.). The Plant Journal 110: 419-439

Hellwig T Abbo S Ophir R 2022 Drivers of genetic differentiation and recent evolutionary history of an Eurasian wild pea, Journal of Biogeography 49: 794–808

Kosterin OE 2017 Abyssinian pea (*Lathyrus schaeferi* Kosterin nom. nov. pro *Pisum abyssinicum* A. Br.) is a problematic taxon. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii, 21: 158-169

Kreplak J Madoui M Cápal P (…) Burstin J 2019 A reference genome for pea provides insight into legume genome evolution. Nature Genetics 51: 1411–1422

Ladizinsky , Abbo S 2015 The *Pisum* genus. In: The Search for Wild (Relatives of Cool Season Legumes. Springer, Heidelberg, (pp. 55-68

Maxted , Ambrose MJ 2001 Peas (*Pisum* L.). In: Maxted, N. Bennet, S.J. Plant Genetic Resources of Legumes in the Mediterranean. Kluwer, (Dordrecht, (pp. 180–189

==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

לציטוט: עבו ש ואופיר ר 2024 אפוני הבר של ישראל והלבאנט. כתב-עת "כלנית", 9.

==========