



ד"ר גיורא בן ארי

אסטרטגיית התגובה של זני גפן לעקת יובש

ענת גרוון, איריס ביטון, יוסי יניב, גיורא בן-ארי / המכון למדעי הצמח, מינהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני אהרון פייט / המכון לחקר המדבר, אוניברסיטת בן-גוריון, שדה בוקר ישי נצר / מו"פ אזורי השומרון ובקעת הירדן אמנון שוורץ / הפקולטה לחקלאות, האוניברסיטה העברית ירושלים



צילום: ד"ר גיורא בן-ארי

על מצב הידראולי קבוע במשך היום, בעלי הגישה הפסימית, משנים את גדילתם ואת הפיסילוגיה בזמן עקה על סנות לשמר את המקורות הזמינים לצמח בהמשך. לעומתם, הצמחים האנאיווהידרים, בעלי הגישה האופטימית, משקיעים את כל המקורות הזמינים להם בציפייה למקורות חדשים בהמשך. גפן מוין 'גרנאז' מתנהגת כצמח איזוהידרי, לעומת גפן מוין 'שיראז' המתנהגת כצמח שאינו איזוהידרי. במחקר הנוכחי השווינו את אסטרטגיית התגובה לעקת יובש של שני זני גפן אלה. נבחנו התגובה הפיסילוגית של שני הזנים מורכבים על הכנות המסחריות פולסן וריכטר, בניסיון להבין בשניהם את הגורמים וההשלכות של התגובה השונה. הטיפוסים השונים קיבלו ארבע רמות השקיה שונות: השקיה מיטבית (100%), השקיה של 75%, 50% והשקיה גרעונית של 25%. הצמחים שקיבלו השקיה של 75% ואלה שקיבלו 50% לא היו שונים מצמחי הביקורת ולפיכך ההשוואה נערכה בין צמחי הביקורת לאלה שקיבלו השקיה גרעונית של 25%. נמצא, שמוליכות הפיוניות בון האיזוהידרי 'גרנאז', בצמחים שהיו בעקת יובש, הייתה נמוכה כמון בהק מוין של צמחי הביקורת. לעומת זאת, בון האנאיווהידרי 'שיראז' לא נצפה הבדל מובהק בין צמחים שהיו בעקה לצמחי הביקורת. בנוסף נמצא, כי בכל פוטנציאל מים הייתה מוליכות הפיוניות של צמחי 'גרנאז' נמוכה מצמחי 'שיראז'. צמחי 'גרנאז' שהיו בעקת יובש איבדו מחווינותם והשירו עליהם בכמות רבה יותר מצמחי 'שיראז'.

תגובת הצמחים לעקת יובש קיימות שתי גישות: הגישה הפסימית והגישה האופטימית. הצמחים בעלי הגישה הפסימית בעלי תגובה מהירה ושומרים על פוטנציאל מים יציב בתנאי יובש. לעומתם, הצמחים האופטימיים בעלי תגובה איטית ליובש ופוטנציאל המים בהם יורד בתנאי יובש. הגפן הינה צמח ייחודי המכיל זנים מאלה וגם מאלה. במחקר זה השווינו את תגובת הזן הפסימי 'גרנאז' לזן האופטימי 'שיראז' לתנאים של השקיית חסר. מסתבר שלטווח ארוך האופטימיות משתלמת...

תקציר

גפן יין גדלה בתנאים קבועים של עקת יובש לשיפור איכות היין, ועל כן מונגונית התגובה ליובש בעץ פרי זה מפותחים וחשובים מאוד. בתגובת הצמחים ליובש קיימות שתי גישות: צמחים איזוהידרים, הנוטים לשמור

בתמונה למעלה: הצבת הניסוי. הצמחים הוצבו בבית רשת במבנה של בלוקים באקראי עם ארבע רמות השקיה (ציונות בצבעים שונים)

מהירה וייצור חומצה אבציסית (ABA) ברמה גבוהה יחסית לזני גפן אחרים, דבר שהביא את החוקרים לטעון כי לגפן מין זה עמידות גבוהה מאוד ליובש. לעומתה, גפן מין 'שיראז' הראתה תגובה איטית וחלשה לעקת יובש וטענת החוקרים הייתה שזוהי בעל העמידות הנמוכה ביותר ליובש (Soar et al., 2006). גפן מין 'רגואז' מתנהגת כצמח איזוהידרי לעומת גפן מין 'שיראז', המתנהגת כצמח שאינו איזוהידרי (Schultz, 2003).

במחקר הנוכחי השווינו את אסטרטגיית התגובה לעקת יובש של שני זני הגפן 'רגואז' האיזוהידרי ו'שיראז' האנאיזוהידרי. נבחנו התגובה הפיזיולוגית של שני הזנים כשהם מורכבים על הכנות המסחריות פולסן וריכטר, בניסיון להבין את הגורמים וההשלכות של התגובה השונה ביניהם.

חומרים ושיטות

■ **החומר הצמחי:** הניסוי נערך על 160 גפנים המכלולות 40 צמחים מכל זן, 'שיראז' ו'רגואז', על כל כנה - פולסן וריכטר. העצים הגיעו ממשלת דור-און בזכרון יעקב ובתחילת הניסוי היו בני שנה וחצי.

■ **הצבת הניסוי:** בדצמבר 2010 התקבלו 160 צמחים בני שנה בעציצים (0.5 ליטר) מזכרון שמיד הועתקו לעציצים בנפח 10 ליטר. הצמחים הוצבו בבית רשת במינהל המחקר החקלאי בבית דגן, טופלו והושקו על פי המקובל בהתאם למוזג האוויר והמשקעים וב-10.7.11 נגמרו והושאר גזע ראשי שעליו 60 עלים בכל צמח. הצבת הצמחים הייתה בבקרים באקראי, כאשר בכל בלוק 40 עציצים הכוללים עשירי מכל אחד מארבעת הטיפוסים (X ון כנה). הניסוי החל ב-26.7.11 והסתיים חודשיים לאחר מכן, ב-26.9.11.

■ **טיפולי ההשקיה:** מערכת ההשקיה הורכבה על ידי יוסי יניב ממינהל המחקר החקלאי, וכללה מחשב השקיה אליו מחוברים ארבעה קווי השקיה המתפצלים לכל הבלוקים (ראה תמונה פותחת). במהלך הניסוי נקבעה כל שבוע צריכת המים המקסימלית של הצמחים באמצעות דיגום שלושה צמחים מכל זן X כנה - סה"כ 12 צמחים. הניקוז - מים עודפים שהצמח לא השתמש בהם, נאסף אל מגש שהונח מתחת לעציצים. מגש זה כוסה בנייר אלומיניום למניעת אידיוי מים. לאחר 24 שעות שבהם קיבלו הצמחים מים בעודף, חושבה צריכת המים המקסימלית הממוצעת על פי הנוסחה: $ET = I - D - G - W\Delta$, כאשר ET הוא האופורטרנספירציה (כולל אידיוי מהאדמה ואידיוי מהצימח, בגרם), וזו גם צריכת המים המיטבית של הצמח.

I היא כמות המים שניתנה, D הוא משקל הניקוז, G מבטא את הגדילה ב-24 שעות מחושבת כ-0 ו- $W\Delta$ הוא השינוי במשקל העציץ. צריכה זו שימשה במהלך השבוע כהשקיה ברמה של 100%, וממנה נגזרו רמות ההשקיה האחרות. אלו כללו השקיה של 75%, 50% ו-25%. ההשקיה ניתנה לכלל הצמחים במועדים שונים בשעות הבוקר, על פי רמת ההשקיה לכל צמח. כל זן X כנה X רמת השקיה יוצגו באמצעות עשרה עציצים שהתחלקו בין ארבעת הבלוקים.

■ **מדידות פיזיולוגיות:** נבחרו מספר מדדים שנוגדו פעמיים בשבוע, בשבועיים הראשונים של הניסוי ופעם בשבוע לאחר מכן, עד תום הניסוי. מכל זן X כנה X רמת השקיה הושארו ארבעה צמחים ללא דיגום

איפיון של מבנה הצמח הראה של'רגואז' פיוניות צפופות יותר וציונות רות עצה רחבים יותר מ'שיראז'. הבדל התגובה ליובש בין הזנים יכול לנבוע בין השאר מהעובדה שציונות עצה רחבים ב'רגואז' גורמים לקוויטציה (בעברית: מיעור. מדובר בתופעה שבה נוצרים חללים קטנים בנזול שמופעל עליו תת לחץ) ואמבוליום (תסחיף) ביתר קלות במקרה של מחסור במים. בנוסף, פיוניות צפופות יותר בין זה גורמות לאיבוד מים רב כאשר הן פתוחות. יתכן שמאפיינים אלה מחייבים את ה'רגואז' האיזוהידרי, בניגוד ל'שיראז', להגיב מהר מאוד למחסור במים ולסגור פיוניות על מנת לא להגיע לפגיעה חמורה בצמח. במחקר זה נראה שהגישה האיזוהידרית, במקרה של עקת יובש מתמשכת, גורמת לפגיעה חמורה יותר בצמח בהשוואה לגישה האנאיזוהידרית.

מבוא

המחסור החרף במים הכתיב לאחרונה שינויים ועדכונים בהקצאת המים לחקלאות. על מנת להמשיך ולקיים את החקלאות בארץ קיים הכרח ליעל את השימוש במי השקיה. הבנה ולימוד של התגובה לעקת יובש בעצי פרי הם בבחינת תשתית הכרחית לפיתוח עתיד מושכל של אסטרטגיות שיאפשרו ניצול יעיל יותר של המים על ידי הצמח ויאפשרו חיסכון בהשקיה. הבנת תגובת הצמח ליובש דורשת אינטגרציה של מידע ברמה המולקולרית ומידע ברמת הצמח השלם (Chaves et al., 2003).

גפן יין גדלה בתנאים קבועים של עקת יובש לשם שיפור איכות היין, ולכן מוגנוני התגובה ליובש בעץ פרי זה מפותחים וחשובים מאוד. למשטר ההשקיה ולתגובת הגפן ליובש תפקיד מרכזי בקבלת יונת איכותיים. בצמח קיימים מוגנוני הגנה טבעיים בפני עקות יובש, חלקם מוגנונים מורפוגנטיים (מוגנוני שינוי צורה) הנוגעים לשינויים באופי הצימח, כגון שינוי יחס שורש/גוף, שינויים בגודל העלים, הקדמת מועדי הפריחה ועוד, וחלקם בעלי אופי פיזיולוגי, כגון התאמה אוסמוטית של תאי השורש והגוף לוויסות פוטנציאל מים, שינויים בבקרת מוליכות הפיוניות ועוד (Pou et al., 2008). מחסור מים בקרקע מורגש על ידי השורשים וגורם ליצירת אותות כימיים והידראוליים ולמעברם לשאר חלקי הצמח.

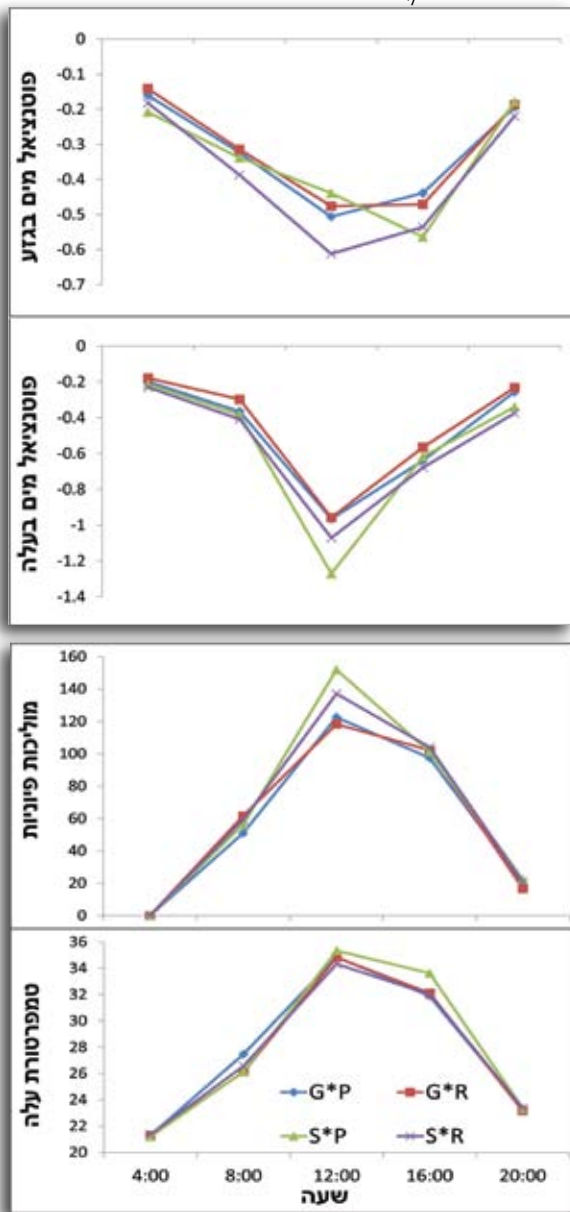
בתגובת הצמחים ליובש ישנן שתי גישות: הגישה הפסימית (צמחים איזוהידריים) והגישה האופטימית (צמחים אנאיזוהידריים). עקת יובש בשילוב עם טמפרטורה גבוהה ואידיוי גבוה פוגעים ביכול הגפן ובאיכות הענבים והיין (Costa et al., 2007). בעקת חריפה ישנה ירידה דרמטית בקיבוע הפחמן כתוצאה מירידה בפוטוסינתזה, שעלולה להביא להצטמקות העלים. לעומת זאת, השקיית יתר מעודדת את הצמיחה הווגטיבית תוך כדי פגיעה בפיגמונט וברמת הסוכר בפרי ומורידה את איכות היין (Bravdo et al., 1985).

הגפן הינה צמח ייחודי שנוצפתה בו שונות בין זנים. גוטיפים מסוימים בגפן שולטים בפתיחה וסגירת הפיוניות בעקת יובש טוב יותר ממוטיים פים אחרים. מחקר של קבוצה אוסטרלית, שבחן את התגובה ליובש במספר גדול של זני גפן ליין שגודלו על שורשיהם, מצא שונות גבוהה בין זני גפן שונים בעמידותם ותגובתם לעקת יובש. בשני הצדדים הקיימים צוים של יעילות ומהירות התגובה ליובש נמצא כי גפן מין 'רגואז' הגיב בצורה מהירה ויעילה מאוד לעקת יובש באמצעות סגירת פיוניות

תוצאות

■ **ממשק המים בצמח - מהלך יומי:** על מנת לאפיין את ממשק המים בצמחים במהלך היום נערך, לפני תחילת הניסוי, איפיון פיסולוגי של הצמחים השונים שקיבלו השקיה מיסבית. האומדנים השונים שנבחרו לאיפיון הפיסולוגי נמדדו כל ארבע שעות, החל מהשעה 04:00 לפני עלות השחר וכלה בשעה 20:00. נמצא, כי סביב שעת הצהריים הצמח

אור 1: מדדים פיסולוגיים שונים שנמדדו בתחילת הניסוי לאורך שעות היום. מ-04:00 בבוקר ועד 20:00 בערב נמדדו המדדים הבאים: פוט' וציאל מים בגזע (MPa), פוט' וציאל מים בעלה (MPa), מוליכות פיוניות (mmol m⁻² s⁻¹) וטמפרטורת עלה (מ"צ). הקווים השונים מייצגים הרכבות שונות: GxP = 'גרנאו' על כנת פולסן; GxR = 'גרנאו' על כנת ריכטר, SxP = 'שיראו' על כנת פולסן; SxR = 'שיראו' על כנת ריכטר



עלים על מנת לאמוד את הצימוח בכל תקופת הניסוי, ושישה צמחים נוספים שימשו לדיוגום עלים. העלים ששימשו לאיסוף המדדים השונים נלקחו מאותו אזור בעץ והיו בני אותו גיל (על פי הערכת ויזואלית של גודל וצבע) בכל הצמחים.

המדדים שנבדקו:

- **פוטנציאל מים בעלה מוקדם בבוקר.** לפני עלות השחר, בשעות 3:00-5:00, נדגמו ארבעה עלים מארבעה צמחים שונים.
- **פוטנציאל מים בעלה בצהריים.** בשעות 12:00-14:00 נדגמו ארבעה עלים מארבעה צמחים שונים.
- **פוטנציאל מים בגזע בצהריים.** בשעות 12:00-14:00 נדגמו ארבעה עלים שכוסו כשעה לפני כן בנייר אלומיניום ושקית ניילון, כדי למנוע כניסת אור ואידוי מים. בגלל הכיסוי הישנו עלים אלה את פוטנציאל המים בהם לפוטנציאל המים בגזע.
- **טמפרטורת עלה.** בשעות הצהריים נמדדה טמפרטורת העלה העליון בכל צמח באמצעות מד טמפרטורה אינפרא אדום (IR Ther-9811 mometer של חברת LINSEIS).
- פוטנציאל המים נמדד באמצעות תא לחץ ARIMAD 3000 של חברת MRC.
- **מוליכות פיוניות.** בשעות הצהריים נמדדה מוליכות הפיוניות בעלה העליון מכל צמח באמצעות פורמטר מודל SC-1 מחבר 'דקגון'.

■ **מידות שטח עלווה:** כל זן X כנה X רמת השקיה יוצג באמצעות ארבעה צמחים שמהם לא נדגמו עלים במהלך כל הניסוי. צמחים אלה צולמו בתחילת הניסוי ובסיומו על רקע לבן. שטח העלווה נקבע באמצעות חישוב השטח הירוק שבתמונה, וזאת בתוכנת Photoshop. בתום הניסוי הוסרו כלל העלים מהצמחים שצולמו ונבדק שטח עלווה באמצעות סריקת העלים בסורק. נמצא יחס של 0.42 בקירוב בין השטח הירוק המצולם לעומת שטח העלים שנסרק. יחס זה היה קבוע פחות או יותר בכל הצמחים משני הזנים.

■ **איפיון צפיפות וגודל פיוניות:** טרם תחילת הניסוי נלקחו דגימות עלים מצמחי 'גרנאו' ו'שיראו'. העלים נמרחו בלק שקוף שלאחר שעה תיים הוסר והדוגמה קובעה על גבי זכוכית. בעזרת מיקרוסקופ אור נספרו מספר פיוניות בשטח של 500X500 μm ב-15 חזרות מכל זן. בנוסף נמדד אורך הפיוניות במדגם של 25 פיוניות ממספר עלים מכל זן.

■ **איפיון צינורות ההובלה:** דגימות גזע נלקחו בתום הניסוי מארבעה צמחים מכל זן X כנה מרמות השקיה 100% ו-25% מאמצע הפרק ה-21. דגימות אלו אופיינו תחילה בעזרת ביונקולר ולאחר מכן נחתכו וקובעו לצורך סריקה במיקרוסקופ אור, על פי הפרוטוקול הבא: הדגימות סופלו בתמיסת FAA לקיבוע. בהמשך עברו דה-הידרציה בריכוזים הולכים ועולים של אתנול. לאחר מכן נערכה פיקסציה נוספת עם שיעור בחום. בתום התהליך נחתכו הדגימות בעזרת מיקרוטום (RM2245, LEICA) חתכים בעובי 20 מיקרון שנצבעו בעזרת ספרין fast green וכוסו בזכוכית מכסה. דוגמאות אלו נסרקו במיקרוסקופ אור בהגדלות שונות וצולמו לאיפיון צנורות ההובלה.

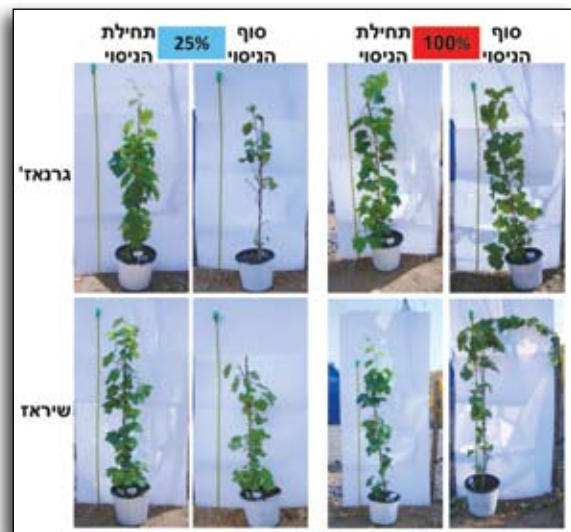
שקיבלו השקיה גרעונית נעו ערכי מוליכות הפיוניות בין 10 ל-80 $\text{mmol/m}^2\text{S}$ וערכי פוטנציאל המים בגזע נעו בין מיונס 0.6 למיונס 1.3 מוה פסקל. בצמחים אלה ניתן לראות שצמחים המורכבים על כנת ריכטר הגיעו לפוטנציאל מים בגזע נמוך יותר ולמוליכות פיוניות נמוכה יותר מאשר לה שהורכבו על כנת פולסן. בנוסף, צמחי 'שיראז' הראו ערכים גבוהים יותר של מוליכות פיוניות מאשר צמחי 'גרנאז' בכל פוטנציאל מים נתון (איור 2). תמונה דומה ומגמה זהה נראו במוליכות הפיוניות ביחס לפוטנציאל מים בעלה לפני פנות בוקר (נתונים לא מוצגים).

■ **נשירת עלים:** במהלך הניסוי נצפתה הצהבה של עלים ונשירתם, ככל הנראה עקב התייבשות. אחת לשבוע, החל מהשבוע השני, נספרו בכל צמח העלים שהצהיבו ונשרו. בארבעת הטיפוסים (X ון כנה) מספר העלים שנשרו בהשקיה גרעונית היה רב ממספר העלים שנשרו בצמחים שקיבלו השקיה מיטבית. בנשירת העלים בין הצמחים שקיבלו השקיה בחסר לצמחי הביקורת ניתן לראות הבדל גדול יותר בצמחי 'גרנאז' לעומת 'שיראז' הן בכנה פולסן והן בכנה ריכטר (תמונה 1 ואיור 3).

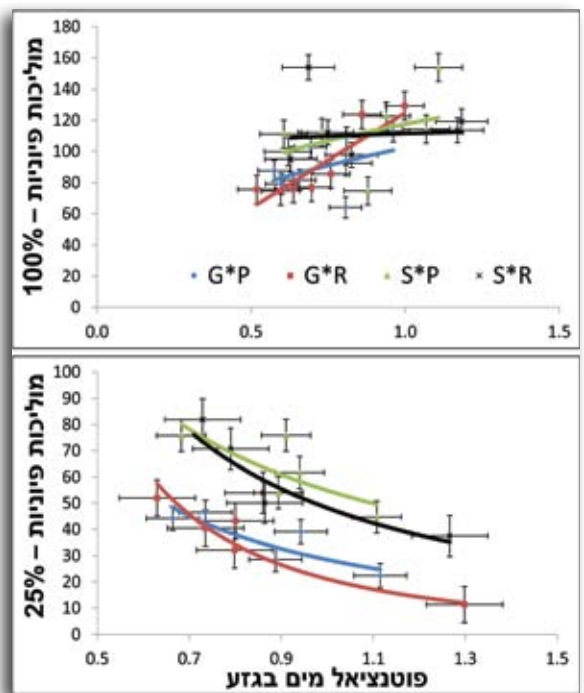
■ **מבנה הפיוניות:** בעלי 'גרנאז' צפיפות הפיוניות גבוהה יותר באופן מובהק ($p=0.035$) בהשוואה ל'שיראז'. מכיוון שהפיוניות השונות היו במצבי פתיחה מונומים, נמדד אורכן כמאפיין של גודלן. פיוניות 'גרנאז' נמצאו גדולות במעט מפיוניות 'שיראז', אך הבדל זה אינו מובהק (תמונה 2 ואיור 4).

■ **מבנה צינורות ההובלה:** בבחינה של שטח העצה הכללי לא ניתן לראות הבדל בין הטיפוסים השונים ורמות ההשקיה השונות. לעומת זאת, בבחינה של שטח צינורות העצה לעומת שטח העצה הכללי, נמצא כי יחס זה גדול יותר בצמחי 'גרנאז' לעומת צמחי 'שיראז' בשתי הכנות (נתונים לא מוצגים). בנוסף, ממוצע שטח צינורות העצה קטן יותר ב'שיראז' בהשוואה ל'גרנאז' בשתי הכנות (תמונות 3, 4 ואיור 4).

תמונה 1: צמחי 'גרנאז' (למעלה) ו'שיראז' (למטה) כפי שצולמו בתחילת הניסוי (תמונה שמאלית מכל צמד) ובתום הניסוי (תמונה ימנית מכל צמד). צמחים שקיבלו השקיה מיטבית של 100% (צד ימין) לא השירו עלים ואף המשיכו את צמיחתם. לעומתם, צמחים שקיבלו השקיה חסרה של 25% (צד שמאל) השירו עלים. ניתן לראות כי צמחי 'גרנאז' בהשקיה חסרה השירו מספר רב יותר של עלים בהשוואה לצמחי 'שיראז' שקיבלו השקיה חסרה



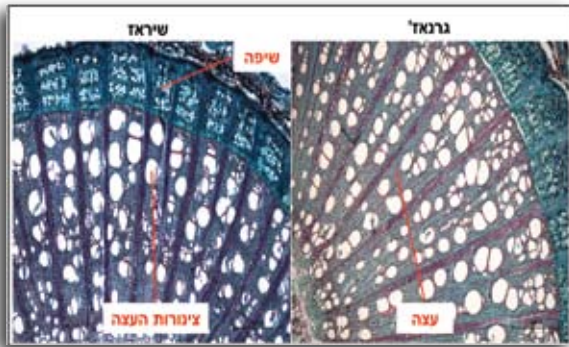
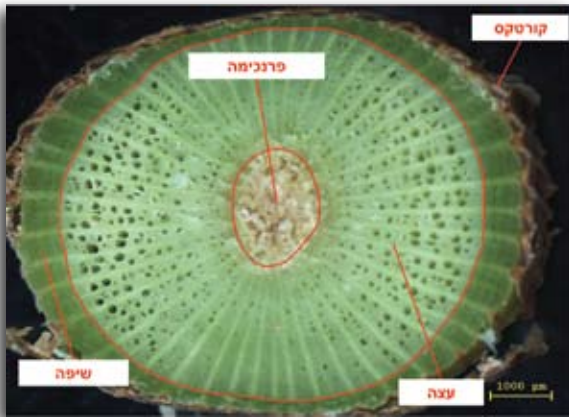
חיים היו בעקה מירבית. מצב זה התבטא בפוטנציאל מים בעלה ובמוע, שהיו הנמוכים ביותר בכל הצמחים במדידה שנערכה בשעה 12:00. טמפרטורת העלה ומוליכות הפיוניות היו הגבוהות ביותר בכל הצמחים בשעה 12:00 ביחס לשאר שעות היום. בנוסף, בשעה זו, בניגוד למדידות האחרות, נראו הבדלים בין הזנים השונים (שלא היו מובהקים) כאשר פוטנציאל המים נמוך יותר ומוליכות הפיוניות גבוהה יותר בן האנאזוהידי 'שיראז' מאשר בן האזוהידי 'גרנאז' (איור 1). לפיכך נבחרה שעת הצהריים לאומדן המדדים הפיסיולוגיים של הצמח.



איור 2: מוליכות פיוניות כפונקציה של פוטנציאל מים במהלך הניסוי, בצמחי הביקורת שקיבלו מנת השקיה של 100% (למעלה) ובצמחים שקיבלו השקיה חסרה של 25% (למטה). מייצגים הרכבות שונות, כגון באיור 1

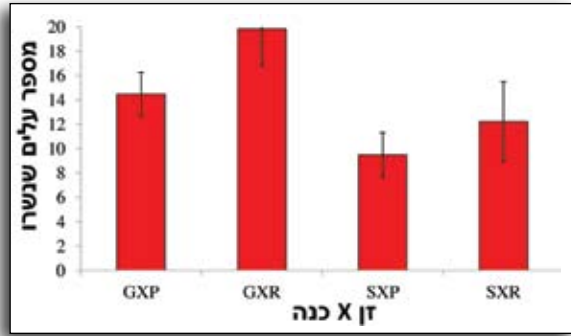
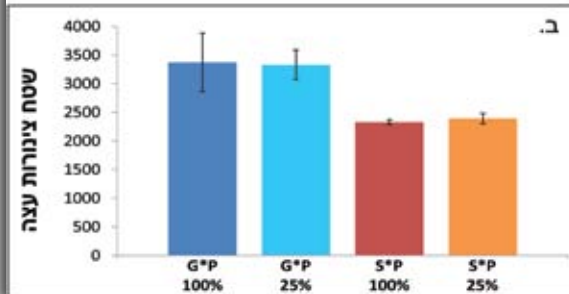
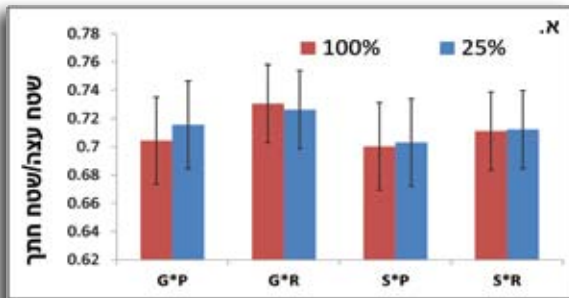
■ **תגובת הצמח לעקת יובש:** במדידות שנערכו לאומדן מצב הצמח נמצא, כי צמחים שקיבלו רמות השקיה של 50%-75% הראו ערכים דומים לצמחים שהושקו ב-100% השקיה בכלל המדדים שאופיינו. התוצאות אם כן, מוצגות כהשוואה של צמחים שקיבלו השקיה מיטבית (100%) לעומת צמחים שקיבלו השקיה גרעונית (25%). בנוסף, טמפרטורת העלה שנמדדה במהלך הניסוי הראתה שונות רבה מאוד בין הצמחים, ככל הנראה עקב בעיות טכניות, והתוצאות אינן מוצגות. פוטנציאל המים בעלה מבטא את מצב המים ברזע נתון ומשנתנה יחד סתם מהר. לעומתו, פוטנציאל המים בגזע היו ערך יחסית יציב המבטא בצורה מהימנה יותר את מצב העקה שבו נמצא הצמח. כאשר מנתחים את מוליכות הפיוניות כפונקציה של פוטנציאל המים בגזע בצהריים, ניתן לראות הבדלים בולטים בין צמחים שקיבלו השקיה מיטבית לעומת צמחים שקיבלו השקיה גרעונית ונמצאים בעקת יובש. בצמחים שקיבלו השקיה מיטבית נעו ערכי מוליכות הפיוניות בין 60 ל-150 $\text{mmol/m}^2\text{S}$ וערכי פוטנציאל המים בגזע נעו בין מיונס 0.5 למיונס 1.2 מוה פסקל. לא נמצאו הבדלים בין הזנים השונים והכנות השונות. לעומת זאת, בצמחים

תמונה 3: תמונת ביוקולר של גזע 'שיראז'

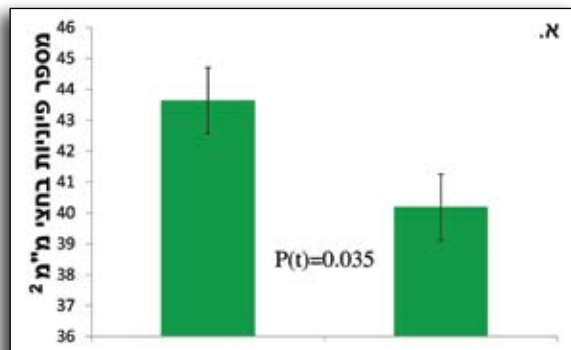


תמונה 4: תמונת מיקרוסקופ אור של חתך גזע בשני הזנים

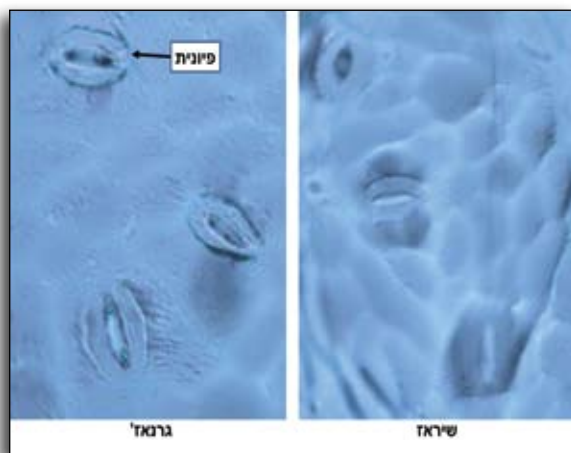
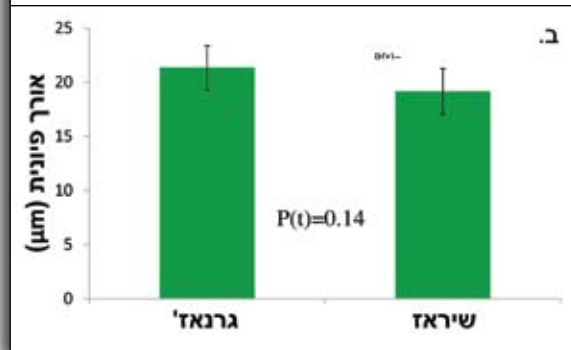
איור 5: מבנה צינורות העצה בזנים השונים: א. שטח העצה ביחס לשטח חתך כללי בצנורות העצה של הזנים השונים בהשקיה חסר (עמודות כחולות) והשקיה מסיבית (עמודות אדומות). ב. שטח ממוצע של צנורות העצה בזנים השונים שהורכבו על כות פולסן וקיבלו השקיה מסיבית (100%) או גרעונית (25%).



איור 3: אזור נשירת עלים ממוצעת לצמח במהלך היסיון. העמודות השונות מייצגות הרכבות שונות, כבאיור 1



איור 4: השוואת צפיפות וגודל הפיוניות בין 'גרנאז' ל'שיראז'. א. צפיפות פיוניות - מספר פיוניות שנספרו על שטח של 500µmX500µm, ב. אורך פיוניות



תמונה 2: השוואת מבנה הפיוניות בין 'גרנאז' (שמאל) ל'שיראז' (ימין) כפי שצולמו במיקרוסקופ לאחר קיבוע הדוגמאות כושני הזנים

נוספת שגורמת לתמותת צמחים איזוהידרים בתגובה לעקת יובש היא הקשר בין עקה אביוטית לעקה ביוטית. מחקר שהשווה תמותת עצים איזוהידרים ואנאזוהידרים בתגובה לעקת יובש מצא תמותה מסיבית של עצים איזוהידרים. ההסבר שניתן לתופעה הוא שבצמחים איזוהידרים, שבהם נסגרות הפיוניות בשלב מוקדם יחסית, הצמח נחלש ופגיע יותר לעקת ביוטית (McDowell et al., 2008).

רשימת ספרות

1. Bravdo B., Hepner Y., Loinger C., Cohen S., Tabacman H. (1985): Effect of irrigation and crop level on growth, yield and wine quality of cabernet sauvignon. *American Journal of Enology and Viticulture* 36: 132-139.
2. Chaves MM., Maroco JP., Pereira JS. (2003): Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30: 239-264.
3. Costa JM., Ortuño MF., Chaves MM. (2007): Deficit Irrigation as a Strategy to Save Water: Physiology and Potential Application to Horticulture. *Journal of Integrative Plant Biology* 49: 1421-1434.
4. McDowell N., Pockman WT., Allen CD., Breshears DD., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams DG., Yezzer EA. (2008): Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719-739.
5. Pou A., Flexas J., Alsina Mdel M., Bota J., Carambula C., de Herralde F., Galmes J., Lovisollo C., Jimenez M., Ribas-Carbo M., Rusjan D., Secchi F., Tomas M., Zsofi Z., Medrano H. (2008): Adjustments of water use efficiency by stomatal regulation during drought and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* x *V. rupestris*). *Physiol Plant* 134: 313-323.
6. Sade N., Vinocur BJ., Diber A., Shatil A., Ronen G., Nissan H., Wallach R., Karchi H., Moshelion M. (2009): Improving plant stress tolerance and yield production: is the tonoplast aquaporin SITIP2;2 a key to isohydric to anisohydric conversion? *New Phytologist* 181: 651-661.
7. Schultz HR. (2003): Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell & Environment* 26: 1393-1405.
8. Soar CJ., Speirs J., Maffei SM., Penrose AB., McCarthy MG., Loveys BR. (2006): Grape vine varieties Shiraz and Grenache differ in their stomatal response to VPD: apparent links with ABA physiology and gene expression in leaf tissue. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 12: 2-12. ■

דיון ומסקנות

במחקר זה השווינו בין אסטרטגיות שונות בתגובת צמחים לעקת יובש. הגוף שיי משה כצמח מודל ונבחרו שני זנים הידועים מהספרות כשני זני הגפן הקיצוניים בתגובתם ליובש, 'הגרנאז' ו'השיראז'. גפן 'השיראז' נחשבת לגפן המשתמשת באיזוהידריה אנאזוהידרית בתגובתה ליובש. מהות אסטרטגיה זו היא אפשרות ירידה בפוטנציאל המים בצמח והפעלה מאוחרת יחסית של מנגוני התגובה לעקת יובש. כלומר, גם כאשר הצמח מרגיש חוסר במים הוא אינו ממהר לסגור פיוניות. לעומתו, הזן 'גרנאז' נחשב איזוהידרי, הממרה להפעיל את מנגוני התגובה ליובש על מנת לשמור על מאון מים יציב יחסית בצמח. במחקר זה השתמשנו בארבע רמות השקיה שנגזרו מרמת השקיה מיטבית שחושבה על פי צרכי הצמח כש-יניתנים לו מים ללא הגבלה. בפועל מצאנו שרמות השקיה של 75% ואפילו 50% לא גרמו לצמח להיכנס לעקה ולא נצפה הבדל משמעותי בין צמחים שקיבלו השקיה זו לבין צמחי הביקורת שקיבלו השקיה מיטבית. הכנות המסחריות פולסן וריכטר נחשבות עמידות ליובש (עבודת מאסטר של מיכל אקרמן). בניסוי זה לא נצפו הבדלים דרמטיים בין הכנות, אולם ניתן לראות כי ברוב המדדים כנת ריכטר מראה טווח גדול יותר של פתיחת פיוניות ושל פוטנציאל מים, ואיפשרה לצמחים להגיע לפוטנציאל מים נמוך בהשוואה לפולסן, בשני זני הרכב. בנוסף, שטח העלווה בריכטר, בצמחים שקיבלו השקיה גרעונית, ראה מעט גבוה מאשר בפולסן, אך לא בצורה מובהקת.

בהשוואה בין שני זני הרכב 'גרנאז' האיזוהידרי ו'שיראז' האנאזוהידרי ניתן אכן לראות אסטרטגיה שונה בהתמודדות עם השקיה גרעונית. מוליכות הפיוניות של 'הגרנאז' בהשקית חסר שונה מהשקיה מיטבית. כלומר, בעקבות חישה של הצמחים במחזור במים מופעל מנגון ההגנה הטרוויאלי ביותר - סגירת הפיוניות. לעומת 'הגרנאז', ב'שיראז' לא ניתן למצוא הבדל במוליכות הפיוניות בצמחים שקיבלו השקיה גרעונית לאלה שקיבלו השקיה מיטבית לאורך כל תקופת הניסוי (נתונים לא מובאים). כלומר, למרות שהצמחים נמצאים בעקה, הם לא ממהרים להפעיל את מנגוני ההגנה. בנוסף, מוליכות הפיוניות גבוהה יותר בזן האנאזוהידרי 'שיראז' בהשוואה ל'גרנאז' האיזוהידרי בכל פוטנציאל מים נתון (איור 2).

ייתכן שאחת הסיבות להבדלים באסטרטגיה נובעת מההבדלים בפיוניות ובצינורות ההובלה. ב'גרנאז' הפיוניות צפופות יותר וצינורות ההובלה גדולים יותר (איורים 4, 5). צינורות עצה רחבים יחסית יוצרים סיכוי גבוה יותר להיווצרות בועת אוויר (קוויטציה) וליצירת תסחיף (אמבוליוז) במקרה של מחסור במים. בנוסף, צפיפות פיוניות גבוהה יותר יכולה להביא לאיבוד מים רב יותר. לפיכך, בצמחי 'הגרנאז' האיזוהידרי ישנה חשיבות יתרה לשמירה על פוטנציאל מים גבוה יחסית.

נשירת העלים הייתה גבוהה באופן מובהק בצמחי 'הגרנאז' בהשוואה לצמחי 'השיראז'. בניגוד לטענת הקבוצה האוסטרלית, האסטרטגיה האיזוהידרית של צמחי 'הגרנאז' בתנאי הניסוי התגלתה כפחות מוצלחת להתמודדות עם עקת היובש, דבר שהתבטא בצמחים פחות חיוניים המשירים יותר עלים עקב התייבשותם. תופעה זו נראתה בעבר בצמחים אחרים, וידוע שצמחים אנאזוהידרים עמידים יותר ליובש (Sade et al., 2009). תופעה זו יכולה להיות מוסברת באמצעות כמה גורמים, אך בניסוי זה אין באפשרותנו להצביע על הסיבה המדויקת. ייתכן שעקב סגירת פיוניות מוקדמת, עלתה טמפרטורת העלים והצמח כולו ובכך נוספה לצמחים גם עקת חום חריפה שאיתה, בשילוב עם עקת היובש, היה קשה לצמחים להתמודד. בנוסף, סגירת פיוניות עוצרת את תהליך הפוטוסינתזה וקיצוץ הפחמן. ייתכן שמחסור באנרגיה שנגרם עקב סגירת הפיוניות המוקדמת הביא לצמחים פחות חיוניים שלבסוף גם השירו את עליהם. תופעה