

1998-2000

תקופת המחקר:

301-0272-00

קוד מחקר:

שם השפעת משטר ההזנה על התפתחות צמחי ורטיקורדיה פלומזה

שם

THE EFFECT OF FERTIGATION MANAGEMENT ON VERTICORDIA GROWTH

המחקר:

מוסד: מינהל המחקר החקלאי, ת.ד. 6 בית דגן 50250

חוקר ראשי: ד"ר אבנר זילבר

מאמרים:

חוקרים שותפים: מר אלברט אבידן, מר שלמה איתן, מר אלכס אקרמן, דר' יעקב בוינקב, דר' אשר בר-טל, גברת אסתר מור, מר ראובן תמרי

תקציר

המטרה הכללית של המחקר בשנה זו היתה לבחון את התגובה של צמחי ורטיקורדיה לריכוז הזרחן במי הטפטפת ולהבין את המנגנונים הגורמים להאצת ההזדקנות של עלים עם העלייה בריכוז הזרחן במים. המטרות הייחודיות היו לבחון את: (א) הקשר בין ריכוז הזרחן במים לבין ריכוז הסוכרים (כללי ומזורחנים) בעלים של ורטיקורדיה פלומזה; (ב) הקשר בין ריכוז הזרחן במים לבין קצב ייצור האתילן בעלים; ו - (ג) ההשפעה המשולבת של ריכוז הזרחן במים ושל ריסוס עלווה באבץ על התפתחות הצמחים, ריכוז הסוכרים (כללי ומזורחנים) ועל קצב ייצור האתילן בעלים.

צמחי ורטיקורדיה פלומזה גדלו בבית רשת בבית דגן בדליים עם פרלייט (8 ל') ונחשפו לחמש רמות של זרחן מוסף במי הטפטפת, כאשר ריכוז יסודות המזון האחרים היה אחיד לכל הטיפולים. עלייה בריכוז הזרחן במים מעל ל- 1 מ"ג/ל הביאה לפגיעה חמורה בצמיחה ולהופעה של סימנים אופייניים ל*דעילות זרחן* כגון כלורוזה של עלים צעירים ונקרוזה של עלים מבוגרים שפגעו קשה בצמחים. הפגיעה בצמחים היתה חזקה יותר בקיץ מאשר בחורף (בשתי שנות הניסוי) ולכן אנו מניחים כי לטמפרטורה ואו לקרינה השפעה על עצמת הפגיעה מ*דעילות זרחן*. מקובל בספרות כי ריכוז זרחן גבוה (מעל ל- 1% חומר יבש) פוגע בצמח בגלל מנגנון של: *מחסור באבץ מושרה זרחן* (*P-induced Zn toxicity*). בעבר הוצע כי קליטה מוגברת של זרחן גורמת לירידה בזמינות האבץ בעלים בגלל קשירה לרכובות לא מסיסות באיברי הצמח (שורשים בד"כ). הוצע כי מחסור באבץ מביא לפגיעה במנגנון הבקרה של קליטת זרחן וכתוצאה מכך להצטברות זרחן בעלים הגורמת לדעילות. אולם, בצמח הורטיקורדיה לא נמצאה תלות בין ריכוז הזרחן במים או בצמח לבין ריכוז האבץ בצמח. בנוסף, ריכוזי האבץ הכללי והמסיס במים בצמח היו מעל לסף המחסור האופייני והפגיעה העיקרית בצמחים היתה בעלים מבוגרים ולא בעלים צעירים, כצפוי ממחסור באבץ. צמחים שנחשפו לריכוזי זרחן מעל ל- 3 מ"ג/ל הראו סימני פגיעה כגון איבוד שלטון קדקודי של ענפים, איחור בפריחה וירידה משמעותית בכמות הפרחים. סימנים אלו אינם אופייניים למחסור באבץ, ולכן לא סביר להניח כי הפגיעה בצמחים נבעה ממחסור בלשהו של אבץ.

הדמיון החזותי בין סימני *דעילות זרחן* בורטיקורדיה לבין סימנים של כלורוזה והזדקנות מואצת בעגבניות כתוצאה מהגברת פעילות האנזים *חקסוקינז* הביא להנחה כי יתכן ו*דעילות זרחן* נובעת מעלייה בפעילות אנזימטית כלשהי ולא ממחסור ביסודות מזון. על מנת לבחון הנחה חדשנית זו נבדקו ריכוזי הגלוקוז הכללי והמזורחן בצמחי ורטיקורדיה שנחשפו לחמש רמות של זרחן במי ההשקיה. נמצא קשר ברור בין הסימנים החזותיים של *דעילות זרחן* לבין ריכוז הסוכרים המזורחנים ולבין קצב ייצור האתילן בעלים. ריסוס הצמחים באבץ הביא לירידה בריכוז הסוכרים המזורחנים ולהפחתה בסימני הרעילות. מוצע כי תופעת *דעילות זרחן* נובעת מפעילות יתר של האנזים *חקסוקינז* המביאה לעלייה בריכוז האתילן ולהאצת ההזדקנות. אבץ מעורב בויסות המטבוליזם של סוכרים ולכן עליה בריכוז האבץ בעלים מדכאת את פעילות האנזים וכתוצאה מכך מפחיתה את *דעילות הזרחן*.

השפעת משטר ההזנה וה- pH בבית השורשים על התפתחות צמחי

ורטיקורדיה (Verticordia) III. בחינת הגורמים ל"רעילות זרחן"

קוד זיהוי: 00-272-301

1. מטרות המחקר לתקופת הדו"ח: המטרה הכללית של המחקר בשנה זו היתה לבחון את התגובה של צמחי ורטיקורדיה לריכוז הזרחן במי הטפטפת ולהבין את המנגנונים הגורמים להאצת ההזדקנות של עלים ולפגיעה בצימוח עם עליית ריכוז הזרחן במי הטפטפת. המטרות הייחודיות היו לבחון את: (א) הקשר בין ריכוז הזרחן במים לבין ריכוז הסוכרים (כללי ומזורחנים) בעלים של ורטיקורדיה פלומזה; (ב) הקשר בין ריכוז הזרחן במים לבין קצב ייצור האתילן בעלים; ו - (ג) ההשפעה המשולבת של ריכוז הזרחן במים ושל ריסוס עלווה באבץ על גידול ורטיקורדיה, ריכוז סוכרים (כללי ומזורחנים) ועל קצב ייצור אתילן בעלים.

2. עיקרי הניסויים ותוצאות בתקופת הדו"ח: צמחי ורטיקורדיה פלומזה גדלו בדליים (שמונה ל") ונחשפו לחמש רמות של זרחן מוסף במי הטפטפת, כאשר ריכוז יסודות המזון האחרים היה אחיד לכל הטיפולים. עלייה בריכוז הזרחן במים מעל ל - 1 מ"ג/ל הביאה לפגיעה חמורה בצימוח ולהופעה של סימנים אופייניים ל"רעילות זרחן" כגון כלורוזה של עלים צעירים ונקרוזה של עלים מבוגרים שפגעו קשה בצמחים. הפגיעה בצמחים היתה חזקה יותר בקיץ מאשר בחורף ולכן אנו מניחים כי לטמפרטורה ו/או לקרינה השפעה על עצמת הפגיעה מ"רעילות זרחן". נמצא קשר ברור בין ריכוז הזרחן במי ההשקיה לבין ריכוז הסוכרים המזורחנים ולבין קצב ייצור האתילן בעלים. ריסוס הצמחים באבץ הביא לירידה בריכוז הסוכרים המזורחנים ולהפחתה בסימני הרעילות. מוצע כי תופעת "רעילות זרחן" נובעת מעלייה בפעילות של האנזים הקסוקינז המביאה לעלייה בריכוז הסוכרים המזורחנים ובקצב ייצור האתילן ולהאצת ההזדקנות. אבץ מעורב בויסות המטבוליזם של סוכרים ולכן עלייה בריכוז האבץ בעלים מדכאת את פעילות האנזים וכתוצאה מכך מפחיתה את "רעילות הזרחן".

3. המסקנות המדעיות וההשלכות לגבי יישום המחקר והמשכו: התוצאות של המחקר הנוכחי מוכיחים לראשונה כי "רעילות זרחן" לא נובעת בגלל מחסור של אבץ או יסוד מזון אחר אלא בגלל עלייה בפעילות ההקסוקינז או בריכוז הסוכרים המזורחנים. הקשר הברור שנמצא במחקר זה בין ריכוז הזרחן במים לבין קליטת זרחן בצמח, ריכוז הסוכרים המזורחנים וקצב ייצור האתילן בעלים מבססים הנחה זו. למסקנה חדשנית זו השלכות על גידול צמחים נוספים שמוצאם מתנאי סביבה דומים.

4. הבעיות שותרו לפתרון: המחקר במתכונתו הנוכחית מיצה את עצמו. בעתיד יש לבחון את: (א) הגידול של ורטיקורדיה בשדה (חלקת מודל נשתלה בימים אלו בחוות הבשור); (ב) הקשר בין ריכוז הזרחן במים ובצמח לבין המטבוליזם של סוכרים וריכוז האתילן בעלים; ו - (ג) ההשפעה של גורמי סביבה (טמפרטורה ועצמת קרינה) על הגידול.

5. הפצת הידע: עיקרי התוצאות נסקרו בימי עיון למדריכי שה"מ. בימים אלו אנו עוסקים באינטגרציות רבה בכתיבה של מאמרים לעיתונות מדעית מבוקרת ברמה הגבוהה ביותר.

צמחי ורטיקורדיה (*Verticordia*) ממשפחת ההדסיים (Myrtaceae) הם צמחים אנדמיים למערב אוסטרליה. הסוג ורטיקורדיה מכיל כ- 150 מינים שונים של צמחים וכולל חלק מהפרחים המרהיבים ביותר של צמחיית הבר האוסטרלית (Cochrane and McChesney, 1995). לפרחי הורטיקורדיה מגוון צבעים גדול בכל צבעי הקשת (מלבד כחול וירוק), ולכן הניחו מומחי השיווק והגידול של מועצת הפרחים כי הפוטנציאל השיווקי/המסחרי של פרחי הורטיקורדיה בשוק פרחי הקטיפה בעולם הוא גדול. בשנים האחרונות נעשו מאמצים רבים לגדל צמחי ורטיקורדיה בתנאי תרבות אולם ההצלחה היתה מועטה בעיקר בגלל מחסור בידע, ובמיוחד על דרישות ההזנה של הצמח (Burton et al., 1996).

בשני העשורים האחרונים נעשה מאמץ גדול בישראל לפתח מיני פרחים חדשים בהם לישראל יש יתרון יחסי ארוך טווח על המתחרים. צמחים מעוצים (שיחים ובני שיחים) ממוצא סובטרופי דורשים לפריחה עוצמות אור גבוהות, לא ניתן לגדלם (גם לא בחממות) באירופה, ולכן בשנים האחרונות הוחל באיתור, ייבוא ואקלום צמחים בעלי פוטנציאל מסחרי מהחצי הדרומי של כדור הארץ. אולם, למרות ההתאמה האקלימית, הפיתוח המסחרי הוגבל בגלל ליקויי צמיחה אופייניים כמו "עלעלת" בצמחים ממשפחת הפרוטאיים או כלורוזה הנובעת ממחסור ביסודות קורט בצמחים אחרים. צמחי ורטיקורדיה שגדלו בתחנות ניסוי שונות ברחבי ישראל בקרקע מקומית או בתוך טוף סבלו מכלורוזה חריפה ומנקרוזה ומתו זמן קצר לאחר השתילה.

בבחינה ישירה של השפעת ה-pH (תחום של pH 3.5 עד 7.5) בבית השורשים על ההתפתחות של צמחי ורטיקורדיה פלומוזה (*V. plumosa*) שבוצעה בחלק בראשון של מחקר זה (זילבר וחובריו, 1999), נמצא כי היבול המקסימלי הושג כאשר ה-pH בבית השורשים (מצע אינרטי - פרלייט) היה 7.5, ללא החמצה וללא ריסוסי עלווה. המסקנה המרכזית מניסוי זה היתה כי ה-pH לכשעצמו, אינו גורם מגביל בהתפתחות צמחים אלו וכי ניתן להגיע לצימוד תקין כל עוד ריכוז יסודות המזון בתמיסת המצע הנו תקין. ריכוז יסודות מזון בנוף (חנקן, אשלגן, סידן, מגנזיום, נתרן, כלור, ברזל, אבץ, מנגן, נחושת ומוליבדן) היה בתחום הנחשב כאופטימלי לצמחים רבים על פי Jones et al. (1991) או Marschner (1995) אולם, ריכוז הזרחן היה גבוה מאוד ועלה בהרבה על הריכוז המקובל בצמחים רבים אחרים (1.5-2 בהשוואה ל- 0.2-0.5 אחוז ממשקל החומר היבש, בהתאמה). בבחינה ישירה של השפעת ריכוז הזרחן במי הטפטפת על התפתחות צמחי ורטיקורדיה פלומוזה שנעשתה בחלק השני של מחקר זה (זילבר וחובריו, 2000) נמצא כי עלייה בריכוז הזרחן מ- 0, ל- 1, ול- 3 מ"ג/ל הביאה לשיפור רצוף ביבול אולם מעבר לתחום זה, בריכוז של 10 ושל 30 מ"ג/ל הצמחים סבלו מכלורוזה של עלים צעירים ומנקרוזה של עלים מבוגרים שפגעו קשה בצמחים. היבול המקסימלי הושג כאשר ריכוז הזרחן בנוף הגיע ל- 0.37% ממשקל החומר היבש. מתחת לערך זה סבלו הצמחים מעיכוב בהתפתחות ומעליו לפגיעה קשה בצימוד. הריכוז המחושב של זרחן במי הטפטפת הנדרש לקבלת יבול מרבי היה 4.7 מ"ג/ל. בספרות מקובל כי ריכוזי זרחן גבוהים בצמח פוגעים בהתפתחותו בגלל מגנון של "מחסור באבץ מושרה על ידי זרחן"

(*P-induced Zn toxicity* – Cakmak and Marschner, 1986, 1987; Marschner and Cakmak, 1986)

אולם, בניסוי זה לא נמצאה תלות בין ריכוז הזרחן לבין ריכוז האבץ בצמח, ריכוזי האבץ הכללי והמסיס במים בצמחים היו מעל לסף המחסור האופייני והפגיעה העיקרית בצמחים היתה בעלים מבוגרים ולא בעלים צעירים, כצפוי ממחסור באבץ. צמחים שנחשפו לריכוזי זרחן מעל ל- 3 מ"ג/ל הראו סימני פגיעה כמו איבוד השלטון הקדקודי של הענפים, איחור בפריחה וירידה משמעותית בכמות הפרחים עם העלייה בריכוז הזרחן. סימנים אלו אינם אופייניים למחסור באבץ.

לכן, סביר להניח כי הפגיעה בצמחים אלו לא נבעה ממחסור של אבץ אלא מהשפעה של ריכוז הזרחן בנוף או בשורש על מנגנון פיסילוגי או הורמונלי.

הדמיון החזותי בין סימני "רעילות זרחן" בורטיקורדיה לבין סימנים של כלורוזה והזדקנות מואצת בעגבניות בעקבות הגברת הפעילות של האנזים הקסוקינו (*Hexokinase*) הביא להנחה כי יתכן ורעילות זרחן נובעת מעלייה בפעילות האנזים ולא ממחסור כלשהו ביסודות מזון. הקסוקינו הוא האנזים הראשון במטבוליזם של סוכרים. הוא מזרחן גלוקוז ומשפיע על תהליכים רבים בתא. נמצא כי הגברת פעילות ההקסוקינו הביאה לירידה בפוטוסינטזה ולהאצת תהליכי הזדקנות שגרמו לעיכוב משמעותי בגידול של עגבניות טרנסגניות (Dai et al., 1999). פעילות ההקסוקינו בצמחים שסבלו ממחסור בזרחן היתה נמוכה בהשוואה לצמחים שהוזנו כיאות (Li and Ashihara, 1990; Rychter and Randall, 1994). אולם עד כה לא דווח על קשר בין "רעילות זרחן" לבין פעילות הקסוקינו.

על מנת לבחון את ההשערה כי הגברת פעילות ההקסוקינו הבאה בעקבות עלייה בריכוז הזרחן במי הטפטפת היא הגורם הראשוני ל"רעילות זרחן" נמדדו ריכוזי הגלוקוז הכללי והמזורחן בעלי ורטיקורדיה פלומוזה שנחשפו לרמות שונות של זרחן במי ההשקיה. אבץ מעורב בויסות אנזימית שונים המעורבים במטבוליזם של סוכרים ולכן נבדקה גם ההשפעה של ריסוס באבץ על ריכוז הסוכרים. הדמיון החזותי בין הסימנים של "רעילות זרחן" לבין תופעות הנגרמות כתוצאה מעלייה בייצור האתילן בעלים הובילה להשערה כי יתכן והצהבת העלים המבוגרים והגברת הנשירה בורטיקורדיה נבעו מעליה בריכוז האתילן בעלים ולכן הושם דגש במעקב אחר התלות בין ריכוז הזרחן במי הטפטפת לבין קצב ייצור האתילן בעלים.

חומרים ושיטות

ניסוי I – השפעת ריכוז הזרחן במי ההשקיה על התפתחות הצמחים.

ניסוי זה הוא המשכו של הניסוי שדווח בדו"ח של שנת 1999 (זילבר וחובריו 2000). הניסוי התבצע בבית רשת (10% צל) בבית דגן וכלל חמש רמות של זרחן במי ההשקיה, בחמישה בלוקים באקראי. בתאריך 6 ביוני 1998 נשתלו בכל חזרה 12 שתילי ורטיקורדיה פלומוזה ממשלת "ניר" בתוך דליים עם פרלייט (צמח לדלי) בנפח של שמונה ליטר. בנוסף לכלים עם צמח הוצבו בכל טיפול שני כלים ללא צמח, שהושקו ודושנו בצורה זהה לכלים עם צמח. התשטיף מכלים אלו ומשלושה כלים עם צמח מכל טיפול נאסף ונמדד בו נפח (יומי), pH ומוליכות חשמלית (שבועי), וריכוז יסודות המזון (חודשי). האופוטורנספירציה בכל טיפול חושבה מהפרש בין מנת ההשקיה לבין נפח התשטיף הממוצע שנמדד בכלים עם צמח, והדיות (טרנספירציה) מההפרש בנפח התשטיף הממוצע בין כלים ללא צמח לבין כלים עם צמח, ואילו האידוי (אופורציה) מההפרש בין מנת ההשקיה לנפח התשטיף הממוצע בכלים ללא צמח. הטיפולים החלו בראשון לאוגוסט 1998 וכללו חמש מנות של חומצה זרחתית (0, 1, 3, 10 ו-30 מ"ג P / ל') שהוספו על ידי משאבות מנתיות למי ברז אופייניים באזור בהרכב של (מ"ג/ל'): זרחן – 0.2, סידן – 80, מגנזיום – 30, נתרן – 80, כלור – 120, ו- קרבונטים כללי – 150. תמיסת דשן שנשאבה ממכל נפרד על ידי משאבה מנתית נוספת הזרימה תמיסה אחידה לכל הטיפולים בריכוז של 80-100 מ"ג/ל' חנקן (יחס אמון:חנקן 1:2) ואשלגן. יסודות קורט נשאבו ממכל החנקן והאשלגן וריכוזם במי ההשקיה היה (מ"ג/ל'): ברזל – 1, אבץ – 0.3, מגנזיום – 0.6, נחושת – 0.05, ומוליבדן – 0.3, כולם ככילט EDTA. בנוסף הוסף 1

מ"ג/ל ברזל ככילט EDDHA. מנת ההשקיה היומית (1-5 השקיות ביום כתלות בעונה) השתנתה בעקבות שינויים באופוטרונספירציה הנמדדת בתוספת של 30 אחוז להדחת עודפי מלחים.

במהלך העונה נדגמו עלים מהחלק העליון של הצמחים, נמדד גובה הצמחים וקוטר הגזע שלהם בנקודה קבועה (5 ס"מ מהתחתית), ונעשתה הערכה איכותית למידת הפתיחה של הפרחים (1 – פרחים סגורים, 5 – פרחים פתוחים). לאחר הפריחה הצמחים נגזמו בגובה של 20 ס"מ מהתחתית, ושקלו, נשטפו במים מזוקקים ויובשו בתנור מאוורר במשך שבוע בטמפרטורה של 60°C . החומר היבש נטחן דק ועבר שריפה רטובה ב- $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ לקביעת ריכוז זרחן, נתרן ואשלגן ברקמות הצמח וב- $\text{HClO}_4\text{-HNO}_3$ לקביעת סידן, מגנזיום ויסודות הקורט. חנקן כללי וזרחן נקבעו באמצעות אוטואנלייזר, אשלגן, סידן, מגנזיום, ברזל, אבץ ומנגן באמצעות מכשיר ICP. אבץ מסיס במים נמדד בשיטה שפורטה אצל Cakmak and Marschner (1987).

ניסוי II – השפעת ריכוז הזרחן במי ההשקיה על ריכוז הסוכרים המזורחנים ועל קצב ייצור האתילן.

השפעת ריכוז הזרחן במי ההשקיה על ריכוז הסוכרים המזורחנים ועל קצב ייצור האתילן נבחנה בניסוי II שהיה זהה למתכונת שפורטה בניסוי I שתואר לעיל. שתילי ורטיקורדיה פלומוזה נשתלו בתאריך 21.3.00 בדליים בנפח שמונה ליטר שמולאו בפרליט והושקו בתמיסות דשן לאלו שתוארו בניסוי I. הטיפולים החלו בתאריך 27.4.00 וכללו חמש מנות של חומצה זרחתית (0, 1, 3, 10 ו-30 מ"ג P / ל') שהוספו על ידי משאבות מנחיות למי ברז שהרכבם הכימי תואר לעיל. דגימות עלים נלקחו עשרה ימים לאחר תחילת הטיפולים לבדיקה של סוכרים מזורחנים, כאשר הצמחים עדיין לא הראו סימנים חזותיים לפגיעה. דגימות עלים לקביעת קצב ייצור האתילן נלקחו שמונה עשר יום לאחר תחילת הטיפולים, עם הופעת סימני העקה הראשונים. הריכוז של גלוקוז ופרוקטוז כללי וריכוז הסוכרים המזורחנים נבדק במעבדתו של ד"ר דויד גרנות במכון לגידולי שדה במינהל המחקר החקלאי בשיטות שפורטו אצל (Dai et al., 1999). קצב ייצור האתילן נמדד במעבדתו של פרופ' יוסי ריוב בפקולטה לחקלאות.

ניסוי III – השפעת ריסוס העלווה באבץ על ריכוז הסוכרים המזורחנים ועל קצב ייצור האתילן.

השפעת ריסוס עלווה באבץ על ריכוז הסוכרים המזורחנים ועל קצב ייצור האתילן של צמחים שנחשפו לארבע רמות של זרחן במי ההשקיה (0, 1, 3, 10 מ"ג/ל) נבחנה בניסוי III שהיה זהה למתכונת שפורטה בניסוי I ו- II לעיל פרט לריכוז האבץ במים שהועלה לריכוז של 0.5 מ"ג/ל ככילט EDTA. טיפולי הזרחן פוצלו לשניים: (i) ריסוס עד גר בתמיסה (ריכוז של 3 מ"ג/ל) של "אבצאון" מתוצרת "דשנים וחומרים כימיים", המכילה (מול/ל):

$$\text{Zn}(\text{NO}_3)_2 + 5\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{urea}$$

(ii) ריסוס עד גר (ריכוז של 3 מ"ג/ל) של תמיסת ה"רקע" (ביקורת) המכילה (מול/ל):

$$6\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{urea}$$

ריכוזי הסוכרים המזורחנים וקצב ייצור האתילן נבדקו ביום ה- 35 מתחיל הטיפולים, לאחר הופעת סימנים עקה בטיפול הביקורת שנחשף לריכוז זרחן של 10 מ"ג/ל.

התוצאות נותחו במבחן שונות בשיטת GLM של SAS. הבדל מובהק בין הטיפולים נקבע לפי ערך ה- LSD שהתקבל במבחן זה. אומדן הפרמטרים במודלים נעשה על ידי תכנית NLIN מספריית SAS.

התפתחות הצמחים

התפתחות הצמחים השתפרה כתוצאה מעליה בריכוז הזרחן במי ההשקיה מ - 0, ל - 1-3 מ"ג/ל. עלייה נוספת ל - 10, ול - 30 מ"ג/ל גרמה לעיכוב משמעותי ולפגיעה קשה בצמחים (נספח 1). ההתפתחות של צמחים שנחשפו לריכוז זרחן במי ההשקיה גבוה מ - 10 מ"ג/ל היתה גרועה ונראו סימנים אופייניים ל"רעילות זרחן": כלורוזה של עלים צעירים ונקרוזה של עלים מבוגרים. במהלך הזמן חלו בצמחים שנחשפו לרמות זרחן גבוהות עיוותים, השלטון הקדקודי של הענפים נחלש, הענפים נטו כלפי מטה, העלים המבוגרים נשרו והצמחים הפגועים נותרו רק עם מעט עלים בקצה העליון של הענפים (נספח 1). לאחר כשלושה חודשי גידול גועו כל הצמחים שנחשפו לריכוז זרחן של 30 מ"ג/ל. הפגיעה בצמחים היתה חזקה יותר בקיץ מאשר בחורף (בשתי שנות הגיסוי) ולכן אנו מניחים כי לטמפרטורה ו/או לקרינה השפעה על עצמת הפגיעה של "רעילות זרחן". לכל אורך תקופת הגידול נמצאה התאמה מובהקת בין מדדים צמחיים כגון: מצב כללי של הצמח (מדד איכותי), גובה הצמח וקוטר הגזע, לבין הדיות (זילבר וחובריו, 2000). פקעי פריחה ראשונים הופיעו בראשית מרץ בצמחים שלא דושנו בזרחן. הדישון בזרחן הביא לאיחור בהופעת הפרחים ובכל תאריך שנבדק, כמות הפרחים הפתוחים על ענפי הפריחה (מדד איכותי) ירדה עם העלייה בריכוז הזרחן (טבלה 1). ענפים של צמחים שדושנו ב - 10 מ"ג/ל היו עקומים, גדלו בצורה מעוותת לכל הצדדים בדומה לענפים ללא שלטון קדקודי, ונשאו עליהם רק כמות זעומה של פרחים. המשקל הכללי (טרי ויבש) של צמחים בסוף השנה השניה עלה עם העלייה בריכוז הזרחן מ - 0, ל - 1 מ"ג/ל, אולם עלייה נוספת ל - 3 ול - 10 מ"ג/ל גרמה לירידה ביבול (טבלה 1). תוצאות אלו נמצאות בהתאמה למדידות קוטר הגזע והדיות במהלך העונה (אינו מוצג). היחס שורש/נוף (ג'ג') ירד בצורה חדה מ - 0.23 ל - 0.05 עם העלייה בריכוז הזרחן במים מ - 0 ל - 1 מ"ג/ל, בהתאמה, ולפחות מ - 0.02 ב - 10 מ"ג/ל (טבלה 1). אמנם, התופעה של ירידה ביחס שורש/נוף כתוצאה מעלייה בריכוז הזרחן במים מוכרת היטב בספרות (Lynch and Brown, 1998; Marschner, 1995; Plaxton and Carswell, 1999), אולם בורטיקורדיה הירידה היתה חדה מעבר למקובל.

ריכוז זרחן ויסודות מזון בעלים

ריכוז הזרחן בעלים עלה עם העלייה בריכוז הזרחן במים (איור 1), והיה גבוה מ - 1% המקובל כסף הרעילות (Jones et al., 1998; Marschner, 1995; Parker et al., 1992), בצמחים שנחשפו לרמה של 10 מ"ג P/ל. נמצאה תלות מובהקת בין ריכוז הזרחן במים לבין ריכוז הזרחן בנוף (איור 1), ובין ריכוז הזרחן בנוף לבין משקל הנוף בשנה הראשונה (איור 2). על פי העקום המוצג באיור 2, ריכוז הזרחן הנדרש ליבול מקסימלי הוא 0.37%, בדומה לממצאים בצמחים רבים אחרים (Jones et al., 1991). מעל לערך זה סבלו הצמחים מעיכוב בגידול, ואקסטרפולציה מלמדת כי מעל לריכוז של 0.9% היבול ירד לאפס (איור 2). על פי החישובים, ריכוז הזרחן במים הנדרש לקבלת יבול מקסימלי בשנה הראשונה הוא 4.7 מ"ג / ל. למרות שטיפול הזרחן השפיע גם על הקליטה של יסודות מזון אחרים (טבלה 2), ריכוז של כל יסודות המזון שנבדקו היה בתחום המוגדר כתקין לגידול נורמלי של צמחים (Jones et al., 1991; Marschner, 1995). גם ריכוז יסודות המזון בתשטיפים היה בתחום מקובל לגידול צמחים: 100-150, 120-160, 80-100, ו- 40-60 מ"ג/ל של חנקן, אשלגן, סידן ומגנזיום, בהתאמה. ריכוז יסודות קורט בתשטיפים היה: 1.5-2, 0.4-0.6, 0.5-0.7 מ"ג/ל של ברזל, אבץ ומנגן, בהתאמה. לא נמצאה תלות בין ריכוז הזרחן לבין

ריכוז האבץ בצמח, וריכוזי האבץ הכללי והמסיס בעלים, כולל בעלים צעירים בחלק העליון של הענף היה תמיד מעל ל – 50 ול – 16 מ"ג/ק"ג חומר יבש, בהתאמה. בחלקי צמח אלו נראו סימנים ברורים של "רעילות זרחן", ולכן אני מניחם כי תופעה זו איננה קשורה בהכרח למחסור באבץ או ביסוד מזון אחר

השפעת ריכוז הזרחן במי ההשקיה על ריכוזי סוכרים מזרחנים ועל קצב ייצור האתילן.

על מנת לבחון את ההנחה כי "רעילות זרחן" נבעה מעלייה בפעילות של האנזים הקסוקינוז/או מעלייה בקצב ייצור האתילן נמדדו ריכוזי הסוכרים והאתילן בעלים של צמחי ורטיקורדיה פלומזה שנחשפו לרמות שונות של זרחן במי ההשקיה. ריכוזי הגלוקוז המזורחן עלו ואילו ריכוזי הגלוקוז הכללי ירדו כתוצאה מעליה בריכוז הזרחן במי ההשקיה (איור 3, עליון ותחתון, בהתאמה). תוצאות אלו נמצאות בהתאמה לממצאי (Richter and Randall, 1994) שהציעו כי העלייה בכמות הסוכרים הלא מזרחנים שנמדדה בשורשים של צמחים שדושו בתמיסה ללא זרחן היא תוצאה של הצטברות בוקאולה וכי מלאי זה אינו זמין לתהליכים מטבוליים. בדומה לסוכרים המזרחנים, גם קצב ייצור האתילן כעלים עלה עם העלייה בריכוז הזרחן (איור 4).

השפעת ריסוס העלווה באבץ על: התפתחות הצמחים, ריכוזי הסוכרים המזרחנים וקצב ייצור האתילן.

ריסוס באבץ לא השפיע על צמחים שנחשפו לרמות זרחן נמוכות (מתחת ל – 3 מ"ג/ל), אולם גרם לשיפור משמעותי בצימוח ולהפחתה בכלורוז ובסימנים האופייניים ל"רעילות זרחן" (נספח 2). זאת בהתאמה להנחה הרווחת כי תוספת אבץ מביאה להפחתה בתופעה של "רעילות זרחן" (Loneragan and Webb, 1993; Marschner, 1995). השיפור בצימוח הושג למרות שלכאורה ריכוז האבץ במים בכל הטיפולים היה בתחום סביר לגידול צמחים (0.5 מ"ג/ל ככילט EDTA). ריכוזי יסודות המזון בעלים (פרט לאבץ ומנגן) לא הושפע מהריסוס באבץ והיה דומה מאוד לריכוזים שהוצגו בטבלה 2. הריסוס באבץ הביא לירידה בקצב ייצור האתילן (איור 5) בהתאמה לשיפור במצב הצמחים ולהחלשת הסימנים של "רעילות זרחן" (נספח 2). ריסוס באבץ הביא לירידה בריכוזי הגלוקוז המזורחן ולעלייה בריכוזי הגלוקוז הכללי, במיוחד בצמחים שנחשפו לריכוזי זרחן גבוהים מ – 3 מ"ג/ל (איור 6 עליון ותחתון, בהתאמה).

דיון

ריכוזי הזרחן במים היה הגורם העיקרי שהשפיע על ההתפתחות של צמחי ורטיקורדיה פלומזה. התלות המובהקת בין פרמטרים צמחיים כגון משקל החומר היבש שהצטבר בנוף, משקל הפרחים והיחס שורש/נוף לבין ריכוזי הזרחן במים (טבלה 1) מבססים קביעה זו. התלות המובהקת שהתקבלה בין ריכוזי הזרחן במים לבין ריכוזי הזרחן בנוף מחד (איור 1), ובין ריכוזי הזרחן בנוף לבין יכול החומר היבש מאידך (איור 2), ממחישים את התפקיד הייחודי של זרחן להתפתחות תקינה של צמחי ורטיקורדיה. הריכוז של כל יסודות המזון שנבדקו בתשטיפים או הצטברו בצמח היה בתחום המוגדר כתקין לגידול נורמלי של צמחים. ריכוזי האבץ הכללי והמסיס בעלים היה בתחום המוגדר כתקין וגבוה בצורה משמעותית מסף המחסור [ריכוז אבץ כללי: 15-25 מ"ג/ק"ג חומר יבש, ריכוז אבץ מסיס במים: 5-7 מ"ג/ק"ג חומר יבש (Cakmak and Marschner, 1987; Marschner, 1995; Welch, 1995)]. תוצאות אלו נמצאות בהתאמה לדיווחים שונים (Parker et al., 1992; Delhaize and Randall, 1995) על ריכוזים גבוהים בהרבה מסף המחסור של אבץ

כללי ומסיס בעלים של צמחי עגבנייה או *Arabidopsis thaliana* שהראו סימנים מובהקים ל"רעילות זרחן". בצמחים אלו המנגנון המקובל של "מחסור באבץ (או יסוד קורט אחר) מושרה על ידי זרחן" כנראה אינו מתאים. תסמינים (symptoms) דומים ל"רעילות זרחן" כגון עיכוב בגידול והזדקנות מואצת של עלים נצפו בעבר בצמחי עגבנייה טרנסגנית בעלות פעילות מוגברת של אנזים ההקסוקינו (Dai et al., 1999). נמצא קשר ברור בין העלייה בפעילות ההקסוקינו לבין העלייה בריכוז הסוכרים המזורחנים והירידה בריכוז הסוכרים הלא מזורחנים, ולכן התסמינים של הפרעות בגידול יוחסו לעליה בפעילות האנזים (Dai et al., 1999). הדמיון החזותי בין סימני "רעילות זרחן" בורטיקורדיה לבין סימנים של כלורוזה והזדקנות מואצת בעגבניות כתוצאה מהגברת פעילות אנזים ההקסוקינו מחד, והיעדר כל קשר בין טיפולי הזרחן לבין קליטת אבץ על ידי הצמח מאידך, הביאו להנחה כי יתכן ו"רעילות זרחן" נובעת בגלל עלייה בפעילות ההקסוקינו או בריכוז הסוכרים המזורחנים ולא בגלל מחסור או עודף של יסודות מזון. הקשר הברור שנמצא במחקר זה בין ריכוז הזרחן במים לבין קליטת זרחן בצמח, ריכוז הסוכרים המזורחנים וקצב ייצור האתילן בעלים מבססים הנחה זו.

הקשר הברור שנמצא בין ריכוז הזרחן במים, לבין ריכוז הסוכרים המזורחנים וקצב ייצור האתילן בעלים מחד (איורים 3 ו-7 בהתאמה), וחומרת הפגיעה בצמח מאידך (נספח 1), מלמד כי יתכן והעלייה בפעילות אנזים ההקסוקינו גורמת להזדקנות מואצת כתוצאה מעלייה בקצב ייצור האתילן. לחילופין, יתכן והעלייה בקצב ייצור האתילן היא תוצאה של ההזדקנות המואצת ולא הסיבה. ידוע כי תסמינים הדומים ל"רעילות זרחן" כגון הצהבת עלים ונשירה מואצת הם תוצאה של רמות אתילן גבוהות בצמח (Abeles et al., 1992). גם הירידה בעצמת הפריחה כתוצאה מעלייה בריכוז הזרחן במים (טבלה 1) יכולה להיות תוצאה של עלייה בריכוז האתילן (Abeles et al., 1992; Reid and Wu, 1991). הקשר בין עלייה בקצב ייצור האתילן לתסמינים של "רעילות זרחן" ייבדק בהמשך המחקר. בספרות העולמית יש דיווחים על תסמונת "רעילות זרחן" המופיעה בצמחי תרבות שונים כגון עגבניות, חיטה, סויה, אספסת, תירס וכוונתה בעקבות עלייה בריכוז הזרחן במי ההשקיה. אולם, בצמחים אלו התסמונת הופיעה כאשר ריכוז הזרחן במים היה גבוהה יחסית (מעל 30 מ"ג/ל) ואילו בורטיקורדיה פלומוזה התסמינים הופיעו כבר בריכוז של 3 מ"ג/ל. צמחי התרבות בוררו וטופחו בתנאים שנחשבים כאופטימליים כאשר ריכוז הזרחן במים הוא 30 מ"ג/ל או יותר (תמיסת הגולנד: 30; קנופ: 52; ארנון: 37 מ"ג/ל). בעוד שורטיקורדיה פלומוזה גדל בר באוסטרליה בקרקעות בהן ריכוז הזרחן הזמין היה אחד הגורמים שהגבילו את התפתחותו. יתכן כי בתנאי מחסור בזרחן היה יתרון אבולוציוני לצמחים בהם פעילות ההקסוקינו היתה גבוהה. גידול צמחים אלו בתנאי תרבות כאשר ריכוז הזרחן אינו מגביל את הצימות ואת ריכוז הסוכרים המזורחנים חשף אותם לתנאי עקה. נושאים אלו ייבחנו בהמשך המחקר.

רשימת ספרות

זילבר א., ברטל א., לבקוביץ א., סוריאנו ש., קינן מ., ראובני מ., אקרמן א., ובן יעקב ב. 1999. השפעת משטר ההזנה וה-pH בבית השורשים על התפתחות צמחי ורטיקורדיה (*Verticordia*). דו"ח שנתי מוגש למדען הראשי של משרד החקלאות ולאגוד מגדלי פרחים.

זילבר א., ברטל א., לבקוביץ א., סוריאנו ש., קינן מ., ראובני מ., אקרמן א., ובן יעקב ב. 2000. השפעת משטר ההזנה וה-pH בבית השורשים על התפתחות צמחי ורטיקורדיה (*Verticordia*). II. התגובה לדישון בזרחן. דו"ח שנתי מוגש למדען הראשי של משרד החקלאות ולאגוד מגדלי פרחים.

- Abeles, F. B., Morgan, P. W. and Saltveit, Jr. M.E. 1992. Ethylene in plant biology. Academic Press, Inc., San Diego.
- Burton, N., Cowie, P., McEvoy, S., True, D. 1996. Investigation into *Verticordia* spp. 4th National Workshop for Australian native flowers pp. 185-190, Perth.
- Cakmak, I., and Marschner, H. 1986. Mechanism of phosphorus-induced zinc deficiency in cotton. I. Zinc deficiency-enhanced uptake rate of phosphorus. *Physiol. Plantarum* 68, 483-490.
- Cakmak, I., and Marschner, H. 1987. Mechanism of phosphorus-induced zinc deficiency in cotton. III. Changes in physiological availability of zinc in plants. *Physiol. Plantarum* 70, 13-20.
- Cochrane, A., McChesney, C. 1995. *Verticordia* seed. *Australian Plants*. 18, 194-201.
- Dai, N., Schaffer, A., Petreikov, M., Shahak, Y., Giller, Y., Ratner, K., Levine, A., and Granot, D. 1999. Overexpression of *Arabidopsis* hexokinase in tomato plants inhibits growth, reduce photosynthesis, and induces rapid senescence. *Plant Cell*, 11, 1253-1266.
- Delhaize, E., and Randall, P. J. 1995. Characterization of a phosphate-accumulator mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology* 107, 207-213.
- Jones, J. B Jr., Wolf, B., and Mills, H. A. 1991. 'Plant Analysis Handbook'. Georgia, Micro-Macro Publishing.
- Jones, J. B. Jr. 1998. Phosphorus toxicity in tomato: when and how does it occur. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 29, 1779-1784.
- Li, X-N., and Ashihara, H. 1990. Effects of inorganic phosphate on sugar catabolism by suspension-cultured *Catharanthus roseus*. *Phytochemistry* 29, 497-500.
- Loneragan, J. F., and Webb, M. J. 1993. Interactions between zinc and other nutrients affecting the growth of plants. *In Zinc in Soils and Plants*. Ed. A D Robson. pp 119-134. Kluwer Academic Publishers.
- Lynch, J., and Brown, K. M. 1997. Ethylene and plant responses to nutritional stress. *Physiol. Plant.* 100, 613-619.
- Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd edition, Academic Press, San Diego.

- Marschner, H., and Cakmak, I. 1986. Mechanism of phosphorus-induced zinc deficiency in cotton. II. Evidence for impaired shoot control of phosphorus uptake translocation under zinc deficiency. *Physiol. Plantarum* 68, 491-496.
- Parker, D. R., Aguilera, J. J., and Thomson, D. N. 1992. Zinc-phosphate interactions in two cultivars of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) grown in chelator-buffered nutrient solutions. *Plant and Soil* 143, 163-177.
- Parker, D.R. 1997. Responses of six crop species to solution Zinc²⁺ activities buffered HEDTA. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 61, 167-176.
- Plaxton, W. C., and Carswell, C. 1999. Metabolic aspects of the phosphate starvation response in plants. *In Plant Responses To Environmental Stress*. Ed. Lerner HR. pp 350-372. Marcel Dekker Inc., New York.
- Reid, M. S., and Wu, M. J. 1991. Ethylene in flower development and senescence. *in The Plant Hormone Ethylene*. Ed. Ak Mattoo and JC Suttle. pp 215-234. CRC Press London.
- Rychter, A. M., and Randall, D. D. 1994. The effect of phosphate deficiency on carbohydrate metabolism in bean roots. *Physiol. Plant.* 91, 383-388.
- Welch, R. M. 1995. Micronutrient nutrition of plants. *Critical Rev. Plant Sci.* 14(1), 49-82.

טבלה 1. השפעת ריכוז זרחן במי ההשקיה (CP) על הצטברות חומר יבש בנוף, שורשים ובפרחים ועל עצמת הפריחה (שנה שניה של הגידול, אפריל 00).

CP	Shoots	Roots	flowers	flowering intensity ^{&}
(mg L ⁻¹)	(g/plant)			
0	114	27.0	6.7	3.7
1	574	32.1	50.9	3.0
3	496	13.5	31.0	2.9
10	303	5.8	3.8	1.5
CP effect	***	***	***	***
LSD _{0.05} (df=32)	102.9	8.73	13.39	0.39

*** - מובהק ברמת הסתברות של 0.05 P.

& - מדד איכותי (1 - פרחים סגורים בלבד, 5 - פתיחה מלאה של הפרחים).

טבלה 2. השפעת ריכוז זרחן במי ההשקיה (CP) על ריכוז יסודות מזון בעלים, בפרחים ובשורשים של ורטיקורדיה פלומזה באסיף (שנה שניה).

<i>CP</i> <i>(mg L⁻¹)</i>	<i>N</i>	<i>P</i>	<i>K</i>	<i>Ca</i>	<i>Mg</i>	<i>Na</i>	<i>Fe</i>	<i>Zn</i>	<i>Mn</i>
	(g kg ⁻¹)						(mg kg ⁻¹)		
Leaves									
<i>0</i>	17.1	0.43	5.9	8.9	1.3	2.7	441	56	81
<i>1</i>	22.7	0.89	7.5	11.3	1.6	2.8	382	60	140
<i>3</i>	24.8	3.49	8.6	13.0	2.1	3.4	616	55	204
<i>10</i>	24.5	7.79	9.9	14.8	2.3	4.1	448	68	172
<i>Mean</i>	22.3	3.18	8.0	12.0	1.8	3.2	472	60	149
<i>CP effect</i>	***	***	***	***	*	***	ns	ns	***
<i>LSD</i> _{0.05} (df=31)	0.16	0.814	0.70	0.94	0.20	0.32	299.6	21.6	20.5
Flowers									
<i>0</i>	14.8	0.55	10.3	5.7	1.1	3.1	322	36	37
<i>1</i>	18.7	1.03	9.5	5.6	1.1	3.1	224	37	69
<i>3</i>	21.4	2.17	10.2	6.3	1.3	3.6	205	46	89
<i>10</i>	19.8	4.7	10.6	7.8	1.7	4.1	254	36	94
<i>Mean</i>	18.7	2.11	10.2	6.4	1.3	3.5	252	38	72
<i>CP effect</i>	***	***	ns	***	***	***	*	ns	***
<i>LSD</i> _{0.05} (df=31)	1.09	0.482	1.01	0.62	0.15	0.43	84.8	11.4	9.3
Roots									
<i>0</i>	10.2	0.29	1.9	6.3	2.2	3.8	550	65	219
<i>0.03</i>	14.9	0.69	4.3	7.6	3.4	4.4	719	79	162
<i>0.1</i>	16.8	1.77	4.8	8.4	3.6	7.7	685	83	136
<i>0.33</i>	15.2	2.21	3.3	9.9	3.4	6.9	853	92	103
<i>Mean</i>	14.2	1.25	3.6	8.1	3.2	6.4	702	80	155
<i>CP effect</i>	***	***	***	***	***	***	ns	ns	***
<i>LSD</i> _{0.05} (df=31)	1.55	0.504	0.52	1.34	0.65	0.97	286.3	28.7	37.3

* - ***: הבדלים מובהקים ברמת הסתברות של 0.05 P.

איורים ונספחים

איור 1. השפעת ריכוז הזרחן במים (CP) על ריכוז הזרחן בעלים 90 יום לאחר תחילת הטיפול. קיום אנכיים מייצגים את שגיאת הניסוי.

איור 2. השפעת ריכוז הזרחן בעלים על הצטברות חומר יבש בנוף בסוף השנה הראשונה (אפריל 1999). קיום אנכיים מייצגים את שגיאת הניסוי.

איור 3. השפעת ריכוז הזרחן בעלים (LP) על ריכוז גלוקוז מזרחן (glucose6P) ועל ריכוז גלוקוז כללי בעלים. קיום אנכיים מייצגים את שגיאת הניסוי.

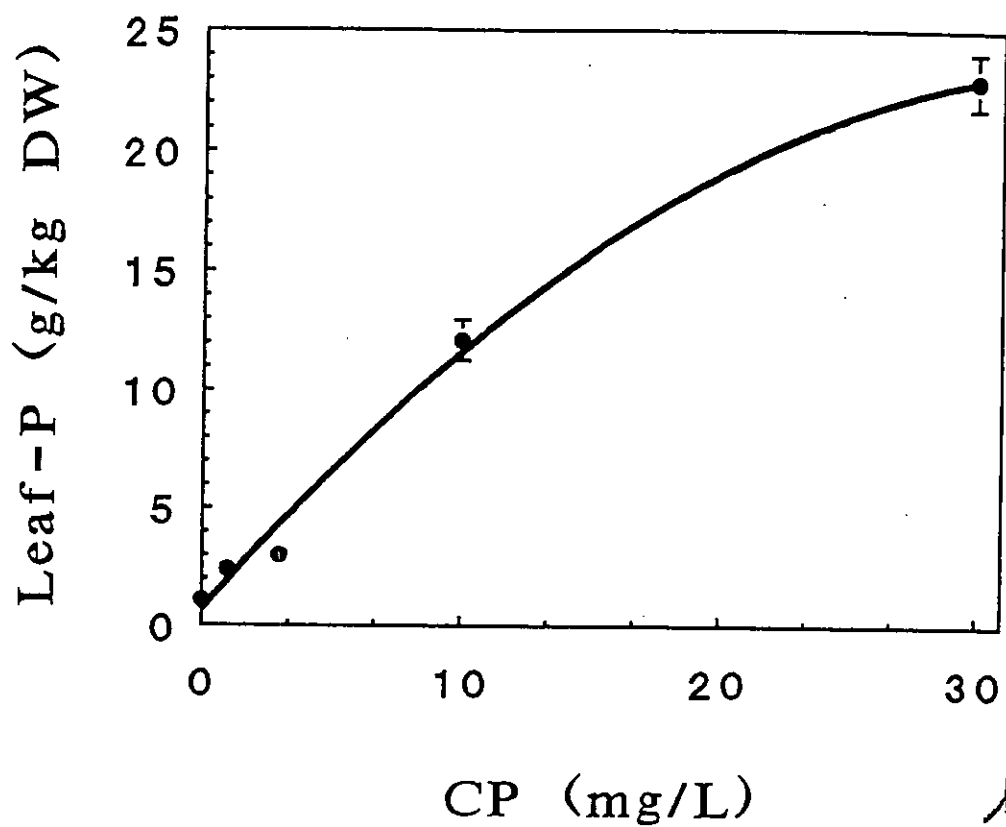
איור 4. השפעת ריכוז הזרחן בעלים (LP) על קצב ייצור האתילן בעלים. קיום אנכיים מייצגים את שגיאת הניסוי.

איור 5. השפעת ריכוז הזרחן בעלים (LP) על קצב ייצור האתילן בעלים של צמחים ללא ועם ריסוס עלווה באבץ (0.2% תמיסת "אבצאון"). קיום אנכיים מייצגים את שגיאת הניסוי.

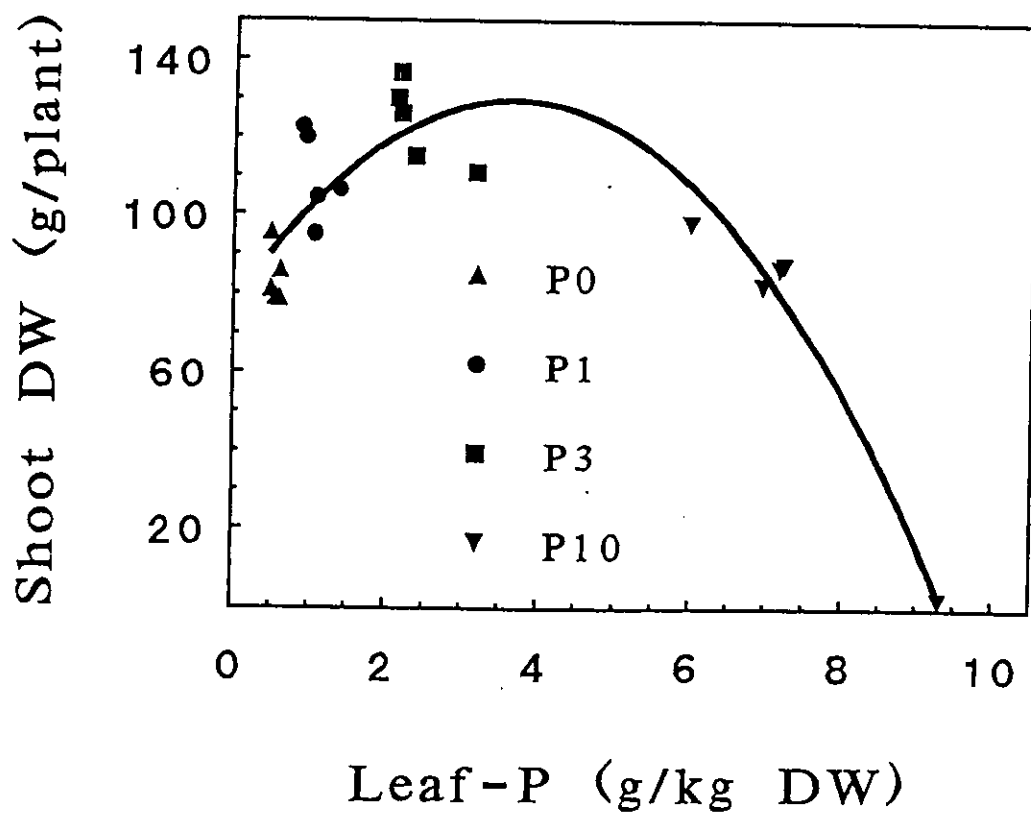
איור 6. השפעת ריכוז הזרחן בעלים (LP) על ריכוז גלוקוז מזרחן (glucose6P) ועל ריכוז גלוקוז כללי בעלי צמחים ללא ועם ריסוס עלווה באבץ (0.2% תמיסת "אבצאון"). קיום אנכיים מייצגים את שגיאת הניסוי.

נספח 1. השפעת ריכוז הזרחן במים (מ"ג/ל") על התפתחות צמחי ורטיקורדיה פלומזה. התמונות צולמו בסתיו.

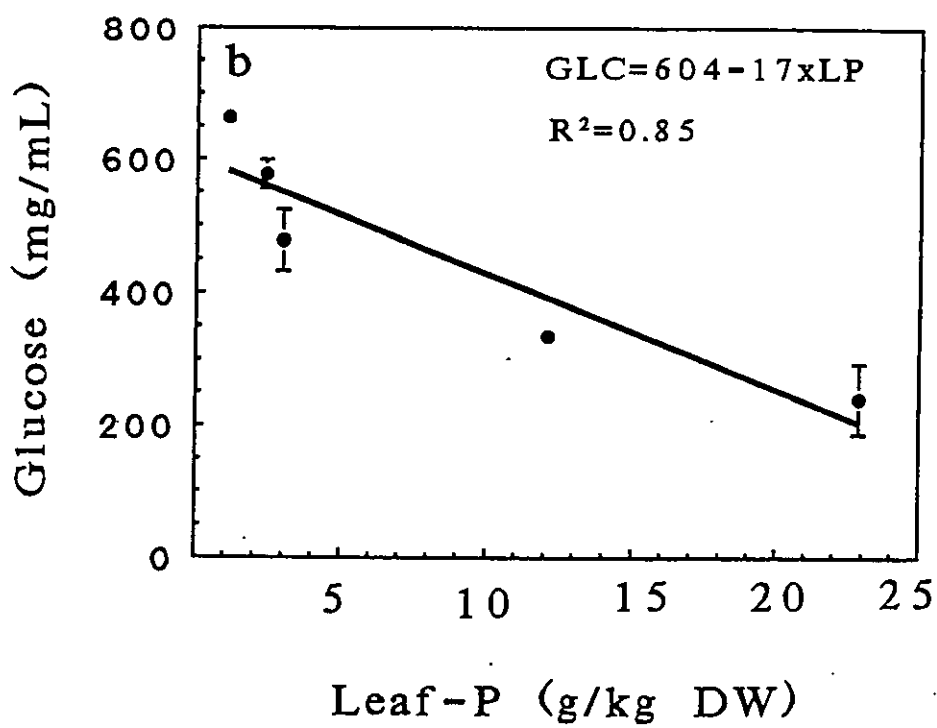
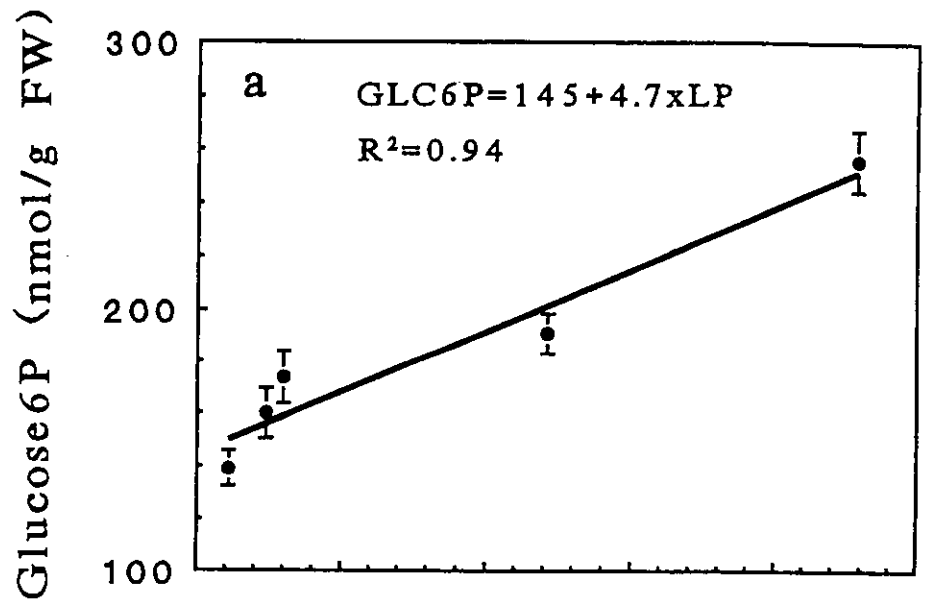
נספח 2. השפעה של ריסוס עלווה באבץ (0.2% תמיסת "אבצאון") על צמחים שדושונו בריכוז זרחן של 10 מ"ג/ל.



1 2/100

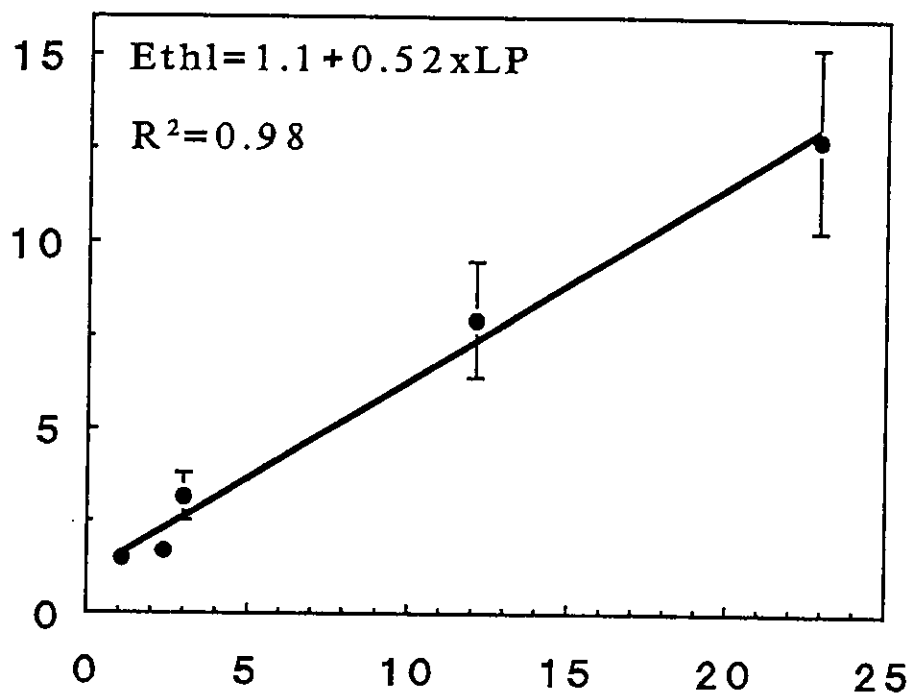


2 2/100



3 2/100

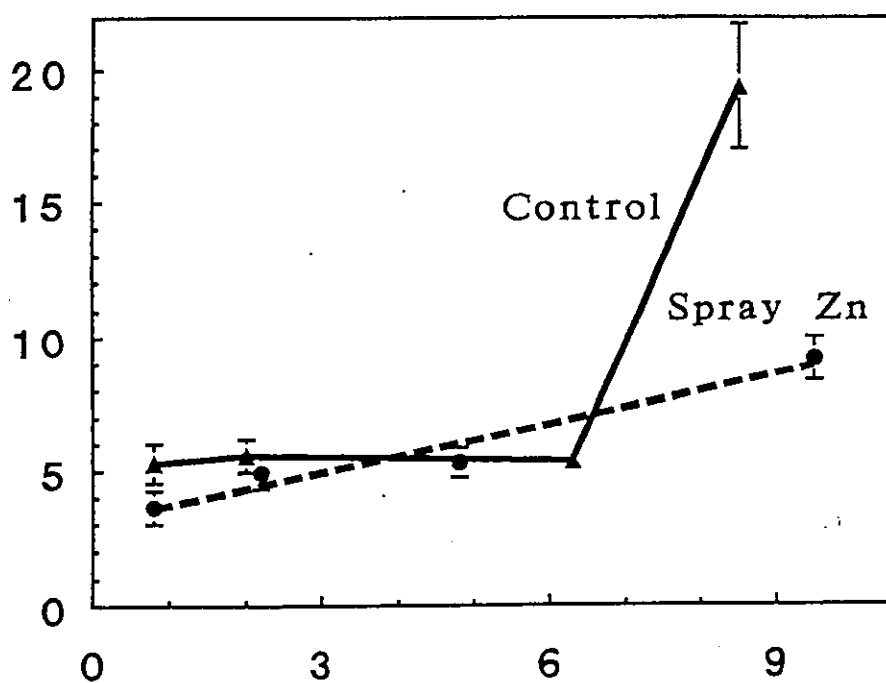
Ethylene prod. (nL/g*h)



Leaf-P (g/kg DW)

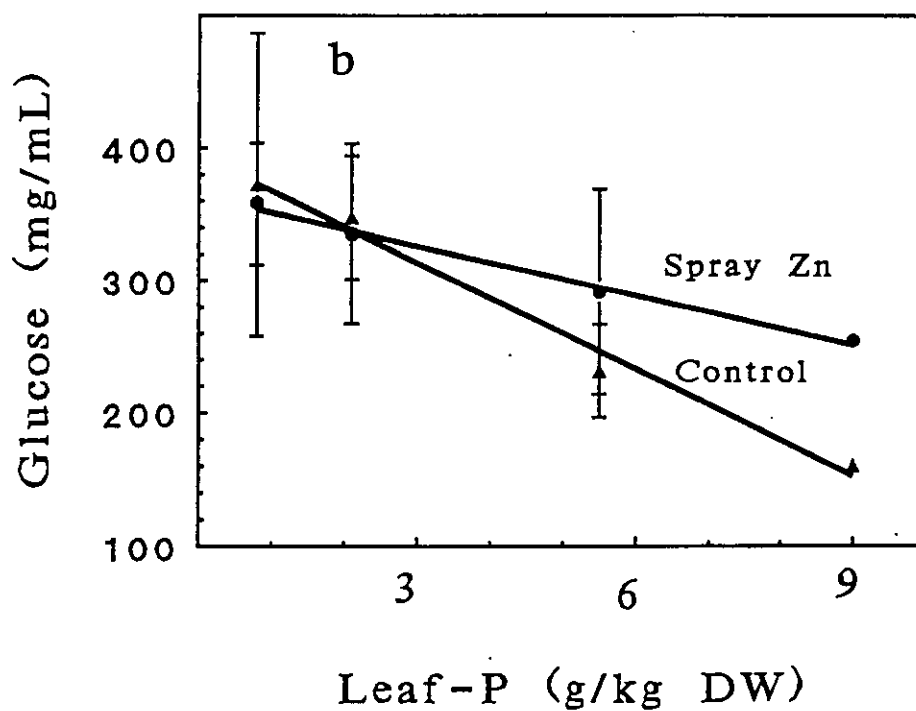
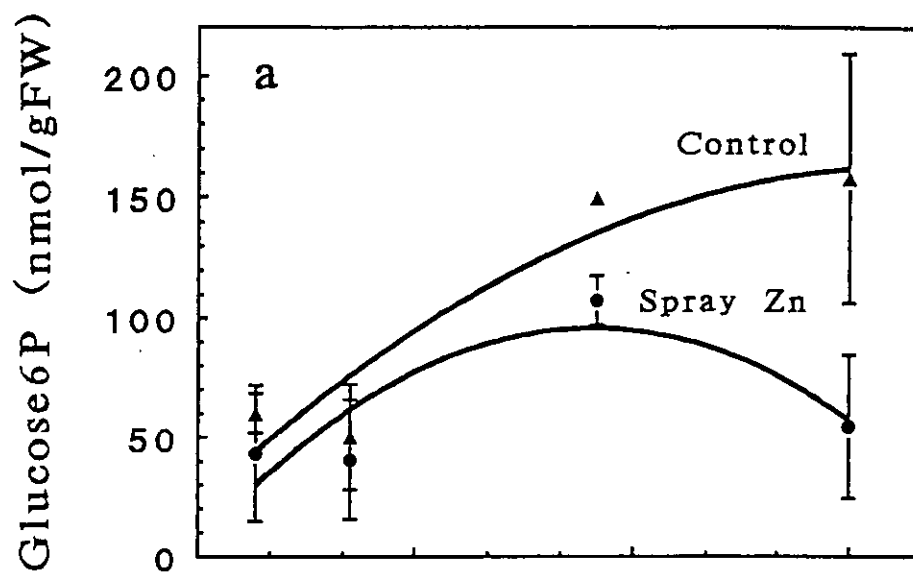
y = 0.52x + 1.1

Ethylene prod. (nL/g*h)



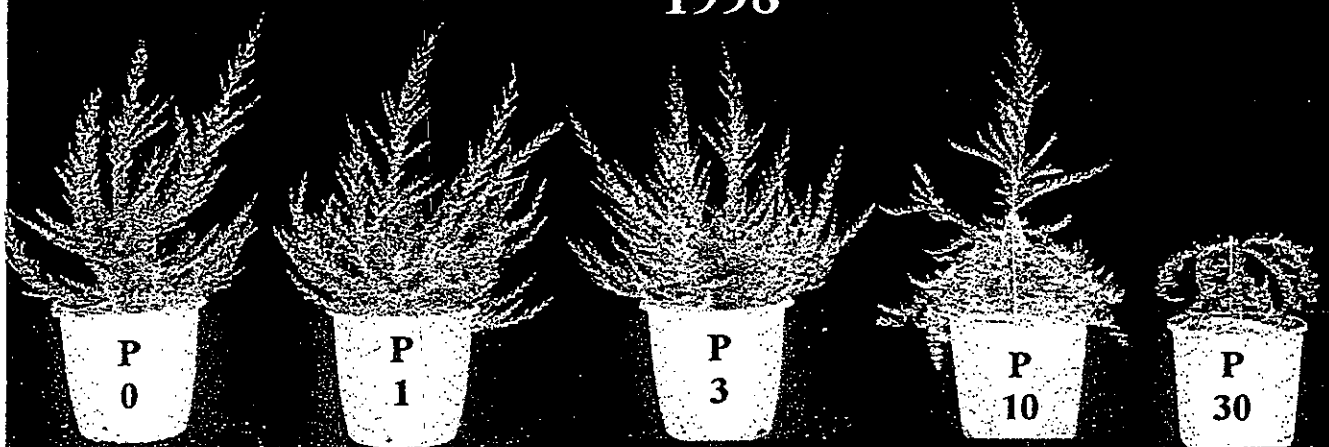
Leaf-P (g/kg DW)

ξ = 0.10

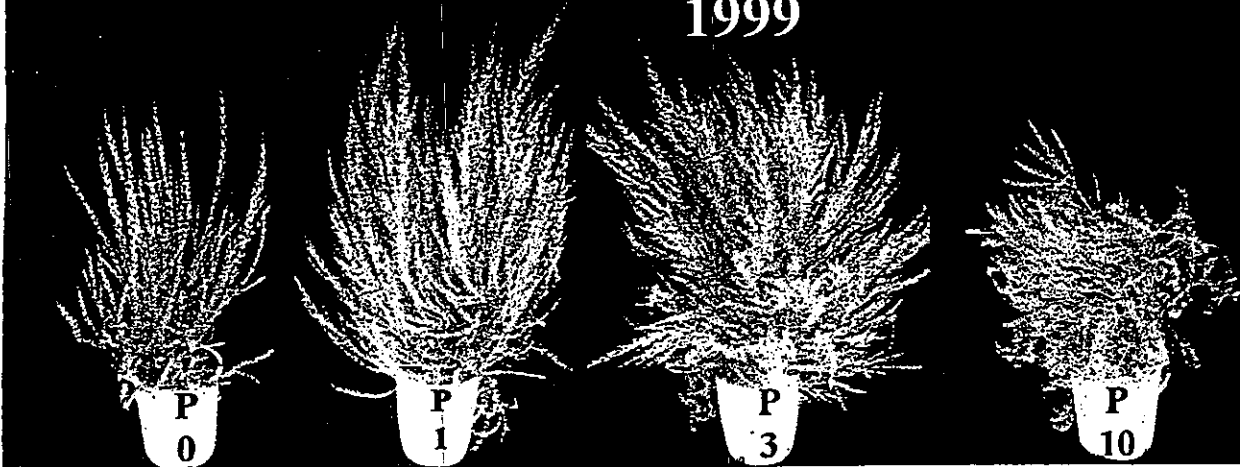


= 6 = 1.16

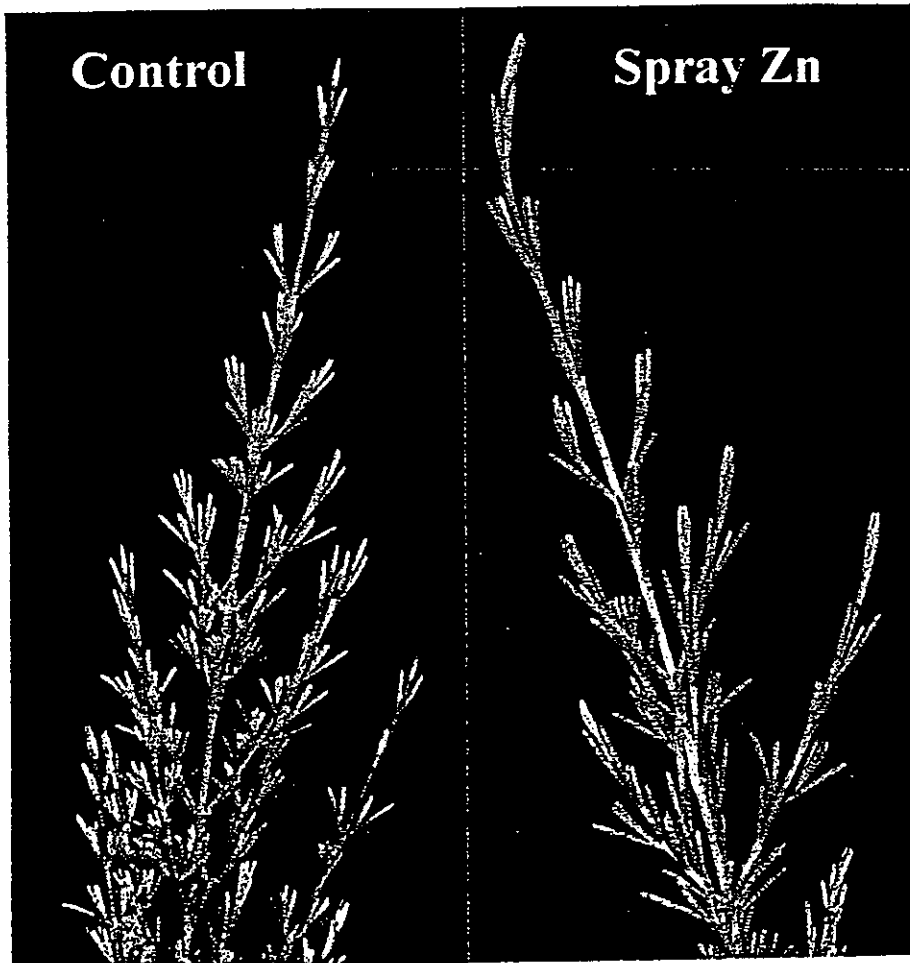
1998



1999



1 - 1000



2 - 1205