

מינהל המחקר החקלאי

המכון לגידולי-שדה

המספרים הסדכיות
לשרשי החקלאות
בית-דגן

היבטים מורכולוגיים ופיסיולוגיים
במהלך התחדשותו של עשב חודס
(CHLORIS GAYANA KUNTH.) אחרי הקציר

מאת

ט' קיפניס, ט' דברת, ש' לביא

בולטין חסי 173

105
104

המחלקה לפירסומים מדעיים
מרכז וולקני בית-דגן

תוכן העניינים

עמוד

מבוא .1

1	1.1	עשב הרודס
1	1.2	מבנה הקמה של העשב בהקשר לתגובתו לקציר
1	1.2.1	החייץ והפיטומר
	1.2.2	הצמח כיחידה אינטגרטיבית או כצבר של חייצים:
2		משמעות השאלה בהקשר להתחדשות אחרי הקציר
5	1.2.3	התחדשות הנוף אחרי קציר
6	1.3	תגובתה של מערכת השרשים להסרת הנוף
7	1.4	הגדרת הזמן של תהליך ההתחדשות
8	1.5	הערכת כושר ההתחדשות בתנאי חושך לעומת תנאי הארה
10	1.6	החיוץ
10	1.6.1	הבקרה של החיוץ
12	1.6.2	השפעת הקציר על החיוץ
13	1.6.3	השפעת ההזנה החנקנית על החיוץ
	1.7	כלל הפחמימות הבלתי סטרקטורליות (TNC) והקשרן
14		להתחדשות אחרי הקציר
17	1.8	הקליטה והמטבוליזם של החנקן
18	1.9	מטרות העבודה

חומרים ושיטות .2

19	2.1	החומר הצמחי
19	2.1.1	הכנת הצמחים לניסויים
20	2.2	מערכת הגידול וההזנה
21	2.2.1	השקיה והחלפת תמיסות המזון

עמוד

21	2.2.2 תמיסות המזון
23	2.3 התבססות הצמחים בעציצים עד לבדיקת ההתחדשות
24	2.4 דגימת החומר הצמחי והכנתו לבדיקה
24	2.5 בדיקת החומר הצמחי
24	2.5.1 סימון וספירת חייצים
24	2.5.2 בדיקת פחמימות בלתי סטרוקטורליות
25	2.5.3 בדיקות נשימה
26	2.5.4 בדיקת הפעילות של הניטראט רדוקטאז
27	2.5.5 בדיקות החנקן ומיקטעיו

תוצאות 3.

	3.1 השפעת TNC, הזנה חנקנית וקציר על כושר ההתחדשות בתנאי חושך
28	
29	3.1.1 תכולת TNC ביום הקציר
29	3.1.2 הצימוח האטיוולנטי ואחוז החייצים המתחדשים
31	3.1.3 השפעת קצירים תכופים על כושר ההתחדשות
	3.1.4 השפעת משקל החייץ לפני הקציר על שיעור צמיחתו
32	אחריו
	3.2 ניצול הפחמימות הבלתי סטרוקטורליות וצבירת החומר היבש במהלך ההתחדשות בתנאי אור
33	
34	3.2.1 תכולת TNC בצמח המתחדש
	3.2.2 עוצמת הנשימה כמדד לניצול הפחמימות במהלך ההתחדשות
39	אחרי הקציר
42	3.2.3 מהלך הצבירה של החומר היבש אחרי הקציר
42	3.2.4 שיעור הגדילה
44	3.2.5 מספר החייצים המתחדשים אחרי הקציר

עמוד

3.2.6	הקשר בין מספר החייצים המתחדשים ומשקל החייץ	
46	במהלך ההתחדשות אחרי הקציר.	
3.2.7	יעילות החנקן ביצור החומר היבש	47
3.2.7.1	השפעת היצע החנקן	48
3.2.7.2	יעילות האמון ביצור החומר היבש בהשוואה	
52	ליעילות הניטראט	
3.2.8	היחס בין החנקן לאשלגן בתמיסות המזון	52
3.3	השפעת הניטראט, האמון והאשלגן על היבול והתחדשות חייצים	54
3.3.1	יבול החומר היבש ומספר החייצים ביום הקציר	54
3.3.2	מקדמי התחדשות של חייצים אחרי הקציר	56
3.4	השפעת החנקן ותכיפות הקציר על מספר וסוג החייצים	59
3.5	התפלגות החייצים לסוגיהם בהשפעת הזמן והיצע החנקן	60
3.6	חיזור הניטראט במהלך ההתחדשות	64
3.7	השפעת הזנה חנקנית ואשלגנית על התפלגות מיקטעי החנקן	
	האורגני	67
3.8	מסלולי ההתפתחות של החייץ	72
3.8.1	מסלולי התפתחות אלטרנטיביים של החייץ מקציר	
	ועד קציר	72
3.8.2	ניתוח כמותי של מסלולי ההתפתחות	73
3.8.3	מקדמי המעבר בין סוגים של חייצים	76
3.9	התחדשות אחרי הקציר בהקשר למבנה הקמה, התארכות הטרפים	
	והחיוץ	77
3.9.1	כלל החייצים ביום הקציר והתפלגותם לנושאי וחסרי	
	גבעול מאורך	77
3.9.2	הקשר בין התארכות הטרפים והחיוץ	79
3.10	החיוץ מבסיס הגבעול.	84

עמוד

3.10.1 השפעת גיל הגבעול וגובה קצירתו על התפתחות

84 חיצים שניוניים מבסיסו

87 3.11 השפעת הסרה של עלים וקיטום גבעולים על כושר החיוץ

89 4. דיון

101 תמונות

111 סיכום

115 ביבליוגרפיה

I תקציר באנגלית

1. מבוא

1.1 עשב הרודס: *Chloris gayana* (Kunth.)

משפחה: Gramineae, בת-משפחה: Pooideae, שבט: Chlorideae.

צמח זה מוכר כעשב רודס (*Rhodes grass*) החל משנת 1895, כאשר החלו באפריקה הדרומית לגדלו כצמח תרבות למרעה.

עשב זה, שמוצאו מאפריקה המשוונית הוא צמח רב שנתי המפתח שלוחות המשתרשות במפרקיהן. באופן זה, בנוסף על תפוצת זרעיו, הוא מתפשט עד כדי יצירת כרי מרעה.

בנוסף לאתרי תפוצתו הטבעיים משמש עשב הרודס כצמח תרבות בארצות שונות. באוסטרליה ובישראל הוא מהווה מרכיב רב חשיבות בהספקת מזון גס לבעלי חיים. אחת מתכונותיו החשובות של עשב הרודס היא הקיבוע היעיל של דו-תחמוצת הפחמן, במנגנון המוכר כ- C_4 (Downton and Treguna, 1968; Hatch et al., 1967). בארץ מניב עשב הרודס מאפריל ועד נובמבר, ובמשך תקופה זו הוא נקצר עד 8-10 פעמים. עקב הענותו הרבה לחנקן, מקובל לדשנו לפחות מידי כל קציר במנות המסתכמות ב-60-50 ק"ג חנקן צרוף/דונם/עונה.

במשך שנים הראה הנסיון החקלאי כי מימשק הקציר משפיע, לפחות בחלקו, על יבול החומר היבש מחד, וכי לאחר השגת יבולים גבוהים, בין היתר בגלל דישון אינטנסיבי בחנקן נפגם כושר התחדשותו של העשב לאחר הקציר, מאידך (Dovrat and Cohen, 1970).

תופעות אלה אפשרו להגדיר שתיים מן הבעיות שהתעוררו במימשק הגידול: (1) סרוגיות היבול ו-(2) התחדשות גרועה לאחר הקציר ובעיקר בחודשי החום, בהם אפשר היה לצפות להשגת יבולים מירביים מעשב טרופי זה בו אופטימום הטמפרטורה לתהליך הפוטוסינתטי הוא 35°C (Murata et al., 1965).

1.2 מבנה הקמה של העשב בהקשר לתגובתו לקציר

1.2.1 החייץ (tiller) והפיטומר (phytomer)

היחידה המורפולוגית הבסיסית של העשב היא החייץ. הוא כולל את העלים,

קדקד הצמיחה, פרימורדיות של עלים וחייצים שניוניים, פרקי ומפרקי הגבעול ומערכת השורשים. החייץ המשני מתפתח מניצנים הממוקמים בחיקי העלים. Tanaka (1961) הגדיר באורז שני שלבים בהתפתחות החייץ. בשלב הראשון, ההטרורופי, תלוי החייץ השניוני בהספקת חומרי מזון מחייץ האם. מאוחר יותר, עם התפתחות שטח עלים נוסף גוברת הפוטוסנתזה והחייץ עובר לשלב האוטורופי והופך בלתי תלוי במידה גדולה מחייץ האם, על אף מציאות קשרים וסקולריים בין שני ה"דורות" של החייצים.

בשלב מוקדם של התפתחות הפרימורדיה של העלה מוגבלת האקטיביות המריסטמטית

לאזור של התאים בבסיסו (Milthorpe and Ivins, 1966). עם התפתחות הלשונית,

מתפצלת המריסטמה (intercalary meristem) לשניים, כשחלקה העליון מופקד על גדילת הטרף, וחלק התחתון אחראי על גדילת הנדן. העלה מתבגר באופן בזיפטלי, כך שהנדן הוא החלק האחרון של העלה המגיע לשלב זה (Soper and Mitchell, 1956). גדילתו של הטרף מסתיימת בזמן חשיפת הלשונית (Sharman, 1942).

קדקד הצמיחה עשוי להמצא באחד משני מצבים: בשלב הוגטטיבי מייצר הקדקד

עלים. לאחר קבלת האינדוקציה לפריחה עובר הקדקד לשלב הרפרודוקטיבי, מפתח את התפרחת ומפסיק בו-זמנית לייצר עלים נוספים.

את החייץ ניתן לחלק ליחידות משנה זהות, כמספר פרקי הגבעול. יחידות

אלה קרויות בשם פיטומרים (ציור 1). הפיטומר מרכב מסדרה של סטרוקטורות הנוצרות על-ידי הרקמה המריסטמטית הסמוכה לפרימורדיות של העלים (Evans, 1958).

1.2.2 הצמח כיחידה אינטגרטיבית או כצבר של חייצים: משמעות השאלה בהקשר

להתחדשות אחרי הקציר

הצמח העומד להקצר כולל מספר שונה של חייצים בהתאם למטענו הגנטי, תנאי

הסביבה והמימשק. החייצים המרכיבים את הצמח: הציר הראשי והחייצים השניוניים,

השלישוניים וכו' מצויים בדרגות שונות של התפתחות גם אם כולם עדיין בשלב

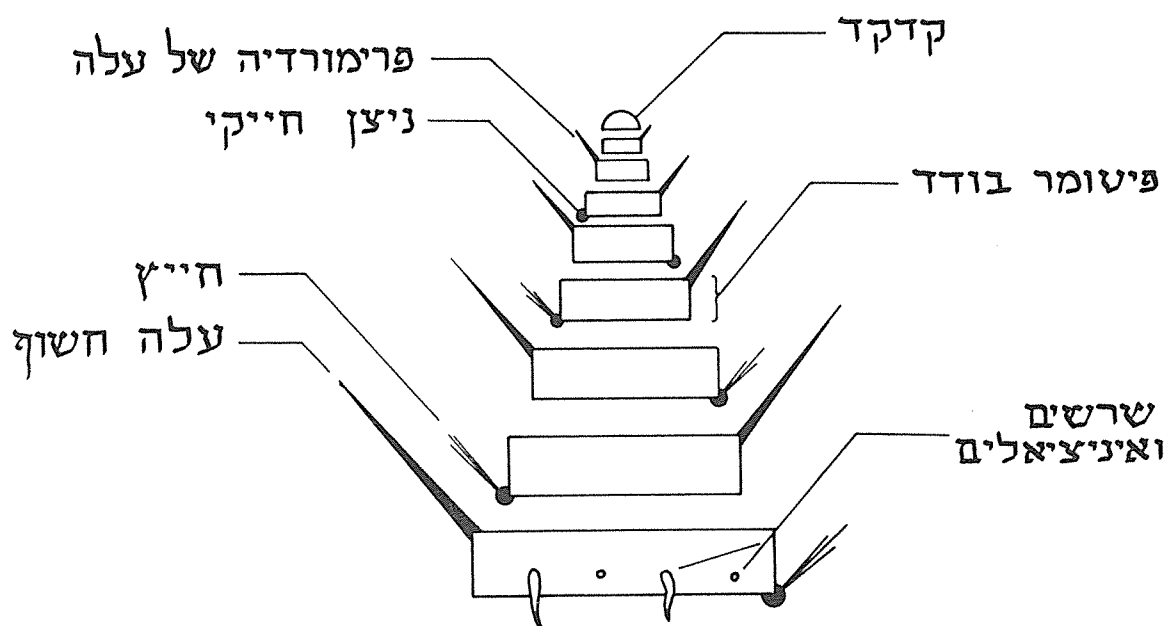
הוגטטיבי ועל אחת כמה וכמה אם חלק מקדקדי הצמיחה עברו דיפרנציאציה לפריחה.

מתעוררת איפוא השאלה האם התגובה לקציר תישא אופי כשל צבר חייצים אשר בחלקם הם אוטורופיים (מתפקדים בנפרד ובלתי תלויים מבחינה מטבולית בחייצי האם), או כשל יחידה אורגנית אחת.

ציור 1: מערכת פיטומרים בחייץ וגטטיבי.

הפיטומר הבודד מרכב מטרף ונדן (או פרימורדיות של עלה),

פרק, חייץ משני (או ניצן) ומפרק.



שאלה זו נחקרה באמצעות סימון בפחמן רדיואקטיבי של אחד מחלקי הצמח, ומעקב אחרי נדידתו אל אברים אחרים. Williams (1964) הראה כי עלה בלתי מבוגר אינו מיצא מוטמעים לחלקים אחרים של הצמח. מעבר הדדי של מטבוליטים בין חייצים של צמח זון (בשלב הוגטטיבי) הביא את Sagar and Marshall (1965) ו-Marshall and Sagar (1968) למסקנה כי בין חייצים צעירים קיימת תלות

הדדית והצמח מתפקד כיחידה אינטגרטיבית מבחינה פיסיולוגית. כאשר החייצים גדלו פחתה כמות המטבוליטים אשר נדדה ביניהם, והם החלו מתפקדים כיחידות עצמאיות. חשוב אם כן לציין כי החייצים הוגטיביים עשויים להיות בעת ובעונה אחת גם מקור וגם מיבלע למוטמעים.

כאשר קצרו את הנוף של צבר החייצים העצמאיים מצאו אותם חוקרים ארגון מחדש של מערכת החייצים אשר התבטאה בעליה חוזרת של מעבר פחמן רדיואקטיבי ביניהם. לדבריהם, מתקיים השלב של התארגנות צבר החייצים ליחידה אחת במשך זמן קצר בלבד, ולאחריו חוזרים החייצים לתפקד באופן עצמאי. בעקבות זאת העלו James and Hutto (1972) את האפשרות לקיום "שלטון החייץ" (tiller dominance) שבאמצעותו מסוגל חייץ להשפיע על גדילתו של חייץ אחר עמו הוא נמצא בקשר וסקולרי.

עם התמיכיות הקדקד נוצר מיבלע נוסף למוטמעים המתמקד בתפוחת ובזרעים, ועוצמתו משתנה בהתאם לזרזת ההתפתחות של האיבר הרפרודוקטיבי. Ong and Marshall (1975) הראו כי יבוא מוטמעים אל התפוחת עלה לקראת סוף האנתזיס, וירד לאחר מכן כאשר הובחנה תנועה בזיפטלית של פחמן רדיואקטיבי, ובעיקר מהעלים התחתונים של הגבעול אל מיבלעים שהיו ממוקמים באזורי הגדילה של החייצים השניוניים ובמערכת השורשים. הבקרה המושרית על-ידי הזרעים המתפתחים על כוון הטרנסלוקציה מחד, ועל האקטיביות של המקור מאידך, מודגמת בעבודה של King et al. (1967). הם מצאו שהורדת זרעי חיטה או הורדת התפוחת כולה שעה אחת בלבד לפני הספקת $^{14}\text{CO}_2$ הפחיתה מאד גם את קיבוע דו-תחמוצת הפחמן בעלה הדגל, וגם את יצוא הפחמן האיזוטופי אל האיבר הרפרודוקטיבי, והגדילה בשיעור ניכר את הטרנסלוקציה של מוטמעים אל הגבעול, החייצים והשורשים.

תגובה זו נמצאת בהתאמה עם הטרנסלוקציה היורדת מהתפוחת ומעלה הדגל (Ong and Marshall, 1975) ומביאה למחשבה כי לירידה בעוצמת המיבלע של התפוחת בזמן הבשלת הזרעים עשויה להיות תוצאה בחלקים אחרים של הצמח. באותה מידה יש הקבלה בין יצוא מוטמעים מחייץ מבוגר או מחייץ שזרעיו הוסרו לבין המצב של ה"ארגון מחדש" בעשב הקצור. ניתן איפוא להעלות את שיעור הטרנסלוקציה ולשנות

את כוונתה בהשוואה לצמח הבלתי קצור, גם על-ידי סילוק המקור (עלים) וגם על-ידי סילוק המיבלע (התפרחת והטרפים הצעירים).

בזן המקומי של עשב הרודס אליו אנו מתיחסים בעבודה זו מתרחשת גדילה וגטטיבית ורפרודוקטיבית בעת ובעונה אחת. לפיכך, ניתן לצפות לקיום תחרות על מוטמעים בין מוקדי משיכה שונים, דוגמת הטרפים הצעירים של החיזים הוגטטיבים, התפרחות והשורשים, אשר עשויה להשפיע על מהלך ההתחדשות אחרי הקציר.

1.2.3 התחדשות הנוף אחרי קציר

בכל העשבים החד-שנתיים ובהרבה מן הרב-שנתיים, אין פרקי הגבעול מתארכים בשלב הוגטטיבי. קדקד הצמיחה נשאר בשלב זה קרוב לפני הקרקע, ומתחת לגובה המקובל של קציר או רעיה.

המיוחד את התחדשות העשב אחרי הקציר הוא כושר חילוף העלים. תהליך זה יוכל לצאת אל הפועל כל עוד תשאר המריסטמה האינטרקלרית של הטרף מתחת למישור החיתוך. במידה ושומרים על כך ניתן להסיר את החלקים העליונים של הטרף מבלי לגרום להפסקת צמיחתו. מצב זה אפשר לשנות בשני תנאים: (א) כאשר הקציר יערוך במישור נמוך מאד שבעקבותיו תוסר המריסטמה, ו-(ב) כאשר הטרף נקצר לאחר הופעת הלשונית (Sharman, 1974; Cook et al., 1958; Langer, 1954). קציר בזמן זה, אפילו לא יפגע במריסטמה, ימנע את המשך גדילתו של הטרף הקצור, שכן המריסטמה האינטרקלרית אבדה כבר את כושר פעילותה.

בניגוד לחייץ רב העלים, אין לפיטומר כושר החלפת עלים, שכן כל פיטומר נושא עלה אחד בלבד. התחדשות עלים מהפיטומר הבודד תוכל לצאת אל הפועל אך ורק לאחר אינציאציה של החייץ המשני הגדל מחיקו של העלה. החייץ אם כן, מיצג את טיפוס הגדילה ה"בלתי מסתיים" (indeterminate), שעה שגדילת הפיטומר היא "מסתיימת" (determinate). לטיפוס הגדילה ה"מסתיים" נודע לפי הבנתנו משקל רב בקביעת ההתחדשות של העשב הקצור, ובאמצעותו נעזר במהלך העבודה בהסבר תופעות ההתחדשות לאחר קציר במימשק שונה.

כושר חילוף העלים אחרי הקציר יתמיד איפוא כל עוד קיימות פרימורדיות

עלים נוספות בבסיסו של החיץ, אך עשוי יהיה להסתיים עוד קודם לכן בעקבות התמינות הקדקד למצב רפרודוקטיבי. הסרת הקדקד הממוין (קציר גבעולים) מפסיקה את המשך גדילתו של החיץ הרפרודוקטיבי. התחדשות העשב לאחר קציר גבעולים תתכן מגדילת חיצים חדשים מבסיסו של הגבעול הקצור או מחיצים וגטטיביים קימים בין שעליהם נקצרו ובין שהיו נמוכים ממישור החתוך. קציר הגורם בו-זמנית להסרת הנוף של חיצים המצויים בדרגות שונות של התפתחות יתבטא בתגובות שונות (Hyder, 1972). לפיכך, בהתאם לזמן העובר בין קציר אחד לשני, או בהתאם לגובה בו נקצר הנוף נהיה עשויים לקבל תגובות קיצוניות כמו שלף חסר עלווה לחלוטין, או להפך (Hyder and Sneva, 1963; Cook and Stoddart, 1953). ניתן לסכם, כי כושר ההתחדשות אחרי הקציר תלוי במכלול הגורמים אשר ישפיעו על שריעות או זקיפות הקמה, שיעור הגדילה של העלים, מועד ההתמיינות והתרוממות הקדקד (התארכות הגבעול) והיחס המספרי בין חיצים וגטטיביים ורפרודוקטיביים או חסרי ונושאי גבעול מאורך (Branson, 1953; Cooper, 1951; Peterson, 1962; Scott, 1957; Neiland and Curtis, 1956).

1.3 תגובתה של מערכת השורשים להסרת הנוף

פעילות תקינה של מערכת השורשים מותנית בין השאר בהספקה רצופה של פחמימות מהעלים המטמיעים (Brouwer, 1966). הסרת הנוף המנתקת את מערכת השורשים באופן פתאומי ממקור הספקת הפחמימות עשויה איפוא להתבטא בירידה כללית של פעילות המערכת הזו. השינויים בפעילות מערכת השורשים עשויה להתבטא בכמה אופנים, ועוצמתם תלויה בגובה ובתכיפות הקציר. מחקרים רבים המצוטטים על-ידי Troughton (1957) מראים פחיתה במשקל השורשים ככל שהקציר הוא תכוף ונמוך יותר. Crider (1955); Ueno et al. (1960); Jameson (1964); Davidson and Milthorpe (1965, 1966); ו-Evans (1973) מצאו כי בעקבות קציר הנוף חלה עצירה בגדילת השורשים, וירידה בכושר הקליטה של מינרלים. הערך המירבי של משך ההפסקה בגדילת השורשים נמסר על-ידי Crider (1955). קציר יחיד של צבורת (Dactylis) עצר את גדילת השורשים למשך 6-18 יום, ואילו בסדרת קצירים עוקבים נמשך העיכוב בין 25 ל-45 יום.

Jameson (1964) מנה שורשים בצמחי עשב רוזס, ומצא פחיתה במספרם מ-135 שורשים ללא קציר, ועד 32 שורשים כאשר הסיר 90% מהנוף. Davidson and Milthorpe (1966) ו-Evans (1972) מצאו לאחר הקציר פחיתה בתכולת הפחמימות המסיסות של השורשים, וירידה בעוצמת נשימתם. Evans (1972) הגיע למסקנה כי הדלדול בפחמימות המסיסות לאחר הקציר, הוא האחראי לעכוב הזמני בגדילת השורשים. בהקשר זה היה צורך לברר אלו מן הפחמימות קשורות לעכוב גדילת השורשים; אותן אשר היו צבורות בשורשים, או אלה המסונתזות בשטח העלים השאירתי הנותר לאחר הקציר. Troughton (1957) ו-Ono et al. (1968) הראו כי קיימת זרימה של פחמימות מסיסות מהשורשים אל עבר הרקמה המתחדשת אחרי הקציר. Davidson and Milthorpe (1965) מצאו כי חידוש הפעילות של מערכת השורשים אחרי הקציר מתחילה לאחר התפתחותו של שטח עלים אשר יכל היה לספק את דרישות השורש למוטמעים. מכל אלה משתמע כי העדר טרנסלוקציה יורדת של פחמימות עוצרת בעד המשך הגדילה של השורשים אחרי הקציר, שעה שטרנס-לוקציה עולה של הפחמימות הצבורות בשורשים מיועדת לספק את צרכיו של הנוף המתחדש המצוי בימים הראשונים אחרי הקציר במאזן פחמימות שלילי. מחקרים רבים נערכו במטרה לברר את חשיבות הפחמימות בתהליך ההתחדשות אחרי הקציר, ובכלל אלה גם עבודה זו.

1.4 הגדרת הזמן של תהליך ההתחדשות

עבודות רבות מתיחסות לתקופת ההתחדשות של העשב הרב-קצירי כאל פרק הזמן העובר בין שני קצירים עוקבים, והמדד המוצע על ידן להערכת ההתחדשות מתבטא בכמות החומר היבש המצטברת במהלכה של תקופה זו. גישה זו היא כוללנית מאד הואיל ותהליך ההתחדשות אחרי הקציר מושפע מגורמים שונים בעת ובעונה אחת. המדד להתחדשות שהוא פועל יוצא של גישה זו נושא אופי חקלאי בלבד, ואין בו כדי ללמד על מהות הפעילויות המרכיבות את התהליך.

את מכלול הגורמים המשפיעים על התחדשות הקמה אחרי הקציר ניתן לחלק לשתי קבוצות: (1) גורמים פנימיים, דוגמת המטבוליזם של חומרי התשמורת האגורים בשורש

ובסיסי החייצים ו-(2) גורמים חיצוניים, דוגמת ההזנה המינרלית, תכיפות וגובה הקציר.

בעקבות קציר המסיר את רובו של הנוף שרוי הצמח במשך זמן מסוים במאזן פחמימות שלילי, שכן השלף ושרידי העלים הבלתי מנותקים אינם ערוכים בפרק זמן זה לספק את מלוא התצרוכת של הפחמימות. הן כמצע להפקת אנרגיה והן לצרכי סנתיזה של חומרי מבנה. תקופה זו מסתיימת לאחר התפתחותו של שטח עלים מטמיע, אשר שיעור גדילתו עד לקציר הבא מושפע במידה ניכרת מההזנה המינרלית ומימשק הקציר.

עובדות אלה תשמשנה בסיס להתייחסות מפורטת יותר אל תהליך ההתחדשות, לפיה נבחין בשתי תקופות בין קצירים עוקבים; הראשונה קשורה בגלגול חומרי התשמורת, והשניה בגורמים המשפיעים על שיעור הגדילה של הקמה המתחדשת. בעקבות זאת מתעוררות השאלות הבאות: (1) כמה זמן אחרי הקציר מסתיימת התקופה הראשונה ומתחילה השניה, וכיצד ניתן לקבוע זאת, (2) מהם הגורמים העשויים להשפיע על ארכה של התקופה הראשונה ו-(3) האם אירועים בתקופה הראשונה משפיעים על תהליכי הגדילה בתקופה השניה. בעבודה זו ננסה לבאר שאלות אלה.

1.5 הערכת כושר ההתחדשות בתנאי חושך לעומת תנאי הארה

עם הכרת החשיבות של חומרי התשמורת הנמנים על הפחמימות בתהליך ההתחדשות אחרי הקציר, החלו בניצול השיטה של גידול צמחים בתנאי חושך לשם קביעת כושר ההתחדשות. ביסוד הרעיון הונח כי בהעדר פוטוסנתיזה ישמשו חומרי התשמורת בשורש ובשלף כמקור האנרגיה הנצרכת בתהליך ההתחדשות. בהתאם לכך מועברים צמחים לחדר חושך מיד עם קצירתם, ולאחר ימים מספר קובעים את כמות הגדילה האטיולנטית המשמשת מדד לכושר ההתחדשות. Ehara et al. (1965) מצאו מתאם בין הגדילה האטיולנטית ובין מה שכוונה על ידם בשם "food reserves" שהיה למעשה משקל השורש והשלף. Ogden and Loomis (1972) מסרו כי שיטה זו מהווה מדד טוב לאנרגיה הרזרבית. בדומה לעבודות רבות אשר נערכו בעשבי מספוא שמוצאם באזור הממוזג,

נחקרה שאלה זו אם כי בהיקף צר הרבה יותר בעשבים ממוצא טרופי. Dovrat and Cohen (1970) ו- Dovrat et al. (1972) מצאו בעשב רודס מתאם גבוה בין היבול האטיוולנטי (אשר נקבע 6 ימים אחרי הכנסת הצמחים לתנאי החושך) ובין תכולת הפחמימות הבלתי סטרקטורליות (TNC) בשורש ובשלף בזמן הקציר.

סביב גישה זו חלוקות הדיעות, כאשר הטענות העיקריות הן:

(1) תנאי החושך משפיעים על אופי הצמיחה. ניסויים הקדמיים במסגרת עבודה

זו לא הראו כל סימן לחיוץ, והגוף המתחדש בתנאים אלה כלל טרפים בלבד.

(2) המטבוליזם של חומרי התשמורת שונה בתנאי החושך בהשוואה לתנאי התחדשות

באור (Ehara and Maeno, 1966), בין היתר בהקשר לניצולן בנשימה ולעזרה בבנית רקמות עלה חדשות.

(3) אין בניסויי החושך כל התיחסות לאפשרות ניצולם של מצעים אחרים להפקת

אנרגיה בתנאי מחסור של פחמימות (Davidson and Milthorpe, 1965).

(4) אין גישה זו מביאה בחשבון את התרומה האפשרית של הפוטוסנתזה בהספקת

פחמימות ולו גם בתנאי קציר חריפים.

עם זאת, הערכת כושר ההתחדשות בתנאי הארה אינה פשוטה. בתנאים אלה קיים

בו-זמנית ניצול של פחמימות אשר מקורן מרזרבות האגורות בשורש ובשלף, וגם

מהפוטוסנתזה המתבצעת בשרידי העלים הנותרים אחרי הקציר. בעבודות רבות נעזרו

בטכניקות רדיואקטיביות כאמצעי לחקר מכלול בעיות ההתחדשות (Sosebee and Wiebe, 1971

; Austin and Edrich, 1975; Lush and Evans, 1974; Ryle and Powell, 1974)

1975). Clifford and Langer, 1975. אמנם, הצליחו לעקוב אחר נדידת הפחמן, אך לידי

הבחנה חד-משמעית של תפקיד הפחמימות אשר הצטברו בטרם הקציר בהשוואה לפחמימות

המסונתזות מיד אחרי לא הגיעו עדיין.

בעבודה הנוכחית בחרנו להתיחס אל ההתחדשות בעיקר כאל תהליך הנמשך כל

עוד ניכרת עדיין השפעה של גורמים אנדוגניים. במסגרת זו שימשו עוצמת הנשימה

ותכולת הפחמימות בשורשים ובשלף כאמצעי להגדות משך ההתחדשות אשר כושרה נבדק

בתנאי חושך ובתנאי אור.

1.6 ה ח י ו ץ

מאז מחקרים החלוצי של Engledow and Wadham (1923) הוכרה חשיבותו של החיוץ כגורם רב משקל בקביעת היבול של הצמח הדגני. מאז, פורסמו עבודות רבות המציגות, כל אחת בתנאים אחרים, מתאם בין מספר החייצים ויבול החומר היבש. השינויים העונתיים ביצור חייצים של צמחים שונים נחקר אף הוא ונמצא מושפע מדרגת ההתפתחות של הצמח, מתנאים סביבתיים דוגמת אור, מים וטמפרטורה, ממשטר ההזנה המינרלית והקציר, וכל אלה בנפרד או בהקשר לתכולת הפחמימות (Langer, 1963). במבוא זה נסקור רק את הגורמים בהם נדון במהלך העבודה.

1.6.1 הבקרה של החיוץא. השלטון הקדקדי

התהליכים המבקרים את גדילת החייצים החלו להחקר עוד לפני שנים רבות (Watson, 1936; Gregory, 1937; Leopold, 1949). Gregory (1937) הדגיש את חשיבותה של ההזנה המינרלית כגורם ראשוני בחשיבותו, ואמנם, קביעתו זכתה לאישור על-ידי הנסיון החקלאי. Leopold (1949) לעומתו, מציין את חשיבות השלטון הקדקדי בבקרת החיוץ, בהואותו כי ניתן להחליף את ההשפעה המעכבת של הקדקד על התפתחות חייצים משניים באמצעות הספקת אוקסין ממקור חיצוני. בעבודה עם צמחים דו-פסיגיים פותחו היפותיזות בנסיון לשלב את התיאוריה ההזנתית של השלטון הקדקדי עם התיאוריה ההורמונלית (Van Overbeek, 1938; Gregory and Veale, 1957; Went, 1939). בהתאם לתיאוריות אלה מווסת האוקסין את התפלגות ה"נוטריאנטים" (מינרלים וחומרים אחרים) וגדילת הענפים הצדדים בשלטת כתוצאה מזמינותם.

שני גורמים עיקריים מקשים על מחקר בשאלות השלטון הקדקדי בדגניים: (1) היותו של הקדקד חבוי, ובלתי נוח לטיפול (על כן, מירב העבודות העוסקות בשאלה זו נעזרות בטכניקה של קציר לשם הסרת הקדקד).

(2) החיצים המשניים מפתחים במהירות שורשים אדוונטיביים, ובסופו של דבר הופכים בלתי תלויים למרות היותם מצויים בקשר וסקולרי עם חיצים האם (Aspinall 1961).

ב. דרגות ההתפתחות של הצמח

לאור העובדה שניצני החיצים מתפתחים מחיקי העלים הראו Ryle (1964)

ו- Jones (1970) כי קיים קשר בין שיעור יצירת העלים ושיעור החיוץ. אע"פ

שעבודות השונות הובעו הערכות כמותיות אחדות לקשר הזה, דבר אחד השתמע

מכולן, כי התפתחות חיצים חדשים קשורה להספקת פחמימות.

במקביל הופיעו עבודות אשר הראו כי שיעור החיוץ משתנה בהתאם למהלך התפתחותו

של הצמח. Lambert (1961) ב- *Phleum pratense* timothy ו- *meadow fescue*

(*Festuca pratensis*) ו- Tainton (1964) ב- *Themeda triandra* הראו כי במהלך

גידול בלתי מופר, עוכבה התפתחותם של הניצנים החיקיים עד לפריחתו של חיוץ האם.

בדומה הראה Boonman (1971) כי בעשבים טרופיים היה מספר החיצים המירבי בראשית

הצצת התפרחות, וכן הדבר גם בזון (Mansat, 1965).

הסתבר כי יש לצפות לשינויים בכושר התפתחותם של חיצים משניים גם בהתאם

לדרגת ההתפתחות של התפרחת. עבודות בצמחים שונים הראו כי עכוב התפתחותם של

ניצנים חיקיים קשור להתפתחותו של השלב הרפרודוקטיבי (Cooper and Saeed, 1949;

Dale, 1959; Langer, 1958; Teel, 1956; Mitchell and Coles, 1955

;Sax, 1962; Lokhart and Gottschall, 1961; Leopold et al., 1959

1968; Bridgens, 1970; Williams). חלק מהמחקרים מתיחסים אל התוצאות כאל

עדות לקיום השלטון הקדקדי, ואחרים מתיחסים זאת להספקת פחמימות. יחד עם זאת

נמצא כי עכוב החיוץ המושרה על-ידי המערכת הרפרודוקטיבית עשוי להסתיים באנתזיס

או אחריה (Anslow, 1965; Eastin et al., 1964; Langer, 1956; Lamp, 1952)

(Humphreys, 1966) או באמצעות הסרת התפרחות במהלך הקציר. Jewiss (1972)

מוסר כי חשיבותה של התארכות הגבעול בבקרה של החיוץ גדולה מזו של התפתחות

התפרחת, כאשר מוסכם כי בקרה זו קשורה עם טרנסלוקציה של מוטמעים ויחסי מקור-

מיבלע.

1.6.2 השפעת הקציר על החיוץ

הספרות העוסקת בהשפעת הקציר על החיוץ היא מגוונת מאד. Troughton (1957) מציג תוצאות של מחקרים רבים המראים ירידה במספר חייצי הצמח בעקבות קציר הכולל עלים בלבד. Cook and Stoddart (1953) מסרו כי בעקבות קציר המסיר קדקדים מתקבלות תוצאות הפוכות מאלו שתוארו למעלה. הסרת הקדקד מעודדת חיוץ על-ידי סילוק המקור העיקרי של האוקסין, ובעקבות זאת מתחילה פעילות באתרי החיוץ והניצנים החייקיים חפשיים להתפתח (Leopold, 1949). Mitchell (1953) הציע את האינטראקציה בין האוקסין לפחמימות לשם הסבר הירידה בכושר החיוץ אחרי קציר עלים. לטענתו יש לצפות להתפתחות תקינה של חייצים שניוניים בזמן בו קיימת סנתיזה אינטנסיבית של פחמימות, שכן דרושה במצב זה כמות גדולה של אוקסין כדי לעכב את החיוץ. אחרי הקציר מוגבל כושר הספקת הפחמימות למשך זמן מה, וכתוצאה מכך עלולה גם כמות קטנה של אוקסין לעכב את החיוץ.

עוד ב-1929 הראה Snow כי העלים הנחשפים של נבט האפונה הם האחראיים לעכוב גדילת הניצנים החייקיים ולא הקדקד עצמו. Laidlaw and Barrie (1974) אישרו זאת בזון בהראותם כי ניתן לשחור את הניצנים החייקיים מהשפעת השלטון הקדקדי באמצעות הסרת שני העלים הצעירים ביותר אשר החלו להתפתח. מוסכם כי קצירים תכופים של קמה וגטטיבית מעכבים את התארכות גבעולי הפריחה בהשוואה לקצירים הנערכים במרווחי זמן ארוכים יותר. לפיכך צפוי כי הקמה אשר תקצר בתכיפות תהיה מרכבת מאחוז גדול יותר של חייצים וגטטיבים או חייצים שקדדיהם התמיינו אך גבעולם טרם התארך, בהשוואה לקמה הנקצרת שלא בתכיפות.

לתכיפות הקציר נודעת השפעה מכרעת על ההתחדשות והצטברות החומר היבש (McKee et al., 1967; Langer et al., 1964; Ueno, 1960; Vose, 1960). (Dovrat et al., 1971). חוקרים אלה הראו, כל אחד בגידול אחר ובתכיפויות קציר אחדות, כי מספר החייצים היה גדול יותר בעקבות קצירים תכופים בהשוואה לקצירים פחות תכופים. יתר על כן, Beard (1973) מציג תוצאות של מחקרים רבים המדגישים

כי את המדשאות המטופחות ביותר (קרי: בעלות כיסוי מלא וצפוף) משיגים באמצעות כסוחים תכופים ואפילו יומיים. קיים אם כן ניגוד בין התיאוריה המסבירה את ההשפעה השלילית של הקציר התכוף על כושר החיוץ בהסרה אינטנסיבית של רקמה מטמיעה והפרת האיזון בין הפחמימות לאוקסין, ובין תוצאות של מחקרים חדשים יותר מהם משתמע כי על אף יצירת מצב אשר אינו מאפשר הצטברות רבה של פחמימות אין פגיעה בכושר החיוץ.

בנוסף לתכיפות הקציר נודעת חשיבות גם לגובהו, שכן באמצעות הכוונתו ניתן להסיר טרפים בלבד או טרפים וקדקדים. מבין העבודות אשר עסקו בחקר נושא זה נציין את אלו של Jameson (1964), Horrocks and Washko (1971) ו- Enthredge et al. (1973). בעקבות קצירים נמוכים מצאו חוקרים אלה בהתאמה, תגובה חיובית, תגובה שלילית והעדר תגובה בכושר החיוץ.

1.6.3 השפעת ההזנה החנקנית על החיוץ

ככלל ניתן לומר כי יש לשמור על רמת הזנה אופטימלית בכדי לא לגרום למצבי מחסור העלולים לפגוע בכושר החיוץ. כל מחקרי הדישון בעשבים הראו כי החנקן הוא יסוד ההזנה החשוב ביותר לתהליכי הגדילה הקובעים את צבירת החומר היבש בכלל והחיוץ בפרט. הואיל וקיים מתאם חיובי בין יבול החומר היבש ומספר החייצים, קיימת נטיה לפרש את רמות היבולים המושגים, בין היתר באמצעות המרצה או דיכוי של החיוץ. Kipnis et al. (1975) הראו בעשב רודס (אשר גדל בתנאי הזנה מבוקרים) כי הערך הקריטי של החנקן הניטראטי בנוף (הריכוז המינימלי של החנקן שמעליו נפסקת הצטברות החומר היבש) נע בין 105 ל-210 ח"מ. נמצא כי הסיבה להעדר תגובה לרמות גבוהות של חנקן היתה רוויון של הרקמה בניטראט ביחס לכמות שביכלתה לחזר. בנוסף לכך יש להביא בחשבון את האיזון בין החנקן לבין יסודות הזנה אחרים. עוד ב-1959 הראה Langer אשר גידל timothy ברמות אחדות של N , P ו- K כי ההשפעה של כל אחד מהיסודות בנפרד היתה קטנה כאשר רמתם של האחרים היתה נמוכה. מאוחר יותר מצאו MacLeod (1965) ו-Nowakowski (1969) כי החנקן

מעודד חיוץ בנוכחות רמת אשלגן אופטימלית, וכי הצמיחה היתה גרועה בעודף חנקן על אשלגן. עבודות מרובות דנות בהיבטים השונים של מטבוליזם החנקן בהקשר להצטברות החומר היבש, אך מידע הקושר היבטים אלה להתחדשות אחרי הקציר אינו בנמצא.

1.7 כלל הפחמימות הבלתי סטרוקטורליות (Total Nonstructural Carbohydrates)

והקשרן להתחדשות אחרי הקציר

המקור הראשוני של אנרגיה רזרבית הדרוש למלוי צרכיו של העשב הקצור הן הפחמימות הבלתי סטרוקטורליות (TNC) הצבורות באבריו הוגטיביים. על אלה נמנים בעיקר, החד-סוכרים: גלוקוז ופרוקטוז, הדו-סוכרים סוכרוז ומלטוז והרב-סוכרים: עמילן ופרוקטוזן. אחד המאפיינים של חלוקת עשבים לקבוצות בהתאם למוצאם מתייחס להרכב הרב-סוכרים. De Cugnac (1931) היה הראשון שאפיין הצטברות עמילן בעשבים ממוצא טרופי, והצטברות פרוקטוזן בעשבים שמוצאם מהאזור הממוזג, הבחנה אשר אושרה מאוחר יותר בעבודותיהם של Weinman and Reinhold (1946); Ojima and Isawa (1968) ו-Smith (1968).

להצטברות ולניצול חומרי התשמורת מקבוצת הפחמימות נודעת חשיבות בהקשר לתגובתו של הצמח לקציר, והתחדשותו אחריו. דיעה זו התגבשה לאחר שהראו Graber et al. (1927) כי בעקבות קצירים חלה תנודה בתכולת חומרי התשמורת. מאוחר יותר צוין על-ידי הרבה חוקרים, כי צמחים המאבדים את אבריהם הפוטוסינתטיים באמצעות קציר או רעיה, התחדשותם תלויה כולה או חלקה ברזרבות המצויות בחלקי הצמח הנותרים לאחר הסרת הנוף (Alberda, 1957, 1960; Weinmann, 1961; Pozo Ibanez, 1963).

קביעת שיעור ההצטברות של TNC, והשינויים בתכולתן בעקבות הקציר עשויה לספק מידע חיוני להערכת חשיבותן של הפחמימות בתהליך ההתחדשות. בסקירות של Troughton (1957); May (1960) ו-McIlroy (1967) מובא מידע על גורמים אקלימיים, אדפיים ואגרוטכניים העשויים להשפיע על הצטברות הפחמימות. רזרבות של פחמימות

נוטות להצטבר בתקופה בה הטמפרטורה מתאימה לתהליך הפוטוסינתזה, אך נמוכה במקצת מזו הדרושה לגדילה מירבית של הנוף. היה צפוי אם כן, ואמנם אושר על-ידי Dovrat and Cohen (1970) כי תכולת TNC בשורשי עשב רודס היו גבוהות יותר באביב ובסתיו בהשוואה לחודשי הקיץ, ובעיקר יולי ואוגוסט בהם במיוחד נצפו הפרעות בהתחדשות. לאור מידע זה בדקנו בעבודה זו את ההתחדשות אחרי הקציר בתחום התקופה הקריטית הנ"ל.

שינויים בתכולת הפחמימות קיימים במהלך התפתחותו של הצמח גם ללא קשר עם הסרת הנוף. לענין זה חשיבות רבה, הואיל ובמסגרת ההגבלות של עונת הגדילה הוא מהווה את אחד הגורמים העיקריים אשר יקבעו את תכולת TNC ביום הקציר. נמסר על-ידי חוקרים אחדים, כי תכולת TNC בבסיסי החיצים יורדת אחרי כל קציר, ועולה עם התקדמות הצמיחה אל עבר הפריחה ויצירת הזרעים (Aldous, 1930; Lindahl et al., 1949; Weinman, 1948; Sullivan and Sprague, 1943; Sprague and Sullivan, 1950; Weinman, 1961; Sonneveld, 1962). מחקרים ב-thymus הראו כי התכולה הנמוכה ביותר של TNC היתה בשלבים הראשונים של התארכות הגבעול, והתכולה הגבוהה ביותר היתה סביב הבשלת הזרעים (Teel, 1956; Reynolds and Smith 1962; Eastin et al., 1964; Jameson, 1964; Okajima and Smith 1968; Paulsen and Smith, 1968). Weinmann (1940) מצא בעשב רודס כי תכולת הפחמימות עולה במשך התקופה של יצירת הזרעים.

עם פרסום עבודתם של Donald and Black (1958) התפתחה אסכולה חדשה המיחדת בענין ההתחדשות חשיבות יתר לשטח העלים השאירתי ופעילותו הפוטוסינתטית בהשוואה לרזרבות הצבורות. בעקבותיהם טען לראשונה May (1960) כי אין הוכחה לתועלת שניתן להפיק מהצטברות רזרבות, בעודף שהוא מעל הכמות הדרושה לשם תמיכה בהתחדשות הראשונית של הנוף ומזו הנצרכת בנשימתם של החלקים התת-קרקעיים כאשר הנוף נקצר.

בעקבות הירידה בתכולת TNC אחרי הקציר החלו להתייחס למשך הזמן בו תלויה ההתחדשות בתכולת חומרי התשמורת (Sullivan and Sprague, 1953; Davidson and

1966, Milthorpe). למרות שהעלמות הפחמימות ממערכת השרשים ובסיסי החיצים תוארו בעבודות שונות, לא נחקרו עד כה שיעורה של ההעלמות, קצבה והגורמים המשפיעים עליה.

מוסכם על-ידי כל החוקרים העוסקים בנושא ההתחדשות כי הנוף מועדף על פני חלקי צמח אחרים בכל הנוגע לניצול הפחמימות, וכי קצב גדילה מזורז כרוך בניצול יחסי רב יותר של מוטמעים על-ידי הנוף כך שאפשרות הצבירה של חומרי תשמורת בשורש ובבסיסי החיצים קטנה בהתאם. כתוצאה מהענות הרבה של הוגנים הרב-קציריים לדשן חנקני נמצא במחקרים רבים כי קיימת פחיתה בתכולת TNC בשורש ובשליף בעקבות דישון מוגבר בחנקן (Alberda, 1960; Jones et al., 1961; Jones, 1962; Nowakowski, 1962; Blaser, 1964; Jones et al., 1965; Reid, 1966; McKee et al., 1967; Paulsen and Smith, 1968).

קצירים נמוכים המסירים את מרבית העלווה המטמיעה עלולים להחליש את חיוניותו של הצמח אם הם יבוצעו בתכיפות כזו אשר לא תאפשר לאנרגיה להצטבר מחדש בצורה של חומרי תשמורת. מכאן עלתה המחשבה כי קיימת רמה קריטית של רזרבות, שכל תכולה נמוכה ממנה תביא במישרין להתחדשות איטית. Alberda (1966) מציין כי הרמה הקריטית של הפחמימות בזון רב שנתי היא 6% מהחומר היבש. למעט היבלית אשר בקני השורש שלו יש הצטברות של עמילן עד כדי 26% מהחומר היבש, נמוכה יותר תכולת TNC בעשבים הטרופיים בהשוואה לעשבים ממוצא צפוני (Griffith, 1963; Dent and Aldrich, 1963; Waite and Boyd, 1953; Humphreys and Robinson, 1966; Adegbola and McKell, 1968; Waite, 1965; Hojjatti et al., 1968; Wilson and Ford 1973; Wilson 1973). תכולת הפחמימות המסיסות הנאגרות בשרשים ובבסיסי החיצים של עשב רודס (0.8-3.4% מהחומר היבש, Dovrat et al., 1972) היא כפי שידוע עד כה הנמוכה ביותר מבין העשבים הטרופיים. לפיכך יש עניין מיוחד במעקב אחר תנודתו, ובהערכת חשיבותו במהלך ההתחדשות אחרי הקציר.

1.8 הקליטה והמטבוליזם של החנקן

הניטראט מקובל כמקור העיקרי של החנקן הנקלט על-ידי צמחים עילאיים (Viets, 1965). פורסמו עבודות שהראו כי צמחים צעירים מעדיפים את האמון (Spratt and Gasser, 1970; Berlier and Gimand, 1967; Fried et al., 1965) ומינים מסוימים מסוגלים בנוסף לו לנצל גם את הניטריט וחומצות האמינו כמקור חנקן (Ghosh and Burris, 1950). יוצאים מכלל אלה הם נבטי האורז, אשר אינם מסוגלים לנצל את החנקן הניטראטי (Bonner, 1946).

הניטראט יכול להקלט רק בנוכחות קטיון אחר או על-ידי שחלוף עם אניון המשתחרר על-ידי הצמח (Alberda, 1968). בדגניים מועבר הניטראט דרך צנורות העצה אל הנוף ושם עובר חיזור לאמוניה באמצעות האנזים ניטראט רדוקטאז. האמון נקלט בקלות על-ידי צמחים (Lycklama, 1963; Clark and Shive, 1934) ועובר אינקורפורציה מהירה לחומצות אמיניות (Street and Sheat, 1958).

Stoin (1968); Susuki and MacLeod (1970) ואחרים דווחו על עיכוב בגדילתם של צמחי מספוא המוזנים באמון בהשוואה לצמחים הגדלים על מצע ניטראטי. בספרות העוסקת במטבוליזם החנקן טפלו בהיבטים שונים של ההזנה האמוניאקלית. בין אלה נמסר על פגיעה במערכות אנזימטיות (Widdowson et al., 1967), ירידה בשיעור הנשימה והפוטוסינתזה (Barker, 1963), ירידת ה-pH של מצע הגדילה (Barker et al., 1966; Tuil, 1965) כתוצאה מקליטה מהירה של אמון בהשוואה לקטיונים אחרים, והצטברות אפשרית של אמון חופשי הנחשב כתרכובת רעילה. כן פורסמו מספר עבודות המתיחסות לשינויים במאזן היונים בצמח בכלל, וליחס בין החנקן לאשלגן בפרט. Tromp (1962) מצא בחיטה פחיתה בשיעור של כ-50% בקליטת האשלגן בנוכחות אמוניה בתמיסת המזון. מחקרים בצמחי מספוא מדווחים על דלדול באוכלוסיית הצמחים בשדה בעקבות שימוש ברמות גבוהות של דשן חנקני (McKee et al., 1967; Griffith and Teel, 1965; Duell, 1965). נמסר כי הסיבה לכך טמונה לא רק בהפחתה של תכולת הפחמימות המסיקות, אלא גם בהפרת האיזון בין החנקן והאשלגן הנקלטים על-ידי השורשים. Griffith et al. (1964)

ו- MacLeod (1965) טוענים כי האשלגן עוזר לקיומו של מאגר הרזרבות הפחמניות ברמות גבוהות של דישון חנקני, וכי קיימת ברקמה רמת אשלגן קריטית הדרושה לקיום מטבוליזם סדיר של החנקן. הם הניחו כי עכוב הצמיחה אשר חל עקב חוסר האיזון בין החנקן לאשלגן קשור כנראה ליחס בין כלל החנקן והסנתיזה של החלבונים, ו/או הצטברות של תרכובות חנקניות בלתי חלבוניות. יתכן איפוא שבמקרה וקליטת החנקן מתרחשת בכמויות הגדולות בהרבה מאלה הדרושות להגביר את הסנתיזה של החלבונים, יאגר עודף החנקן בצורות אנאורגניות או אורגניות בלתי חלבוניות שאליהן התייחס TeeI (1962) כאל הסיבה לעכוב שמצא בגדילתם של עשבי מספוא. הספרות העוסקת בהיבטים הרבים של מטבוליזם החנקן היא עשירה אך לוקה בחסר בהקשר לתנאים המיוחדים של העשב הקצור.

1.9 מטרות העבודה

1. תכולת הפחמימות הבלתי סטרוקטורליות נמצאת בנקודת שפל שנתית בחודשים אוגוסט וספטמבר, בהם מצביע הנסיון החקלאי על התחדשות לקויה.

מטרות העבודה בהקשר זה הן:

- א. לברר מהי השפעתם של הזנה חנקנית ותכיפות הקציר על הצטברותן של הפחמימות לפני הקציר ועל ניצולן אחריו.
- ב. לברר אם תכולה גבוהה של פחמימות ביום הקציר מהווה תנאי להתחדשות מהירה והאם קיים בהקשר זה "ערך סף" של פחמימות.
- ג. לברר אם קיימות ראיות להשתתפותן של תרכובות שאינן פחמימות כמצעים אפשריים להפקת אנרגיה במהלך ההתחדשות.

2. אין הגדרת זמן מדויקת לתהליך המכונה התחדשות אחרי קציר. בנושא

זה מטרותנו הן:

- א. לקבוע מדדים פיסיולוגיים ומורפולוגיים להגדרת משך ההתחדשות ולברר

האם ובאיזו מידה הוא מושפע על-ידי מימשק ההזנה והקציר.

ב. במידה וקיימת אפשרות להבחין בין תקופות שונות בתהליך ההתחדשות, לברר האם תהליכי גדילה בתקופה אחת עשויים להשפיע על אירועים בתקופה אחרת.

3. החנקן הוא יסוד חיוני להשגת שיעורי צמיחה מירביים, אך עם זאת, ההתחדשות לאחר קציר של כמה מפותחת היא איטית. בהקשר זה מטרתנו לברר את השפעת החנקן על מבנה הקמה ואת המטבוליזם שלו אחרי הקציר.

4. הונח כי אחרי הקציר קיימת תחרות על מוטמעים בין מוקדי משיכה שונים. מטרתנו בנושא זה היא לברר האם סילוק המקור של המוטמעים (קציר עלים) או המיבלע (קיטום גבעול הפריחה) משפיעים על כושר החיוץ.

2. חומרים ושיטות

בפרק זה יובאו הנתונים הכלליים של מערכות הניסויים והשיטות לבדיקת החומר הצמחי. לפרטים ספציפיים הקשורים למהלך העבודה של הניסויים נתייחס בסמיכות לתוצאותיהם.

2.1 החומר הצמחי

השתמשנו בזן עשב רודס המקומי "Common", התופס כיום את מירב שטחי המיזרע של הגידול. יבוליו גבוהים וכוללים גבעולי פריחה במשך כל עונת הגדילה.

2.1.1 הכנת הצמחים לניסויים

למעט שני ניסויים, הכנו את החומר הצמחי מזרעים. הזריעה נערכה בינואר בתוך בית זכוכית, במנבטות המלאות בחול קוורץ מנופה ושטוף. לאחר ההצצה הוזנו הנבטים בתמיסה שמרכיביה למעט החנקן והאשלגן היו כשל תמיסת הוגלנד. ריכוז החנקן (ביחס של 1/1 בין אמון וניטראט) וריכוז האשלגן בתמיסות ההנבטה לא היו

גבוהים מאלו שנקבעו לבדיקה בניסויים השונים.

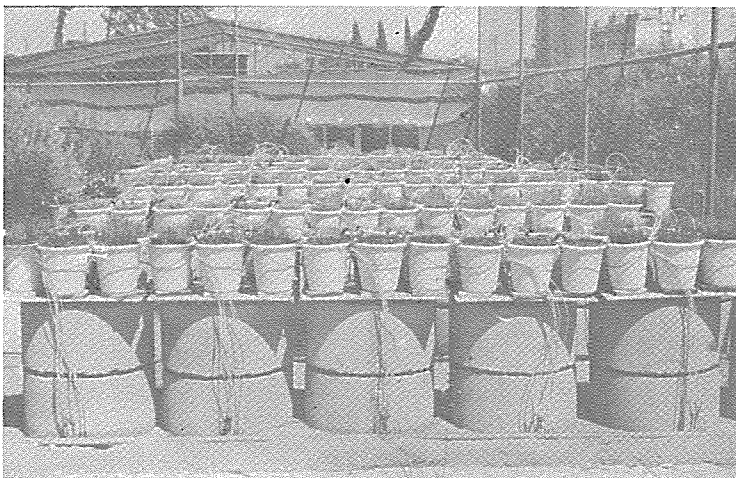
הצמחים שהו במנבטה עד להעברתם אל מערכות הניסוי בחודש אפריל של כל שנה. במהלך שהייתם במנבטה נקצרו הצמחים פעמיים, בגובה של 6 ס"מ מעל פני החול.

לניסויים 1 ו-4 נלקח החומר מצמחי אם מפותחים אשר פוצלו לשתילים.

2.2 מערכת הגידול וההזנה

הנבטים הופרדו לחיציצים בודדים. בחלק מהניסויים נשתלו 15 חיציצים בגודל דומה בתוך כל עציץ פלסטי שנפחו 5 ליטר המלא בחול קוורץ שטוף, ובניסויים אחרים גידלנו צמח אחד לעציץ. השתמשנו במערכת השקיה - הזנה אוטומטית למחצה, אשר פותחה ותוארה על-ידי הופמן (1970) בהתבסס על שיטתם של Eaton and Bernardin (1962). באמצעות מערכת זו השקינו בו-זמנית עם 42 מיכלי תמיסה (סה"כ 294 עציצים).

תמונות 2.1 : מראה של מערכת הגידול וההזנה של עשב רודס



חמישה עד שבעה עציצים (בהתאם לניסויים) הוצבו מעל מיכל פלסטי בנפח של 60 ליטר אשר הכיל את תמיסת המזון. באמצעות מדחס הוזרם אוויר אל המערכת ובעקבות זאת עלתה התמיסה בצנורות והרוותה מלמעלה את מצע החול של כל עציץ בנפרד. מכל עציץ יצאו שני צנורות ניקוז, להחזרת עודפי התמיסה אל המיכל. צינור הניקוז העליון נועד להבטיח שעדפי תמיסה לא יגלשו מעל שפת העציץ.

2.2.1 השקיה והחלפת תמיסות המזון

הצמחים הושקו עד לרוויה בתמיסות המזון פעמיים ביום. מידי יומיים הושלם נפח מיכלי התמיסות במים על מנת למלא את הגרעון מחמת האופוטורנספירציה ולמנוע את התרכזות המומסים.

אחת לשבוע הוחלפה תמיסת המזון בחדשה. היחס בין נפח מיכל התמיסה ובין נפח המצע שהיה עליה להרוות נע בין 1.7/1 ל-2.4/1 בהתאם למספר העציצים. בתנאים אלה, לא יותר מ-50% של תכולת החנקן הראשונית נקלט על-ידי הצמחים במהלך שבוע גדילה אחד.

2.2.2 תמיסות המזון

מקור החנקן ותכולתו, וכן תכולת האשלגן בתמיסות המזון היו שונים בהתאם לניסויים. שאר מרכיבי התמיסות היו כדלקמן (ב-ח"מ):

* S - 64-450, Mg - 48, Ca - 200, P - 31

* בהתאם למקור החנקן $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ או $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$

Mn- 0.5, B - 0.5, Zn- 0.05, Cu - 0.05, Mo - 0.02, Fe (NaFeEDTA) - 1.0

pH התמיסות נקבע בעת הכנתן ל-6.5, המתאים לקליטה ומטבוליזם של החנקן

משני מקורותיו (Hewitt, 1966).

ריכוזי החנקן והאשלגן בתמיסות המזון

הזנה בתערובות של ניטראט ואמון

טבלה 1: הרכב וריכוזי החנקן בתמיסות המזון (ניסוי 1)

ריכוז החנקן (ח"מ)	תמיסה מס'	ריכוז N-NO ₃ (ח"מ)	ריכוז N-NH ₄ (ח"מ)	N-NO ₃ % מכלל החנקן
50	1	42.5	7.5	85
	2	7.5	42.5	15
300	3	255.0	45.0	85
	4	45.0	255.0	15

תמיסות 1, 3 הן מטיפוס ניטראטי, שעה שתמיסות 2, 4 הן מטיפוס אמוניא-קלי. ריכוזי החנקן הניטראטי בתמיסות 1, 4 השונות בסה"כ החנקן, וריכוזי החנקן האמוניאקלי בתמיסות 2, 3 היו דומים בגבולות של 2.5 ח"מ. ריכוז האשלגן בכל אחת מארבעת התמיסות היה 50 ח"מ.

טבלה 2: ריכוזי החנקן והאשלגן בתמיסות המזון (ניסוי 2)

תמיסה מס'	1	2	3	4	5	6	7	8
K (ח"מ)	8				42			
N (ח"מ)	50		250		50		250	
N-NO ₃ (ח"מ)	42	8	208	42	42	8	208	42
N-NH ₄ (ח"מ)	8	42	42	208	8	42	42	208

טבלה 3: הזנה ניטראטית או אמוניאקלית

הניסוי	ריכוזי החנקן והאשלגן בתמיסות המזון (ח"מ)		
	K	N-NH ₄	N-NO ₃
3	4 ,200	20 ,200	20 ,200
7	4 ,200	200	200
5 ,6 ,8	200		210,420 ,840
9	4 ,200	200	
10 ,11	200		200

2.2.2. א. גדילה על גבי מצע קרקעי

ניסוי 4: הקרקע: חמרה חול דלת חנקן.

טיפול החנקן: No - ללא תוספת דשן חנקני, N₁ - דישון בגפרת

אמון בכמות של 10 גרי לעציץ מידי שבועיים (זרחן ואשלגן

עורבבו בקרקע לפני חלוקתה לעציצים).

2.3 התבססות הצמחים בעציצים עד לבדיקת ההתחדשות

משך ההתבססות חולק לשתי תקופות:

(1) עד להשגת כיסוי מלא של שטח העציץ (sward condition) הושקו הצמחים

בתמיסה אחידה בדומה לתמיסת ההנבטה ונקצרו מידי 14 יום.

(2) ממועד השגת הכיסוי המלא הוחל בטיפול הזנה וקציר, בהתאם לנוסחאות

אשר נקבעו לכל ניסוי. אלא אם יצויין אחרת נמשכה התקופה הזו 56 ימים,

ובמהלכה נקצרו הצמחים 4 פעמים מידי 14 יום, או פעמים בתכיפות של 28 ימים. אחת לשבועיים שונה מיקום העציצים באופן אקראי. סיום תקופת ההתבססות היה בחודש אוגוסט (1.7).

2.4 דגימת החומר הצמחי והכנתו לבדיקה

ביום הקציר האחרון של תקופת ההתבססות ובימים 2, 4, 7, 10 ו-14 שלאחריו הוצאו מעציצי כל טיפול שני צמחים. אלה נשטפו, וחולקו למקטעים הבאים: (א) נוף, (ב) שלף (בהתאם לגובה הקציר) ו-(ג) שורש. המקטעים השונים יובשו בתנור בעל אוורור מאולץ בטמפי של 70°C ולאחר מכן נטחנו דרך נפה של 60 mesh. חומר צמחי שיועד לבדיקה של תרכובות חנקן אורגאניות הועבר מיד אחרי הוצאתו מהעציץ להקפאה עמוקה ולאחר מכן יובש בהקפאה, נטחן כנ"ל ואוחסן בהקפאה עמוקה עד לבדיקה. בדיקות אשר חייבו שימוש בחומר טרי נעשו מדגימות עלים אשר נלקחו מהצמחים המתאימים בעודם מחוברים למערכת הגידול. בדיקות דומות בשורשים או בבסיסי החייצים נעשו מיד לאחר שטיפתם וספיגת עודפי המים.

2.5 בדיקת החומר הצמחי

2.5.1 סימון וספירת חייצים

ספירת החייצים ביום הקציר, והחייצים המתחדשים אחרי הקציר נעשתה לאחר הוצאת הצמח מהעציץ ופירוקו לחייצים בודדים. בניסויים בהם נערך מעקב אחר התפתחות חייצים למשך תקופה הכוללת מספר קצירים, סומנו החייצים מידי יומיים בטבעות פלסטיק על-ידי השחלתן מלמעלה ועד לבסיסי החייצים. בהתאם לסוגי החייצים ולמועד התפתחותם השתמשנו בטבעות מצבעים שונים. חייץ אשר פרח סומן שנית בטבעת מסוג אחר. פירוק הצמח בגמר הניסוי איפשר בדרך זו לקבל תמונה מהימנה על מהלך ההתפתחות של החייצים.

2.5.2 בדיקת פחמימות בלתי סטרוקטורליות

מכיון שלא נמצאה הצטברות של עמילן בעשב רודס (Dovrat et al., 1972) ניתן למצות את הסוכרים המסיסים במים רותחים. התסנין שהתקבל שימש לבדיקה של

כלל סוכרים מסיסים. הבדיקה נערכה בנוף, בשורשים ובסיסי החיצים (5 המילי-מטרים הבסיסיים של החיץ). כלל הסוכרים המסיסים נבדקו לאחר הידרוליזה חומצית בנוכחות ריאגנט Anthrone כנגד סטנדרד סוכרוז (Yem and Willis, 1954). הצפיפות האופטית נקראה בספקטופוטומטר Bausch & Lomb באורך גל של 620nm.

2.5.3 בדיקות נשימה

מכל דגימה הופרדו על שורשיהם 10 חיצים בגודל דומה ואשר גבעולם טרם החל להתארך. בדיקות הנשימה נערכו על מקטעי שורש ובסיסי חיצים. הבדיקה בוצעה באמצעות מכשיר Warburg או respirometer מטיפוס Gilson הנותן קריאות ישירות במיקרוליטר חמצן.

הכנת החומר לבדיקה

א. שורשים

שורשים משועמים אשר ניתנים להבחנה על-ידי צבעם החום, נותקו. לבדיקה שימשו שורשים בהירים אשר חיוניותם נבדקה בנפרד באמצעות TTC (tri phenyl tetrazolium chloride). 100 מ"ג מקטעי שורש מאזור ההתארכות, בעובי של כ-1 מ"מ הושמו בצלוחיות המכילות בופר פוספט ב-pH 6.5 (Dawson et al., 1969) אשר שימש גם כמצע בו שהה החומר הצמחי במהלך הבדיקה.

ב. בסיסי החיצים

מכיוון שעשב הרודס נמנה על קבוצת צמחי C_4 החסרה כמעט לחלוטין נשימת אור, היה הכרח להוציא מהחומר המיועד לבדיקה כל רקמה ירוקה. לבדיקת הנשימה בבסיסי החיצים השתמשנו ב-5 המילימטרים הבסיסיים של החיץ. כל העלים החשופים הוסרו עד לבסיסיהם והרקמה הלבנה שנותרה לאחר מכן כללה את הקדקד והרקמות הסמוכות לו. 100 מ"ג של חומר זה, אשר נחתך לפרוסות בעובי של כ-1 מ"מ הונחו בתוך בופר כנ"ל.

מדגמי השורש והשלף נאספו בהתאם לקיבולת המכשירים אשר שמשו את הבדיקה. שהיית המדגמים בתוך הבופר עד לבדיקתם לא עלתה על שעתיים. בתחום זמן זה לא נמצאה השפעה של משכי שהייה שונים על עצמת הנשימה.

מהלך העבודה

מהלך העבודה במכשיר Warburg ודרך החישוב נעשו לפי Umbreit et al. (1957). לאחר אקוויליברציה של 20 דקות בטמפרטורה של 28°C בוצעו 6 קריאות מידי 15 דקות. הרצה הקדמית של המערכת בחומר צמחי דומה הראתה כי השינויים בגובה עמודי הכספית במנומטרים של המכשירים היו לינאריים בתחום 90 הדקות שלאחר סיום האקוויליברציה. במחצית המזגמים נבדקה קליטת החמצן (0.2 מ"ל 4% KOH, לספיחת CO_2). המחצית השנייה הכילה נפח דומה של מים מזוקקים למעקב אחר השינוי הסימולטני של O_2 ו- CO_2 . מערכים אלה חושב מקדם הנשימה (RQ).

2.5.4 בדיקת הפעילות של הניטראט רדוקטאז (NRA)

הניטראט רדוקטאז הוא אנזים אינדוקטיבי, והניטראט משמש בו הן כמצע והן כמעורר. פעילות האנזים נבדקה לפי Bar-Akiva et al. (1970). הבדיקה נערכה לגבי שני מצעים: (א) אנדוגני, לאמר, תכולת הניטראט ברקמה, ו-(ב) אינדוקטיבי, הכולל את הניטראט האנדוגני בתוספת ניטראט אקסוגני. Bar-Akiva et al. (1970) ו-Kipnis et al. (1975), הראו בזון ובעשב רודס כי היחס בין הפעילות האינדוקטיבית (NRAi) לבין הפעילות האנדוגנית (NRAe) משמש מדד מהימן למצב ההזנה החנקנית של הצמח.

נערכו מספר בדיקות הקדמיות לפעילות האנזים במטרה לברר את אמינות השיטה בחומר הניסויי.

1. פעילות האנזים בטרפים, בגבעולים ובבסיסי החיצים. מצאנו כי הפעילות בגבעולים ובבסיסי החיצים היתה בשיעור של כ-10% מהפעילות בטרפים. אי לכך נבדקה הפעילות בחומר הניסויי בטרפים בלבד.
2. פעילות האנזים באזורים שונים של הטרף. פעילות האנזים נבדקה במספר מקטעים לארכו של הטרף ונמצא כי היא עולה מבסיס הטרף לכיוון קצהו. במגמה למנוע שגיאה ניסויית בגין תופעה זו, ובמטרה לבדוק חומר אחיד ומייצג, השתמשנו לצרכי הבדיקה במדגם מעורב אשר נלקח מארבעה מקטעים שווים לאורכו של הטרף.

גם המספר וגם אורך הטרפים המתחדשים ביום השני וביום הרביעי אחרי הקציר הוא קטן, ולכן כל אורכו של הטרף שימש לבדיקת הפעילות במועדים אלה.

3. חיזור הניטריט. הואיל והניטריט הנוצר כתוצאה מחיזור הניטראט משמש בבדיקה זו כמדד לפעילות האנזים, היה צורך לברר אם אין חיזור של הניטריט במערכת הריאקציה. בדיקה של פעילות האנזים בתוספת סטנדרד ניטריט הראתה כי כל כמות הניטריט האקסוגני נשארה בצורה זו ולא חוזרה, כלומר: מערכת הריאקציה בשיטה בה עבדנו היא אמינה לגבי פעילות הניטראט רדוקטאז.

מקטעי הטרפים נחתכו לפרוסות דקיקות, עורבבו והועברו לכוסיות המכילות 1 מ"ל בופר tris, 0.05M ב-pH 7.5. לבדיקת NRAi הוספנו למצע 1 מ"ל של KNO_3 0.05M, ולבדיקת NRAe הוספנו 1 מ"ל של מים. הכוסיות נפקקו, עברו אינפילטראציה בואקום להשקעת הרקמה בתוך הנוזל, והועברו לאינקובציה בת שתיים בטמפרטורה של 30°C . לאחר האינקובציה פותחה ריאקציית צבע באמצעות 1% סולפניל אמיד בתוך $2.5\text{N HCl} + 0.02\%$ נפטיל. הצפיפות האופטית נקראה בספקטרופוטומטר מתוצרת Coleman באורך גל 540nm. הניטריט שנוצר בפעולת החיזור חושב באמצעות עקום כיוול.

2.5.5 בדיקות החנקן ומיקטעיו

1. כלל החנקן האורגאני: נקבע במיקרו-קילדהל או ב-autoanalyzer.

מתוצרת Technicon לאחר שריפה רטובה.

2. חנקן ניטראטי: נקבע לפי Bremner and Keeney (1965) לאחר מיצוי

מימי.

3. מיצוי ובדיקת מקטעי חנקן אורגאניים: כל דוגמה מוצתה 3 פעמים

באתנול, בריכוזים של 50, 80 ו-80% (v/v). המיצוי נודף עד יובש בתת-לחץ ובטמפרטורה של 40°C , נשטף בכלורופורם לסילוק פיגמנטים והומס במים עד לנפח קבוע. מיצוי זה שימש לבדיקת החנקן האורגאני המסיס, אמון חופשי, אמידים וחומצות אמינו חופשיות. החומר הצמחי לאחר שעבר מיצוי אתנולי שימש לקביעת

החנקן החלבוני (המקטע שאינו מסיס באתנול).

חנקן אורגאני מסיס: מקטע זה המיצג את כלל החנקן האורגאני הבלתי חלבוני

נקבע במיקרו-קילדהל.

אמון חופשי: נבדק לפי Bremner (1960). בדיקה זו מצריכה קיום תנאים

אשר לא יגומו ל"זיהום" בעקבות פירוק תרכובות חנקן אורגאניות אחרות ובעיקר גלוטמיז (Nowakowski et al., 1965). זיקוק קצר למשך 4 דקות בנוכחות heavy MgO ליצירת סביבה בסיסית חלשה נמצא על-ידי Bremner (1965) כמתאים לקביעת

החנקן של האמון החופשי.

חומצות אמינו ואמידים: קביעה כמותית של חומצות אמינו חופשיות ושל

אספראגין וגלוטמין נעשתה ב-amino acid analyzer.

חנקן חלבוני: נקבע במיקרו-קילדהל בחומר צמחי לאחר שעבר מיצוי באתנול.

חנקן החלבון המסיס (ציטופלסמטי): מקטע זה מוצה בנפרד מהחומר הצמחי ע"י בופר

בורט pH 9.2 והושקע באמצעות 10% TCA (געש, 1972). החנקן החלבוני נקבע במיקרו-

קילדהל לאחר המסת המשקע על-ידי בסיס הנתרן ושריפתו.

3. תוצאות

ניסוי 1

3.1. השפעת TNC, הזנה חנקנית וקציר על כושר ההתחדשות בתנאי חושך

מטרת הניסוי היתה לברר באיזו מידה קובע מאגר הפחמימות הבלתי סטרקטור-

רליות את כושר ההתחדשות בתנאי חושך בהשוואה להזנה חנקנית ולקציר.

בכדי לגרום לשינויים בתכולת TNC של הצמחים לפני העברתם לתנאי החושך

לשם התחדשות, הוזנו הצמחים בשני ריכוזים ומשני מקורות של חנקן (טבלה 1).

בנוסף לכך הופעלו טיפולים מקדימים כדלקמן:

1. סידרת משטרי הארה במשך 72 השעות שקדמו להתחלת ההתחדשות בחושך. הטיפולים

היו: הארה וצופה (24 ש'), החשכה וצופה והארת יום (12 ש').

להארה וצופה הוכנסו הצמחים לתא מבוקר בטמפ' של 25°C (יום ולילה). התא

הואר בנוורות פלואורסצנטיות בתוספת נורות להט בעצמה של 2000 f.c. בגובה

פני העציץ. הצמחים המוחשכים שהו בתא אפל באותם תנאי טמפרטורה. צמחי

הארת יום שהו בחוץ.

2. סידרה של 3 קצירים עוקבים מידי 72 ש' ובתנאי הארת יום.

עם סיום הטיפולים נקצר הנוף ונשקל. העציצים המכילים את השלף ומערכת השורשים הועברו לחדר חושך לשם התחדשות, ושהו בו 7 ימים בטמפ' של 25°C . לאחר מכן נקצר הצימוח האטיולנטי ונשקל. תכולת TNC נבדקה לפני או בגמר הטיפולים המקדימים, ובסיום תקופת ההתחדשות בחושך. מספר החייצים אשר התחדשו בוטא כאחוז מכלל החייצים שהיו בזמן ההעברה לתנאי החושך או כאחוז מכלל החייצים אשר התחדשו אחרי הקציר הראשון (טיפול מקדים 2). הניסוי נערך ב-5 חזרות.

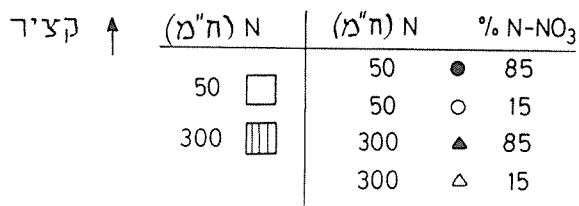
3.1.1 תכולת TNC ביום הקציר

תכולת TNC בשורשים היתה גבוהה יותר בצמחים אשר הוזנו ברמת החנקן הנמוכה בהשוואה לרמה הגבוהה (ציור 2A). מקורות החנקן בכל אחת משתי רמותיו, ומשך ההארה לא השפיעו על תכולת TNC. בעקבות החשכה מוקדמת וכתוצאה משני קצירים עוקבים ירדה תכולת TNC עד ל-1% לערך ללא תלות בטיפול ההזנה.

3.1.2 הצימוח האטיולנטי ואחוז החייצים המתחדשים (ציור B,C 2)

משקלו של החייץ האטיולנטי המתחדש אחרי העברת הצמחים מתנאי הארה, ואחוז החייצים המתחדשים היו גדולים יותר בצמחים שהוזנו ברמת החנקן הנמוכה בהשוואה לצמחים שהוזנו ברמת החנקן הגבוהה. אחוז החייצים המתחדשים בכל רמת חנקן היה דומה בצמחים שהוזנו בשני המקורות, שעה שמשקל החייץ המתחדש היה גדול יותר בהזנה האמוניאקלית בהשוואה לניטראטית. כלומר: מספר החייצים אשר התחדשו לא היה תלוי במקורו של החנקן אלא ברמתו, ואילו שיעור הצמיחה הממוצע של החייץ הושפע גם מרמת החנקן וגם ממקורו.

טיפול ההחשכה והקצירה התכופה גרמו לפחיתה בתכולת TNC עד לרמה דומה ללא תלות במקור החנקן או ברמתו. מביניהם, היתה לקצירה התכופה השפעה חריפה יותר על כושר ההתחדשות. בעוד שלאחר תנאי ההחשכה המקדימים התחדשו רק הצמחים אשר הוזנו ברמת החנקן הנמוכה, דוכאה ההתחדשות בחושך באופן מוחלט כתוצאה מהקצירים התכופים. בדומה לתנאי ההארה, נמצא גם בטיפול ההחשכה כי כושר ההתחדשות תלוי ברמת החנקן, ומשקל החייץ המתחדש תלוי גם במקורו.

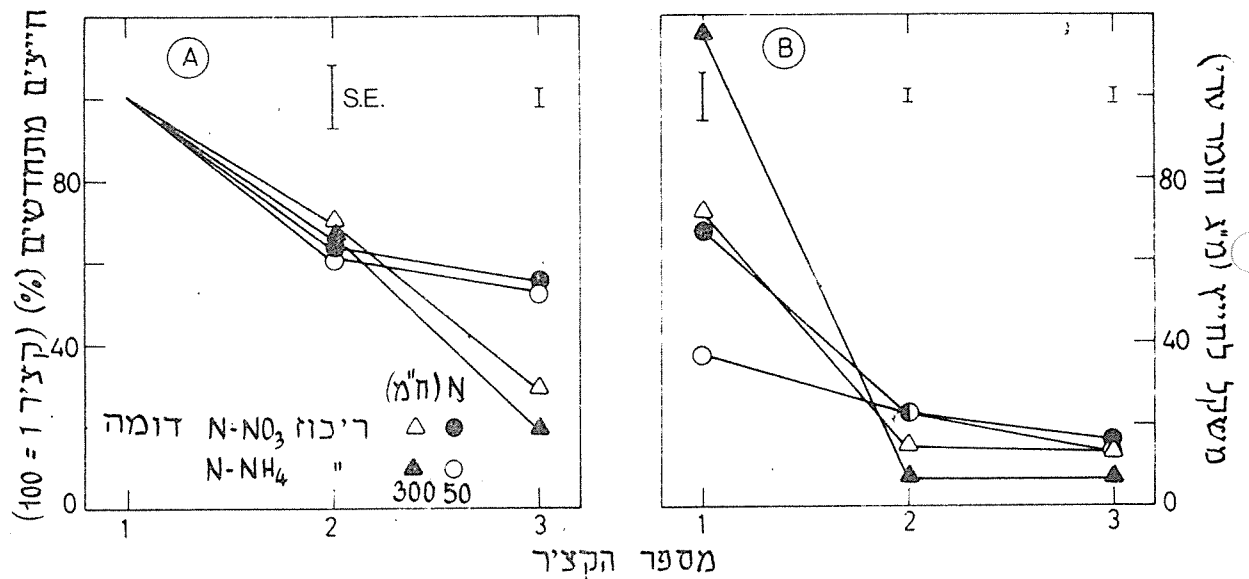


המתחדשים (C) בתנאי חושך בהשפעת הזנה חנקנית ומשטרי הארה וקציר מקדימים.

3.1.3 השפעת קצירים תכופים על כושר ההתחדשות

ההשפעה של ההיצע ומקור החנקן על אחוז ההתחדשות ומשקל החייץ המתחדש

אינה תופעה המוגבלת להתחדשות בתנאי חושך (ציור 3).



ציור 3: השפעת ההיצע ומקור החנקן על אחוז החייצים המתחדשים (A) ומשקל החייץ המתחדש (B) במהלך 3 קצירים מידי 72 ש' ובהארת יום.

עד לאחר הקציר השני ירד אחוז החייצים המתחדשים באופן דומה בארבעת צרופי ההזנה. לעומת זאת אחרי הקציר השלישי ירד שיעור המתחדשים בהזנה חבנקנית גדושה בשני מקורותיה עד ל-25% במוצע. בהיצע החנקן הנמוך היתה ירידה קטנה בלבד, וכתוצאה מכך התחדשו לאחר הקציר השלישי כ-53% מהחייצים בשני מקורות החנקן.

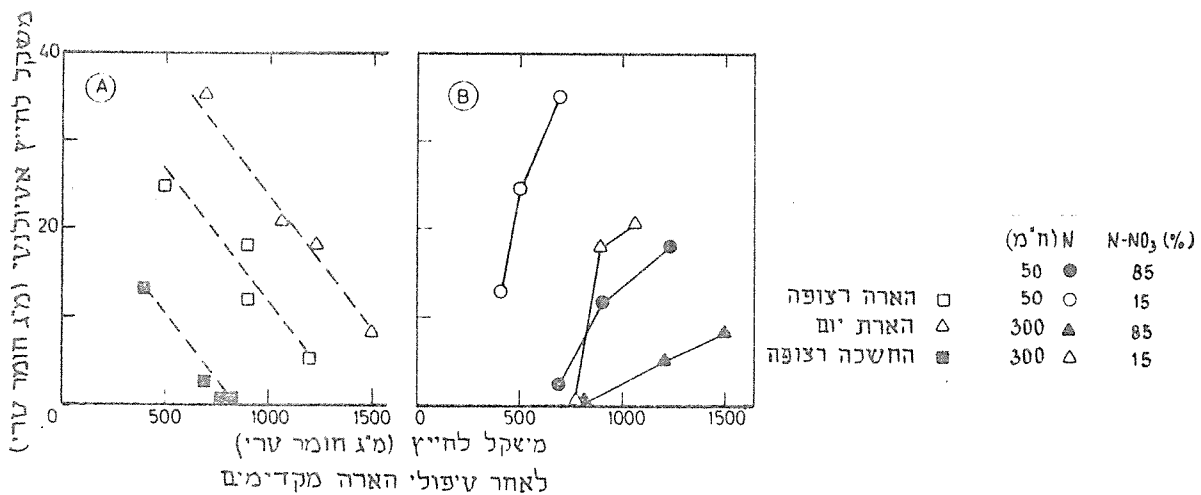
גם בתנאי אור הושפע אחוז ההתחדשות מרמת החנקן בלבד. לעומת זאת, משקל הנוף המתחדש מושפע ממקורו (ציור B 3). בשתי נוסחאות ההזנה בהן ריכוז החנקן הניטראטי היה דומה נמצאה ירידה שווה במשקל החייץ המתחדש, ללא תלות ברמת החנקן. לעומתן, הובחנה ירידה תלולה במשקל החייץ בתמיסה העשירה בניטראט, ומתונה בלבד בתמיסה העניה בניטראט.

3.1.4 השפעת משקל החייץ לפני הקציר על שיעור צמיחתו אחריו

תכולה גבוהה של TNC בשורשים ביום הקציר אינה עשויה לשמש הסבר לכושר צמיחתו של החייץ המתחדש, אלא בטיפולי ההארה המקדימים ובהיצע הנמוך של החנקן בלבד. לפיכך ניסינו לאתר גורם נוסף שבאמצעותו יתקבל הסבר לכושר הצימוח של החייץ המתחדש בכל טיפולי הניסוי.

נמצא קשר שלילי בין המשקל הממוצע של החייץ לאחר כל אחד מטיפולי ההארה המקדימים ובין משקל החייץ המתחדש בתנאי חושך (ציור 4 A). כצפוי, פחת משקל החייץ בעקבות החשכה מקדימה כתוצאה מהפסקת הפעילות הפוטוסינתטית. משקלו הטרי של החייץ לפני הקציר נע בין 500-1200 מ"ג ובין 700-1500 מ"ג לאחר הארה רצופה והארת יום בהתאמה. למרות המשקלים השונים של החייץ התקבלה תגובה דומה שאינה תלויה במשטרי ההארה בהם היו שרוכים הצמחים עד ליום הקציר (ציור 4 A).

בנוסף להשפעת הניטראט על משקל החייץ המתחדש במהלך הקצירים התכופים (ציור 3 B), התברר כי גם הקשר בין משקל החייץ לאחר טיפולי ההארה המקדימים ובין משקל החייץ לאחר 7 ימים של התחדשות בחושך מושפע ממקור החנקן. נמצא



ציור 4: הקשר בין משקל החייץ לאחר טיפולי הארה מקדימים ובין משקל החייץ המתחדש בתום 7 ימי התחדשות בחושך כפונקציה של טיפולי הארה (A) וצירופי הזנה חנקנית (B). שגיאות התקן של הממוצעים היו 5-12% ו-14% למשקל החייץ אחרי הטיפולים המקדימים ולמשקל החייץ האטיולנט בהתאמה.

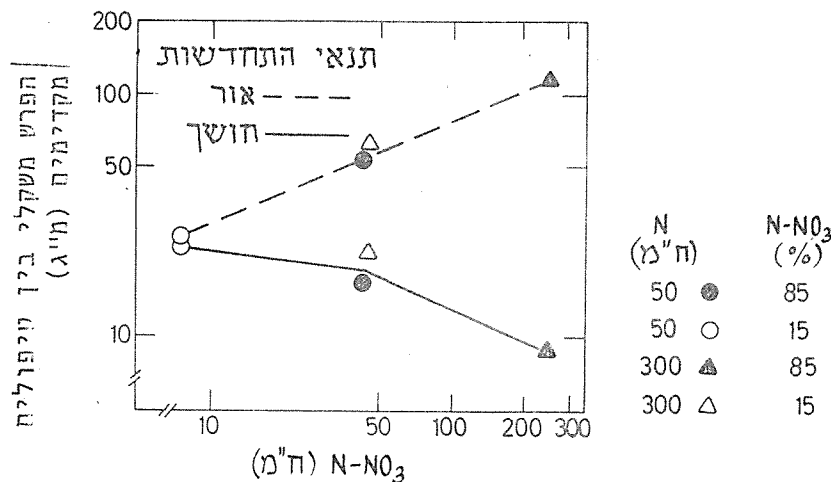
כי צמחים שהוזנו בריכוז דומה של חנקן ביטראטי הגיבו באופן שווה ללא תלות ברמת החנקן הכללית שבתמיסה, ואילו צמחים אשר הוזנו בריכוז דומה של חנקן אמוניאקלי הגיבו באופן שונה (ציור B 4).

בכדי להוכיח בהשעפת הניטראט על כושר הצימוח אחרי הקציר נציג את ריכוזו

בתמיסות המזון מול הפרשים משקליים (של החייץ המתחדש) בין טיפולים מקדימים: (א) הפרש בין משקל חייץ אטיולנטי המתחדש אחרי הארת יום ובין משקלו אחרי החשכה רצופה. (ב) הפרש בין משקל חייץ ירוק אחרי הקציר המקדים הראשון ובין משקלו אחרי הקציר המקדים השלישי. בהיצע ניטראטי של 7.5 ח"מ היו הפרשים המשקליים הנ"ל דומים. בתנאי התחדשות בחושך היה משקל הצימוח האטיולנטי גדול יותר אחרי הארת יום מקדימה מאשר אחרי החשכה מקדימה (ציור 2B), וההפרש המשקלי ביניהם הצטמצם עם עליית היצע הניטראט עד ל-10 מ"ג לערך (ציור 5). במהלך הקצירים התכופים שקדמו להתחדשות בתנאי אור פחתו משקליהם של החייצים המתחדשים (ציור 3B). פחיתה זו גברה, והגיעה בהיצע הגבוה של הניטראט ל-120 מ"ג לערך.

ההזנה החנקנית משמשת בסיס טוב יותר מאשר תכולת הפחמימות להסבר הנוחות של

התחדשות דוגמת אלה שהובאו בניסוי זה.



ציור 5: הפרשים במשקלו של חייץ מתחדש בין טיפולים מקדימים כפונקציה של ריכוז החנקן הניטראטי בתמיסות המזון (סקלה לוגריתמית).

ניסוי 2

3.2 ניצול הפחמימות הבלתי סטרוקטורליות וצבירת החומר היבש במהלך ההתחדשות בתנאי אור

בדיקת כושר ההתחדשות בתנאי חושך הצביעה על מעורבותם של גורמים אשר

השפעתם אינה בהכרח פעול יוצא מהשינויים בתכולת TNC. הפעילות הפוטוסינתטית

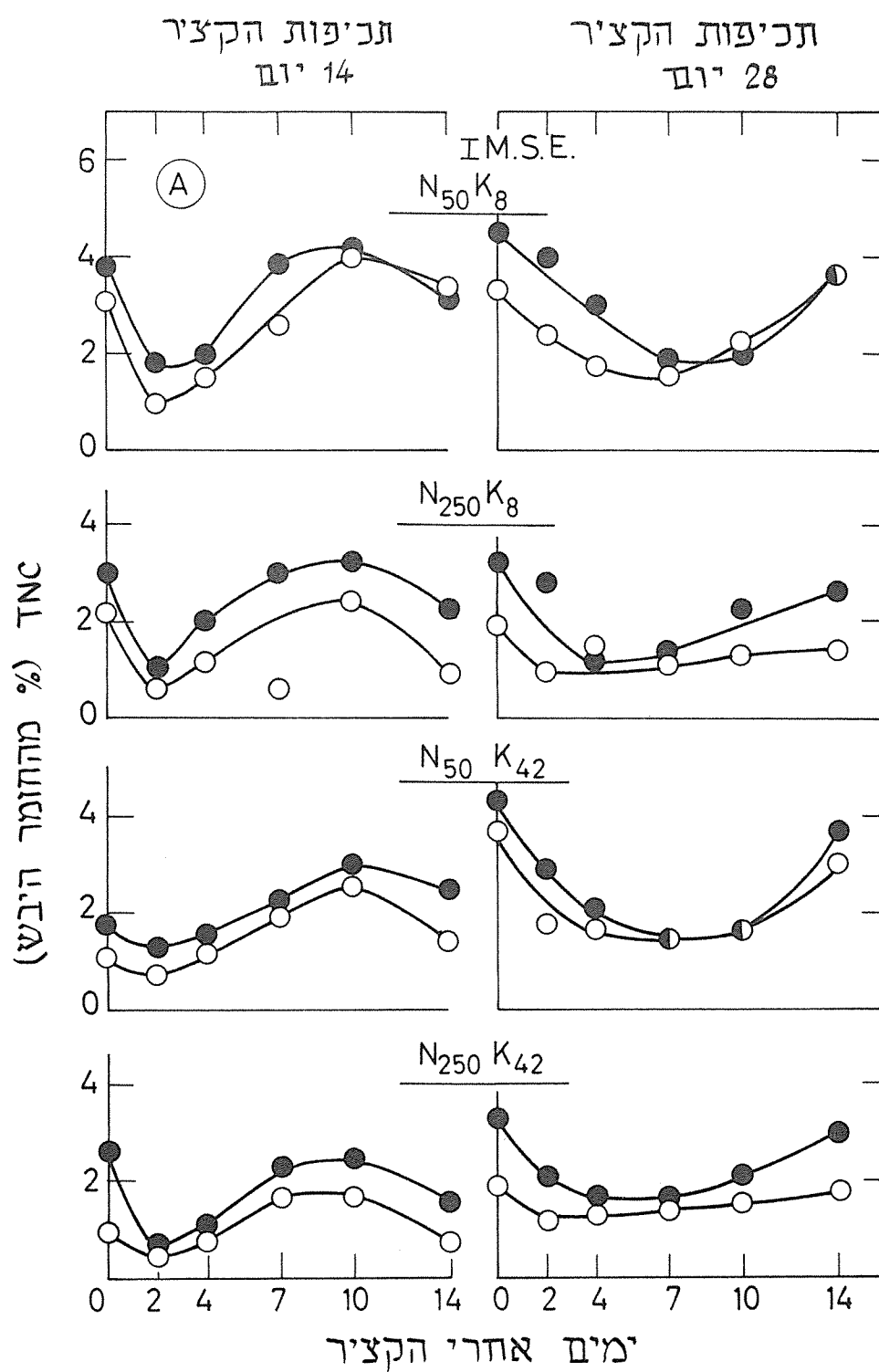
של השלף הקצור ובטרפים הנחשפים במיוחד, והשינויים היכולים לנבוע מכך בהקשר למשמעות הפחמימות, הכתיבו את המעבר לבדיקת ההתחדשות באור.

3.2.1 תכולת TNC בצמח המתחדש

בקשנו לברר האם קיים קשר בין תכולת TNC בשורש או בבסיסי החיצים ביום הקציר מחד, ובין כמות הנוף המתחדש ומדדי התחדשות אחרים מאידך. לשם כך הוזנו צמחי עשב וודס בשתי רמות של חנקן ביחסים שונים בין אמון וניטראט ובשתי רמות של אשלגן (טבלה 2). הצמחים נקצרו מידי 14 או 28 יום בגובה של 6 ס"מ. תכולת TNC בנוף, בשורשים ובבסיסי החיצים נבדקה במדגמים אשר נלקחו במהלך השבועיים הראשונים אחרי הקציר.

למעט בצמחים אשר נקצרו מידי 14 יום והוזנו ברמת החנקן הנמוכה וברמת האשלגן הגבוהה, היה אחוז TNC ביום הקציר גבוה יותר בצמחים אשר הוזנו ברמת החנקן הנמוכה בהשוואה לגבוהה (ציור 6). תכולת TNC בצמחים שהוזנו בתמיסות מהטיפוס הניטראטי ובצמחים שנקצרו מידי 28 יום היתה גבוהה במקצת בהשוואה להזנה אמוניא-קלית ובקציר מידי 14 יום בהתאמה.

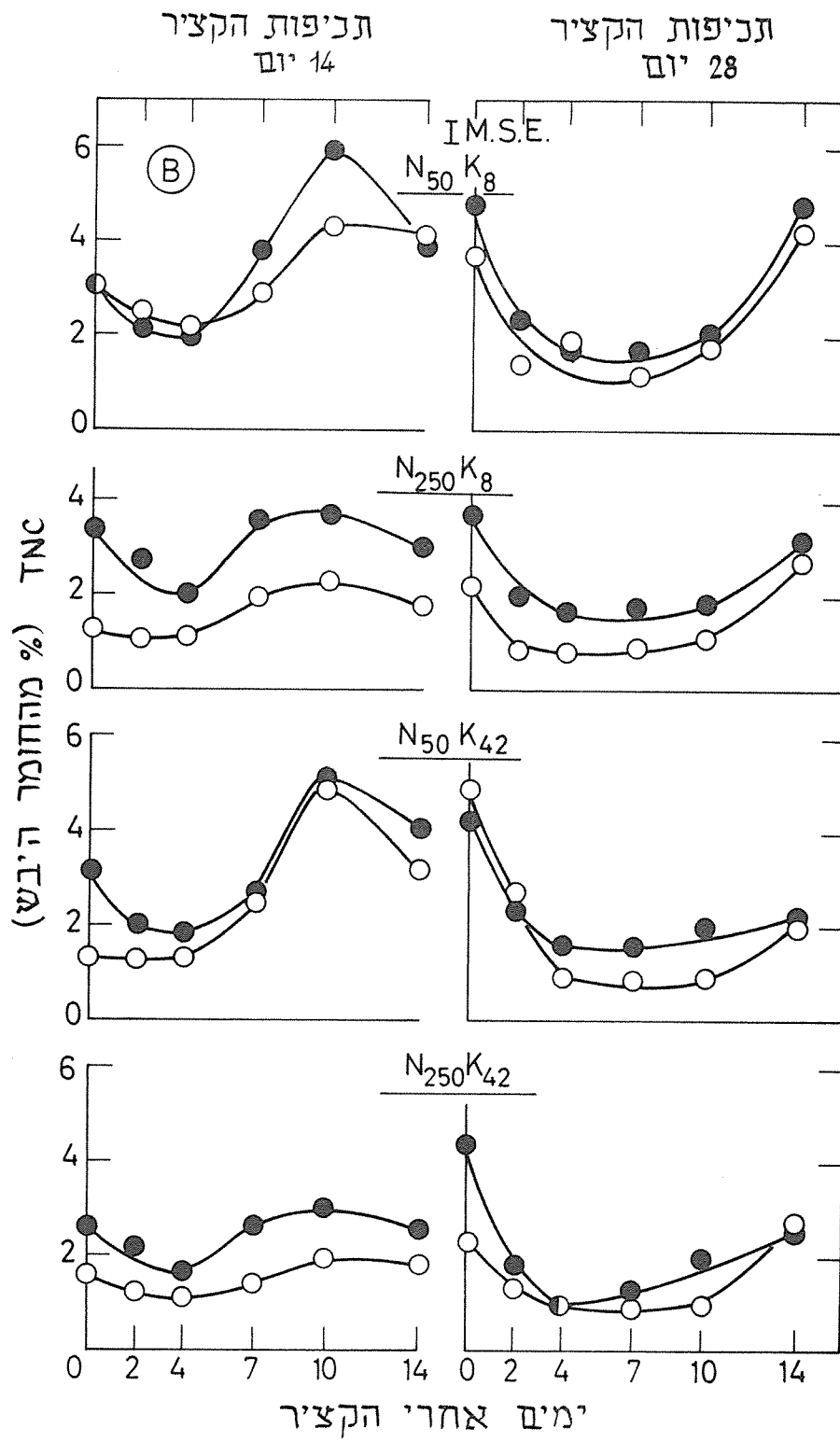
מיר לאחר הקציר מתחילה ירידה בתכולת TNC. ירידה זו הגיעה בכל הטיפולים לערך מינימלי ממוצע של $0.08 \pm 0.25\%$. תכולת TNC המינימלית הושגה בין הימים 2-4, וסביב היום ה-7 אחרי הקציר, בצמחים אשר נקצרו מידי שבועיים וארבעה שבועות בהתאמה. משך הירידה בתכולת הפחמימות של השורש ובסיסי החיצים מבוקר על-ידי תכיפות הקציר. לעומת זאת השפעת החנקן היא קטנה, ואם קיימת אזי בשורשים בלבד. מכיוון שהתכולה המינימלית של TNC היתה דומה בכל הטיפולים בקשנו לברר האם נודעת משמעות להפרש בין תכולת TNC ביום הקציר (TNC_0) ובין הערכים המינימליים אחריו (TNC_{min}). חישוב של תכולת הפחמימות בצמח השלם הראה כי בפרק הזמן שבין TNC_0 ובין TNC_{min} אין התאמה בין שיעור הדלדול של הפחמימות ובין תכולתן ביום הקציר. אך אם נטפל בשורשים, בנפרד מבבסיסי החיצים, נוכח כי בראשונים קיים מתאם בין TNC_0 ל- TNC_{min} , ושיפועו תלול ($b = 0.218$), שעה שבאחרונים אין מתאם מובהק ושיפועו מתון ($b = 0.080$) (ציור 7). מימצא זה מראה כי קיים



ציור 6: השינויים בתכולת TNC בשבועיים הראשונים אחרי קציר בשתי תכיפויות

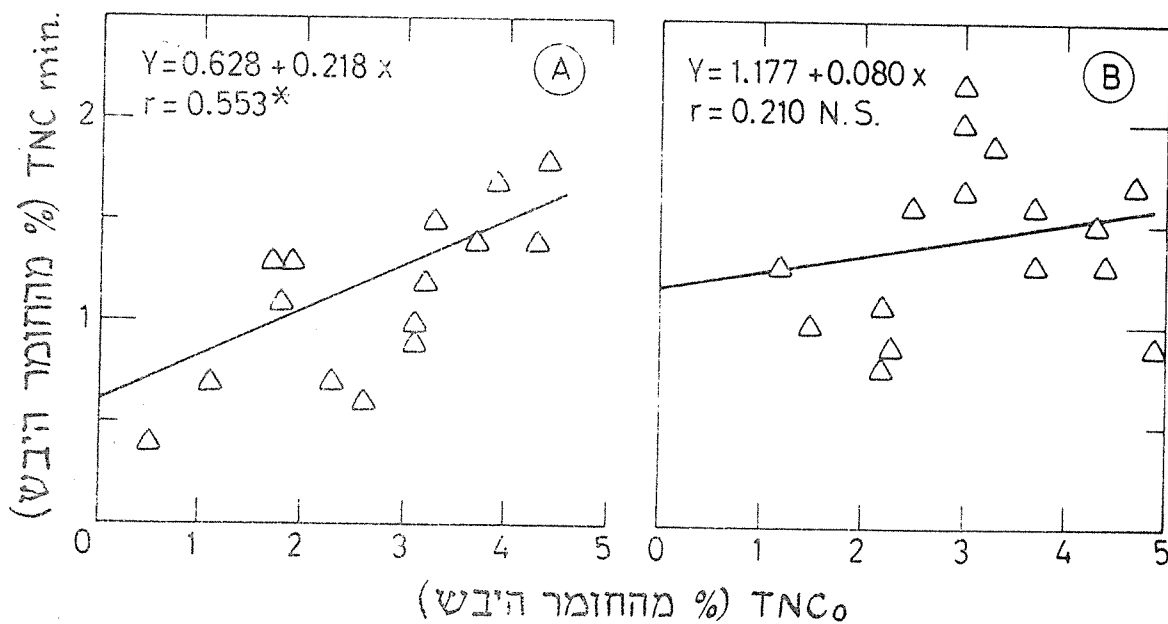
ובשמונה צרופים של הזנה חנקנית ואשלגנית (טבלה 2). (A) - שורשים,

(B) - בסיסי חיצים. • תמיסות מטיפוס ניטראטי ○ תמיסות מטיפוס אמוניאקלי



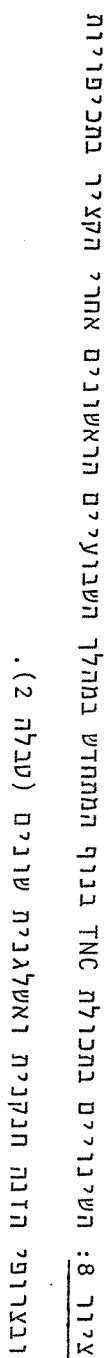
שוני בניצול TNC בין השורשים ובסיסי החיצים.

לאחר שהגיעו הפחמימות עד לרמתן המינימלית הן מתחילות להצטבר מחדש (ציור 6). בשלב זה גדולה הסינתיזה של הפחמימות מניצולן. כשם שקצב ירידת הפחמימות היה מהיר יותר בצמחים שנקצרו מידי 14 יום בהשוואה לצמחים אשר נקצרו מידי 28 יום, כך היה מהיר קצב העליה. תכולת הפחמימות חזרה לרמה של יום הקציר 7 ימים בלבד לאחר הקציר התכוף ורק 14 יום לאחר הקציר הבלתי תכוף. הצטברות הפחמימות בשורשים ובבסיסי החיצים של הצמחים שנקצרו מידי שבועיים אינה מסתיימת ביום ה-7 אחרי הקציר, אלא ממשיכה עד ליום ה-10, ולאחריו מתחילה ירידה שניה. עובדה זו בולטת במיוחד בצמחים אשר הוזנו בהיצע הנמוך של החנקן. בצמחים אשר נקצרו מידי ארבעה שבועות לא הובחנה ירידה שניה בתכולת TNC במהלך השבועיים הראשונים אחרי הקציר.



ציור 7: הקשר בין TNC₀ ובין TNC_{min} בשורשים (A) ובבסיסי החיצים (B) (נתונים משתי תכיפיות קציר וצירופי הזנה חנקנית ואשלגנית, טבלה 2).

גם בנוף המתחדש קיים הבדל בתכולת הפחמימות בין הצמחים אשר נקצרו בתכיפיות השונות (ציור 8). בצמחים אשר נקצרו מידי 4 שבועות ירד אחוז הפחמימות בנוף עד היום ה-4 אחרי הקציר, ועלה בחזרה לאחריו. הצטברות הפחמימות שהיא תוצאה של מאזן הסינתיזה והניצול היתה גדולה יותר בשבוע השני



רבצורפי הזנה חנקנית ואשלגנית שונים (טבלה 2).

אחרי קציר בתכיפות של 28 יום בהשוואה לקציר בתכיפות של 14 יום. באחרונים, בשישה מתוך שמונת צרופי ההזנה לא נמצאה עליה בתכולת TNC בשבוע השני אחרי הקציר.

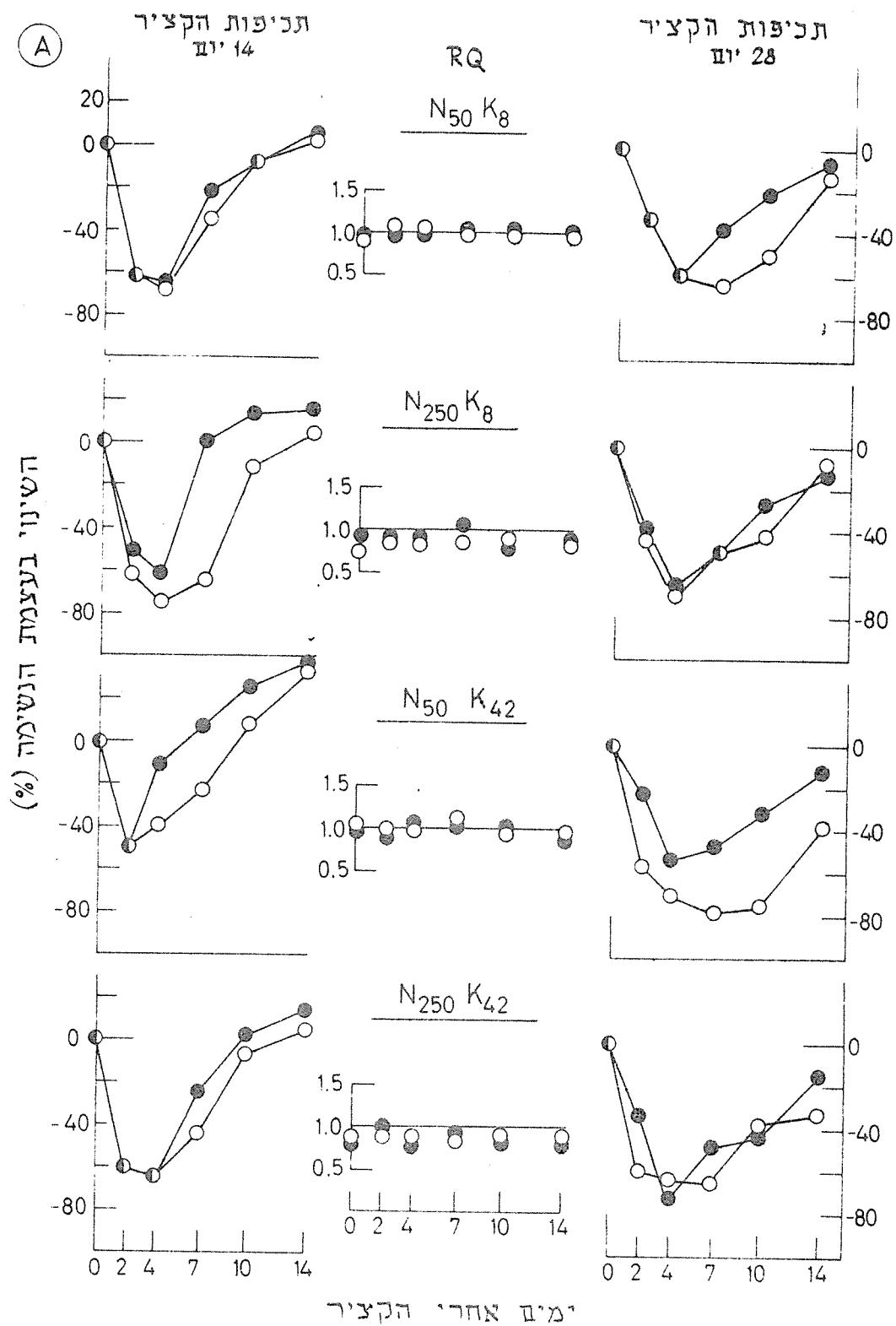
3.2.2 עוצמת הנשימה כמדד לניצול הפחמימות במהלך ההתחדשות אחרי הקציר

ההבדל בניצול הפחמימות בין השורשים ובסיסי החיצים (ציור 7) שימש בסיס לבחינה של ההנחה כי הפחמימות משמשות רק חלק ממאגר של חומרים המופקדים על הדרישות האנרגטיות בתהליך ההתחדשות. לשם כך נבדקו העוצמה ומקדמי הנשימה בשורשים ובבסיסי החיצים.⁽¹⁾

מיד לאחר הקציר החלה ירידה תלולה בעוצמת הנשימה של השורשים בשיעור שהגיע לערך ממוצע של 60% מעוצמת הנשימה ביום הקציר (ציור B 9). הנשימה הגיעה לרמתה המינימלית בין היום השני לרביעי, ובין הימים הרביעי והשביעי בצמחים אשר נקצרו מידי 14 או 28 יום בהתאמה. לאחר מכן עלתה עוצמת הנשימה בקצב מתון יותר בצמחים שנקצרו מידי 4 שבועות בהשוואה לצמחים שנקצרו פעמיים במשך תקופה זו. בשתי תכיפויות הקציר נכרת התאוששות מהירה יותר בשורשי הצמחים אשר הוזנו בתמיסות מהטיפוס הניטראטי בהשוואה לשורשים אשר קלטו את החנקן מהתמיסות האמוניאקליות.

מקדמי הנשימה (RQ) בשורשי הצמחים אשר הוזנו בהיצע הגבוה של החנקן היו נמוכים יותר בהשוואה לערכים אשר חושבו בשורשי הצמחים אשר הוזנו ברמת החנקן הנמוכה. ערכי RQ הממוצעים היו 0.97 ו-0.88 בהיצע הנמוך והגבוה של החנקן בהתאמה.

(1) שגיאת התקן הממוצעת בבדיקות הנשימה היתה $\pm 8.6\%$. מקדמי הנשימה בשתי תכיפויות הקציר היו דומים, ובוטאו כערך ממוצע לשתייהן בכל טיפול הזנה. קליטת החמצן של קטעי השורש הראתה תנודות גדולות ונעה בין 20-90 מיקרוליטר חמצן בשעה ל-100 מ"ג משקל טרי. בבסיסי החיצים היתה הנשימה יציבה הרבה יותר ועוצמתה נעה בתחום נמוך יותר: 10-50 מיקרוליטר חמצן.



ציור 9: השינויים בעוצמת הנשימה יחסית ליום הקציר, וערכי מקדם הנשימה (RQ) בצמחים

שנקצרו בשתי תכיפויות והוזנו בצרופי חנקן ואשלגן שונים (טבלה 2). (A) - שורשים;

(B) - בסיסי חיצים.

תמיסות מטיפול אמוניאקלי

○

תמיסות מטיפול ניטראטי

●

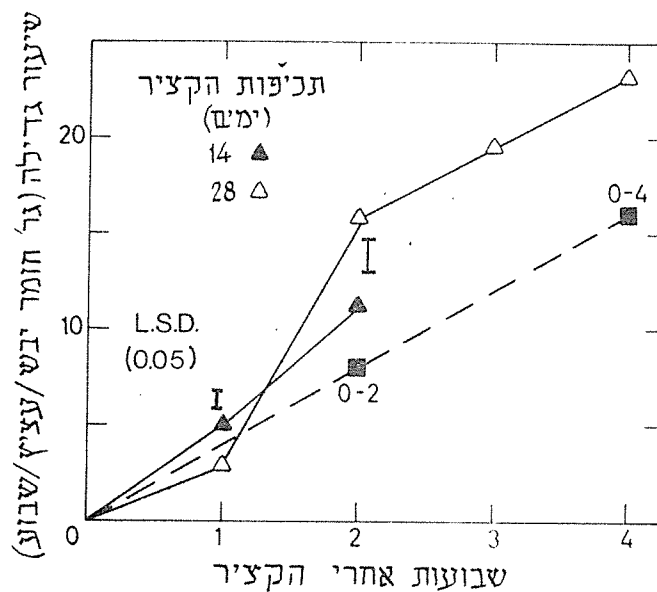
מהלך הנשימה בבסיסי החיזים נבדל באופן ברור מזה שבשורשים (ציור 8 ב 9).
לא היתה ירידה חדה בעוצמת הנשימה מיד אחרי הקציר, ומקדמי הנשימה ללא יוצא
מהכלל היו גבוהים מ-1.

3.2.3 מהלך הצבירה של החומר היבש אחרי הקציר

נבדקו שני מדדים נוספים של ההתחדשות אחרי הקציר: (1) שיעור הגדילה אחרי
הקציר. (2) מספר החיזים המתחדשים במהלך השבועיים הראשונים אחרי הקציר.

3.2.4 שיעור הגדילה

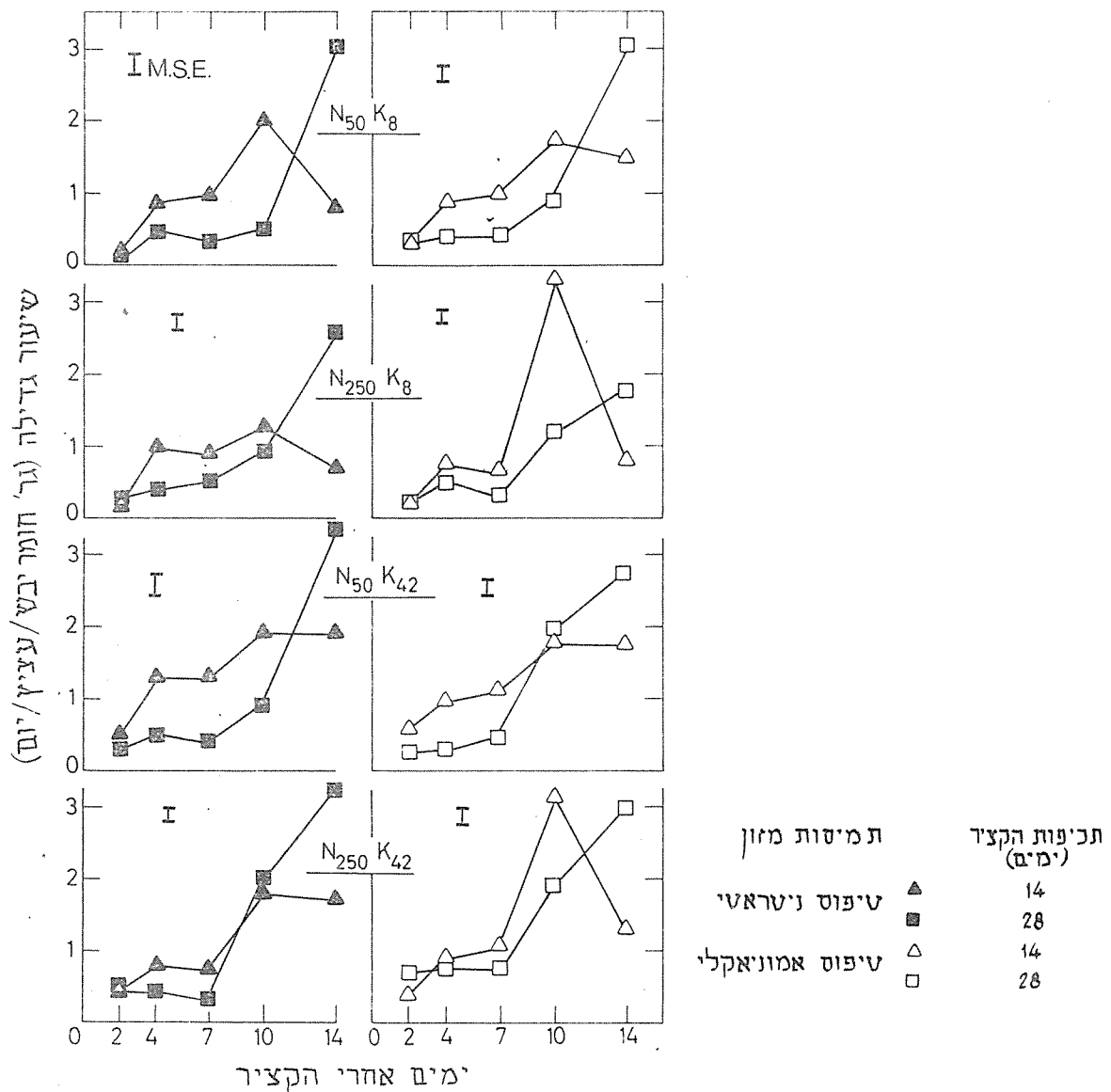
שיעור הגדילה בשבועיים הראשונים אחרי הקציר (0-2) היה שווה לשיעור הגדילה
של ארבעת השבועות אחרי הקציר (0-4) (ציור 10)



ציור 10: שיעורי גדילה (גר' חומר יבש / עציץ / שבוע) לאחר קציר בשתי תכיפיות
(ממוצעים משמונה צרופי הזנה חנקנית ואשלגנית, טבלה 2).

לעומת זאת היתה התוספת הממוצעת של החומר היבש בשבוע הראשון אחרי הקציר
גדולה יותר בצמחים שנקצרו אחת ל-14 יום, שעה שהתוספת הממוצעת בשבוע השני
היתה גדולה יותר בצמחים שנקצרו אחת ל-28 יום. הבדלים בשיעורי הגדילה בין
הצמחים שנקצרו בשתי התכיפיות קיימים אם כן בשבועיים הראשונים אחרי הקציר.

תכיפות הקציר השפיעה על שיעור הגדילה היומי במשך השבועיים הראשונים אחרי הקציר יותר מריכוזי החנקן והאשלגן או מקורות החנקן (ציור 11). עד היום ה-10 אחרי הקציר היתה ההצטברות היומית של החומר היבש בצמחים שנקצרו בתכיפות הגבוהה, גדולה יותר בהשוואה לצמחים שנקצרו בתכיפות הנמוכה. בין היום ה-10 ל-14 נמצאה התייצבות או אף ירידה, ולעומתן עליה תלולה בשיעור הגדילה, בצמחים שנקצרו מידי שבועיים או חודש בהתאמה.



ציור 11: שיעורי גדילה יומיים בשבועיים הראשונים אחרי קציר בשתי תכיפויות

והזנה בצרופי חנקן ואשלגן שונים (טבלה 2).

3.2.5 מספר החייצים המתחדשים אחרי הקציר

קצב הצבירה של החומר היבש מיחידת שטח מותנה בכושר גדילתו של החייץ הבודד ובמספר החייצים המתחדשים בעקבות הקציר. ננסה להסביר את המגמות השונות בשיעורי הגדילה על רקע מספר החייצים המתחדשים.

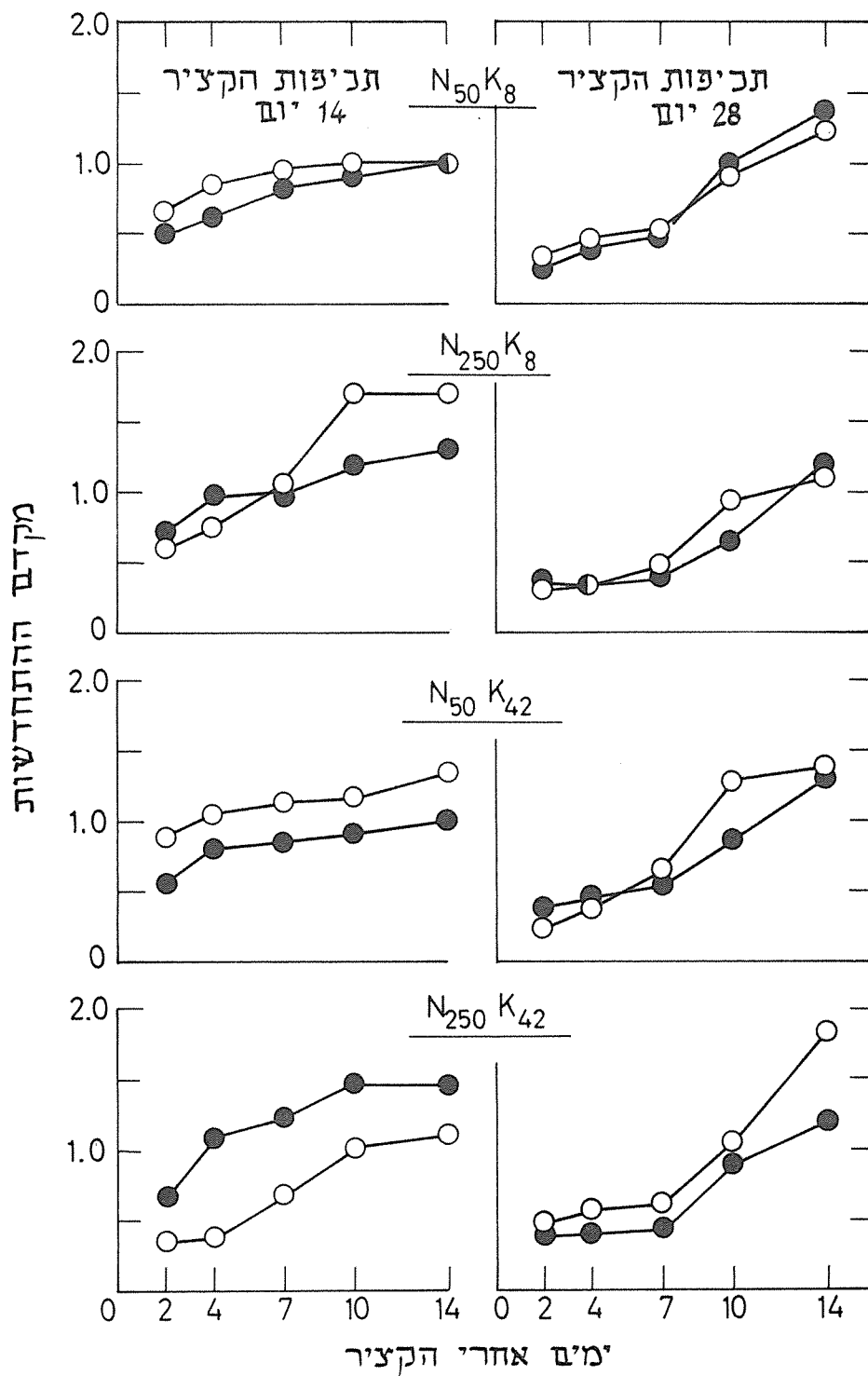
לאחר סידרת קצירים בתקופת ההתבססות שקדמה לניסוי (2.3), שבמהלכם טופלו

הצמחים ברמות הזנה ותכיפיות קציר אחדות, היו הצמחים בעלי מספר שונה של חייצים ליחידת שטח. מסיבה זו בטאנו את השינויים באוכלוסיית החייצים לאחר הקציר על בסיס של מספר החייצים לעציץ ביום הקציר. חושב היחס בין מספר החייצים המתחדשים ובין מספר החייצים באותו עציץ ביום הקציר. יחס זה אשר יכולה להלן בשם "מקדם ההתחדשות", בא לבטא באופן תיאורטי את המספר הממוצע של החייצים אשר התחדשו מחייץ קצור אחד.

כבר ביום השני אחרי הקציר נמצאו הבדלים ברורים במקדמי ההתחדשות בין שתי תכיפיות הקציר (ציור 12). מקדם ההתחדשות נע ביום זה בין 0.40-0.90 ובין 0.25-0.50 בצמחים שנקצרו מידי שבועיים ו-4 שבועות בהתאמה. בנוסף להבדלים שבין תכיפיות הקציר מסתמנים הבדלים שמקורם ברמת החנקן. הבדלים אלה נראים יותר בצמחים שנקצרו בתכיפות, שעה שבקבוצת הצמחים השניה חבוייה השפעת החנקן בצילה של השפעת הקציר הבלתי תכוף.

בצמחים אשר נקצרו אחת ל-14 יום, והוזנו בהיצע הנמוך של החנקן משני מקורותיו, היתה התוספת היחסית של חייצים בשבוע הראשון לאחר הקציר, דומה, או אף גדולה במקצת בהשוואה לשבוע השני. בצמחים שהוזנו ברמת החנקן הגבוהה נמצאה השפעה של מקורות החנקן על מקדם ההתחדשות, כאשר בצמחים שגדלו על התמיסה מהטיפוס הנייטרטי היתה התחדשות החייצים בשבעת הימים הראשונים אחרי הקציר מהירה יותר בהשוואה לצמחים שהוזנו בתמיסה מהטיפוס האמוניאקלי. באחרונים, נשא מהלך ההתחדשות אופי סיגמואידי הדומה בקווים כלליים לזה שנמצא בצמחים אשר נקצרו מידי 28 יום.

לאחר הקציר הבלתי תכוף נראה עיכוב ברור בהתחדשות חייצים במשך השבוע



ציר 12: מקדמי ההתחדשות מס' חיצים מתחדשים בשבועיים הראשונים
מס' חיצים ביום הקציר

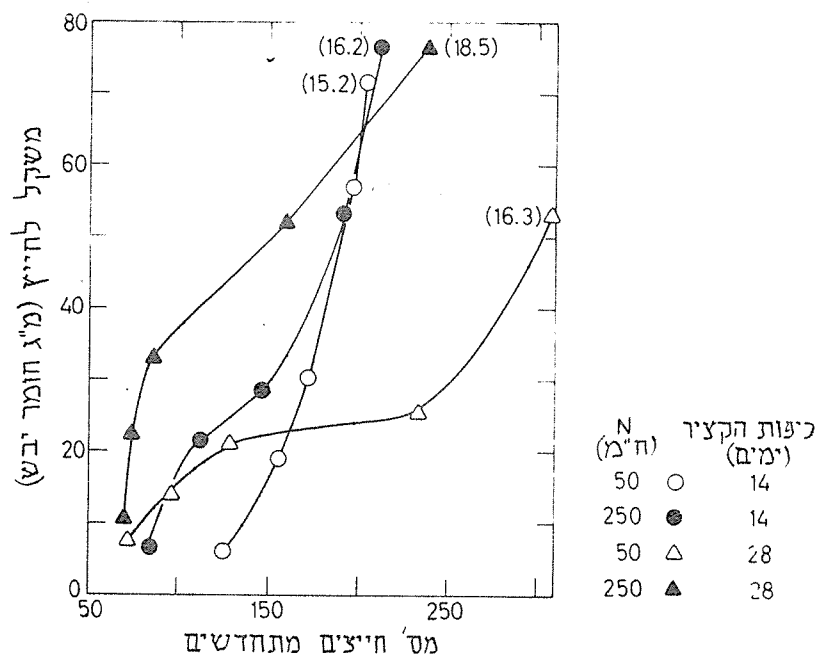
אחרי קצירים בתכיפיות ובצרופי הזנה שונים (טבלה 2).

● תמיסה מטיפוס ניטראטי ○ תמיסה מטיפוס אמוניאקלי

הראשון אחרי הקציר, ולאחר מכן, ובניגוד לצמחים שנקצרו בתכיפות, היתה עליה תלולה בערכיו של מקדם ההתחדשות.

3.2.6 הקשר בין מספר החייצים המתחדשים ומשקל החייץ במהלך ההתחדשות אחרי הקציר

ניתן להשיג יכול דומה מיחידת שטח על-ידי שילובים שונים בין רכיבי היבול. מספר קטן של חייצים כבדים עשוי להניב יכול הדומה לזה שמתקבל ממספר גדול של חייצים קלים. הוויסות בין מספר החייצים ומשקל החייץ נתון להשפעת תכיפות הקציר והיצע החנקן ובאמצעותם אפשר להסביר את השינויים בשעורי הגדילה (ציור 13).



ציור 13: הקשר בין מספר החייצים ומשקל החייץ במהלך 14 ימי התחדשות אחרי קציר בתכיפויות ובצירופי הזנה שונים (טבלה 2) (הערכים בכל רמת חנקן הם ממוצעים של מקורות החנקן ורמת האשלגן. הסימונים לאורך כל קו מייצגים את המדידות שנערכו בימים: 2, 4, 7, 10 ו-14 אחרי הקציר. הסימונים הקרובים לראשית הצירים מייצגים את היום השני אחרי הקציר, והרחוקים ממנו מייצגים את היום ה-14).

() גרי חומר יבש ביום ה-14 אחרי הקציר. שגיאות התקן של הממוצעים היו 6-13% ו-8% למס' החייצים המתחדשים ולמשקל החייץ בהתאמה.

בתום השבוע הראשון אחרי הקציר התכוף התחדשו 170 ו-145 חייצים ברמת החנקן הנמוכה והגבוהה, בהתאמה. באותו זמן הגיע המשקל היבש הממוצע של החייץ ל-30.5 ו-28.5 מ"ג. במשך השבוע השני אחרי הקציר היתה התוספת במספר החייצים קטנה מזו שבשבוע הראשון, אך משקלו של החייץ ביום ה-14 היה גדול כדי פי 2.5 ממשקלו ביום ה-7 בשתי רמות החנקן. העליה התלולה במשקל החייץ בשבוע השני אחרי הקציר מקורה באופן חלקי בצבירת החומר היבש בגבעולים. כמו כן עלה בזמן זה משקלו של החייץ יותר מאשר מספר החייצים, ממצא המתישב יפה עם עיכוב החיוץ בראשית התפתחותו של השלב הרפרודוקטיבי. בצמחים אשר נקצרו מידי 28 יום ניכרים הבדלים ברורים בין שתי רמות החנקן. בריכוז של 50 ח"מ נשמר במשך השבוע הראשון היחס בין משקל החייץ ומספר החייצים, בדומה לצמחים אשר נקצרו מידי שבועיים. בשבעת הימים הבאים גדל מספר החייצים עד כדי פי 2.8 ומשקלם היה פי 2.3 מאשר ביום ה-7. לעומת זאת, התוספת במספר החייצים במרוצת השבוע הראשון, בצמחים אשר הוזנו בריכוז חנקן של 250 ח"מ היתה קטנה ביותר. פרק זמן זה נוצל בצמחים אלה לשם תוספת במשקלם של החייצים אשר שמרו על כושר התחדשותם אחרי הקציר. במקרה זה, העיכוב הראשוני בתוספת של מספר החייצים המתחדשים לא אוזן במהלך השבוע השני של ההתחדשות, כך שמספר החייצים ביום ה-14 היה גדול יותר בהיצע הנמוך של החנקן דווקא.

מתברר איפוא כי הסיבה להצטברות האיטית של החומר היבש בשבוע הראשון של התחדשות הצמחים אחרי קציר בלתי תכוף טמונה במספר הקטן של חייצים אשר ביום הקציר היו בעלי כושר התחדשות. לעומת זאת, אין האצה של שיעורי הגדילה בשבוע השני לאחר הקציר התכוף בגלל התארכות גבעולים והפסקת הופעתם של עלים חדשים (תמונות 14-3).

3.2.7 יעילות החנקן ביצור החומר היבש

בפרק הקודם נמצא כי השפעת ריכוזי החנקן ומקורותיו בתמיסות המזון על צבירת החומר היבש אחרי הקציר היו קטנות בהשוואה להשפעתה של תכיפות הקציר. ניסינו לברר את הסיבות לכך.

3.2.7.1 השפעת היצע החנקן

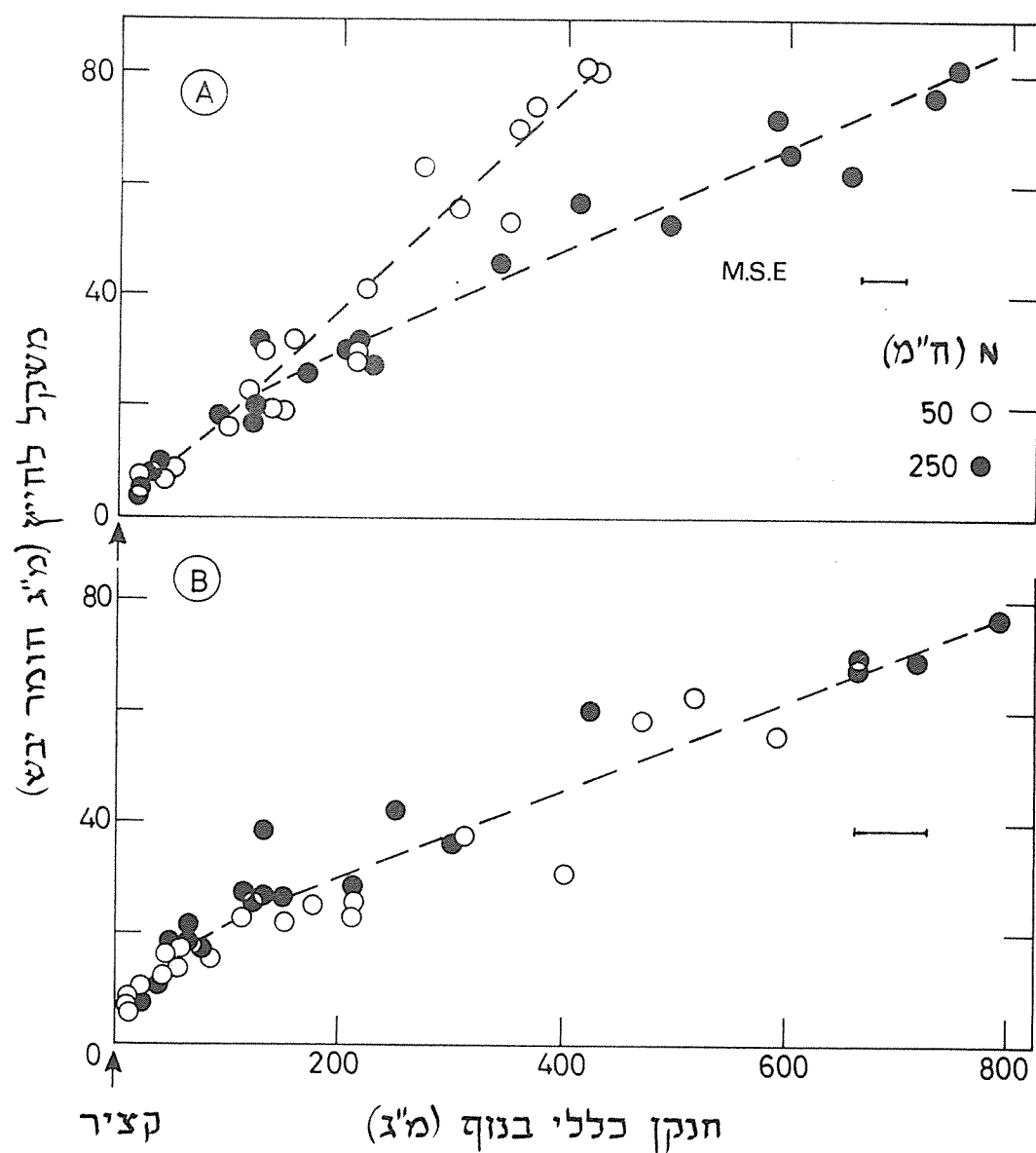
יעילות החנקן וכן גורמי גדילה אחרים ביצור החומר היבש, היא גדולה יותר ככל שרמת ההיצע נמוכה אך נמצאת מעל רמת המחסור. השפעת שני ריכוזים של חנקן בתמיסות המזון על המשקל היבש וכמות החנקן בנוף תוצג להלן.

קיים קשר חיובי בין כמות החנקן הכללי בנוף ובין משקל החייץ במהלך 14 ימי התחדשות אחרי הקציר. בהקשר זה נמצא כי השפעת החנקן תלויה בתכיפות הקציר (ציור 14).

בצמחים אשר נקצרו פעם בשבועיים מבחינים בשתי אוכלוסיות של נתונים הנבדלות ביניהן בהתאם להיצע החנקן בתמיסה. לעומת זאת, מתלכדים הנתונים משתי רמות החנקן לקו אחד בצמחים אשר נקצרו פעם ב-4 שבועות.

התפצלות הנתונים (ציור 14 A) והתישרות הקו (ציור 14 B) בקציר התכוף והבלתי תכוף בהתאמה, מתרחשים בין היום ה-5 וה-7 אחרי הקציר כאשר כמות החנקן המצטברת בנוף מגיעה ל-150 מ"ג לערך, והמשקל הממוצע של החייץ הוא 20 מ"ג בקירוב. עד לזמן הזה לא היה הבדל בהשפעת שני הריכוזים של החנקן. לאחר 14 ימי התחדשות היה המשקל המירבי של החייץ דומה בשתי רמות ההיצע של החנקן, אך הוא הושג תוך כדי הצטברות של כמויות חנקן שונות בעלים.

מסתבר אם כן, כי לשם השגת המשקל המירבי בתנאי הקציר התכוף לא היה צורך בקליטה גדולה יותר מ-425 מ"ג חנקן. 325 המ"ג הנותרים אשר הצטברו בנוף הצמחים אשר הוזנו בהיצע הגבוה של החנקן משולים לקליטת עודף והם מצטברים בצורת חנקה בעיקר כאשר מדובר בהזנה ניטראטית, ובתרכובות חנקן אורגניות במקרה של הזנה אמוניאקלית (טבלה 4).



ציור 14: המשקל הממוצע לחיץ במהלך השבועיים הראשונים אחרי קציר בתכיפיות וצרופי הזנה שונים (טבלה 2) כפונקציה של כמות החנקן הכללי בנוף. (A) - קציר מידי 14 יום, (B) - קציר מידי 28 יום. (הסימונים לאורך כל קו מייצגים את המדידות שנערכו בימים: 2, 4, 7, 10 ו-14 אחרי הקציר. הסימונים הקרובים לראשית הצירים מייצגים את היום השני אחרי הקציר, והרחוקים ממנו מייצגים את היום ה-14).

טבלה 4: השפעת תכיפות הקציר והזונה חנקנית ואשלגנית על תכולת החנקן האורגאני

והניטראטי בנוף, 14 ימים אחרי הקציר (מא"ק N/ק"ג חומר יבש) (± S.E.)

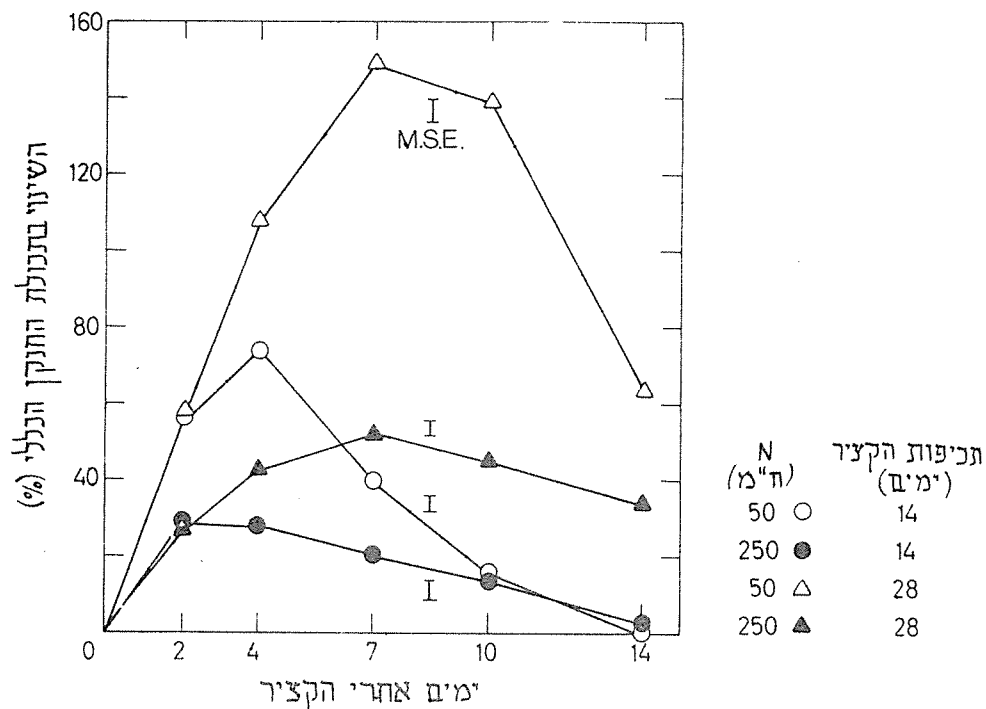
הרכב תמיסות המזון												תכיפות הקציר (ימים)	
250						50							
(N ח"מ 250) (N ח"מ 50)		אורגאני N		ניטראטי N		8		42		8			(ח"מ) N
		50		ח"מ N		ח"מ N		15		85		החנקן הנבוק	
		250		ח"מ N		ח"מ N		15		85		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15		85		15		85	
		15		85		15							

היחס בין הצטברות החנקן האורגני והניטראטי היה גדול הרבה יותר בהיצע החנקן הנמוך בהשוואה לגבוה. הסיבה לכך היא שתכולת החנקן הניטראטי בנוף היתה בהיצע הגבוה של החנקן גדולה פי 9 עד 18 פעמים מאשר תכולתו בהיצע הנמוך, שעה שתכולת החנקן האורגני היתה גדולה פי 1.5 בלבד ברמת החנקן הגבוהה בהשוואה לנמוכה. ההצטברות הגדולה של הניטראט בנוף היא תוצאה של ניצולו הגרוע הקשור כנראה לפעילותו של האנזים ניטראט רדוקטאז בתנאים בהם ישנה קליטה עודפת של אניות זה.

בצמחים אשר נקצרו מידי 28 יום היתה יעילות החנקן ביצור החומר היבש בשבועיים הראשונים אחרי הקציר דומה בשתי רמותיו (ציור B 14). הנתונים שהובאו מתיחסים למחצית הראשונה של תקופת הגדילה (מיום הקציר ועד היום ה-14 שאחרי), שעה שהסיכוי להבחין בהבדלי יעילות של החנקן הוא טוב יותר: א. במחצית השניה של תקופת הגדילה, בדומה לצמחים שנקצרו מידי שבועיים (ציור A 14). ב. כאשר תכולת החנקן ברקמה היא נמוכה.

נמצא כי יחסית ליום הקציר עלתה תכולת החנקן הכללי בנוף במהלך השבוע הראשון אחרי הקציר, וירדה בשני (ציור 15). לאחר 14 ימים שב ריכוז החנקן בצמחים שנקצרו בתכיפות לרמתו שביום הקציר, ואילו בצמחים אשר נקצרו מידי 28 יום הוא נשאר גבוה יותר, כדי 34 ו-68% בהיצע החנקן הגבוה והנמוך בהתאמה. כ-70% מהחומר היבש מצטבר במחצית השניה של תקופת הגדילה בין שני קצירים עוקבים. בעוד שקליטת החנקן, בתקופה זו קטנה יותר באופן יחסי. משום כך נמהל החנקן ברקמה, ותכולתו ירדה בתלילות גדולה יותר בהיצע החנקן הנמוך בהשוואה לגבוה. מכיון שהיבול בתום 28 ימי גדילה היה 61.1 ± 3.0 ו- 66.8 ± 5.8 גר' חומר יבש בהיצע הנמוך והגבוה בהתאמה, נראה, כי אמנם ניצול החנקן בין הימים 14-28 היה טוב יותר בהיצע הנמוך של החנקן.

ניתן אם כן להסיק, כי היצע חנקן של 250 ח"מ היה גבוה מדי, והיצע של 50 ח"מ לא היה נמוך מדי בכדי לגרום להבדלים ביניהם ביצור החומר היבש.



ציור 15: השינויים בתכולת החנקן הכללי בנוף יחסית ליום הקציר.

3.2.7.2 יעילות האמון ביצור החומר היבש בהשוואה ליעילות הניטראט

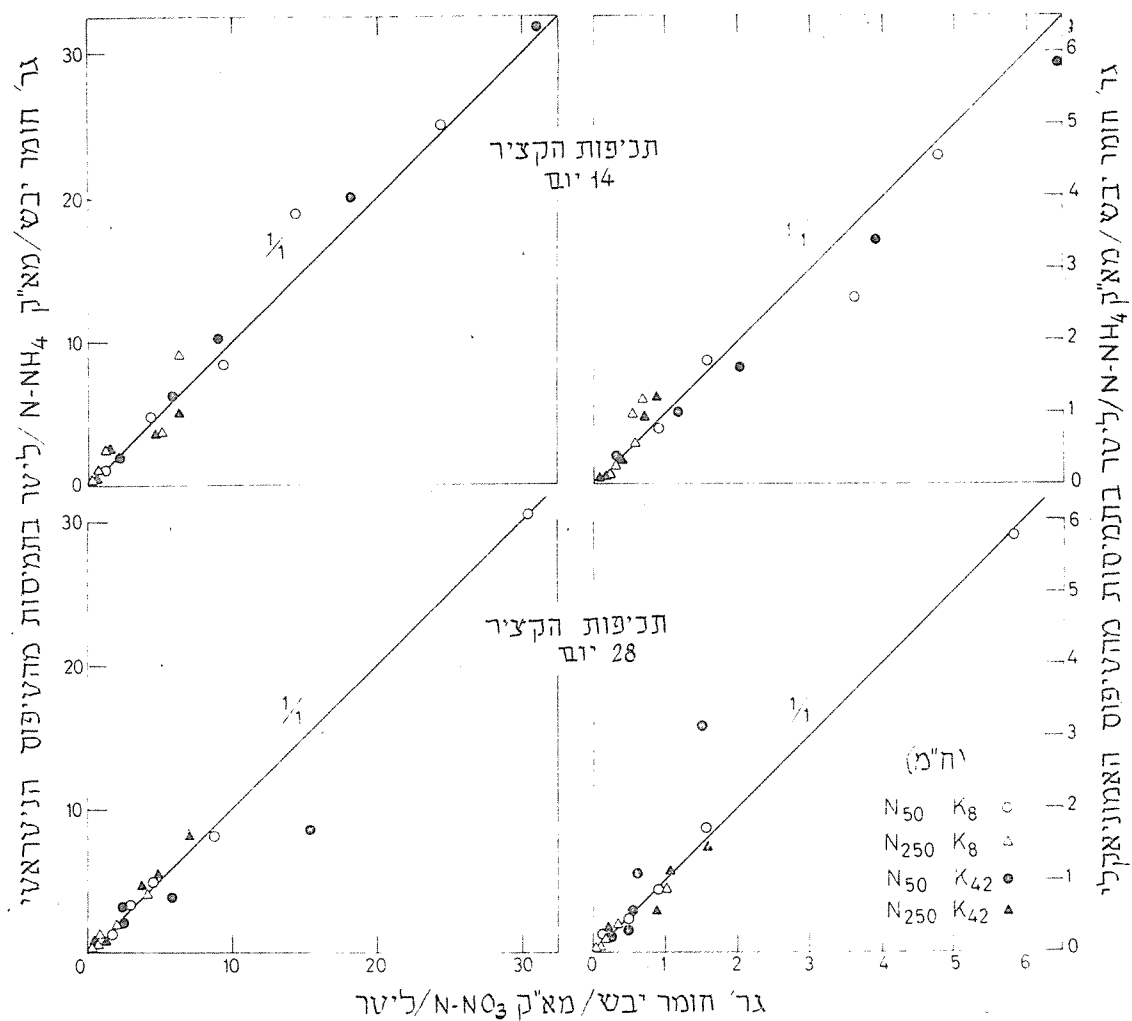
מספר קטן באופן יחסי של צמחים מעדיפים באופן ברור את האמון כמקור החנקן, או שאינם ניזוקים על ידו. הממצאים שלנו מראים כי עשב רודס נמנה על מיעוט זה (ציור 16).

יעילות הניטראט ביצור החומר היבש בתמיסות מהטיפוס האמוניאקלי או הניטראטי לא היתה שונה מיעילות האמון בתמיסות אלה. מתברר כי זו הסיבה להעדר הבדלים ביצור החומר היבש בין שני מקורות החנקן כשהם מצויים במערכות בתמיסת המזון.

3.2.7 היחס בין החנקן לאשלגן בתמיסות המזון

בזמן קביעת הרכב תמיסות המזון (טבלה 2) הנחנו כי יחסי N/K בתחום של 1 עד 30, יהיו קיצוניים דיים כדי מציאת הבדלים ביניהם בהקשר לצבירת החומר היבש והתחדשות החיזים. התוצאות הראו כי ההבדלים היו קטנים בלבד. הואיל וידוע כי ליחס שבין האמון לאשלגן או בין הניטראט והאשלגן נודעת השפעה על הקליטה ומאזן

היונים, וגם על מטבוליזם החנקן, הנחנו כי מספיק גם ריכוז נמוך של ניטראט בתוך התמיסה מהטיפוס האמוניאקלי בכדי לטשטש בעשב רודס את ההשפעה הצפויה מיחס גבוה בין החנקן והאשלגן. לפיכך, בסדרות הניסויים שתוארנה בהמשך השתמשנו בתמיסות נפרדות של אמון או ניטראט ולא בתערובות ביניהם.



ציור 16: יעילות הניטראט ביצור החומר היבש בהשוואה ליעילות האמון בשבועיים

הראשונים אחרי קציר בתכיפיות ובצרופי הזנה שונים (טבלה 2) (גר'

חומר יבש/מ"ק $N-NO_3$ או $N-NH_4$ /ליטר תמיסת מזון). M.S.E. 7.1%.

ניסוי 3

3.3 השפעת הניטראט, האמון והאשלגן על היבול והתחדשות חייצים

3.3.1 יבול החומר היבש ומספר החייצים ביום הקציר

טבלה 5: יבול החומר היבש (גרי/עציץ) בהזנה ניטראטית או אמוניאקלית

בשתי תכיפיות קציר (מבזן Q נערך לטיפולי ההזנה בכל תכיפות

קציר בנפרד, אותיות שונות מצביעות על הפרש מובהק ברמה של $P=0.05$).

תכיפות הקציר (ימים)		טיפולי הזנה (ח"מ)	
28	14		
35.7 c	13.7 b	$N_{20}K_4$	$N-NO_3$
44.4 b	20.9 a	$N_{200}K_4$	
67.3 a	19.6 a	$N_{200}K_{200}$	
38.4 c	15.9 b	$N_{20}K_4$	$N-NH_4$
34.6 c	13.2 b	$N_{200}K_4$	
64.0 a	23.9 a	$N_{200}K_{200}$	

יבול צמחי הביקורת ($N_{20}K_4$) משני מקורות החנקן היה שווה בכל אחת משתי תכיפיות

הקציר. ריכוז גבוה של ניטראט בנוכחות ריכוז נמוך של אשלגן הביא לעליה ביבול

החומר היבש בהשוואה לצמחי הביקורת בשיעור שנע בין 52% ו-24% בקציר התכוף

והבלתי תכוף בהתאמה. השוואה דומה אך בהזנה אמוניאקלית הראתה כי תוספת החנקן

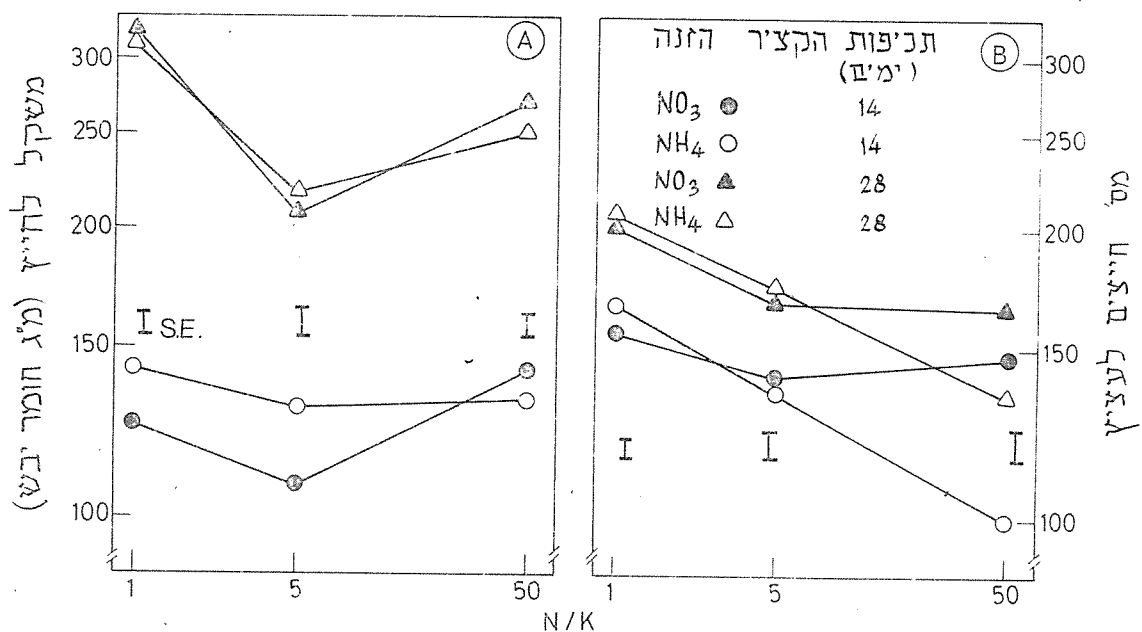
לא התבטאה בעליה של החומר היבש. הפרשי היבול המירביים התקבלו בהזנה האמוניאקלית.

היבול משילוב של $N_{200}K_{200}$ היה גדול מהשילוב $N_{200}K_4$ כדי 81% ו-85% בשתי תכיפיות

הקציר (תמונות 15-17).

נוכחות ריכוז גבוה של אשלגן בתמיסות מזון עשירות בחנקן היא איפוא חיונית

כאשר מקור החנקן הוא אמוניאקלי, ובעלת השפעה קטנה יותר בהזנה ניטראטית. השפעה זו עשויה להתבטא במשקלו הממוצע של החייץ ובנוסף לו בכושר החיוץ (ציור 17).



ציור 17: המשקל לחייץ (מ"ג חומר יבש) (A), ומספר החייצים לעציץ (B) ביום הקציר כפונקציה של יחסי N/K בתמיסות המזון (סקלה לוגריתמית).

הצמחים אשר גדלו על גבי המצע הניטראטי הגיבו באופן דומה ליחסי N/K בתמיסות המזון בהקשר למשקל החייץ ומספר החייצים. בתמיסות האמוניאקליות התבטאה התגובה במספר החייצים באופן שונה לחלוטין בהשוואה למשקל החייץ. היה צפוי כי גם מספר החייצים וגם משקל החייץ יהיו נמוכים בהיצע חנקן של 20 ח"מ בהשוואה לריכוז הגבוה ממנו פי 10. אך כאשר הועלה ריכוז החנקן האמוניאקלי ועמד היחס בין החנקן לאשלגן מ-5 ל-50, נמצאה עליה קטנה במשקל החייץ וירידה גדולה במספר החייצים. במצב זה היה מספר החייצים לעציץ נמוך בשיעור של 25%-60% בהשוואה לצמחים שהוזנו מריכוזי חנקן ואשלגן נמוכים (N_{20}K_4) וגבוהים ($\text{N}_{200}\text{K}_{200}$) בהתאמה (ציור 17).

3.3.2 מקדמי ההתחדשות של חייצים אחרי הקציר

נבחין בין שני סוגים של חייצים בהקשר להתחדשותם אחרי הקציר: חייצים מתארכים (הנקצרים מעל הקדקד ושומרים על כושר ההתחדשות) וחייצים חדשים.

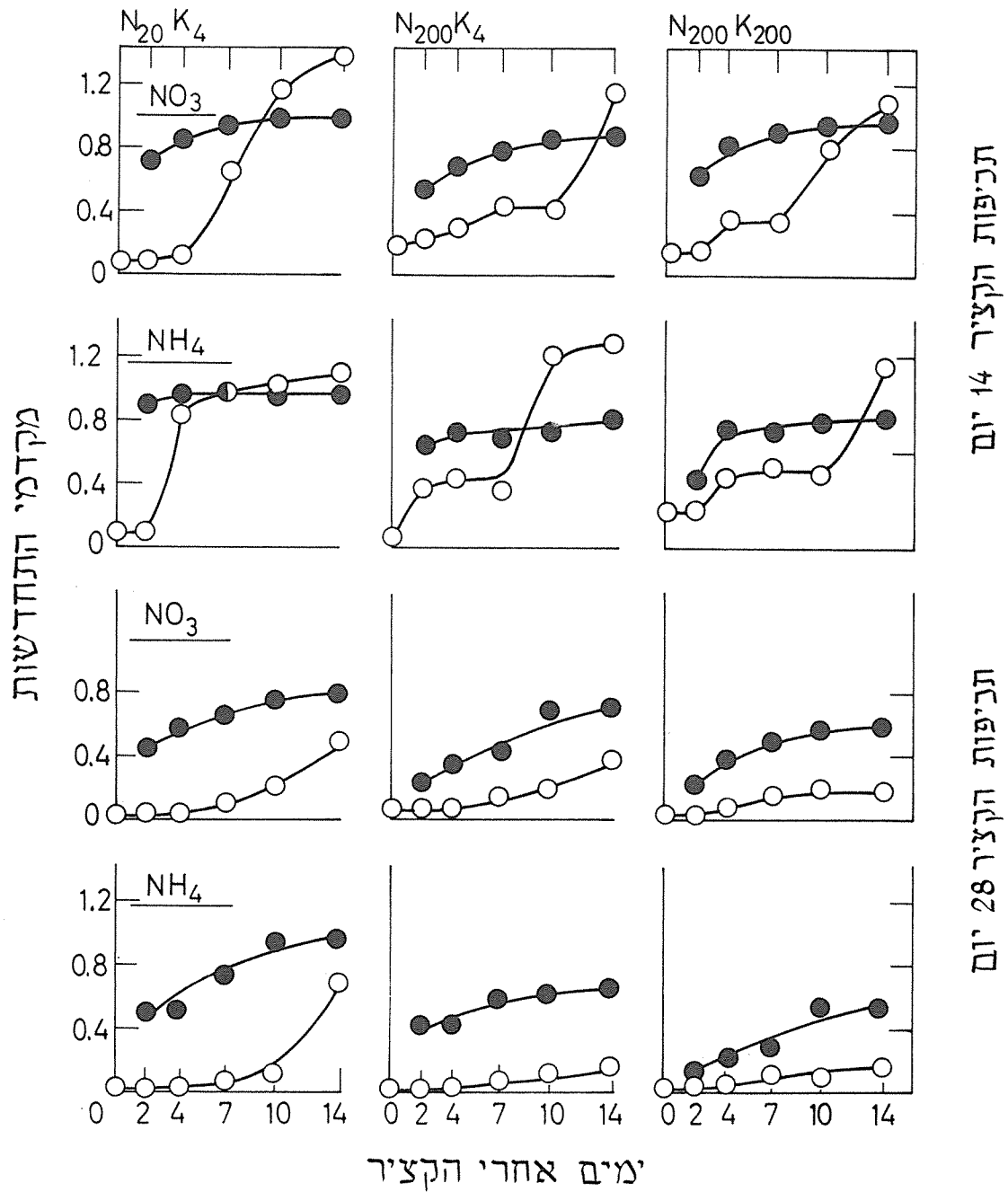
נטפל בהתחדשות החייצים באמצעות שני מקדמים:

1. מקדם ההתארכות: מס' חייצים מתארכים
סה"כ חייצים ביום הקציר

2. מקדם החיוץ: מס' חייצים חדשים
סה"כ חייצים ביום הקציר

מקדם ההתארכות לאחר הקציר, ובימים השני והרביעי במיוחד, היה גבוה יותר בשתי תכיפיות הקציר בצמחים שהוזנו ברמת החנקן הנמוכה ($N_{20}K_4$) בהשוואה לצמחים שהוזנו ברמת החנקן הגבוהה ($N_{200}K_{200}$, $N_{200}K_4$) (ציור 18). כמו כן, הוא היה גבוה יותר בצמחים שנקצרו אחת לשבועיים בהשוואה לצמחים שנקצרו מידי 4 שבועות. הערך המירבי האפשרי של מקדם ההתארכות שהוא 1, לא הושג ביום ה-14 אחרי הקציר באף לא אחד מטיפולי הניסוי בגלל המצאות גבעולי פריחה ביום הקציר, אך הוא היה קרוב יותר לערך זה בצמחים שנקצרו בתכיפות. בהיצע הגבוה של החנקן ובשתי תכיפיות הקציר לא נמצאו הבדלים במקדמי ההתארכות בין הצמחים שהוזנו ברמת האשלגן הנמוכה או הגבוהה.

רק הסבר אחד יתכן למקרה בו טרף הנקצר מעל המריסטמה האינטרקלרית אינו ממשיך להתארך. הסבר זה מתבסס על הפסקת פעילותה של המריסטמה עם הופעת הלשונית. לפי זה, ככל שמספר הטרפים המגיעים למלוא ארכם (חשיפה מלאה) עד יום הקציר יהיה רב יותר, כן יקטן שיעור המתארכים מביניהם לאחר הקציר. צפוי כי אחוז הטרפים אשר יהיו ביום הקציר בשלב של חשיפה מלאה או קרוב לה, יהיה יותר גדול בצמח הנקצר מידי 28 יום וניזון בתמיסה עשירת חנקן בהשוואה לצמח הנקצר מידי שבועיים וגדל על גבי תמיסה דלת חנקן. אם כך הדבר, חייב להמצא קשר בין שלב צמיחת הטרפים של חייץ בהקשר לקרבתם לחשיפה המלאה ובין משקלו של החייץ, ובינו לבין מקדם ההתארכות (ציור 19).

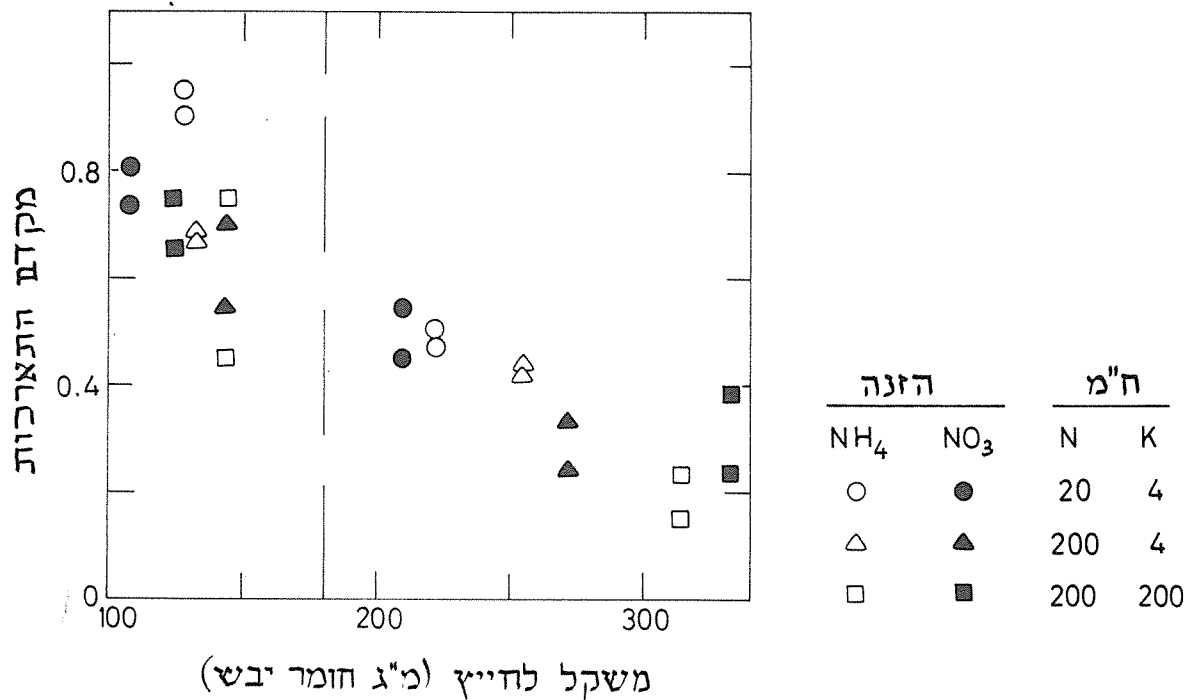


ציור 18: מקדמי התחדשות במהלך 14 ימים אחרי קציר בתכיפיות ובצורפי

הזנה שונים (טבלה 3). ● התארכות, ○ התחייצות.

(תמונות 18-34).

תכופות הקציר : 28 14



ציור 19: הקשר בין משקל החייץ ביום הקציר ובין מקדם ההתארכות בימים השני והרביעי אחרי קציר בתכיפיות וצורפי הזנה שונים (טבלה 3).

המשקל הממוצע של החייצים ביום הקציר היה גדול יותר בצמחים שנקצרו מידי 28 יום והוזנו בהיצע הגבוה של החנקן בהשוואה לצמחים שנקצרו מידי 14 יום והוזנו בהיצע הנמוך. בהתאם לכך באה לידי ביטוי הפוך אפשרותם להתחדש מיד אחרי הקציר. אשר לימים הבאים, מהשביעי ואילך, עליה מתונה של מקדם ההתארכות מיצגת מצב בו חלק מהטרפים הקצורים אכן נמצאו בחשיפה מלאה, ולכן היה נחוץ זמן של כמה ימים עד שיפרשו טרפים צעירים מאותו חייץ.

חישוב מקדם ההתארכות באופן אחר לפי: מס' חייצים מתארכים , מס' חייצים שנקצרו מעל הקדקד הראה כי בכל הצמחים אשר נקצרו מידי שבועיים ללא תלות בהזנה החנקנית והאשלגנית הושג הערך המירבי של המקדם, לכל המאוחר ביום ה-7 אחרי הקציר. לעומת אלה נמצאו בצמחים אשר נקצרו מידי 4 שבועות ערכי מקדם סופיים (ביום ה-14 אחרי הקציר) של 0.7-0.9 בלבד בהתאם להזנה החנקנית. פירושו של דבר, שכל טרפיהם

של 10-30% מהחייצים היו ביום הקציר בחשיפה מלאה, ומשום כך אבד בהם כושר חילוף העלים.

ביום הקציר נמצאו בכל הטיפולים חייצים זעירים אשר היו נמוכים ממישור החיתוך, אלה יקראו להלן "חייצים בלתי קצורים". אחוז החייצים האלה ביום הקציר היה נמוך יותר בצמחים שנקצרו מידי 4 שבועות בהשוואה לצמחים שנקצרו פעמיים במשך תקופה זו. באחרונים, מספרם היה גדול יותר בצמחים אשר הוזנו ברמת החנקן הגבוהה בהשוואה לנמוכה (ציור 18). חייצים כאלה עשויים להמצא בבסיס חייצים וגטטיבים או רפרודוקטיבים, אך לא הבדלנו ביניהם בשלב זה.

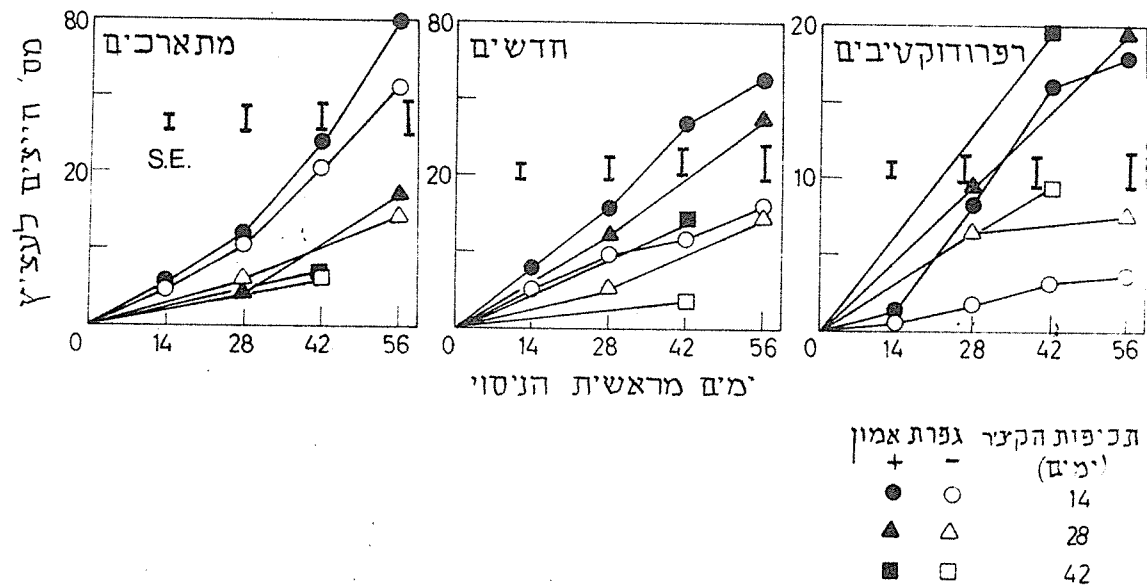
לאחר הקציר היה קצב עלייתו של מקדם החיוץ מהיר יותר בצמחים אשר נקצרו פעם בשבועיים בהשוואה לצמחים שנקצרו פעם בארבעה שבועות. בכל מחזור קציר הוא היה מהיר יותר בצמחים שנוזנו בהיצע החנקן הנמוך בהשוואה לגבוה. באחרונים נמצא עיכוב ברור של כושר החיוץ אשר נמשך בצמחים שנקצרו מידי שבועיים עד היום ה-7 ואפילו ה-10 אחרי הקציר, ולפחות עד היום ה-14 בצמחים שנקצרו אחת ל-4 שבועות (ציור 18).

ניסוי 4

3.4 השפעת החנקן ותכיפות הקציר על מספר וסוג החייצים

התפלגות חייצים לשלוש קבוצות: מתארכים, חדשים ורפרודוקטיבים נבדקה בשתי רמות של הזנה חנקנית ובשלוש תכיפויות קציר (1.2.5, 2.2.2, א). מספר החייצים המתארכים מושפע יותר מתכיפות הקציר מאשר מרמת החנקן (ציור 20). ככל שהצמח נקצר לעתים תכופות יותר גדל מספר החייצים שהיו מסוגלים להתארך אחריו. בהקשר לחייצים החדשים ניתן אמנם להבחין בהבדלים בהתאם לרמת ההזנה, אך הביטוי המירבי של השפעת החנקן התרכז בחייצים הרפרודוקטיבים. בכל אחת מתכיפויות הקציר היה מספרם גדול הרבה יותר בצמחים אשר דושנו בכמות הגדולה של החנקן בהשוואה לצמחים אשר גדלו בתנאי מחסור של יסוד זה. בסיום הניסוי ובכל סוג של חייצים, היו ההבדלים בין רמות החנקן גדולים יותר בצמחים אשר נקצרו מידי

שבועיים בהשוואה לצמחים אשר מהם הוסר הנוף במרווחי זמן ארוכים יותר.



ציור 20: הופעת חייצים מתארכים, חדשים ורפרודוקטיבים ברמות הזנה

ותכיפיות קציר אחדות (ממוצעים מחמש חזרות).

ניסוי 5

3.5 התפלגות החייצים לסוגיהם בהשפעת הזמן והיצע החנקן

התפלגות החייצים נבדקה במהלך 3 קצירים בתכיפות של 14 יום. סה"כ החייצים לצמח פחת עם העליה בהיצע החנקן מ-210 ועד 840 ח"מ. בירידה זו נוטלים חלק שלושת סוגי החייצים אם כי בשיעור שונה ביניהם (טבלה 6).

טבלה 6: מספר חייצים מתארכים, חדשים ורפרודוקטיבים לצמח, ממוצע משלושה

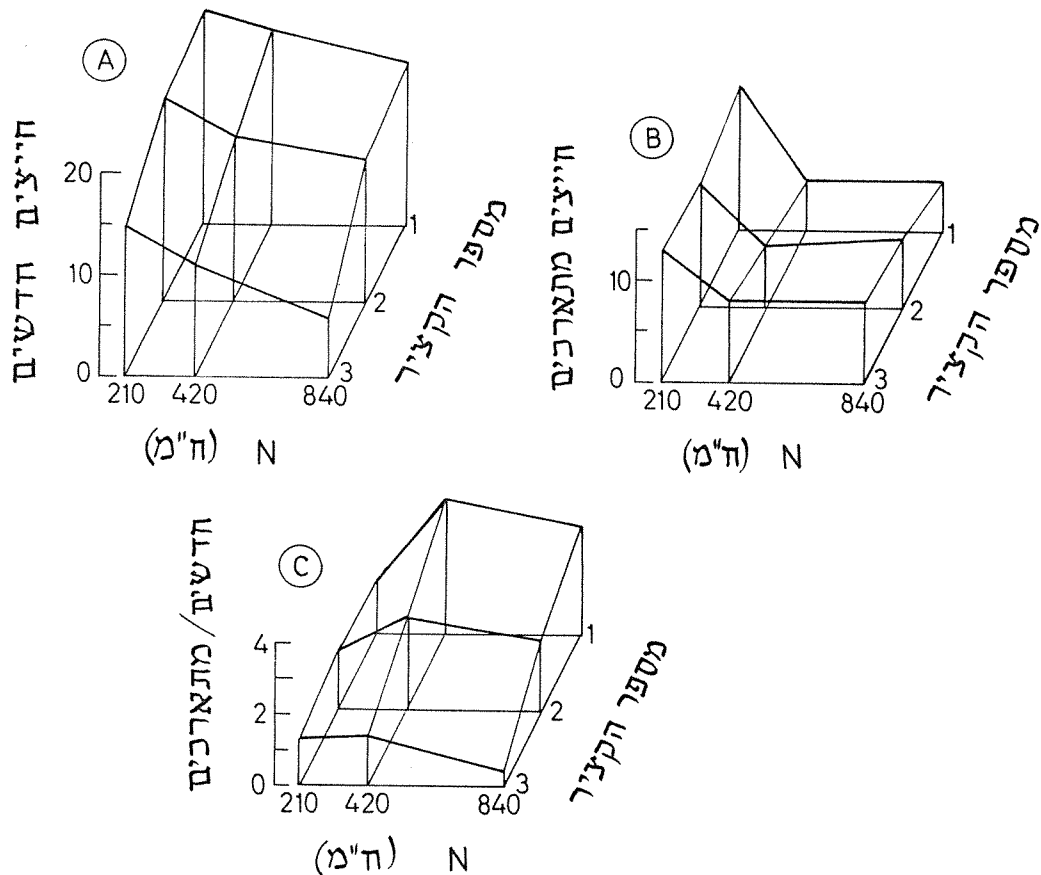
קצירים בשלושה ריכוזי חנקן (צמח לעציץ, 5 חזרות, אותיות שונות

מצביעות על הפרש מובהק ברמה של $P=0.05$). ($\pm S.E.$)

סוג החייצים				ריכוז החנקן בתמיסה (ח"מ)
סה"כ	רפרו- דוקטיבים	חדשים	מתארכים	
68.0 a	36.4 ± 2.1	18.6 ± 1.3	13.0 ± 1.0	210
55.0 b	33.6 ± 2.1	15.1 ± 1.0	6.3 ± 0.5	420
46.0 c	28.7 ± 1.7	12.0 ± 1.0	5.3 ± 0.5	840

מספר החייצים הקצורים אשר המשיכו להתארך אחרי כל קציר פחת עם העליה בהיצע החנקן עד ל-420 ח"מ, ולאחר מכן התייצב (ציור B 21). השינויים בעקבות הזמן בסוג זה של חייצים היו קטנים בהשוואה לשינויים הנגרמים בהשפעת החנקן. הכלל: "הזמן עושה את שלו" מתאמת בהקשר לחייצים החדשים המתפתחים אחרי כל קציר, שמספרם ירד עם הזמן בשיעור אשר גדל עם עליית ריכוז החנקן בתמיסות המזון (ציור A 21).

היחס שבין מספר החייצים החדשים ומספר החייצים המתארכים אחרי הקציר הראשון או השני משפיע על כושר התחדשותו של הצמח אחרי שיקצר בפעם השניה או השלישית (ציור C 21).



ציור 21: השפעת היצע החנקן במהלך שלושה קצירים על מספר חייצים חדשים (A), חייצים מתארכים (B) והיחס ביניהם (C).

יחס גדול בין חייצים חדשים למתארכים מעיד על אקטיבציה חזקה באתרי החיוץ, וירידתו עד לערך הנמוך מ-1 מרמזת על מעורבותו של גורם הקשור עם ירידת האקטיבציה הזו. להלכה, גם מספר החייצים החדשים כשלעצמו מביא מידע בענין זה, אולם אינו מציג נאמנה את מהלך ההתחדשות כולו בהתעלמו מהחייצים השומרים על כושר גדילתם אחרי הקציר.

היחס בין החייצים החדשים והמתארכים בצמחים אשר גדלו על גבי תמיסה המכילה 210 ח"מ של חנקן היה בסביבות 1, ונשמר כך לאורך זמן של 3 קצירים עוקבים (ציור C 21). הדבר שונה ברמות ההזנה הגבוהות. באלה, לאחר הקציר הראשון נמצא יחס של 3.8 ו-3.1 בצמחים אשר נזונו מריכוזי חנקן של 420 ו-840 ח"מ. זוהי דוגמא להשפעה של הזנה חנקנית גדושה (פי 2-4 מריכוז החנקן בתמיסת הוגלנד), אך כשם שהשפעה זו חזקה, כן היא קצרת זמן.

כבר אחרי הקציר השני נמצאה ירידה גדולה ביחס הנ"ל, וזה המשיך לרדת בתלילות עד לאחר הקציר השלישי.

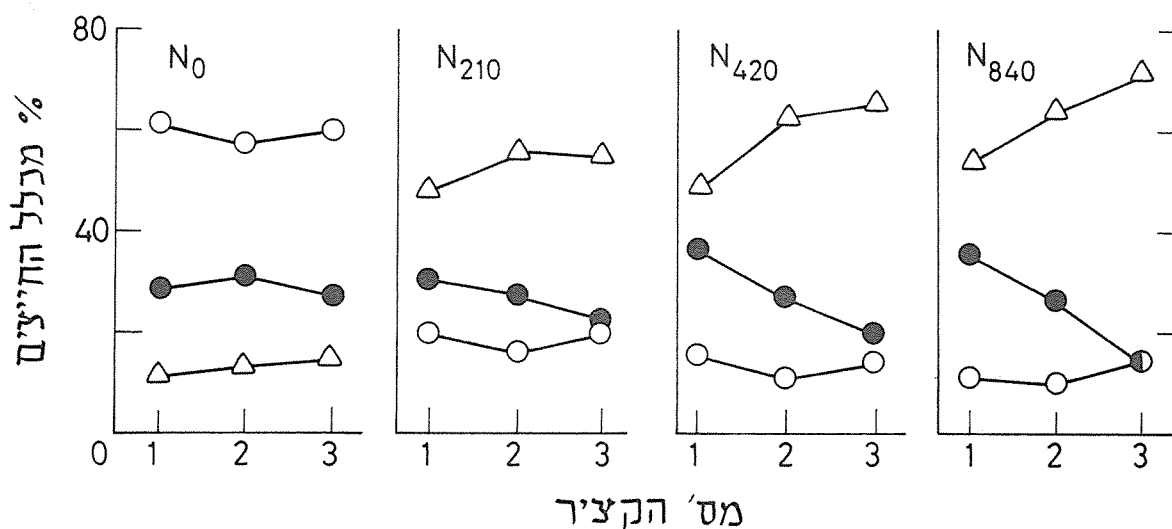
בזמן זה התפלגות החייצים היתה כדלקמן:

טבלה 7: התפלגות חייצים לסוגיהם אחרי שלושה קצירים והזנה בשלושה ריכוזים של חנקן ניטראטי (חייצים לעצץ).

היצע החנקן (ח"מ)	210	420	840	$\frac{840}{210} \times 100$
חייצים חדשים	15	11	4	27%
חייצים מתארכים	13	8	6	46%
סה"כ חייצים	68	55	46	68%

הירידה הגדולה באחוז החייצים החדשים והמתארכים עם עליית היצע החנקן עד לרמתו הגבוהה אינה מסבירה את הירידה הקטנה יותר בסה"כ החייצים. את החסר ניתן להשלים באמצעות הצגה של מספר החייצים אשר הפכו רפרודוקטיבים במהלך הניסוי. עם עליית היצע החנקן מואץ התהליך הרפרודוקטיבי. עובדה זו אשר אינה ניתנת

להבחנה מהנתונים שהוצגו בטבלה 6, תובהר כאשר נבטא את התפלגות החיידים על בסיס יחסי (ציור 22).



ציור 22: התפלגות החיידים במהלך 3 מחזורי קציר בתכיפות של שבועיים ברמות

הזנה אחדות.

מתארכים ○, חדשים ●, רפרודוקטיבים △

לציור זה הוספנו לשם השלמת התמונה ממחסור ועד עודף, את הנתונים מהטיפול

ללא דישון חנקני (N₀) מניסוי 4. אחוז החיידים הרפרודוקטיבים עלה מהקציר

הראשון ועד השלישי בשיעור שנמצא בהתאמה עם העליה בהיצע החנקן. המספרים

היחסיים של החיידים הרפרודוקטיבים והחיידים החדשים הם שהושפעו מגורם הזמן

ובניהם בעיקר מתמך הצמח בוויסות מספר חיידיו כתגובה לחנקן. אחוז החיידים

המתארכים לא הושפע מהזמן אלא מרמת החנקן בלבד, והוא ירד מ-60% בטיפול N₀

ל-20% בטיפול N₂₁₀, ומשם באופן מתון עד ל-10% בהיצע הגבוה ביותר של החנקן

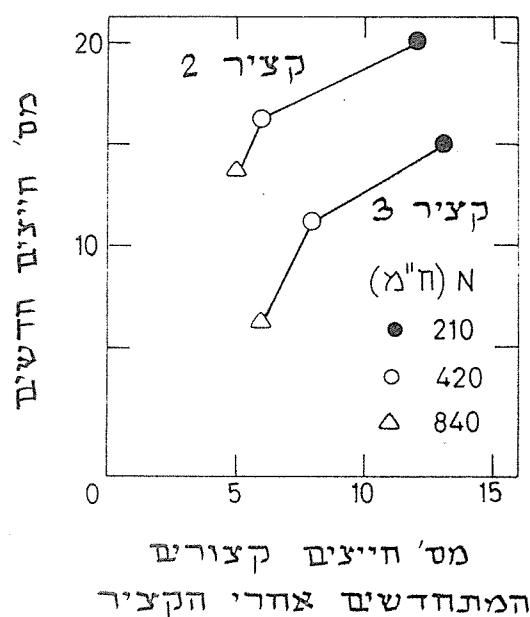
(ציור 22).

על אף השינוי המתון באחוז החיידים המתארכים בשלושת רמות החנקן הגבוהות,

לא יהיה זה נכון לומר כי הוא נעדר משמעות. נמצא כי ככל שמספר החיידים

הקצורים אשר שמרו על כושר התחדשותם היה גדול, כן רב יותר מספר החיידים החדשים

שהתפתחו אחרי אותו קציר (ציור 23).



ציור 23: הקשר בין מספר החייצים הקצורים השומרים על כושר התחדשותם ובין

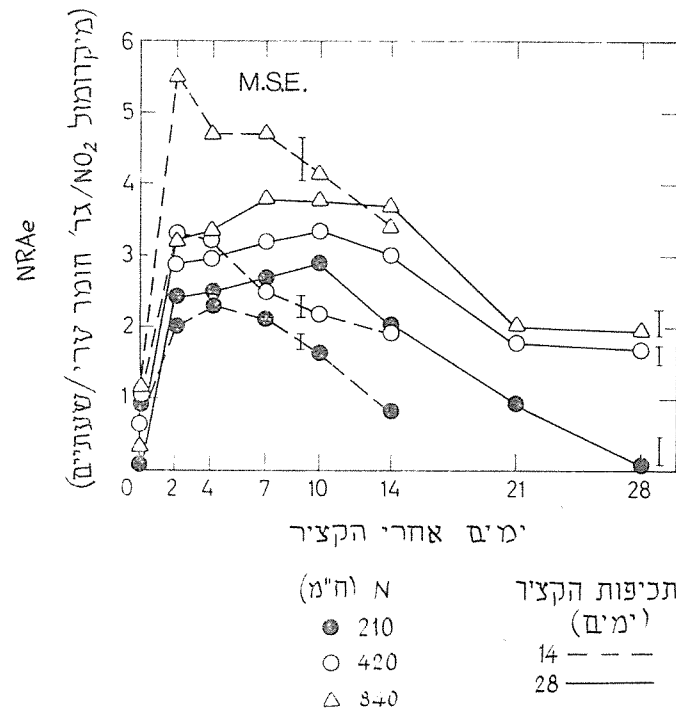
מספר החייצים החדשים המתפתחים אחרי הקציר. שגיאות התקן של הממוצעים היו 7.3% ו-11% למס' החייצים הקצורים ולמס' החייצים החדשים בהתאמה.

ניסוי 6

3.6 חיזור הניטראט במהלך ההתחדשות

פעילות הניטראט רדוקטאז נבדקה ברמות היצע של: 210, 420 או 840 ח"מ חנקן ניטראטי, ובתכיפויות קציר: מידי 14 יום או 28 יום. הפעילות האנזימטית ביום הקציר נבדקה בטרפי חייצים אשר התפתחו במהלך השבועיים או 4 השבועות שקדמו ליום הקציר. לאחר מכן נבדקה פעילות האנזים בטרפים אשר התחדשו מאותם חייצים קצורים.

בשתי תכיפויות הקציר נמצאה פעילות גבוהה יותר של האנזים על המצע האנדוגני עם עליית היצע הניטראט בתמיסה. כושר החיזור ביום הקציר היה גבוה יותר בצמחים שנקצרו מידי שבועיים בהשוואה לצמחים אשר נקצרו מידי 4 שבועות (ציור 24).



ציור 24: פעילות הניטראט רדוקטאז על מצע אנדוגני (NRAe) לאחר קציר

בשתי תכיפיות והזנה בשלוש רמות של חנקן ניטראטי.

בשתי תכיפיות הקציר היתה עליה תלולה מאוד של הפעילות האנזימטית ביום השני

אחרי הסרת הנוף. מכאן ואילך ירדה הפעילות בצמחים שנקצרו אחת לשבועיים (למעט

בהיצע של 210 ח"מ בו נמשכה העליה בפעילות עד היום ה-4), שעה שבצמחים אשר

נקצרו מידי 4 שבועות המשיכה הפעילות לעלות באופן מתון עד ליום ה-10 אחרי הקציר

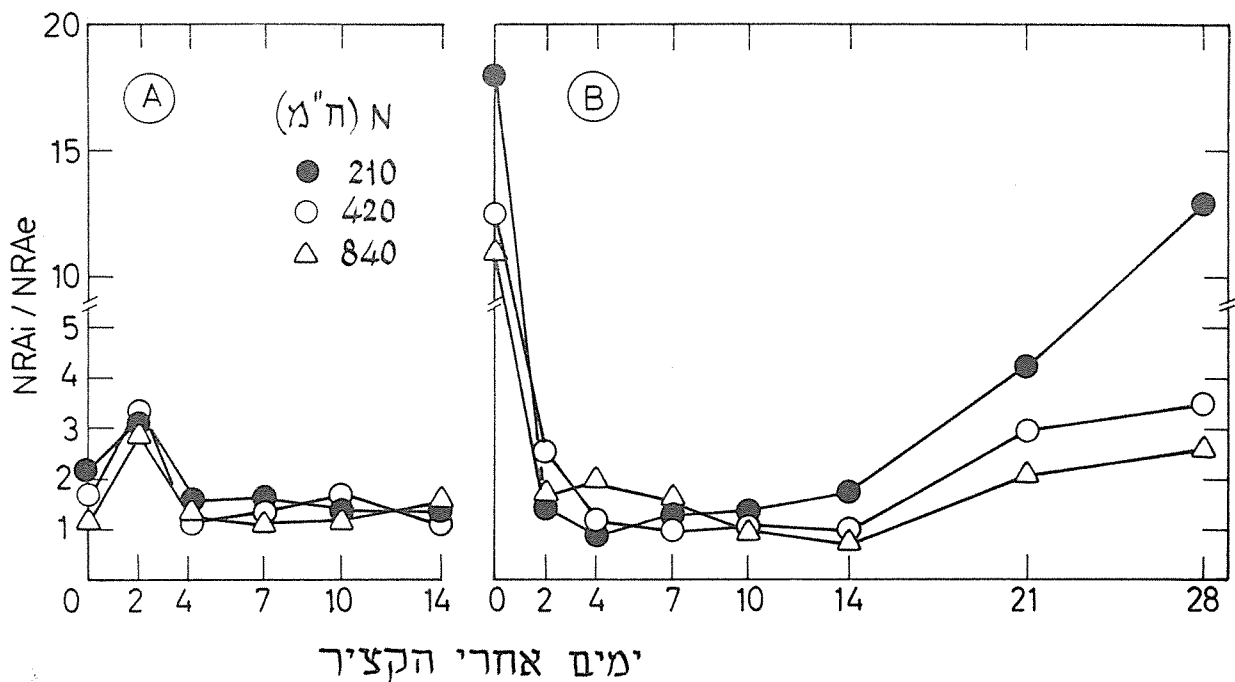
ורק לאחר מכן ירדה.

היחס בין הפעילות האינדוקטיבית (NRAi) (בהוספת KNO_3 למערכת הריאקציה)

ובין הפעילות האנדוגנית מהווה מדד טוב למצב ההזנה והניצול של החנקן. יחס זה

מסוגל להצביע על פוטנציאל החיזור של הצמח בכל תכולה של ניטראט בטרפיו וכתוצאה

מכך להבחין בין מצבי "רעב" או "ירוניה" בסובסטרט (ציור 25).



ציור 25: היחס בין הפעילות האינדוקטיבית והאנדוגנית (NRA_i / NRA_e) לאחר קציר מידי 14 יום (A) או 28 יום (B) ובשלוש רמות של הזנה ניטראטית.

על אף שביום הקציר היתה הפעילות האנדוגנית נמוכה בשתי תכיפויות הקציר

היה המדד NRA_i / NRA_e גבוה הרבה יותר בצמחים שנקצרו קודם לכן מידי 28 יום.

מימצא זה מראה כי טרפים מבוגרים נכונים לחזר כמויות גדולות של ניטראט. לעומת

זאת, פוטנציאל החיזור בטרפים הצעירים (קציר מידי 14 יום) ביום קצירתם היה נמוך.

לאחר קציר בשתי התכיפויות היתה ירידה של יחס הפעילויות עד לערך שנע בין 1

ל-2. בצמחים שנקצרו אחת לשבועיים היו הטרפים במשך כל מחזור הקציר רוויים

בניטראט יחסית לכמות שביכלתם לחזר. לעומת זאת, הטרפים של קבוצת הצמחים

השניה, נשארו במצב דומה במשך השבועיים הראשונים אחרי הקציר, ולאחר מכן החלו

מגלים סימנים ראשונים של "רעב" לניטראט אשר הלכו וגברו לקראת סוף מחזור הקציר

ובהיצע הנמוך של החנקן במיוחד.

ניסוי 7

3.7 השפעת הזנה חנקנית ואשלגנית על התפלגות מיקטעי החנקן האורגני בנוף

טבלה 8: השפעת הזנה באמון וניטראט ובשתי רמות של אשלגן על מיקטעים של

החנקן החלבוני והבלתי חלבוני (ממוצעים מבדיקות ביום הקציר

ובימים: 2, 4 ו-7 שאחריו, בצמחים שנקצרו מידי 14 יום).

מיקרוגרם חנקן / גרם חומר יבש (± S.E.)						צורפי חנקן ואשלגן (חיימ)
חנקן בלתי חלבוני				חנקן חלבוני		
אמון חופשי	אמיד	אמינו	סה"כ מסיס באתנול	חלבון ציטופלסמטי	סה"כ בלתי מסיס באתנול	
134 ±16	291 ±40	617 ±81	3696 ±170	6925 ±670	28525 ±1560	N ₂₀₀ ^(NO₃) K ₄
106 ±13	259 ±38	644 ±79	4130 ±206	6225 ±600	28375 ±1373	N ₂₀₀ ^(NO₃) K ₂₀₀
498 ±56	3449 ±448	562 ±72	7649 ±311	7650 ±721	33650 ±1620	N ₂₀₀ ^(NH₄) K ₄
122 ±16	1693 ±223	640 ±83	6482 ±286	10666 ±943	30300 ±1581	N ₂₀₀ ^(NH₄) K ₂₀₀

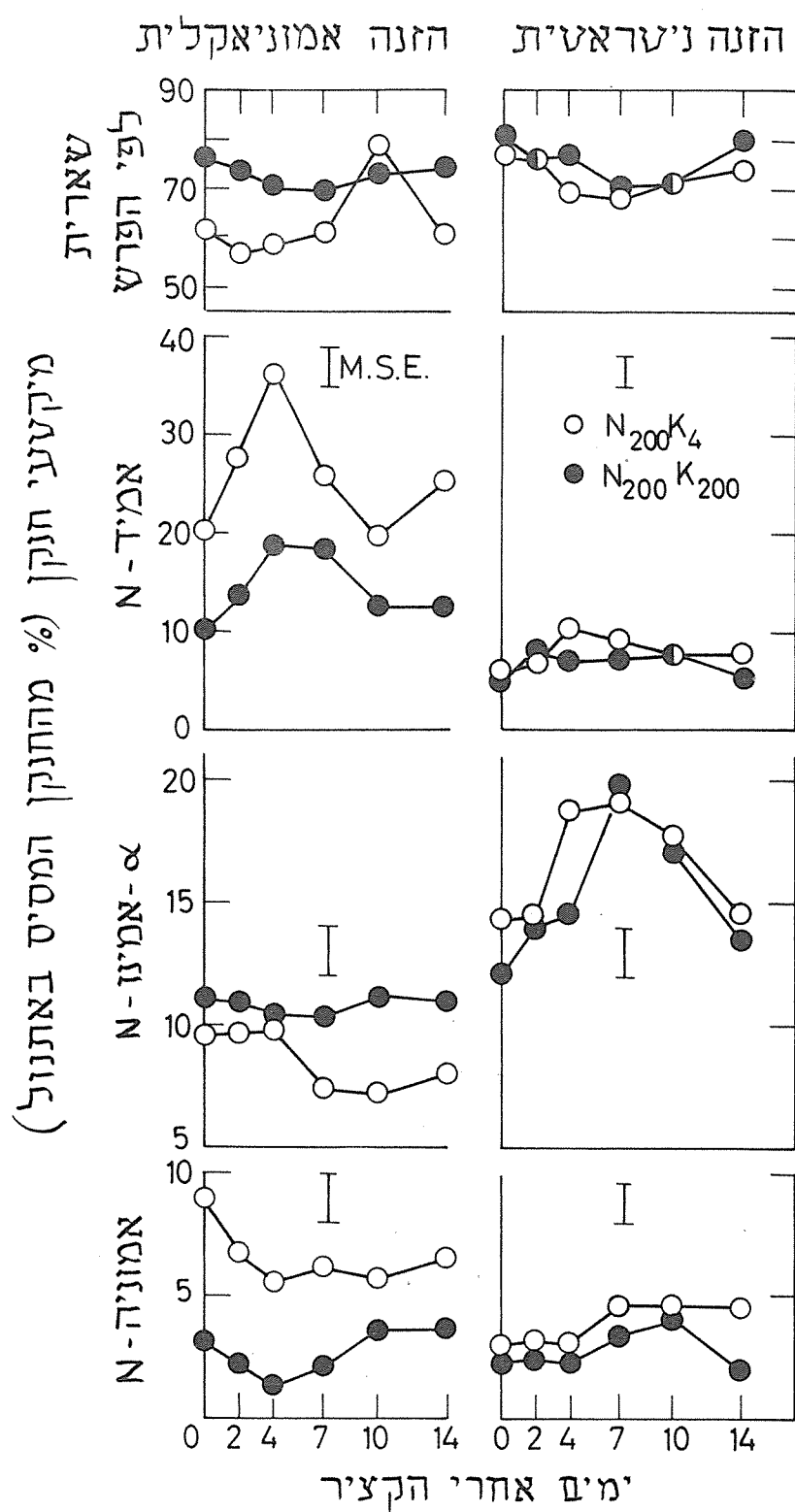
למעט חנקן האמינו היתה התכולה של כל שאר מיקטעי החנקן גבוהה יותר בהזנה אמוניאקלית בהשוואה לניטראטית. ההבדלים בין שני מקורות החנקן היו גדולים יותר במיקטע הבלתי חלבוני בהשוואה לחלבוני. ההפרש בתכולת החנקן של החלבון הציטו-פלסמטי בין היצע האמון והניטראט היה גדול כדי 10 עד 71% ברמות האשלגן הנמוכה והגבוהה בהתאמה. תכולתו של מיקטע זה לא היתה נמוכה באופן מוחלט גם כאשר היחס

בין החנקן לאשלגן היה 50 ($N_{200}K_4$), אך בהזנה אמוניאקלית היא היתה פחותה ב-28.3% ברמת האשלגן הנמוכה בהשוואה לגבוהה.

ההבדלים הגדולים ביותר בין מקורות החנקן ובין רמות האשלגן התרכזו בחנקן האמידי ובחנקן של האמון החופשי. תכולת החנקן האמידי (רובו אספרגין) בהזנה האמוניאקלית היתה גבוהה פי 6.5 ו-11.8 בהשוואה לניטראטית, ברמת האשלגן הגבוהה והנמוכה בהתאמה. בהזנה אמוניאקלית היתה תכולתו גבוהה פי 2 ברמת האשלגן הנמוכה בהשוואה לרמת האשלגן הגבוהה.

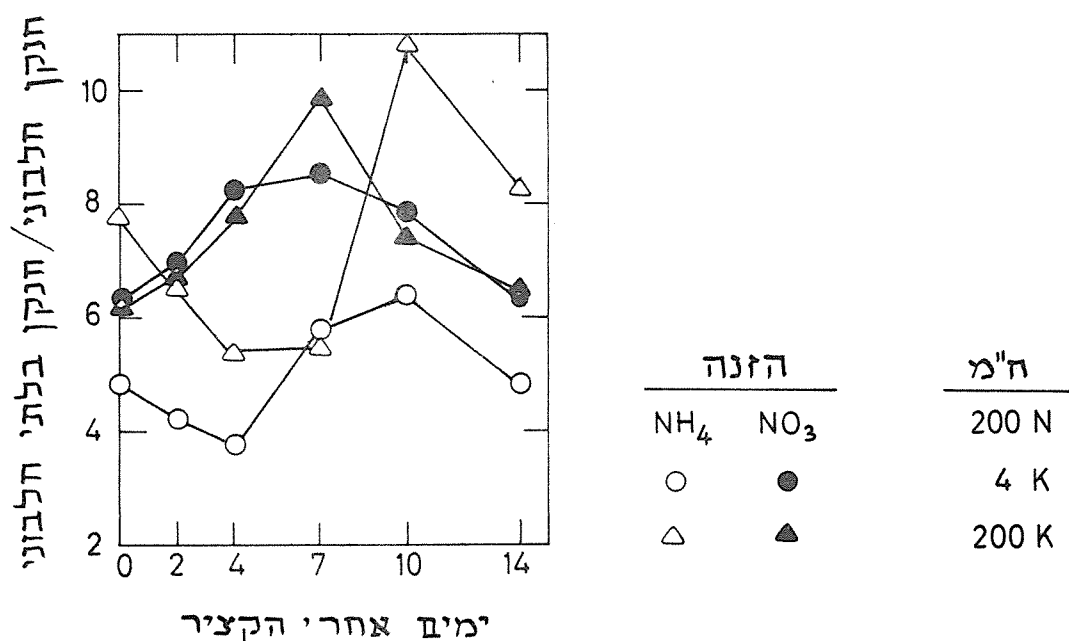
ההבדלים בחנקן של האמון החופשי בין שני מקורות החנקן היו גדולים יותר ברמת האשלגן הנמוכה, ואילו ההבדל בין שתי רמות האשלגן היה גדול הרבה יותר בהזנה האמוניאקלית בהשוואה לניטראטית. התפלגות החנקן בתוך המיקטע הבלתי חלבוני הושפעה גם ממקור החנקן וגם מרמת האשלגן (ציור 26).

הבדלים בין רמות האשלגן נמצאו רק בהזנה האמוניאקלית. אחוז החנקן של האמון החופשי ואחוז החנקן האמידי מסה"כ החנקן המסיס באתנול היו גבוהים כתוצאה מהיצע אשלגני נמוך, מה שאין כן לגבי חנקן האמינו. שארית החנקן המסיס אשר חושבה לפי הפרש היתה בשבוע הראשון אחרי הקציר גבוהה יותר בהיצע של 200 ח"מ אשלגן ב-13.2% בהשוואה להיצע אשלגני של 4 ח"מ. מכאן מתברר כי אם יש יסוד לטענה שעכוב הצמיחה מלווה בהצטברות של חנקן בלתי חלבוני, הרי במקרה זה הדבר קשור להצטברות של האמון החופשי והאספרגין. השפעת מקור החנקן והיצע האשלגן על מטבוליזם החנקן נבדלות באופן מהותי. נראה כי השפעת האמון או הניטראט היא איכותית, שעה שהשפעת האשלגן היא כמותית מעיקרה ובולטת מאוד בהזנה האמוניאקלית (ציור 27).



ציור 26: התפלגות מיקטעי חנקן מסה"כ החנקן המסיס באתנול, והשינויים

בחנקן האמון האמינו והאמידי במהלך 14 ימים אחרי הקציר.

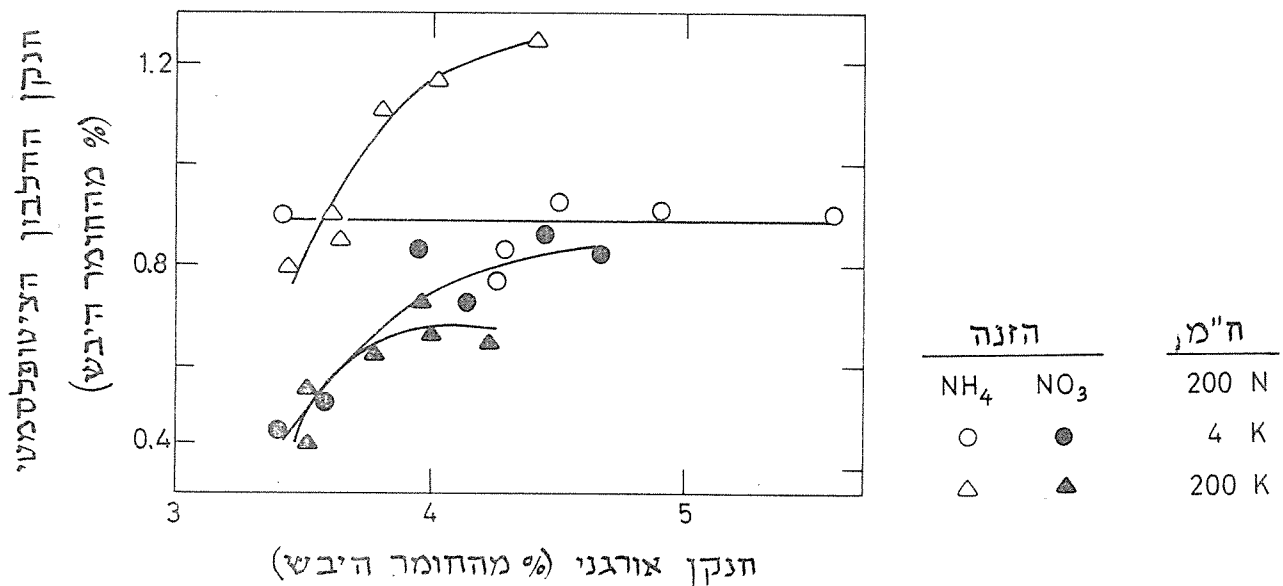


ציור 27: השינויים ביחס שבין מיקטע החנקן החלבוני והבלתי חלבוני במהלך

14 ימי התחדשות.

השפעת מקור החנקן והיצע האשלגן על סה"כ חנקן האמינו היתה קטנה. קביעה כמותית של חומצות האמינו החופשיות הראתה אמנם שינויים בהתאם לטיפולים, אך מבין כל החומצות ראיות לציון שתיים במיוחד. האחת, ארגינין, המהווה פרקורסור לפוטרכסין שהוא אמין טוקסי המצטבר בעקבות מחסור באשלגן. חומצה זו זוהתה בהיצע האמוניאקלי בלבד, אך ריכוזה היה נמוך בשתי רמות האשלגן. השניה, פרולין, חומצה שריכוזה משתנים במהירות כתוצאה ממצבי עקה. בצמחים שהוזנו באמון היתה תכולת הפרולין ביום ה-7 אחרי הקציר, 256 ו-108 מיקרוגרם לגרם חומר יבש ברמה הגבוהה והנמוכה של האשלגן בהתאמה.

צוין כי בהזנה אמוניאקלית היתה תכולת החנקן של החלבון הציטופלסמטי גבוהה יותר בהיצע הגבוה של האשלגן בהשוואה להיצע הנמוך. לעומת זאת, תכולת החנקן האורגני (ההפרש בין סה"כ החנקן והחנקן הניטראטי) היתה גבוהה יותר ברמה הנמוכה של ההיצע האשלגני. הקשר בין חנקן החלבון הציטופלסמטי וכלל החנקן האורגני יכול להצביע בכל נוסחת הזנה על תכולת החנקן הקריטית שלמעלה ממנה נפסקת הצטברות החלבון הציטופלסמטי (ציור 28).



ציור 28: השפעת הזנה אמוניאקלית וניטראטית ושתי רמות של אשלגן על

הקשר בין תכולת החנקן האורגני ותכולת החנקן של החלבון הציטו-

פלסמטי (תכיפות הקציר: 14 יום). שגיאות התקן של הממוצעים היו 5.3% ו-10.3% לחנקן האורגני ולחנקן החלבון הציטופלסמטי בהתאמה.

בשלוש מתוך ארבע נוסחאות ההזנה נמצא קשר חיובי בין תכולת החנקן האורגני

ובין החנקן של החלבון הציטופלסמטי. התכולה הנמוכה ביותר של החנקן האורגני

בניסוי זה היתה 3.4% מהחומר היבש, והיא לא היתה שונה בהזנה האמוניאקלית

מההזנה הניטראטית. במצב זה היתה התכולה של חנקן החלבון הציטופלסמטי גבוהה

יותר בהזנה האמוניאקלית מאשר בניטראטית, אך היא לא היתה תלויה בהיצע האשלגן

(ציור 28). לעומת זאת, נמצאה השפעה של היצע האשלגן על הקשר בין החנקן האורגני

ובין החנקן של החלבון הציטופלסמטי בתנאי ההזנה האמוניאקלית. הצטברות של חנקן

אורגני מעל 3.4% מהחומר היבש לא שינתה את תכולת החנקן של החלבון הציטופלסמטי

בהזנה אמוניאקלית המשולבת עם רמת אשלגן נמוכה, אך העלתה את תכולתו ברמת

האשלגן הגבוהה עד ריכוז חנקן אורגני של 4.4%. העדר תגובה בצורה של הצטברות

חלבון ציטופלסמטי ברמת האשלגן הנמוכה מראה כי תכולת חנקן אורגני הגבוהה מ-3.4%

משולה לקליטת חנקן בעודף שכתוצאה ממנה יש הצטברות גדולה של מיקטעים בלתי

חלבוניים. מהאמור לעיל אנו מניחים כי ליקויים בצמיחה על גבי מצע המכיל ריכוז

גבוה של חנקן אמוניאקלי וריכוז נמוך של אשלגן נובעים מהצטברות של אספרגין

ואמון החופשי ולא ממחסור של חלבון ציטופלסמטי.

ניסוי 8

3.8 מסלולי ההתפתחות של החייץ

מטרת הניסוי היתה לעקוב אחר מהלך התפתחותו של חייץ מראשית היווצרותו ועד לתמותתו ולדון בהשפעת החנקן על גורלו לאור מסלולי התפתחות אלטרנטיביים העומדים לרשותו.

3.8.1 מסלולי התפתחות אלטרנטיביים של החייץ מקציר ועד קציר

א. חייצים חדשים (ציור 30)

חייצים חדשים עשויים להמנות לאחר הקציר העוקב על הסוגים הבאים:

1. חייצים בלתי קצורים (A): במידה וראשית התפתחותם של החייצים החדשים חלה בסמוך לקציר לא יעמוד לרשותם הזמן המספיק על מנת שטרפיהם יגביהו מעל מישור החיתוך. כתוצאה מכך הם ישתייכו לסוג החייצים הבלתי קצורים. קיימות סיבות נוספות בעטיין נקבל תוצאה דומה. האחת, במידה והחנקן מצוי במחסור ושיעור הצמיחה חלש. השני, במידה והחייץ יחל להתפתח זמן קצר בלבד לפני התמינות הקדקד של חייץ האם. במקרה זה צפוי עיכוב בגדילת החייץ השניוני בגלל התפתחות השלטון הקדקדי.

2. חייצים מתארכים (B): במידה והתפתחות החייץ מתחילה זמן קצר לאחר קצירו של חייץ האם והחנקן אינו במחסור, עשוי החייץ החדש להשיג את מישור החיתוך, ולאחר הקציר הוא יסוג כחייץ מתארך.

3. חייצים רפרודוקטיבים (C): במידה ושיעור הגדילה מהיר מאוד או אם הקציר לא יהיה תכופ, עשוי הקדקד להתמין וגבעולו יתחיל להתארך עוד טרם הקציר העוקב. במקרה זה יעבור החייץ החדש ישירות לקבוצת החייצים הרפרודוקטיבים.

ב. חייצים מתארכים (ציור 30)

חייץ השומר על כושר התארכותו אחרי הקציר יכל להמשיך ולהתפתח במסלולים

הבאים:

1. לחייץ מתארך (D): במידה והקדקד לא התמין, או שהתמין וגבעולו טרם

התארך, או שהגבעול התחיל להתארך אך היה ביום הקציר נמוך ממישור החיתוך וטרפיו

לא הגיעו עדיין לחשיפה מלאה, ימשיך החייץ להיות מסווג כחייץ מתארך.

2. לחייץ רפרודוקטיבי (E): הקדקד התמין והגבעול התארך מעל מישור החיתוך.

חייץ כזה יסווג אחרי קצירתו במסגרת החייצים הרפרודוקטיבים.

3. לחייץ חדש (F): כל עוד קדקדו לא התמין עשוי החייץ המתארך לפתח חייצי

משנה מבסיסו.

ג. חייצים רפרודוקטיבים (ציור 30)

גורלו של חייץ רפרודוקטיבי הנקצר מתחת לקדקד נחרץ, והוא יוצא מהמערכת (G).

בעקבות הסרת הקדקד עשויים נצני התחדשות בבסיסו של הגבעול להתפתח לחייצים שניוניים

אשר יסווגו כחייצים חדשים (H).

החייצים המתפתחים במסלולים F ו-H מייצגים את דור ההמשך.

3.8.2 ניתוח כמותי של מסלולי ההתפתחות

השיטה בה נקטנו היתה התאמת קווי רגרסיה בין מס' חייצים הנמנים על סוג

מסוים לאחר הקציר הראשון והשני, ובין מספרים או מספר חייצים המשתייכים לסוג אחר,

מיד לפני, או אחרי הקציר השני והשלישי. לצורך הדגמה נתאר את הניתוח בטיפול

ללא חנקן (No) מניסוי 4 (ציור 29).

97.5% מהחייצים החדשים אשר התפתחו אחרי הקציר הראשון והשני עברו בגבהם

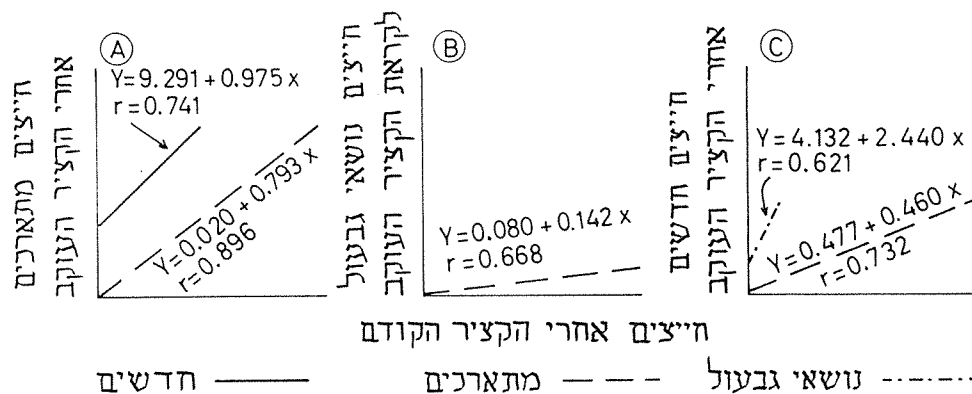
את מישור החיתוך, כשקדקדם מצוי עדיין בסמוך לפני הקרקע (ציור 29 A). חייצים

אלה המשיכו איפוא להתארך לאחר שנקצרו. קו הרגרסיה נפגש באורדינטה בנקודה גבוהה

מראשית הצירים, כשהסיבה לכך היא שחלק מהחייצים אשר סווגו קודם לכן כמתארכים

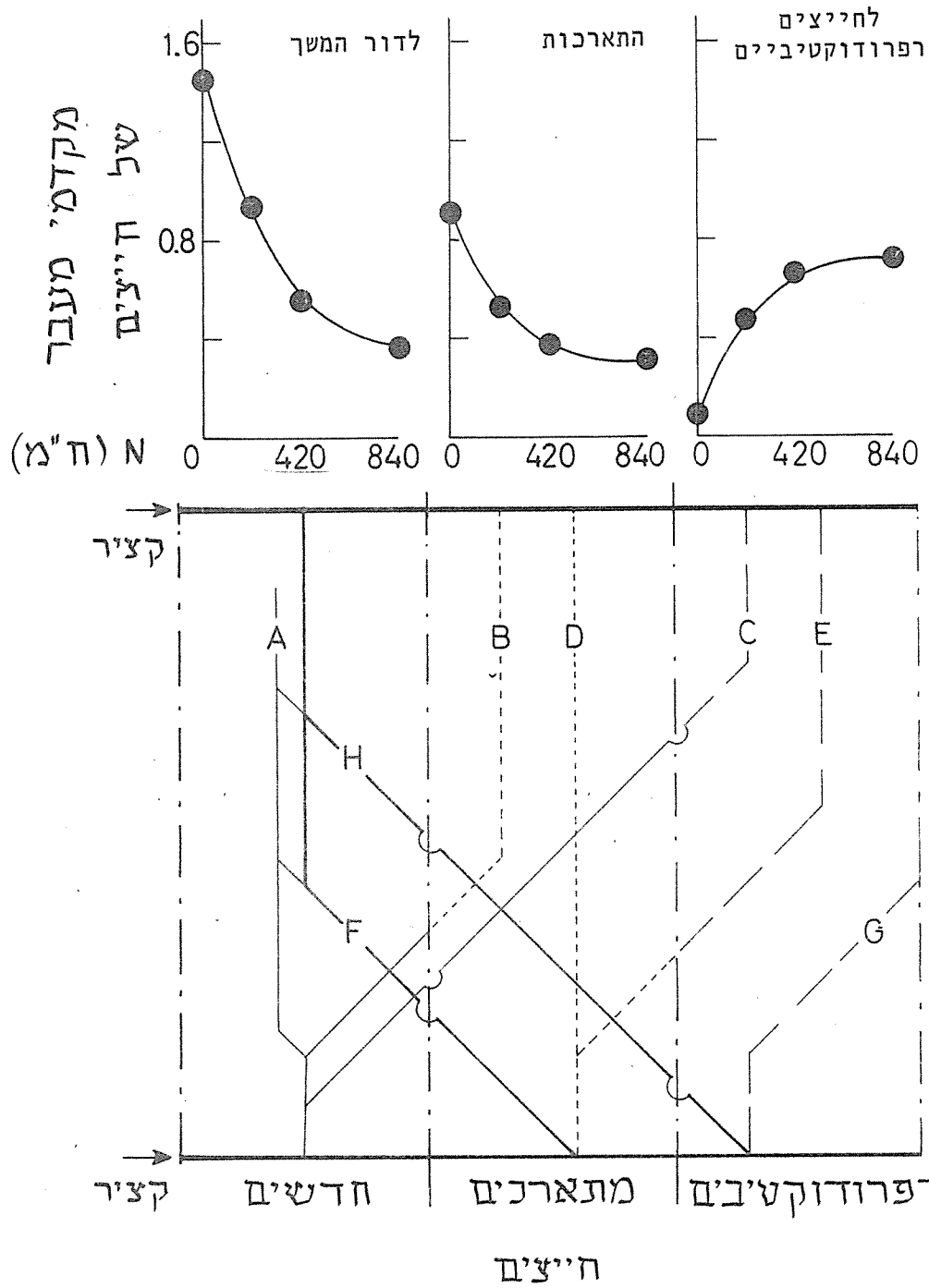
שמרו על כושר התארכותם. שיפוע הקו המתאר את הקשר בין מספר החייצים המתארכים בשני הקצירים הראשונים (1, 2) ובין מספרם בשני הקצירים האחרונים (2, 3) היה קטן מ-45, כתוצאה מהתמיינות קדקדים בחלק מהחייצים המתארכים וצמיחת גבעוליהם בזמן שעבר בין שני קצירים עוקבים. נוסחת הקו מראה כי 79.3% מהחייצים המתארכים המשיכו להמנות על סוג זה גם לאחר הקציר העוקב, והיתר הצמיחו גבעולים. מספר המתארכים לאחר כל קציר יהיה אם כן הסכום של החייצים החדשים אשר נקצרו והחייצים הממשיכים להתארך בפעם השניה לפחות.

קו הרגרסיה המתאר את הקשר בין מס' החייצים המתארכים ובין מס' החייצים הרפרודוקטיבים יוצא מראשית הצירים (ציור B 29). משמעות הדבר היא כי כל החייצים הרפרודוקטיבים עברו במהלך התפתחותם דרך קבוצת המתארכים. במקרה שלפנינו לא נמצא מעבר ישיר מחייץ חדש לחייץ רפרודוקטיבי בתחום הזמנים שבין שני קצירים עוקבים בגלל מחסור בחנקן.



ציור 29: רגרסיות בין מספר חייצים מסוגים שונים (ממוצע משלושה קצירים עוקבים בטיפול No, $n=15$).

- (A) בין החדשים או המתארכים לאחר קצירים 1, 2 ובין המתארכים אחר קצירים 2, 3.
- (B) בין המתארכים כנ"ל, ובין החייצים נושאי גבעול לקראת קצירים 2, 3.
- (C) בין החייצים נושאי גבעול או המתארכים כנ"ל ובין החדשים אחר קצירים 2, 3.
- השיפועים של שני קווי הרגרסיה המתארים את מקורותיהם של החייצים החדשים הראו כי כושר החיוץ מבסיסי הגבעולים היה גדול בהרבה בהשוואה לאתרי החיוץ



ציור 30: מסלולי התפתחות אלטרנטיביים ומקדמי המעבר של חייצים (ממוצעים)

משלושה קצירים בארבע רמות חנקן).

בבטיסי החייצים המתארכים (ציור C 29). החישוב הראה כי מקדם החיץ היה 2.44 ו-0.46 מבטיסי החייצים הרפרודוקטיבים והמתארכים בהתאמה. בניסוי זה לא נמצאו הסתעפויות בבטיסו של חיץ צעיר אשר טרם נקצר.

בצמחים שהוזנו ברמות החנקן הגבוהות (210, 420 ו-840 ח"מ); בגלל הריבוי במספר החייצים ובגלל הצורך לטפל באותם צמחים במשך 3 מחזורי קציר היו קשיים בזיהוי של מקור החייצים החדשים. לכן, בדגם המתאר את מעבר החייצים מסוג אחד למשנהו נציג את מקדם החיץ הממוצע מהחייצים המתארכים והרפרודוקטיבים.

ניסוי נוסף ייוחד לשם בירור כושר החיץ מבטיסו של הגבעול והגורמים המשפיעים עליו.

3.8.3 מקדמי המעבר בין סוגים של חייצים

אחוז החייצים אשר נמנו על סוג כל שהוא והוגדרו לאחר הקציר העוקב כסוג אחר יוצגו כמקדמים דלקמן (ציור 30):

(1) מקדם המעבר הממוצע מחייצים חדשים (C) ומתארכים (E) לחייצים רפרודוקטיבים:

$$\frac{\text{מס' חייצים רפרודוקטיבים לפני הקצירים העוקבים (2, 3)}}{\text{מס' חייצים חדשים ומתארכים אחרי הקצירים הקודמים (1, 2)}}$$

(2) מקדם כושר ההתארכות הממוצע מחייצים חדשים (B) ומחייצים אשר התארכו פעם אחת לפחות (D):

$$\frac{\text{מס' חייצים מתארכים אחרי הקצירים העוקבים}}{\text{מס' חייצים חדשים ומתארכים אחרי הקצירים הקודמים}}$$

(3) מקדם החיץ מחייצים מתארכים (F) ורפרודוקטיבים (H):

$$\frac{\text{מס' חייצים חדשים אחרי הקצירים העוקבים}}{\text{מס' חייצים מתארכים ורפרודוקטיבים אחרי הקצירים הקודמים}}$$

מקדם המעבר לחייצים רפרודוקטיבים הולך וגדל ומקדם כושר ההתארכות פוחת עם העליה בהיצע החנקן. התוצאה הישירה ממהלך התפתחות זה באה לידי ביטוי ביצור החייצים החדשים. מקדם החיץ ירד עם עליית ההיצע של החנקן בתמיסות המזון.

מקדם החיוץ בטיפול ללא חנקן (No) היה הגבוה ביותר על אף העובדה שמספר החייצים הכללי בטיפול זה היה נמוך בהרבה בהשוואה למספרם בשלושת טיפולי החנקן האחרים.

ניסוי 9

3.9 התחדשות אחרי הקציר בהקשר למבנה הקמה, התארכות הטרפים והחיוץ

בקשנו לברר האם קצב התארכותם של הטרפים המתחדשים בתקופה הראשונה של ההתחדשות (עד TNCmin) עשוי להשפיע על כושר החיוץ בתקופה השנייה (אחרי TNCmin). על-ידי העלאתו או הורדתו של גובה הקציר ובאמצעות צרופי הזנה חנקנית ואשלגנית שערנו כי ניתן לקבל התפלגות שונה במספר החייצים אשר יקצרו מעל או מתחת לקדקד, ולקבל בהתאם לכך שטחי עלים שאריתיים שונים.

3.9.1 כלל החייצים ביום הקציר והתפלגותם לנושאי וחסרי גבעול מאורך

סה"כ החייצים לעציץ ביום הקציר היה גדול יותר כאשר נקצרו הצמחים מידי שבועיים בגובה של 6 ס"מ והוזנו ברמה הגבוהה של האשלגן, בהשוואה לרמה השנייה של כל גורם בהתאמה (טבלה 9).

טבלה 9: מספר חייצים לעציץ ואחוז חייצים חסרי גבעול ביום הקציר
(תקופת הגדילה: 56 יום, הזנה אמוניאקלית - 200 ח"מ N, ושתי רמות של אשלגן, ממוצעי 6 חזרות).

טיפולים		סה"כ חייצים	F	% חייצים חסרי גבעול מאורך	F
תכיפות הקציר (ימים)	14	106	41.8 ^{xx}	70	11.3 ^{xx}
	28	84		52	
גובה הקציר (ס"מ)	6	105	36.2 ^{xx}	61	2.85 ^{N.S}
	12	85		61	
הזנה אשלגנית (ח"מ)	200	111	88.7 ^{xx}	40	544.8 ^{xx}
	4	79		82	

השפעת שלושת גורמי הניסוי על מספר החייצים היא אדיטיבית. השוואות בין שתי רמות של גורם אחד בנוכחות שני הגורמים האחרים הראו כי ההשפעות של תכיפות הקציר וגובהו על סה"כ החייצים היו דומות אך נמוכות מהשפעת ההזנה האשלגנית. אחוז החייצים שגבעולם ביום הקציר עדיין לא התארך היה גבוה יותר בצמחים שהוזנו ברמת האשלגן הנמוכה ובצמחים שנקצרו בתכיפות. בתוך כל אחת מתכיפויות הקציר ורמות האשלגן לא נמצאה השפעה של גובה הקציר על אחוז החייצים הנ"ל. גם בהקשר זה נמצא כי השפעת ההזנה האשלגנית היתה גדולה מהשפעת תכיפות הקציר. השפעתה של תכיפות הקציר על סה"כ החייצים היתה דומה להשפעתה על אחוז החייצים חסרי הגבעול. כאשר הצמחים נקצרו מידי 14 יום היו סה"כ החייצים ואחוז החייצים חסרי גבעול גבוה יותר בהשוואה לצמחים שנקצרו מידי 28 יום. ההשפעות של גובה הקציר על סה"כ החייצים ואחוז חסרי גבעול מביניהם, אינן תואמות. קציר בגובה נמוך הביא לעליה בסה"כ החייצים, אך לא השפיע על התפתחות הגבעולים. ברמת האשלגן הגבוהה היה מס' החייצים הכללי גדול יותר, אך אחוז החייצים המסוגלים להתארך אחרי הקציר היה גבוה יותר ברמת המחסור של האשלגן דווקא.

מתוך כך ברור כי תנאים אשר יביאו לידי שטח עלים שאריתי גדול יותר (דוגמת הקציר הגבוה), או תנאים אשר יאפשרו התפתחותו של שטח כזה במהירות, אינם בהכרח התנאים המעודדים חיוץ.

מספר החייצים שלפני ואחרי התארכות הגבעול הושפע על-ידי הטפולים במהלך תקופת ההתבססות (2.3). מס' הגבעולים לעציץ נע בין 5 ל-80, ומס' החייצים בהם הגבעול טרם התארך נע בין 30 ל-75. על מנת לקבוע באיזו מידה מושפעים ההתארכות והחיוץ על-ידי מבנה הקמה ביום הקציר, יש לבטא את הדבר על בסיס אחיד המושפע מכל גורמי הניסוי. התברר כי היחס: $\frac{\text{מס' חייצים לפני התארכות הגבעול}}{\text{מס' חייצים אחרי התארכות הגבעול}}$ הוא המתאים ביותר למטרה זו. יחס זה היה מתוחם בין 0.3 ל-15.5, ובקביעתו קיימת השפעת גומלין ממעלה שניה: תכיפות קציר \times גובה קציר \times הזנה אשלגנית, בערך F השווה ל-16.47^{xx}. היחס המירבי התקבל מצרופ של קציר תכוף ונמוך המשולב בהזנת חסר של אשלגן, ולהיפך.

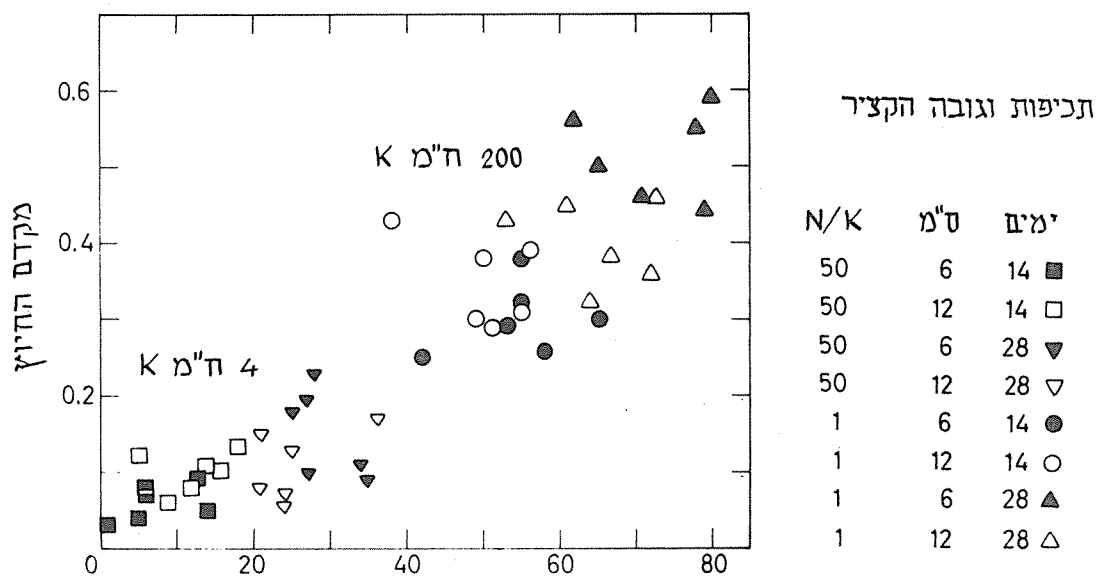
3.9.2 הקשר בין התארכות הטרפים והחיוץ

לאחר הקציר נאספו במשך שבוע נתונים על שיעור ההתארכות של הטרפים ועל התפתחות חייצים חדשים. שיעור ההתארכות של הטרפים המתחדשים מעל מישור החיתוך בוטא כממוצע יומי מ-4 הימים הראשונים אחרי הקציר. התפתחות החייצים החדשים בוטאה כמקדם החיוץ: מס' חייצים חדשים ביום ה-7 אחרי הקציר
סה"כ חייצים ביום הקציר

מקדם זה משקף את מס' החייצים העשויים להתפתח מבסיסו של חיוץ אם, וגטטיבי או רפרודוקטיבי במהלך 7 הימים הראשונים אחרי הקציר.

ראשית, בקשנו לאמת בעשב רודס את ההנחה כי ככל שמסירים מספר גדול יותר של קדקדים כן גדל מספר החייצים החדשים (ציור 31).

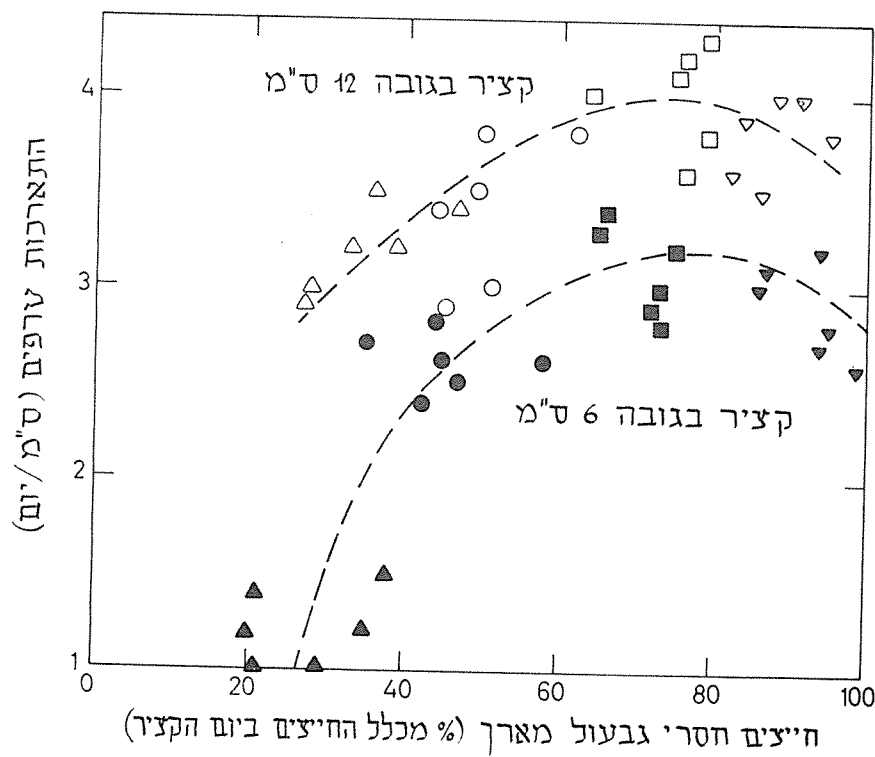
נמצא קשר חיובי בין אחוז החייצים נושאי גבעול ביום הקציר ובין מקדם החיוץ 7 ימים אחרי הקציר. ניתן להבחין בשתי אוכלוסיות של משתנים בהתאם לרמת האשלגן, כאשר מקדם החיוץ נע בין 0.03 ל-0.23 ומ-0.25 ועד 0.59 ברמה הנמוכה והגבוהה של האשלגן בהתאמה.



חייצים נושאי גבעול מאריך (%) מכלל החייצים ביום הקציר

ציור 31: הקשר בין אחוז החייצים נושאי גבעול ביום הקציר ובין מקדם החיוץ ביום ה-7 אחרי הקציר (נתונים משתי תכיפויות, שני גבהי קציר ושתי רמות הזנה של אשלגן).

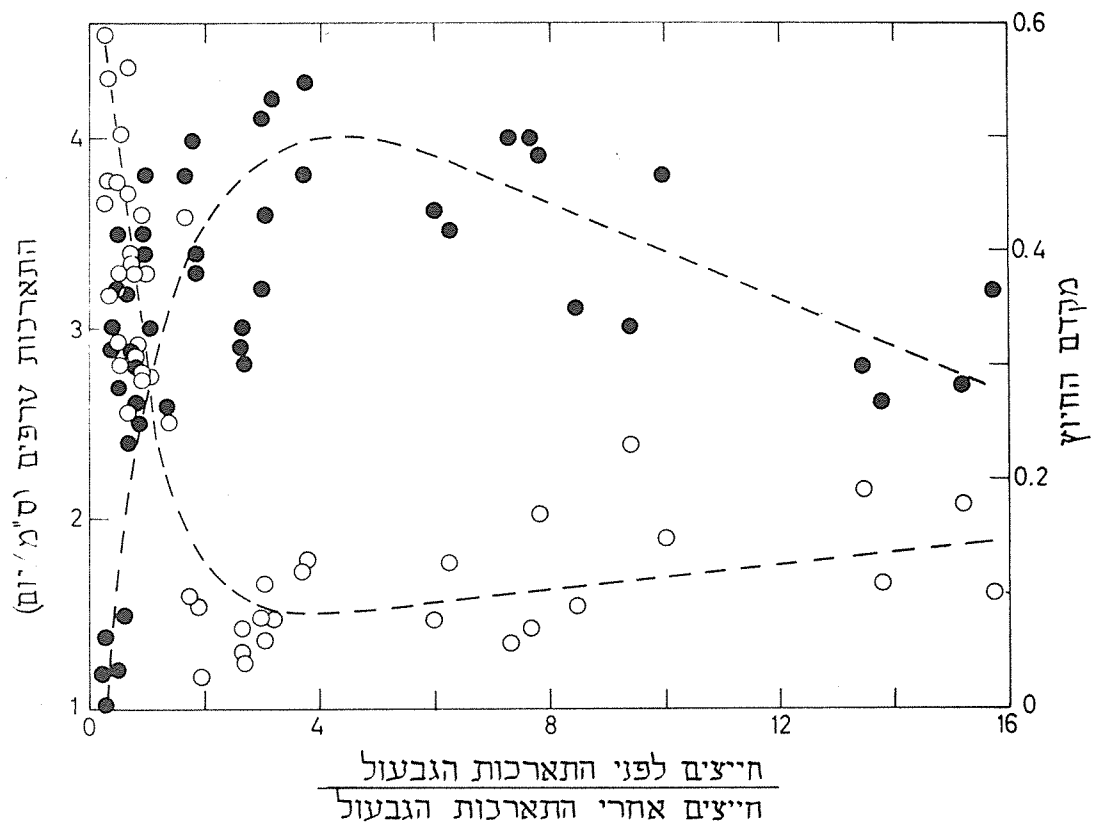
בתוך כל רמה של אשלגן השתייכו הערכים הגבוהים של מקדם החיוץ לצמחים אשר נקצרו מידי 28 יום, והנמוכים השתייכו לצמחים שנקצרו פעמיים במשך תקופה זו. משמע, שכושר החיוץ של צמח אשר אינו נקצר בתכיפות, עשוי אפילו להיות גדול יותר, אך בכל מקרה לא נפל מכושר החיוץ של צמח אשר נקצר בתכיפות גדולה ממנו. הגורם השלישי בניסוי, גובה הקציר, משפיע אמנם על סה"כ החייצים, אך השפעה זו אינה נובעת מאחוז החייצים נושאי גבעול מאורך, שכן אלה היו דומים בצמחים שנקצרו בגובה של 6 או 12 ס"מ (טבלה 9). טיפולי הניסוי השפיעו על צמיחת הטרפים ב-4 הימים הראשונים אחרי הקציר. ההבדלים בשיעורי ההתארכות היומיים היו גדולים מאוד ונעו בין 1 ועד 4.3 ס"מ ליום (ציור 32), (תמונות 35-38).



ציור 32: הקשר בין אחוז החייצים חסרי גבעול ביום הקציר ובין שיעור ההתארכות היומי הממוצע של הטרפים בארבעת הימים הראשונים אחרי הקציר (נתונים משתי תכיפויות, שני גבהי קציר ושתי רמות הזנה של אשלגן, המיקרא כמו בציור 31).

ניתן להבחין בשתי אוכלוסיות של נתונים הנבדלות בהתאם לגבהי הקציר. שיעורי ההתארכות הגבוהים מקורם בצמחים שנקצרו בגובה של 12 ס"מ, בהם שטח העלים השאריטי היה גדול בהרבה מאשר בצמחים אשר נקצרו בגובה של 6 ס"מ. שיעורי ההתארכות הקטנים ביותר בכל אחד מגבהי הקציר היו מטרפי החייצים אשר נקצרו מידי 28 יום והוזנו ברמת האשלגן הגבוהה. שיעורי ההתארכות הגדולים ביותר היו של טרפי הצמחים שנקצרו מידי שבועיים והוזנו ברמת האשלגן הנמוכה. ברור אם כן כי רמת מחסור של אשלגן או יחס גבוה בין חנקן אמוניאקלי לאשלגן בתמיסת המזון לא עכבו את קצב התארכות הטרפים בימים הראשונים שאחרי הקציר.

הצבת שיעורי ההתארכות של הטרפים מול מקדמי החיוץ אינה מצביעה על קשר ביניהם. כאשר נציב אותם כפונקציה של היחס בין מס' החייצים שלפני ואחרי התארכות הגבעול, נמצא כי מבנה הקמה ביום הקציר משפיע על שיעור התארכות הטרפים באופן הפוך מהשפעתו על מקדם החיוץ (ציור 33).



ציור 33: שיעורי ההתארכות של הטרפים ומקדמי החיוץ כפונקציה של יחס

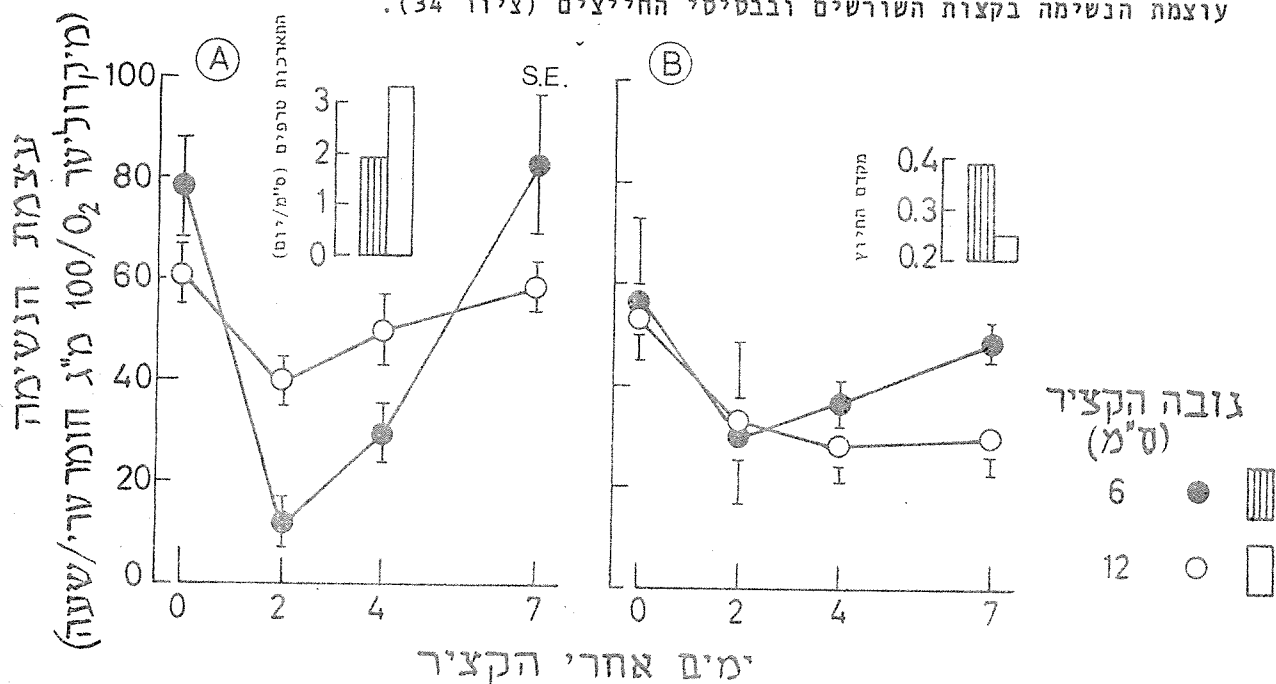
החייצים שלפני ואחרי התארכות הגבעול ביום הקציר.

● התארכות טרפים ○ מקדם החיוץ.

כאשר היחס בין החייצים שלפני ואחרי התארכות הגבעול ביום הקציר היה קטן מאוד (עד 0.6), היה שיעור ההתארכות של טרפי החייצים השומרים על כושר התחדשותם, איטי: 1.5 ס"מ/יום. במצב זה חושב מקדם חיוץ גבוה: 3.8-4.3 חייצים חדשים/חייץ קיים ביום הקציר.

כאשר מספר החייצים השומרים על כושר התארכות גדל עד פי 3 ממספר החייצים נושאי גבעולים, וככל ששטח העלים שאריתי של חייצים אלה היה גדול אף הוא, כן הוצאה התארכות הטרפים בימים הראשונים אחרי הקציר וירד כושר החיוץ.

כתוצאה מהאמגר לעיל התעוררה השאלה באיזו מידה קשורה הפעילות המטבולית עם התארכות הטרפים והחיוץ, וכיצד היא מושפעת מקציר בגבהים שונים. לשם כך נבדקה עוצמת הנשימה בקצות השורשים ובבסיסי החייצים (ציור 34).



ציור 34: השפעת גובה הקציר על נשימת השורשים (A) ובסיסי החייצים (B)

(ערכים ממוצעים לשתי תכיפיות קציר ושתי רמות אשלגן בהזנה

אמוניאקלית).

בשורשים היתה נפילה חדה בקליטת החמצן ביום השני אחרי קציר בגובה 6 ס"מ,

וירידה מתונה בלבד בעקבות קציר בגובה 12 ס"מ (ציור A 34). לאחר מכן עלתה

עוצמת הנשימה והגיעה ביום ה-7 לשיעור הדומה לזה שהיה ביום הקציר. עקת הקציר

השתקפה לא רק בירידת הפעילות המטבולית בשורשים, אלא גם בשיעור ההתארכות של

הטרפים בארבעת הימים הראשונים אחרי הקציר. ככל שעקת הקציר היתה חריפה יותר

(קציר בגובה של 6 ס"מ), כן פחת שיעור ההתארכות של הטרפים מ-3.3 ועד 1.9 ס"מ ליום, בקציר הגבוה והנמוך בהתאמה.

תגובת בסיסי החיזים להסרת הנוף בשני הגבהים היתה שונה מזו שנמצאה בשורשים, והתבטאה בעליית העוצמה של הנשימה לאחר הירידה שקדמה לה. החל מהיום ה-2 לאחר הסרת הנוף נמצאה עליה בעוצמת הנשימה של בסיסי החיזים אשר נקצרו בגובה של 6 ס"מ, שעה שבסיסיהם של חיזים אשר נקטמו בגובה של 12 ס"מ לא הראו זאת. ההבדלים בעוצמת הנשימה של בסיסי החיזים ביום ה-7 אחרי הקציר בין שני גבהי הקציר באו לידי ביטוי במקדמי החיוץ המחושבים ליום זה, שהיו גבוהים בקציר הנמוך ב-50% בהשוואה לקציר הגבוה (ציור B 34).

קבוצת צמחים נוספת (קציר מידי שבועיים והזנה אשלגנית גבוהה) נקצרה בגובה של 2 ס"מ. קציר בגובה זה גורם להסרת הטרפים בשלמותם גם בחיזים הוגטטיבים, והחיץ נקטם במקום כל שהוא לאורך הנדנים של העלים החשופים. השלף הנותר אחר קציר כה נמוך הוא חסר רקמה עלותית לחלוטין, ולא זו בלבד, אלא שהתפתחות שטח עלים משלף שכזה היתה איטית הרבה יותר בהשוואה לצמח הנקצר גבוה. הסיבה היא שהמריסטמות האחראיות על התארכות הטרפים הוסרו בקציר, וכל התפתחות שטח עלים מוגבלת איפוא לחשיפת הטרפים המחליפים. שבוע ימים לאחר הקציר החריף נספרו החיזים החדשים לעציץ (טבלה 10) (תמונה 39).

טבלה 10: מספר חיזים חדשים לעציץ, 7 ימים אחרי קציר בשלושה גבהים.

גובה הקציר (ס"מ)	2	6	12
חיזים חדשים לעציץ	6 ± 2	52 ± 3	37 ± 4

מספר החייצים אשר התפתחו במשך שבוע בבסיס השלף שנקצר בגובה של 2 ס"מ היה נמוך בהרבה בהשוואה לקצירים שנערכו במישור גבוה יותר. בעקבות הקציר החריף מתקיים מצב בו כושר חיוץ ירוד מצוי בבסיסם של חייצים חסרי שטח מטמיע יעיל אשר קצב התפתחותו איטי גם הוא. מימצא זה מצוי בניגוד לתוצאות אשר התקבלו בצמחים שנקצרו בשני הגבהים האחרים, שכן סה"כ החייצים היה רב יותר בצמחים שנקצרו בגובה של 6 ס"מ בהם שטח העלים השאריטי היה קטן בהשוואה לצמחים שנקצרו בגובה של 12 ס"מ (טבלה 9).

האמור לעיל מעורר את השאלה, האם ובאיזו מידה מושפעת הפיכת ניצנים לחייצים מגדלו של השטח המטמיע.

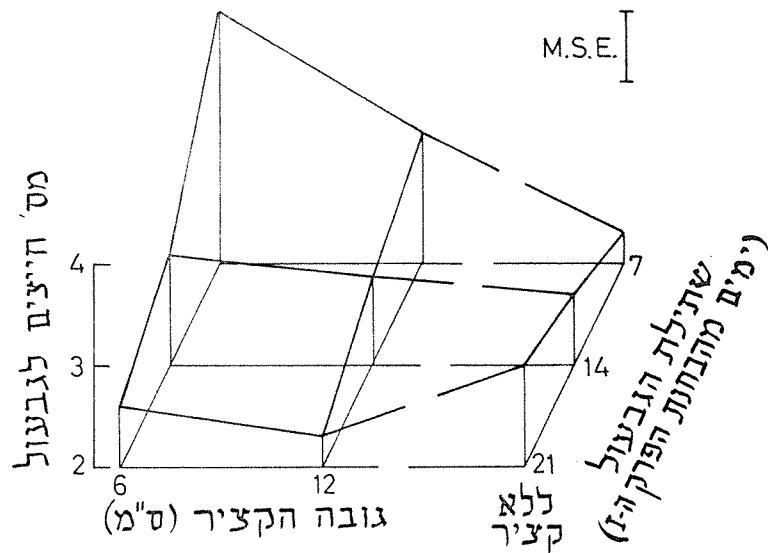
3.10 החיוץ מבסיס הגבעול

מטרת הניסויים שיתוארו בפרק זה היתה לברר סיבות לשינויים בכושר החיוץ בעקבות קצירים בתכיפיות ובגבהים שונים.

ניסוי 10 אי

3.10.1 השפעת גיל הגבעול וגובה קצירתו על התפתחות חייצים שניוניים מבסיסו

הוזכר כי חייצים וגטטיבים המתחדשים אחרי הקציר משפיעים על כושר החיוץ (3.9.2). במטרה למנוע זאת נבדק כושר החיוץ בגבעולים מנותקים. נערך מעקב יומי אחר התארכות גבעולים של צמחי אם. עם הבחנת הפרק המתארך הראשון סומנו הגבעולים בתוית. 7, 14 ו-21 יום אחרי זיהוי הפרק הראשון נותקו הגבעולים על שורשיהם והחייצים אשר התפתחו מהם קודם להן (בשלב הוגטטיבי) הוסרו. הגבעולים המנותקים נשתלו מחדש ונקצרו באותו זמן בגובה של 6 או 12 ס"מ או שלא נקצרו כלל. 28 יום לאחר השתילה נמנו החייצים אשר התפתחו מבסיסו של כל גבעול. נמצא שכושר החיוץ בבסיסם של גבעולים אשר נשתלו 7 ימים לאחר הופעת הפרק הראשון הושפע מהקציר ומגבהו (ציור 35).



ציור 35: השפעת מועד השתילה של הגבעול (ימים מהבחת הפרק הראשון) והשפעת גובה הקציר על כושר החיוץ (תקופת הגדילה 28 יום, ממוצעים מ-15 חזרות).

כאשר גבעולים אלה לא נקצרו עם שתילתם, התפתחו עד למועד הספירה 2.3 חייצים במוצע לגבעול. כושר החיוץ עלה ל-3.3 ו-4.5 חייצים לגבעול בעקבות קצירים בגובה של 12 ו-6 ס"מ בהתאמה. בגבעולים אשר נשתלו אחרי 14 ימים נחלשה מאוד התגובה לקציר וחדלה מלהתקיים כאשר הגבעולים נשתלו 21 יום אחרי הבחנת הפרק הראשון. בגבעולים אשר לא נקצרו נראית ירידה בכושר החיוץ ככל שהגבעול נשתל בעודו צעיר יותר.

בגבעולים אשר נשתלו 3 שבועות לאחר הופעת הפרק הראשון ונקצרו בגובה של 12 או 6 ס"מ, היה מספר החייצים החדשים 2.3 ו-2.6 בהתאמה. לעומת זאת, התפתחו במוצע 3 חייצים חדשים מבסיסו של גבעול בלתי קצור. תופעה זו היתה בלתי צפויה ולכן התיחסנו אליה ביתר פירוט בניסוי הבא.

ניסוי 10 ב'

תחומי הגיל של הגבעולים וגבהי הקציר היו רחבים יותר, וטיפול הניסוי הנוכחי נבחרו על בסיס שונה בהשוואה לניסוי הקודם. מספר פרקי הגבעול ביום השתילה והפרק הנקצר או מיקומו של החיתוך באזורים שונים של פרק מסוים שימשו מדדים לגיל הגבעול וגובה הקציר בהתאמה.

גבעולים בני 2 עד 6 פרקים נותקו מצמחי האם ונשתלו כמתואר בניסוי הקודם.

עם השתילה נקצרו הגבעולים באמצעיתו של הפרק הראשון וכן במרכז הפרק השני או השלישי או שלא נקצרו כלל. בגבעולים אחרים נערך הקציר בשני מקומות נוספים של הפרק הראשון: (1) 2 ס"מ מבסיס הגבעול ו-(2) בצמוד ומתחת למפרק שבין הפרק הראשון והשני (ציור 36).

בגבעולים בעלי 2 פרקים ביום השתילה נמצאה ירידה בכושר החיוץ עם העליה בגובה הקציר מאמצע הפרק הראשון לאמצע הפרק השני. כאשר גבעולים אלה נשתלו מבלי להקצר לא התפתחו מבסיסם חייצים שניוניים עד מועד הספירה שהיה 28 ימים אחרי השתילה. גם בגבעולים אשר נשאו 3 פרקים ביום השתילה נמצאה ירידה בכושר החיוץ עם עליית גובה הקציר מאמצע הפרק הראשון ועד לאמצע הפרק השני, אך כושר החיוץ בגבעול בלתי קצור נשמר בדומה לקציר במרכזו של הפרק השני.

ירידה בהתפתחות חייצים עם עליית גובה הקציר ממרכז הפרק הראשון למרכז הפרק השני נמצאה גם בגבעולים מבוגרים בעלי 4-6 פרקים. כושר החיוץ נשאר נמוך גם כאשר הקציר נערך באמצע הפרק השלישי, אך בגבעולים בלתי קצורים מאותו גיל הוא עלה באופן תלול עד לרמה השווה לזו שהתקבלה כאשר נקצרו הגבעולים במרכזו של הפרק הראשון.

שלוש קבוצות הגיל של הגבעולים נבדלות איפוא ביניהן בהקשר להשתתפותו של הקציר וגבהו בבקרה של החיוץ.

אורכו הממוצע של הפרק הראשון היה 10 ± 2 ס"מ. קציר במרכזו או בקצהו העליון היה משום כך דומה לקציר בגבהים של 6 ו-12 ס"מ בהם נעזרנו בניסויים האחרים שתוארו בעבודה זו.

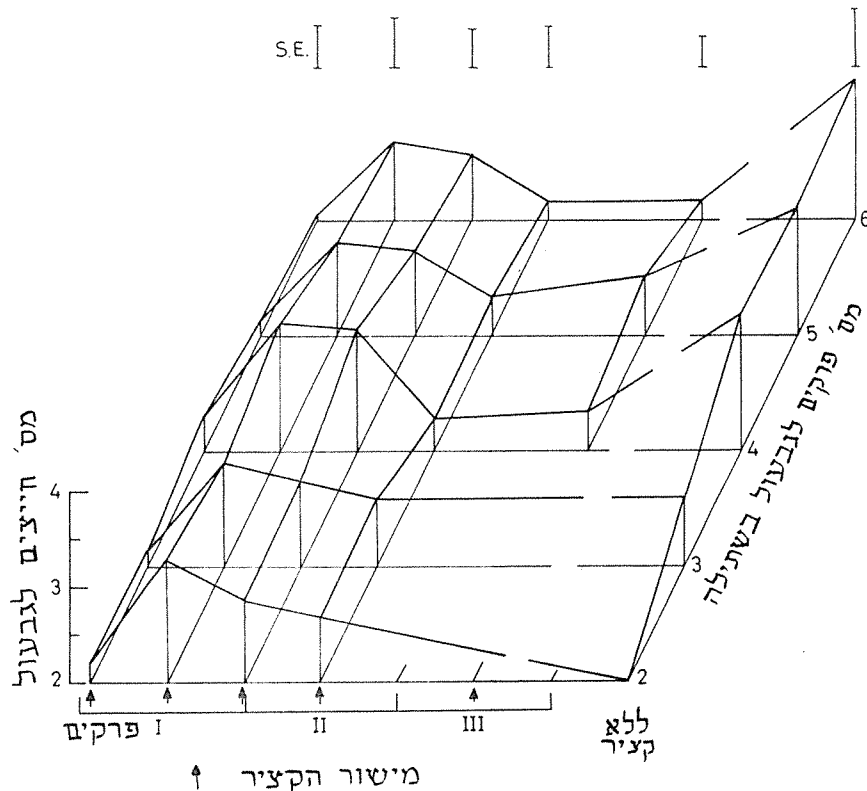
מספר החייצים אשר התפתחו לאחר קציר במרכז הפרק הראשון של גבעולים מבוגרים לא היה שונה בהשוואה לקציר בקצהו הדיסטלי של אותו פרק. מימצאי הניסוי תואמים את אלה של הניסוי הקודם שנערך בגבהי קציר שרירותיים של 6 ו-12 ס"מ (ציור 35) אך בהבדל, שהירידה במספר החייצים אשר התפתחו בבסיס הגבעולים הצעירים כתוצאה מעליית גובה הקציר עד לקצהו העליון של הפרק הראשון, היתה אמנם גדולה יותר בהשוואה לחייצים המבוגרים אך לא היתה מובהקת כפי שהיה בניסוי הקודם.

ירידה חזקה מאוד בכושר החיוץ ללא תלות בגיל הגבעול נמצאה בעקבות קצירה בגובה של 2 ס"מ. תוצאה זו תואמת את הממצאים שנמסרו לגבי קציר צמחים שלמים בגובה דומה (טבלה 10) אלא בהבדל שכושר החיוץ הירוד נמשך בניסוי הנוכחי גם עד תום השבוע הרביעי אחרי הקציר, כשהסיבה לכך היא ככל הנראה העדר שטח מטמיע.

ניסוי 11

3.11 השפעת הסרה של עלים וקוטום גבעולים על כושר החיוץ

סביר כי בעקבות ניתוק השלף והשורש ממקור הספקת המוטמעים ויצירת מאזן פחמימות שלילי, תחריף תחרות על מוטמעים ומטבוליטים אחרים בין שני מוקדי משיכה: אתרי החיוץ והטרפים המתחדשים.



ציור 36: השפעת מקום הקציר בגבעולים בעלי מספר פרקים שונה על כושר החיוץ (תקופת הגדילה 28 יום, ממוצעים מ-15 חזרות).

אילוצו של הצמח להתחדש בעודו נתון להשפעת תחרות ברמות שונות יאפשר לפי הבנתנו לבדוק את ההנחה כי קיים קשר בין ניתוק אתרי החיוץ ממקור הספקת המוטמעים מחד, והתבטאות מיבלע בטרפים המתחדשים מאידך, ובין כושר החיוץ. באמצעות קצירים דיפרנציאליים, של טרפים או גבעולים, לחוד או ביחד ובגבהים שונים, ניתן להביא את הצמח לרמות שונות של תחרות בין מוקדי המשיכה

הנייל. ניתן לסווג את מצבי התחרות בשתי קבוצות בסיסיות: 1. קציר בתנאים אשר ישפיעו באופן שונה על קצב גדילת הטרפים המתחדשים (ציור 32). 2. ניתוק טרפיהם של גבעולים מבוגרים בהם כושר חיוץ גבוה אינו מותנה בקצירתם (ציור 36).

צמחי עשב רודס טופלו כמפורט בטבלה 11, 3 פעמים בהפסקות של 21 יום (צמח לעציץ, 5 חזרות). בראשית הניסוי נספרו חייציו של כל צמח, לאחר 63 ימים נמנו החייצים החדשים אשר התפתחו במהלך הניסוי (תמונות 40-44).

טבלה 11: השפעת הסרת טרפים וקיטום גבעולים ובגבהים שונים על מספר חייצים חדשים לצמח (*טרפי חייצים לפני התארכות הגבעול) (\pm S.E.)

ממוצעים	קיטום גבעולים (גובה מפני הקרקע, ס"מ)				*הסרת טרפים (גובה מפני הקרקע, ס"מ)
	הסרת טרפי גבעולים	ללא קיטום גבעולים	12	6	
59.5 a	42.2 ± 3.9	55.0 ± 5.1	57.4 ± 3.0	66.0 ± 5.1	6
49.3 b	27.0 ± 3.5	41.0 ± 3.2	53.2 ± 3.8	53.8 ± 3.6	12
49.2 b	-	46.2 ± 3.4	45.4 ± 3.2	56.2 ± 3.9	ללא הסרת טרפים
	34.6 c	47.4 b	51.1 b	58.7 a	ממוצעים

נמצא שגם לקיטום הגבעולים וגם להסרת הטרפים היתה השפעה על החיוץ.

כתוצאה מקיטום נמוך של גבעולים התפתחו יותר חייצים בהשוואה לקיטום גבוה או לאי הסרת הקדקד. הסרת טרפים בגובה של 6 ס"מ הניבה יותר חייצים בהשוואה להסרתם בגובה של 12 ס"מ או לאי הסרתם כלל.

הסרת טרפי הגבעול גרמה לפחיתה הגדולה ביותר במספר החייצים, ושיעורה היה גדול יותר כאשר טרפי החייצים שגבעולם עדיין לא התארך הוסרו בגובה של 12 ס"מ בהשוואה להסרתם בגובה של 6 ס"מ.

גם שטח העלים השאירתי בהקשר לשיעור צמיחתו, וגם טרפי הגבעולים נוטלים איפוא חלק בבקרת החיוץ.

ד י ו ן

מחקרים רבים העוסקים בהתחדשות אחרי הקציר מיחסים חשיבות רבה לתכולת חומרי התשמורת (reserve carbohydrates). העדר הצטברות של רב-סוכרים בשורש ובשלף של עשב רודס (Dovrat and Cohen, 1970) מוציא מונח זה מכלל דיון, באשר הרב סוכרים בלבד ממלאים אחרי הקריטריונים המתאימים לשם הכללתם במסגרת חומרי התשמורת.

התכולה הנמוכה של TNC ביום הקציר, והשינויים החריפים החלים בהן בפרקי זמן קצרים (ציור 6) מאפשרים לאפיין עשב זה כצמח שאינו אוגר פחמימות, אלא מנצלן באופן שוטף להספקת שלדים פחמניים או כמצע להפקת אנרגיה.

כאשר נבדק כושר ההתחדשות בתנאי חושך (3.1) נמצא כי תכולת TNC ביום הקציר אינה מסוגלת להסביר את כושר צמיחתו של החייץ המתחדש אלא בטיפול ההארה המקדימים. הסבר זה אינו קביל בהקשר לשני מקורות החנקן, בכל אחת משתי רמותיו, שכן משקל החייץ האטיולנטי היה גדול יותר בצמחים שהוזנו בתמיסות מהטיפוס האמוניאקלי, שעה שתכולת TNC היתה דומה בשני מקורות החנקן.

בעקבות החשכה מקדימה התחדשו רק צמחים שהוזנו בהיצע הנמוך של החנקן. ניתן היה להוכיח כי התחדשותם של צמחים אלה אינה מותנית בתכולת TNC (ציור 2), שכן, הצמחים בשתי רמות החנקן הכילו לאחר ההחשכה המוקדמת ומיד לפני קצירתם, ריכוז נמוך ודומה של פחמימות אשר לא השתנה במהלך 7 הימים של שהיית הצמחים בחדר חושך.

בסידרת ניסויים זו הוכח כי שינויים במדדי התחדשות הנובעים מגורמי גדילה, כהזנה חנקנית וקציר, עשויים להיות גדולים יותר מהשינויים הנתרמים על-ידי תכולת הפחמימות. בעקבות זאת מוצע, כי יכולתם של הצמחים להתחדש קשורה בהתבטאותו של גורם, אשר הפעלתו תלויה אומנם בהיצע החנקן או במקורו, אך באופן כזה שהשפעת החנקן על ההתחדשות אינה פועל יוצא דווקא של השפעתו על תכולת הפחמימות הבלתי סטרקטורליות.

בדיקת ההתחדשות בתנאי חושך, האמורה להדגיש באופן מיוחד את חשיבות הפחמימות הצבורות ביום הקציר (על אף שניתן לקבל באמצעותה מתאמים גבוהים בין TNC₀ ובין הצימוח האטיוולנטי) אינה תורמת הרבה להבנת החשיבות אשר מייחסים לפחמימות במהלך ההתחדשות. בדיקה שכזו, יותר משהיא מסבירה עובדות, עשויה לשמש שיטה שבאמצעותה ניתן להראות (ציור 2) כי הצמח מסוגל להתחדש גם כאשר צבורה בשורשיו תכולה מזערית של פחמימות מסיסות, עובדה הבאה לרמז כי אם קיים בעשב רודס "ערך סף" של TNC, שלמטה ממנו תעוכב התחדשותו, הריהו נמוך מאוד. עם זאת, ההתחדשות תהיה אפשרית כל עוד גורמים אחרים אינם מונעים אותה. היצע גבוה של חנקן עשוי לשמש דוגמא לגורם כזה. צמחים שהוזנו בריכוז חנקן של 50 ח"מ בהם הופחתה תכולת TNC באמצעות החשכה מוקדמת, התחדשו בחושך אחרי הקציר, שעה שבהזנה גדושה פי 6 ובתכולה דומה של TNC דוכאה ההתחדשות כליל. ההסבר המוצע לכך מתבסס על הגדילה ה"מסתיימת" של הטרף הבודד המצוי בכל פיתומר. חייץ אשר משקלו ביום הקציר הוא גדול, מייצג בממוצע טרפים הקרובים יותר לשלב החשיפה המלאה בהשוואה לחייץ שמשקלו קטן. כתוצאה מכך, הפעילויות של המריסטמות האנטרקלריות תהיינה אחרי קציר של חייץ גדול, מוגבלות בהשוואה לחייץ אשר טרפיו ביום הקציר היו פחות מפותחים. הסבר זה המתייחס להשפעה הממריצה של החנקן על גדילת הטרפים, ומצב התפתחותם בהקשר לחשיפה המלאה ביום הקציר וכושר התארכותם אחריו, קיבל את אישורו גם לאחר המעבר מבדיקות החושך לתנאים המאפשרים פוטו-סינתיזה (ציור 19).

הקצב המהיר של גדילת הטרפים אחרי הקציר (ציור 32) המתקיים על אף התכולה הנמוכה של TNC, מביא למסקנה כי טענתם של Alberda (1957, 1960); Pozo Ibanez (1963) ואחרים בדבר בקרת ההתחדשות על-ידי הפחמימות הצבורות ביום הקציר, אינה תופסת כאשר מדובר בעשב רודס. אם נצרף לכך את העובדה כי עשב זה מקבע את דו-תחמוצת הפחמן ביעילות רבה במנגנון C_4 (Hatch et al., 1967), נבין מדוע מסוגל מאזן הפחמימות להפוך משלילי לחיובי תוך שלושה עד שבעה ימים אחרי הקציר, בניגוד לצמחי C_3 בהם נמשכת הירידה בתכולת הפחמימות בין 10 ל-21 יום

(McKee et al., 1967; Ono et al., 1968; Baker and Jung, 1972). נמצא כי

משך הירידה בתכולת הפחמימות של השורשים בעיקר, מיום הקציר ועד TNCmin הוא ארוך יותר בצמחים בהם גם ראשית ההתחדשות היתה איטית (ציור 11) וגם מספר הגבעולים יחסית לחיצים הוגטטיבים היה גדול ביום הקציר. מבנה הקמה ביום הקציר, ויעילותה בקיבוע דו-תחמוצת הפחמן הם לפי דעתנו הסיבות לכך שסינתיזה של חומרי תשמורת מחד, או תכולה גבוהה של TNC₀ מאידך, אינם בבחינת תנאים הכרחיים להתחדשות מהירה אחרי הקציר.

עשב הרוזס מגיע ליום הקציר כשבאבריו הוגטטיבים צבורה תכולה נמוכה יחסית של פחמימות, אם כי שונה בהתאם לטיפול ההזנה החנקנית. תכולה זו נוצלה עד כדי התרוקנות כמעט מוחלטת, סביב 1% מהחומר היבש (ציורים 2, 6). היחס הקיים ביום הקציר בין מספר החיצים לפני התארכות הגבעול ומספר החיצים אחרי התארכות הגבעול היה קטן יותר בצמחים שנקצרו מידי 28 יום (טבלה 9), שכן קציר תכוף דוחה את התארכות הגבעול. לרשות הצמח המתחדש עמדו מיד אחרי שנקצר בתכיפות זו מספר קטן יותר של טרפים מתחדשים, וכתוצאה מכך יהיה בסך הכל מיבלע קטן למוטמעים באתרי הצמיחה המעטים. מצב כזה מסביר מדוע הירידה בתכולת הפחמימות עד TNCmin נמשכת זמן רב יותר בצמחים הנקצרים מידי 28 יום בהשוואה לצמחים הנקצרים פעמיים במהלך פרק זמן זה. מכאן, שאורך התקופה בה שיעור הניצול של הפחמימות גדול משיעור יצירתן נקבע על-ידי מספר הטרפים הנכונים להתחדש ועוצמת המיבלע שהם מייצרים. לפיכך מוצע כי בעקבות קציר של עשב רוזס, אין הדרישה של הרקמה המתחדשת לשלדי פחמן מכתובה את שיעור ניצולן של הפחמימות (ההפרש בין TNC₀ ובין TNCmin) אלא את קצבו בלבד עד להשגת TNCmin.

כל עוד שרוי הצמח הקצור במאזן פחמימות שלילי סביר כי יופעל מנגנון המופקד על בקרת התהליכים צורכי האנרגיה, אשר מיועד לאפשר לאברים הבלתי מטמיעים לחלוף על פני התקופה הקריטית באמצעות הפחתה של רמת הפעילות עד לדרגה מינימלית של ניצול מצעים להפקת אנרגיה. הואיה לכך: הירידה המיידית בעוצמת נשימתם של השורשים בעקבות קציר העלווה.

May and Davidson (1958) ו-Alberda (1966) תרצו את הירידה בעוצמת

הנשימה אחרי הקציר כתוצאה של פחיתה בתכולתו של המצע הפחמימתי. מימצאי העבודה אינם מאשרים זאת. הירידה בעוצמת הנשימה של השורשים היתה דומה בשני הריכוזים של החנקן בתמיסה (ציור 9A), שעה שהירידה בתכולת TNC היתה קטנה הרבה יותר ברמת החנקן הגבוהה בהשוואה לנמוכה (ציור 6A). ומכיון שתכולת הפחמימות בזמן TNCmin היתה דומה בשתי רמות החנקן, משמע, שלא מחסור במצע הוא אשר גרם לירידה הגדולה בעוצמת הנשימה של השורשים אשר קלטו ריכוזי חנקן גבוהים. אפשר להוסיף ולטעון זאת גם לגבי השורשים ה"עשירים" בפחמימות על אף הקביעה כי הם מנצלים פחמימות כמצע לנשימתם ($RQ = 0.97$). כשם שבטוח כי מחסור במצע עלול להוריד את עוצמת הנשימה, כך ברור כי אם תרד עוצמת הנשימה מסיבה אחרת שלא כתוצאה ממחסור במצע, יקטן גם שיעור ניצולו של המצע בתהליך זה. אך אם בכל זאת ניכרת העלמות כמעט מוחלטת של TNC מהשורשים שקלטו ריכוזים נמוכים של חנקן מוצע להסביר זאת אמנם על-ידי ניצולן בנשימה אך לא בדרך זו בלבד.

בשורשים אשר קלטו ריכוזי חנקן גבוהים ירדו מקדמי הנשימה עד לערך ממוצע של 0.88. מימצא זה מרמז כי כאשר תכולת TNC ביום הקציר היא נמוכה מאוד (1-2% מהחומר היבש) משמשים לאחר הקציר גם חומרים שאינם פחמימות כמצע לנשימה. יש בכך משום חיזוק של ההנחה בדבר אפשרות הפיכתן של תרכובות מבנה כחלבוניים, לצורות זמינות לניצול כפי שהוצע על-ידי Davidson and Milthorpe (1965) ו-Albourquerque (1968). אלמלא ירד מקדם הנשימה הדבר היה צריך להתבטא בניצול גדול יותר של TNC בשורשים. מכיון שלא כך היה, אנו מציעים כי הירידה במקדם הנשימה אינה פועל יוצא של מחסור בפחמימות דווקא, אלא ביטוי של מנגנון הנועד לאפשר את הזרמתן אל הרקמה המתחדשת. הפניית הזרימה של פחמימות מסיסות אל מיבלעי הטרפים המתחדשים בימים הראשונים אחרי הקציר היא לדעתנו הסיבה העיקרית להעלמות הפחמימות. ניסוי אשר היה מיועד לעקוב אחר נדידתו של פחמן רדיואקטיבי מהשורשים אל הרקמות המתחדשות אחרי הקציר, או מעברו מהעלים אל השורשים בשתי התקופות של ההתחדשות לא עלה יפה מסיבות טכניות. תוך שימוש בטכניקה של סימון טרפים בודדים

(במקום הספקת $^{14}\text{CO}_2$ למספר חייצים רב בעת ובעונה אחת) הצליח Steinke (1969) להוכיח ב-*Eragrostis curvula*, מעבר של ^{14}C מהשורשים אל העלים המתחדשים בצמחים שנקצרו יום אחד או 5 ימים לאחר הסימון. בנוסף לכך הוא מצא כי טרפים שהטמיעו פחמן רדיואקטיבי יום אחד לאחר שנקצרו העבירו אך כמות זעירה ממנו למערכת השורשים וניצלו את רובו בנשימה ובבניית חומרי המבנה שלהם. לעומתם, עלים אשר סומנו החל מהיום ה-5 אחרי הקציר העבירו לשורשים כמות גדולה של פחמן רדיואקטיבי אשר המשיך להצטבר שם עד היום ה-12 אחרי הקציר.

הירידה שמצאנו בעוצמת הנשימה מיד אחרי הקציר היא לפי דעתנו ביטוי של מנגנון "קיום" של איבר המנותק באופן פתאומי מהספקת מוטמעים, והיא מתקיימת במקביל לירידה בחזקו של המיבלע הממוקד באזורי הגדילה של השורש. כתוצאה מכך מקטין מנגנון זה את ניצולן של הפחמימות בשורשים, או בתהליך הנשימה או בהספקת שלדי פחמן לקדקד הצמיחה של השורש, ומאפשר הזרמתן אל אתרי ההתחדשות בהתאם לעוצמת המיבלע שהם מייצרים.

סביר כי הזרמת פחמימות השורש כלפי מעלה תמשך עד לזמן בו סינתיזה של מוטמעים תוכל למלא את כל הצרכים של הנוף והשורש כאחד. לאחר מכן גוברת הפעילות המטבולית בשורשים ומתבטאת בעליה של עוצמת הנשימה (ציור 9A) ובהגדלת הדרישה לסובסטרט. ואומנם נמצאה עליה חוזרת בתכולת TNC (ציור 6A) הנובעת מהזרמה של פחמימות אל מיבלעי השורש. הטרונסלוקציה הבזיפטלית נמשכת עד אשר מתפתח מיבלע עילי חדש המתמקד באברים הרפרודוקטיביים. הפעילות המטבולית באזורי הגדילה של השורש בצמחים שנקצרו מידי 14 יום עדיין לא הגיעה לשיאה במצב זה (10 ימים אחרי הקציר), אך תכולת TNC בשורשים ובבסיסי החייצים ירדה פעם נוספת מחד, (ציור 6), ולא המשיכה להצטבר בטרפים (למעט צירוף הזנה אחד), מאידך (ציור 8). תופעות אלה מרמזות על שני מהלכים: (א) הפחתת הזרימה של מוטמעים אל השורשים ו-(ב) התנקזות מוטמעים מבסיסי החייצים ומהטרפים אל האברים הרפרודוקטיביים. שינויים כאלה בכיוון הזרימה של הפחמימות מסבירים את תכולתן הנמוכה בשורשים ובבסיסי החייצים ביום הקציר. בצמחים אשר נקצרו

אחת לארבעה שבועות, לא הובחנה כמעט התארכות גבעולים במהלך השבועיים הראשונים
אחר הקציר (תמונות 14-7), ובמקביל לא היתה ירידה שניה בתכולת TNC בשורשים
ובבסיסי החיצים, וריכוז הפחמימות בטרפים עלה עד ליום ה-14 אחרי הקציר
(ציורים 6, 8).

צוין כי היצע חנקני גדול מפחית את תכולת הפחמימות עד לרמה כזו שהתחדשות
אחרי הקציר עלולה לדעת חוקרים שונים להפגע בהשוואה להזנה חנקנית מתונה יותר.
מנגד ידוע כי החנקן מעלה את כושר ההצטברות של החומר היבש באמצעות השפעה על
גדילת העלים וכושר החיוץ. על אף זאת, גם שיעור הגדילה וגם מספר החיצים
המתחדשים לא היו פחותים בהיצע חנקן של 50 ח"מ בהשוואה להיצע גבוה ממנו פי 5
(ציורים 11, 13). התברר, כי ריכוז חנקן של 250 ח"מ היה גבוה מדי וריכוז של
50 ח"מ לא היה נמוך מדי בכדי לגרום להבדלים ביניהם. בנוסף לכך, בגלל היעילות
השווה של האמון והניטראט ביצור החומר היבש (ציור 16) ונוכח העובדה ששני
מקורות החנקן סופקו בתערובת, לא התקבלו הבדלים בין שני המקורות וגם לא בהקשר
ליחסי החנקן והאשלגן בתמיסות המזון.

האמור לעיל, והירידה במספר החיצים בעקבות העלאת ריכוז החנקן בתמיסה
מ-210 ועד 840 ח"מ (טבלה 6) מעוררים שתי שאלות: (1) מהו ריכוז החנקן האופטימלי,
ו- (2) האם השפעת החנקן על הגדילה היא אחידה לכל אורך התקופה החולפת בין שני
קצירים.

התפלגות החיצים לסוגיהם הראתה כי החל מהיצע חנקן של 210 ח"מ קיימת פחיתה
באחוז החיצים החדשים, הגוברת עם עליית ריכוז החנקן ועם הזמן (ציור 22).
בשבועיים הראשונים אחרי הקציר היה היחס בין הפעילות האינדוקטיבית והאנדוגנית
של הניטראט רדוקטאז (NRA i/e) נמוך, ועם זאת דומה בשלוש רמות של היצע ניטראטי:
210, 420 או 840 ח"מ (ציור 25). Kipnis וחובי (1975) הראו כי גם הערך הקריטי
של החנקן הניטראטי בעלים, וגם יחס הפעילויות של NR המצביע על רוויון הרקמה
בניטראט ביחס לכמות שביכולתה לחזר, התקבל בהיצע שבין 105 ל-210 ח"מ. מימצא
זה מתישב יפה עם האפשרות להערכת ריכוז החנקן האופטימלי באמצעות בדיקה של
התפלגות החיצים לסוגיהם.

לבנון (1973) הראה כי קליטת הניטראט בשבוע השלישי אחרי הקציר היתה גדולה יותר בהשוואה לשני השבועות שקדמו לו. גם שטח העלים המפותח וגם תנאי העקה בהם שרויים השורשים בימים הראשונים לאחר הסרת הנוף הם ככל הנראה הגורמים לתופעה זו. שילוב של קליטה מועטה עם קצב צמיחה מזורז מביא למיהול הניטראט ברקמה וכתוצאה מכך לירידה בפעילות האנדוגנית של NR. ירידה כזו מתרחשת תוך השבוע הראשון לאחר הקציר התכוף, ורק בשבוע השני לאחר הקציר הבלתי תכוף (ציור 24). עיון חוזר בציור 11 מראה כי עליה בשיעורי הגדילה לאחר קציר בשתי תכיפויות מתקיימת במקביל לירידה בפעילות האנזים על המצע האנדוגני. נראה לכן כי השפעת החנקן לפחות במה שנוגע לתכיפות הקציר, אינה אחידה במהלך התקופה שבין שני קצירים. חלוקה של פרק זמן זה לשתי תקופות בהקשר למאזן הפחמימות, או במקביל, לפי אופי הצמיחה (התארכות ופריסת טרפים במוקדם, וחיוץ והתארכות גבעולים, במאוחר) איפשרה להראות כי השלב הראשון של הצמיחה אחרי הקציר בו גדילת הטרפים היא דומיננטית להורקת חייצים חדשים, אינו רגיש להיצע החנקן או ליחסי N/K שונים ואף לא ליחס בין תכולת החנקן החלבוני והבלתי חלבוני. העליה במשקל היבש של החייץ (ציור 14) היתה דומה במשך 5-7 הימים הראשונים אחרי קציר צמחים שהוזנו בריכוזי חנקן של 50 ו-250 ח"מ. יתרה מזאת, רמת מחסור של אשלגן, או יחס גבוה מאוד בין חנקן אמוניאקלי לאשלגן, לא זו בלבד שלא פגעו בשיעור התארכות הטרפים אלא אף האיצו אותו בארבעת הימים הראשונים אחרי הקציר (ציור 32). מהלך הגדילה של העלה בצמח הדגני (על בסיס המשקל היבש או האורך) תוארו על-ידי Williams and Rijven (1965) בחיטה, וקיגל (1967) בנשרן הדוחן בצורה סיגמואידית. הרמה הגבוהה של RNA וחלבון, והקצב המהיר את המיטוזות שמצא Williams (1960) בשלב האקספוננציאלי של הגדילה ירדו בעקביות בהמשכה. ביום קצירתם של הצמחים אשר הוזנו ברמת האשלגן הגבוהה היו הטרפים ארוכים הרבה יותר בהשוואה לצמחים שהוזנו ברמת החסר של האשלגן (תמונות 15-17). ואמנם, התארכות טרפיהם הקצורים של האחרונים, וקצב גדילתם של העלים המחליפים היו בארבעת הימים הראשונים אחרי הקציר מהירים יותר, על אף ההיצע המינרלי הבלתי מאוזן ($(N-NH_4)/K=50$).

הניגוד הקיים לכאורה בין יכולתו של החנקן לעודד חיוץ, ובין העובדה שמספר החייצים בהיצע הגבוה מ-210 ח"מ לא היה גדול יותר בהשוואה להיצע של 50 ח"מ, או הניגוד שבין כושר ההסתעפות של החייץ הבודד ובין קצב החיוץ מיחידת שטח, ניתנים לגישור באמצעות מימד הזמן. כושר החיוץ של צמח רב גבעולי (קציר בלתי תכוף) לא היה נמוך מזה שבצמח "וגטטיבי" יותר (קציר תכוף) (ציור 31). גם במהלך בחינתם של גורמים המשפיעים על החיוץ מבסיס הגבעול, התברר כי כושר החיוץ מבסיסו של גבעול מבוגר אינו נופל מזה של גבעול צעיר (תלוי אם הגבעול נקצר, מתי ובאיזה גובה) (ציור 36). על אף זאת, גם ראשית התפתחותו של דור ההמשך של החייצים (% החייצים שהיו נמוכים ממישור החיתוך ביום הקציר) וגם קצב החיוץ מיחידת שטח החלו ממספר קטן יותר של אתרים מחד, והמשיכו בקצב איטי יותר בצמחים שנקצרו מידי 28 יום בהשוואה לצמחים שנקצרו מידי 14 יום, מאידך (ציור 18). אותם חייצים שלא נקצרו החלו להתפתח במחזור הקציר הבלתי תכוף, כשלושת זמן מספיק ארוך על מנת להתרומם אל מעל מישור החיתוך. אולם, התמיינות הקדקד של חייצי האם עוצרת בעד המשך גדילת המישיניים כאשר חלקם עדיין מצוי בשלב איניציאלי של ההתפתחות. לעומת זאת, אין ההשפעה המעכבת נמשכת לאורך זמן, ועשויה להסתיים עם שליפת התפרחת (Garwood, 1962; Bridgens, 1968), או באנטזיס (Lamp, 1952; Anslow, 1965). חלק ניכר מהתפרחות אשר התפתחו במהלך 28 ימי הגדילה היו ביום הקציר מעבר לאנטזיס, ומיעוטן עדיין לא נשלף. התפרחות הבוגרות הבלתי קצורות אינן מעכבות יותר את גדילת המישיניים (ציור 36) ומשום כך מצליח חלק מהחייצים הבלתי קצורים לעבור את מישור החיתוך, ולהימנות אחרי הקציר בקבוצת החייצים המתארכים (3.8.1). כתוצאה מכך היה אחוז החייצים הבלתי קצורים המצויים עדיין בשלב מוקדם של התפתחות ביום הקציר, קטן יותר בצמחים שנקצרו מידי ארבעה שבועות. לעומת זאת, בצמחים שנקצרו בתכיפות, על אף שהכילו מספר קטן יותר של גבעולים, היה עיכוב גדילת המישיניים בבסיסיהם חזק, שכן חלק ניכר של התפרחות מצוי מפאת קוצר הזמן בשלב התפתחותי מוקדם, שביכולתו להשרות עיכוב על גדילה מהבסיס. ואמנם, בגלל הזנה גדושה של חנקן, אשר גרמה לריבוי גבעולים הנושאים תפרחות

צעירות, התפתח דור ההמשך לאחר הקציר ממספר גדול יותר של אתרים בהשוואה לרמת החנקן הנמוכה (ציור 18).

כושר החיוץ (המבוטא כמקדמי המעבר F , H לחיזים חדשים) ירד עם עליית היצע

החנקן במצע הגדילה (ציור 30). מימצאי העבודה מראים כי מעורבותו של החנקן במהלך גדילתו של חייץ לאחר שהוריק, גדולה לעין ערוך מחיזיונותו בתהליכי הפיכת הניצן לחייץ. לפי זה, משמעותו של המחסור בחנקן, במסגרת כלל הגורמים (ובעיקר ההורמונליים שביניהם) המבקרים את הפיכת הניצן לחייץ היא קטנה, שעה שהשפעתו על שיעור הגדילה של טרפיו היא מירבית. מוצע לכן, כי כושר החיוץ הגבוה בתנאי המחסור בחנקן (ציור 30), לא יכול היה להתבטא בעליה של מספר החיזים ליחידת שטח בגלל הקצב האיטי של הגדילה, שכן קיים קשר בין התפתחות העלים ובין הפיכת הניצנים שבחיקיהם לחיזים (Patel and Cooper, 1961; Jones, 1970). משום כך מגיעים בזמן קצוב רק מספר קטן של חיזים הגדלים בתנאי מחסור של חנקן לשלב בו יוכלו לפתח חיזים שניוניים. לעומת זאת, העובדה שמספר החיזים לצמח (טבלה 6) ומקדם החיוץ בהיצע הגבוה של החנקן (840 ח"מ) היו קטנים מאלו שבהיצע חנקן נמוך יותר (210 ח"מ) מצביעים על האפשרות שעודפי חנקן עלולים ליצור תנאים המפריעים להפיכה תקינה של ניצנים לחיזים.

קצב החיוץ מיחידת שטח היה כאמור מהיר יותר בצמחים שנקצרו מידי 14 יום בהשוואה לצמחים שנקצרו מידי 28 יום, ומספר החיזים שהתפתחו בהיצע של 50 ח"מ לא נפל ממספרם בהיצע של 210 ח"מ או גבוה ממנו. על אף הקביעה כי מקדם החיוץ מבססו של גבעול הוא גדול יותר בהשוואה לחייץ מתארך (ציור C 29) אי אפשר להתעלם מתרומתו של האחרון לקביעת כמותו של דור ההמשך (ציור 23). מאידך, זו מוגבלת לזמן שבין התפתחות חייץ הבת הראשון מבססו של חייץ אם וגטטיבי, ועד למועד התמינות הקדקד של חייץ אם זה. מאחר והתארכות הגבעול מתאחרת כתוצאה מקצירים תכופים של חייץ וגטטיבי, יתארך משך החיים הפרודוקטיביים שלו (Dovrat, 1971) שבמהלכו יוכל להמשיך ולפתח חיזים נוספים מבססו. גם כאשר יופיע הגורם המשרה עיכוב על גדילת המישניים (האבר הרפרודוקטיבי), הרי בגלל הקציר התכוף הוא יוסר לאחר זמן קצר מראשית התבטאותו ובכך ישוחררו המישניים מוקדם יותר

מהשפעת השלטון הקדקדי. ואמנם, כושר החיוץ מבססו של גבעול צעיר שנקצר 7 ימים אחרי הופעת הפרק הראשון הגיע עד 4.5 חייצים בממוצע לגבעול, אך ירד ל-3.1 כאשר הגבעול טופל באופן דומה שבוע מאוחר יותר (ציור 35). ההשפעה החזקה שיש להסרת הקדקד בגיל צעיר מתישבת יפה עם מימצאיו של Bridgens (1968).

כל האמור לעיל מסוגל להסביר את מהותן של הפרעות בהתחדשות המתעוררות לאחר השגת יבולים כבדים, אם בדרך של הזנה חנקנית בלתי מבוקרת ואם על-ידי הארכת מחזור הקציר. בעקבות זאת הוצעו פתרונות אגרוטכניים לשאלת הסרוגיות של היבולים, אשר איפשרו באמצעות תימרון בין הדישון החנקני ותכיפות הקציר להשיג התחדשות מהירה ויצור חומר יבש רב לאורך כל עונת הגדילה.

תנאי הקציר וההזנה המינוראלית יוצרים במהלך הגדילה קמות שונות מבנה, שבאמצעותן מטביעים הם את חותמם על ההתחדשות, אלא שהשפעתם על התארכות הטרפים (בתחום הזמנים של התקופה הראשונה) היתה שונה מהשפעתם על החיוץ (בתקופה השנייה) (ציור 33). כתוצאה מכך נמצא כי כאשר עמדו לרשות הצמחים תנאים המעודדים חיוץ, היה קצב התארכות טרפיהם ב-4 הימים הראשונים אחרי הקציר איטי, בהשוואה לצמחים אשר הסתעפותם במהלך הניסוי הניבה מספר קטן יותר של חייצים (ציורים 31, 32). לא ניתן היה להסביר את ההבדלים במספר החייצים ליחידת שטח בעקבות קציר בגבהים שונים על סמך אחוז הקדקדים אשר הוסרו בכל גובה, שכן התפלגות החייצים לנושאי וחסרי גבעול היתה דומה בשני הגבהים שנבדקו (טבלה 9).

מקובל כי העלה הצעיר הוא יבואן יותר משהוא יצואן, ובדגניים, יצוא של מוטמים מעלה בוגר לעלים צעירים יותר, או למוקדי משיכה אחרים מתחיל לקראת סוף צמיחתו (Williams, 1960; Dobson et al., 1964). בדומה לעצי פרי לדוגמא, שענפיהם נושאים פקעים טרמינליים, כך גם בעשבים, גיזום הענף (בהקשר לביטול השלטון הקדקדי) או קציר הקמה יוצרים גירוי המועבר אל הניצנים החייקיים ומעוררם לפעילות. טיבו של הגירוי לא נחקר בעבודה זו, וכמו כן אין בידינו ראיות לקשר סיבתי בין שיעור התארכות הטרפים ובין כושר החיוץ, אך ניתן היה להוכיח באופן ברור כי בעקבות קציר גבוה הואץ קצב התארכות הטרפים בארבעת הימים הראשונים אחרי הקציר וירד מקדם החיוץ אשר חושב ביום ה-7. מדידות הנשימה בשורשים ובבסיסי

החייצים הראו כי כאשר עקת הקציר היתה חריפה יותר (קציר בגובה נמוך) הואט קצב התארכות הטרפים, אך בו-זמנית גברה עוצמת הנשימה בבסיסי החייצים של אותם צמחים אשר באה לביטוי בעליה של מקדם החיוץ (ציור 34).

בעקבות זאת מוצע כי אינציציאציה של חייצים שניוניים המושפעת מעוצמתו של הגירוי הנוצר בעקבות הסרת הנוף, היא פונקציה של המרחק בין מקום יצירתו של הגירוי (מישור החיתוך של הנוף והגבעולים בעיקר) ובין אתר פעולתו (בסיסי החייצים). פעילות נמוכה של אתרי החיוץ (שסיבתה לפי הסבר זה בקליטה של גירוי הנוצר במרחק גדול מהם) ואשר מתקיימת במקביל להתארכות המהירה של הטרפים המתחדשים מתישבת עם עבודותיהם של Kirby and Faris (1970, 1972). חוקרים אלה מסרו כי עליה בצפיפות הקמה של שעורה הקטינה את החיוץ, וכי קיים קשר הדוק בין אי יכולתו של חייץ לגדול ובין עליה נכרת בממדי העלים ואורך הפרקים. הוצע על ידם כי אפשר ליחס התארכות זו לעליה ברמת הג'יברלין האנדוגני, שכן ידוע כי במספר עשבים מעכבת החומצה הג'יברלית את החיוץ ומעודדת גדילה של עלים (Evans et al., 1964). באותו ענין מצא Wright (1976) כי ריסוס Ilex ב-benzylaminopurine הגדיל את מספר הענפים הצדדיים אך הקטין את ממדי העלים ואורך הענפים.

העובדה שקצב ההתארכות של הטרפים לאחר קציר בגובה של 6 ס"מ היה איטי בהשוואה לקציר בגובה של 12 ס"מ (ציור 32), והמימצא שמספר החייצים החדשים אשר התפתחו בעקבות קציר נמוך מאוד (אשר לא איפשר כל התחדשות של טרפים קצורים אלא של טרפים מחליפים בלבד) היה נמוך בהשוואה לקצירים שנערכו במישורים גבוהים יותר (טבלה 10), אינם מוסברים. קרוב לוודאי שהסבר של התופעות הנ"ל קשור לאחד או יותר מהגורמים הבאים: (1) שיעור הפוטוסינתזה בשטח עלים קטן ו-(2) עוצמת המיבלע למוטמעים בשטח עלים זה. (3) השפעת אזור החיתוך של הטרפים על אפשרות ושיעור התארכותם ו-(4) אפשרות מעבר של מטבוליטים בין חייצים בתחום הזמנים בו קיימת לפי Sagar and Marshall (1965) תלות הדדית בין חייצים.

בעקבות קצירו של עשב הרודס מופעלים גורמים אחדים במערכת הבקרה של ההתחדשות. האחד: הסרת הקדקד המשרה בגבעול הצעיר גירוי לאינציציאציה של חייצים. השני: הסרת טרפי הגבעול המנתקת את אתרי החיוץ שבבסיסו מהספקה ישירה של מוטמעים והשלישי: שיעור ההתארכות של טרפי החייצים הוגטטיבים.

כאשר אולצו הצמחים להתחדש בתנאי תחרות שונים (3.11), נוכחנו כי גם ניתוק

אתרי החיוץ ממקור הספקת המוטמעים, וגם גדילתם המהירה של הטרפים המתחדשים נתנו

אותותם בדור ההמשך של החייצים. בסיום 63 ימי גדילה שבמהלכם לא נקטמו גבעולים.

היו הזרעים של רוב התפרחות בשלב מתקדם של הבשלה. במצב זה (ואפילו מוקדם הרבה יותר כפי שמסתבר מציור 36) חדל האבר הרפרודוקטיבי מלשמש מיבלע, וכתוצאה מכך מופנה כיוון הטנסלוקציה של המוטמעים המסונתזים בטרפיו הירוקים של הגבעול כלפי מטה (Weinmann, 1940). אם מנתקים את טרפי הגבעול בשלב התפתחותי זה ישנה פחיתה ניכרת בכושר החיוץ של הגבעול (טבלה 11), אך הצמח כיחידה אינו מצוי במאזן גרוע של פחמימות בגלל הטמעתם של טרפי החייצים הוגטטיבים. אך באם גם אלה נקצרים תתבטא בימים הראשונים של ההתחדשות השפעתו של הגורם השלישי: שיעור ההתארכות של הטרפים.

כאשר הקציר נערך במישור גבוה, יהיה המרחק בין מקום יצירת הגירוי לבין אתר פעולתו גדול יותר בהשוואה לקיטום נמוך. הואיל ויחד עם הגבעול נקצרים גם טרפיו ובנוסף להם טרפי החייצים הוגטטיבים, נוצר לפי הנחתנו מצב בו הגירוי הנקלט באתרי החיוץ אחרי קיטום גבוה יהיה חלש. ולא זו בלבד אלא שאתרי החיוץ אשר נותקו מהמקור הישיר של הספקת מוטמעים (טרפי הגבעול) יהיו, אפילו בתנאים של קיום התלות ההדדית, שרויים בתחרות קשה על מוצרים אלה בגלל הקצב המהיר של צמיחת הטרפים המחליפים. התוצאה של מצב כזה תהיה ירידה בפעילותם של אתרי החיוץ. כאשר הקמה נקצרת נמוך יהיה הגירוי חזק יותר גם באופן מוחלט וגם באופן יחסי, הואיל וקצב הצמיחה של הטרפים בתקופה הראשונה של ההתחדשות הוא איטי יותר. מצב כזה הוא בבחינת גורם המעודד גדילה של חייצים משניים, וכאשר הוא חוזר על עצמו מידי שבועיים ובתנאים של הזנה חנקנית מבוקרת, הוא מאפשר התחדשות אופטימלית אפילו בחודשים הקריטיים (1.7).

לאחר שהנוף נקצר בשלמותו נודעת לפעילות בשטח העלים השאריטי משמעות כפולה:

גם בהספקת מוטמעים וגם כגורם תחרותי. שני אלה באים לכלל ביטוי בזמן העובר מרגע הקציר ועד להשגת מאזן מתאים של מוטמעים וגורמי צמיחה אחרים המעודד את גדילתם של הניצנים המגורים. בזמן זה, או במקביל, עם החלשת התלות ההדדית שבין החייצים מסתיים לפי השקפתנו תהליך ההתחדשות אחרי הקציר.

תמונות

תמונות 3-6: ניסוי 2.

יום הקציר לפני בדיקות ההתחדשות בצמחים אשר קודם לכן נקצרו 4 פעמים מידי 14 יום או פעמיים מידי 28 יום, והוזנו בשמונה צרופים של חנקן ואשלגן. היצע חנקן של 250 ח"מ היה גבוה מדי, והיצע של 50 ח"מ לא היה נמוך מדי בכדי לגרום להבדלים ביניהם ביצור החומר היבש.

תמונות 7-14: ניסוי 2.

שבועיים אחרי קציר בתכיפות של 14 יום (שמאל) או 28 יום (ימין). יכול החומר היבש גבוה יותר בצמחים שנקצרו מידי 14 יום בהשוואה לצמחים שנקצרו מידי 28 יום. ברוב הצמחים אשר נקצרו קודם לכן מידי 28 יום לא נמצאה התארכות גבעולים במהלך השבועיים הראשונים אחרי הקציר. בצמחים שנקצרו מידי שבועיים מבחינים בתפרחות, אך סה"כ של הגבעולים היה גדול יותר, שכן בחלק מהם התפרחות עדיין לא נשלפו.

תמונות 15-17: ניסוי 3.

הזנה ניטראטית או אמוניאקלית ושתי רמות של אשלגן. דיכוי הצמיחה ותמותת חייצים נראים בצמח שניזון באמון עם רמת אשלגן נמוכה. אין הבדל ביצור החומר היבש בין הזנה ניטראטית ואמוניאקלית בשילוב עם רמת אשלגן גבוהה.

תמונות 18-34: ניסוי 3.

התחדשות הנוף במהלך השבוע הראשון אחרי קציר מידי 14 או 28 יום והזנה בניטראט או אמון בשילוב עם שתי רמות של אשלגן. מספר החייצים השומרים על כושר ההתחדשות קטן בהרבה בצמחים אשר נקצרו קודם לכן מידי 28 יום בהשוואה לצמחים שנקצרו מידי 14 יום.

תמונות 35-39: ניסוי 9.

השפעת גובה הקציר על התארכות הטרפים בצמחים שנקצרו בשתי תכיפיות והוזנו בצרופי חנקן ואשלגן שונים. רמת מחסור של אשלגן (K-) בשילוב הזנה אמוניאקלית (200 ח"מ) אינה פוגעת בכושר התארכות הטרפים בארבעת הימים הראשונים אחרי הקציר. שיעור ההתארכות של הטרפים לאחר קציר בגובה של 12 ס"מ גבוה יותר משיעור ההתארכות לאחר קציר נמוך. ← מישור החיתוך.

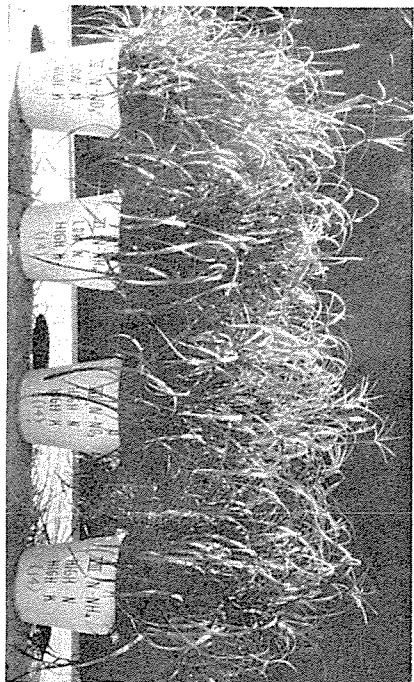
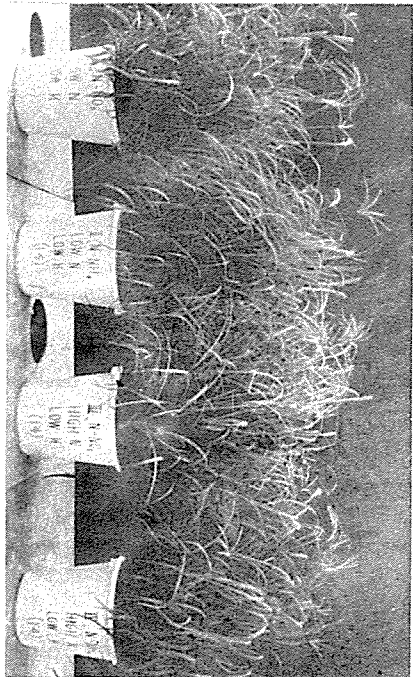
תמונות 40-44: ניסוי 11.

השפעת הסרה של עלים וקיטום גבעולים בגובה של 6 ס"מ על כושר החיוץ. הצמחים צולמו בסוף הניסוי, 21 יום לאחר הטיפול האחרון.

תמונות 3-6:

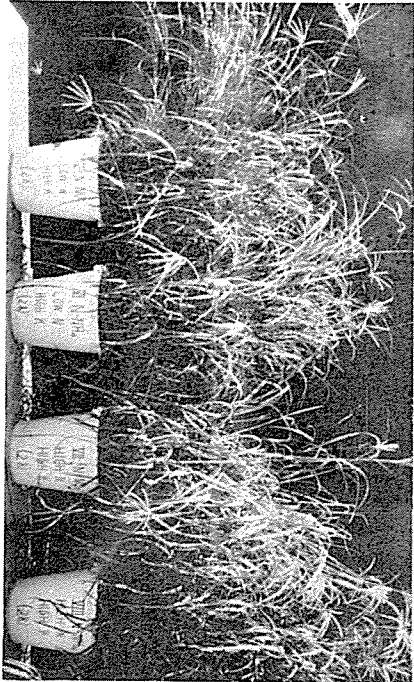
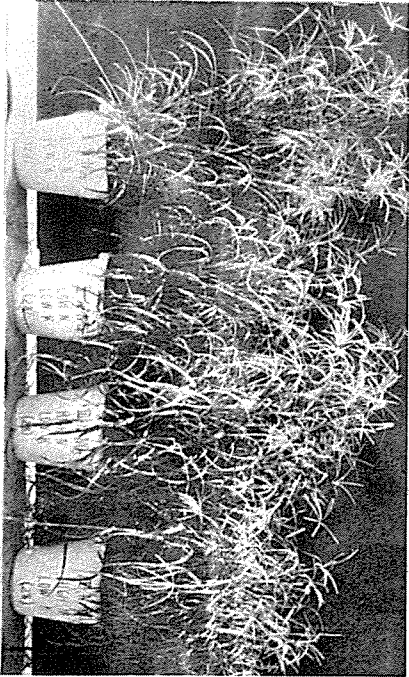
ימים אחרי
הקציר

14



103

18



50	50	250	250
8	8	8	8
NO_3	NH_4	NO_3	NH_4

50	50	250	250
42	42	42	42
NO_3	NH_4	NO_3	NH_4

(ח"ג) N
(ח"ג) K
טיפוס התמיסה

תמונות 7-14: תמיסת מזון מטיפוס אמוניאקלי. תמיסת מזון מטיפוס ניטראטי.

(ח"מ)

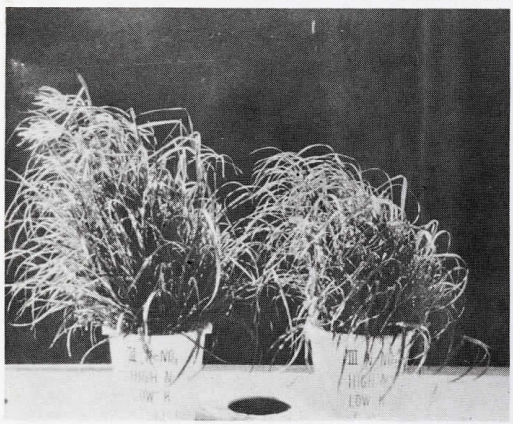
N₅₀

K₈



N₂₅₀

K₈



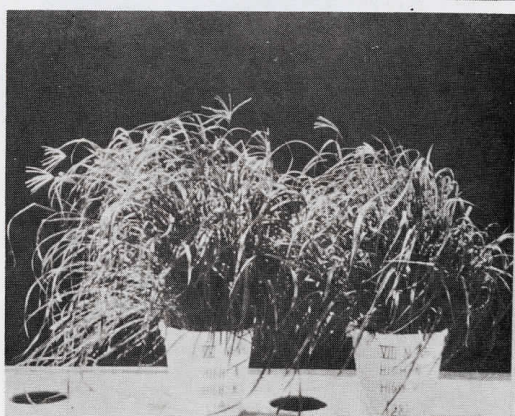
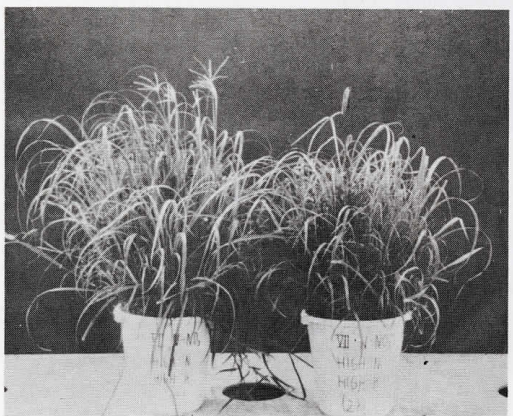
N₅₀

K₄₂



N₂₅₀

K₄₂

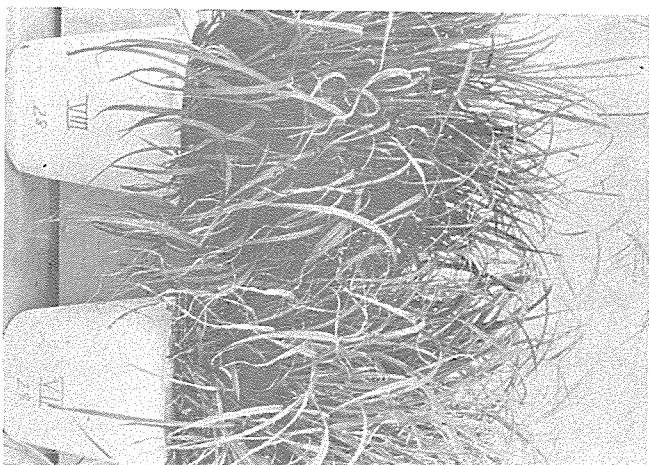




200	200
4	4
NH ₄	NO ₃



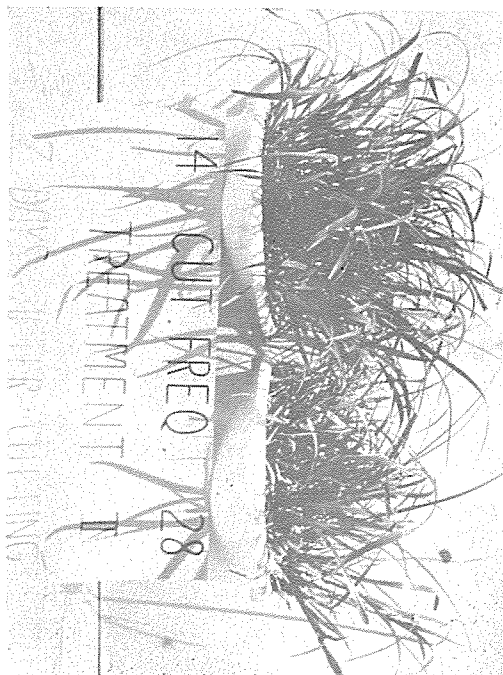
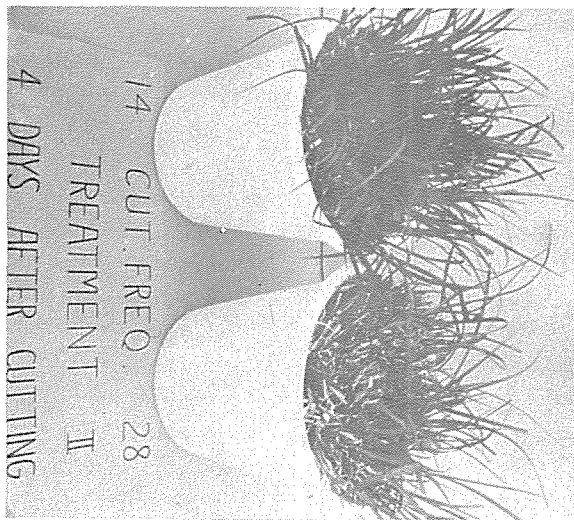
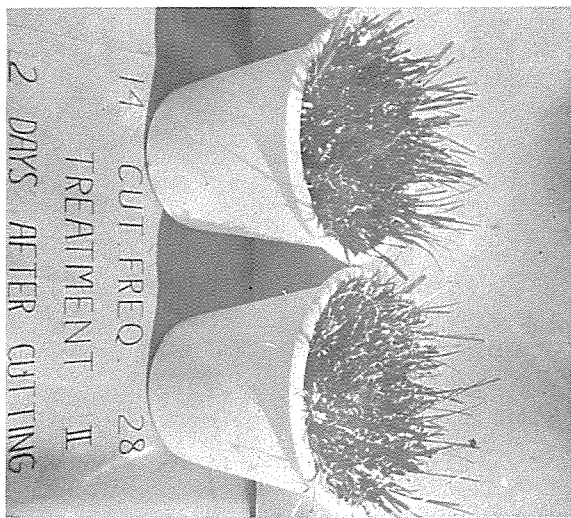
200
4
NH ₄



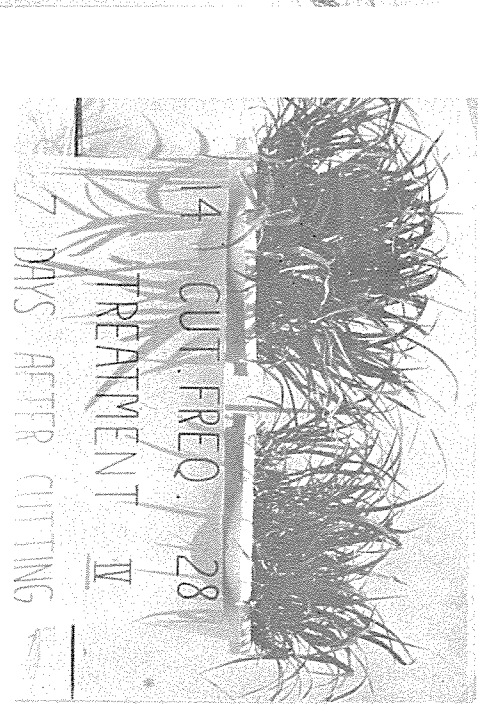
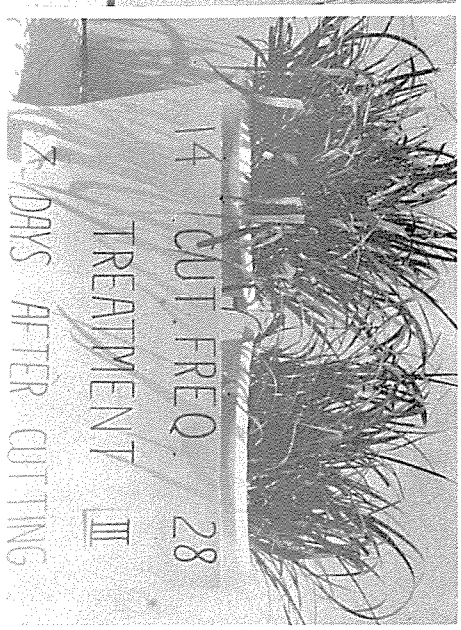
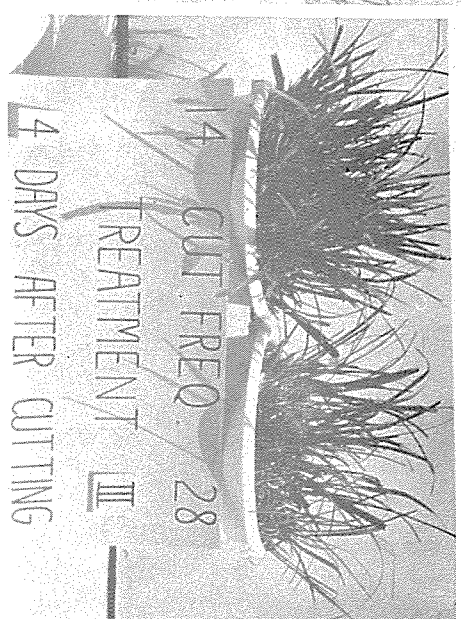
200	200
200	200
NH ₄	NO ₃

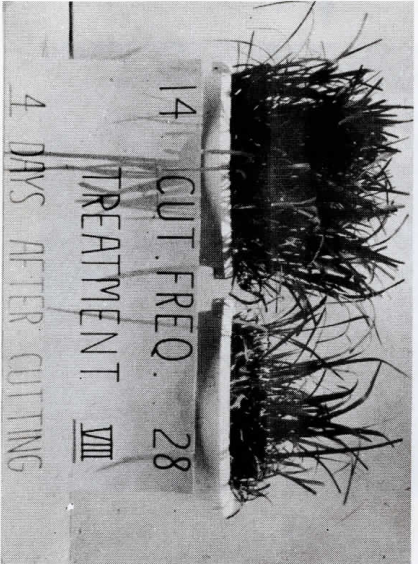
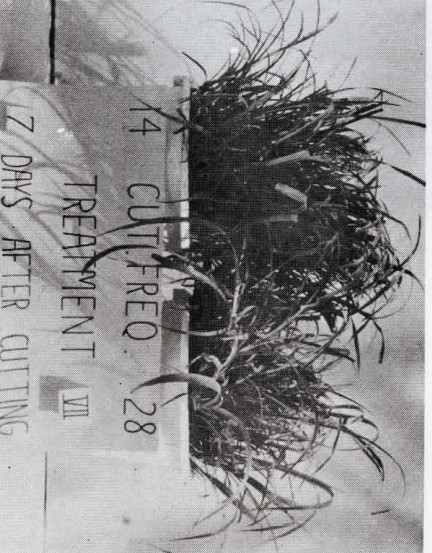
(ח"ג)	N
(ח"ג)	K
מקור החנקן	

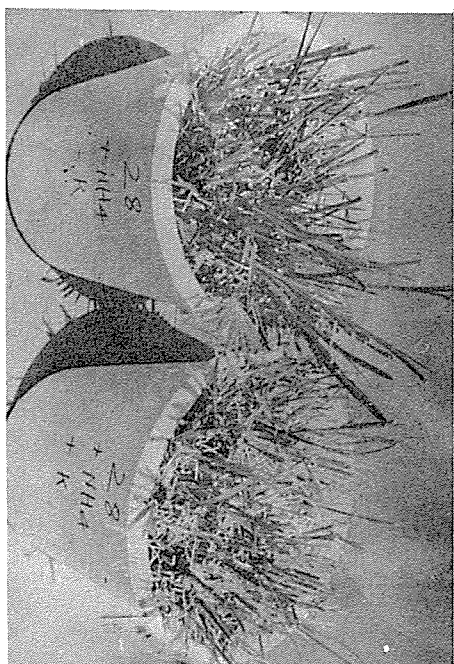
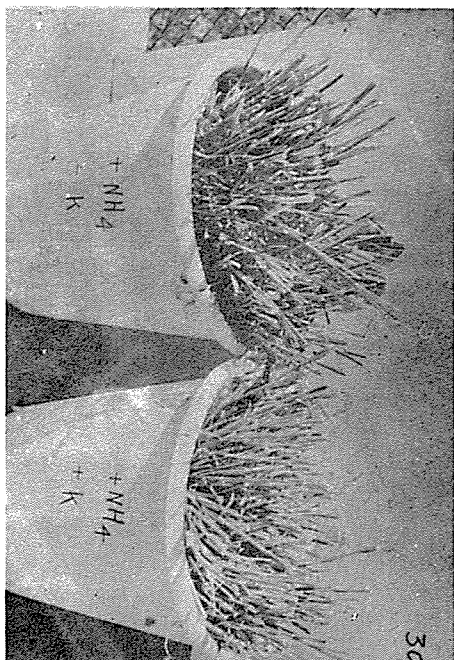
II - NH₄ I - NO₃ (m"n) K 4 , N 200 :18-34 m111m1n



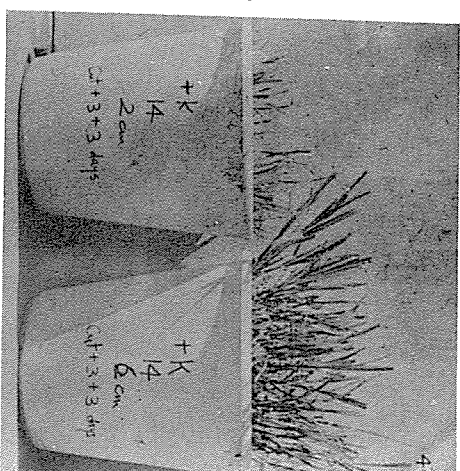
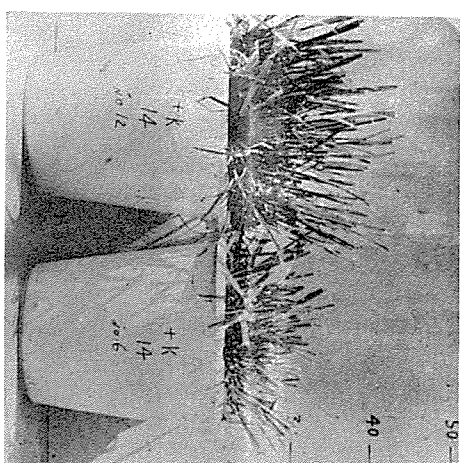
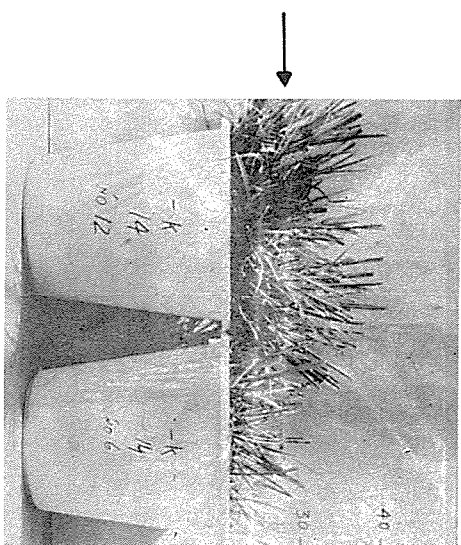
IV - NH₄ III - NO₃ (n'n) K4 ,N200 :18-34 n1212n







109



תמונת 39 : 7 ימים אחרי הקציר

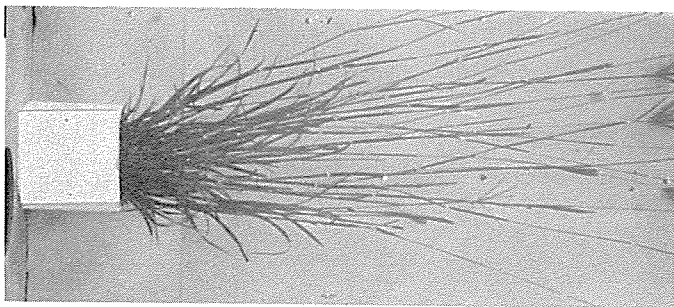
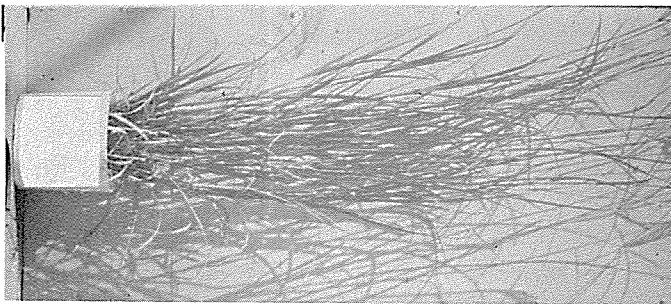
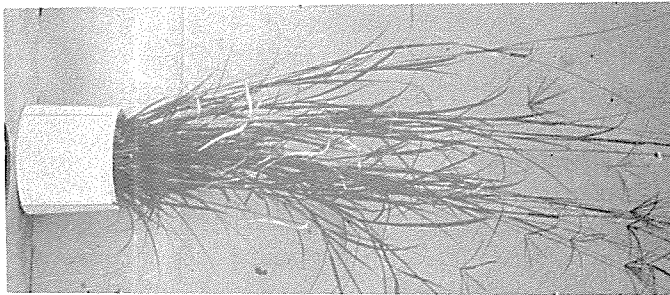
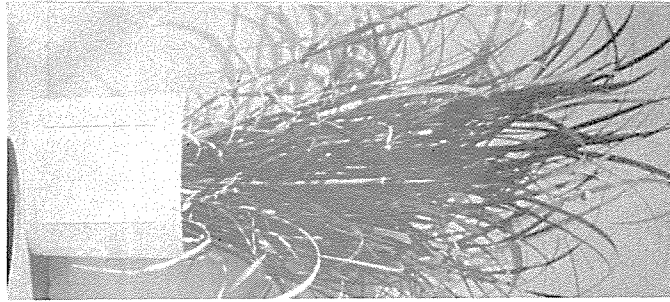
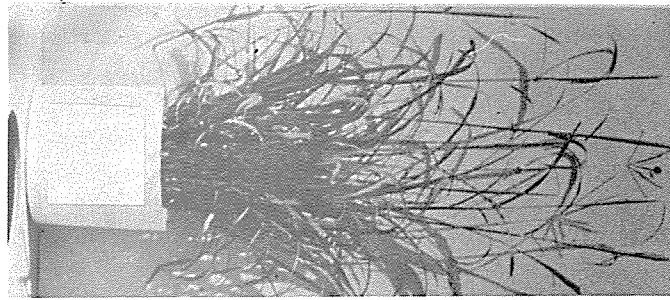
חיצים חדשים לצמח

40

50

60

70



תמונות 40-44:

הטרת עלים וקטנים
גבעולים

קטנים גבעולים

הטרת עלים

ללא קציר

הטרת עלים וטרפי
גבעולים

ס י כ ו ם

עבודה זו יועדה לבירור היבטים מורפולוגיים ופיסיולוגיים של תהליך ההתחדשות בעשב רודס, תוך שימת-לב מיוחדת להזנה החנקנית ולמימשק הקציר. נערך מעקב אחר השינויים בתכולת הפחמימות הבלתי סטרוקטורליות אחר הקציר. נמצא כי היצע גבוה של חנקן ממקור אמוניאקלי או ניטראטי מפחית את תכולת הפחמימות המצטברות בשורש או בבסיסי החיצים. נמצאו ראיות לכך כי שינויים בהצטברות החומר היבש או במספר החיצים המתחדשים אחר הקציר, הנובעים מנוסחאות שונות של הזנה חנקנית ומקציר בתכיפיות אחדות היו גדולים יותר משינויים הנתרמים על-ידי תכולת הפחמימות הצבורה בשורש ובשלף ביום הקציר. הוצע, כי בצמח C_4 זה, היעיל מבחינה פוטוסינתטית ואשר אינו אוגר רב-סוכרים, אין תכולה נמוכה של פחמימות מהווה גורם מגביל להתחדשות תקינה אחר הקציר, בניגוד לעשבים המשתייכים לקבוצת צמחי C_3 .

מיד אחר הקציר נמצאה פחיתה בתכולת הפחמימות של השורש והשלף עד כדי התרוקנות כמעט מוחלטת ללא תלות בהזנה החנקנית ובתכיפות הקציר, ולאחריה חלה הצטברות חוזרת של פחמימות. ראשיתה של הצטברות זו היתה מוקדמת יותר, ותוספת החומר היבש ומספר החיצים המתחדשים במהלך 14 ימי התחדשות, היו גבוהים יותר בצמחים שנקצרו מידי שבועיים בהשוואה לצמחים שנקצרו מידי 4 שבועות.

נמצא כי בכל תכיפות קציר היתה ההתחדשות איטית יותר בצמחים שהוזנו בהיצע גבוה של חנקן בהשוואה להיצע נמוך. הוכח כי השפעת החנקן על ההתחדשות אינה פועל יוצא של השפעתו על תכולת הפחמימות אלא של השפעתו הממריצה על גדילת הטרפים, ומצב התפתחותם ביחס לשלב החשיפה המלאה ביום הקציר. נמצא כי ככל שמשקל החיץ הבודד ביום הקציר הוא גדול יותר, מפאת ריבוי של טרפים הקרובים למימדיהם הסופיים, כן קטן כושר התארוכותם של הטרפים אחר הקציר.

הונח כי בצמח זה שאינו אוגר חומרי תשמורת ושרוי בימים הראשונים אחר קצירתו במאזן פחמימות שלילי, יופעל מנגנון המופקד על בקרת התהליכים צורכי

האנרגיה, ואשר מיועד לאפשר לאברים הבלתי מטמיעים לחלוף על פני התקופה הקריטית באמצעות הפחתה של רמת הפעילויות, עד לדרגה מינימלית אפשרית של ניצול מצעים להפקת אנרגיה. נמצא כי מיד לאחר הקציר ישנה ירידה חזקה בעוצמת הנשימה של השורשים. ירידה זו לא הושפעה מהיצע החנקן במצע הגדילה בניגוד לירידה בתכולת הפחמימות אשר היתה קטנה הרבה יותר ברמת החנקן הגבוהה בהשוואה לנמוכה. הוצע כי הירידה בעוצמת הנשימה אינה תוצאה של פחיתה בתכולתו של המצע הפחמימתי אלא ביטוי של המנגנון המוזכר שנועד להקטין את ניצול הפחמימות בשורשים ולאפשר בדרך זו את הזרמתן אל מיבלעי הרקמה המתחדשת.

בשורשים אשר קלטו ריכוזי חנקן גבוהים (בהם תכולת הפחמימות ביום הקציר היתה נמוכה) נמצאה ירידה במקדם הנשימה. תופעה זו מחזקת הנחה מוקדמת בדבר אפשרות הפיכתן של תרכובות מבנה כחלבונים לצורות זמינות לניצול בתהליך הנשימה, ומיועדת לפי דעתנו לאפשר הזרמה של פחמימות לשם קיום מטבוליזם סדיר ברקמות המתחדשות כל עוד שרירי הצמח במאזן פחמימות שלילי.

באמצעות מעקב אחר תכולת הפחמימות ועוצמת הנשימה או במקביל לפי אופי הצמיחה (התארכות ופריסת טרפים במוקדם, חיוץ והתארכות גבעולים במאוחר) ניתן היה להבחין בין 2 תקופות במהלך ההתחדשות אחרי הקציר. הבחנה זו איפשרה להראות כי הצמיחה בתקופה הראשונה, בה התארכות הטרפים דומיננטית בהשוואה לחיוץ, אינה מושפעת לא מהיצע החנקן או ממקורו, ולא מיחסי חנקן/אשלגן קיצוניים, בניגוד לצמיחה בתקופה השנייה. הצטברות החומר היבש והתפתחות חיצים שניוניים בתקופה השנייה לא הושפעה ממקור החנקן אלא בהקשר לריכוז האשלגן בתמיסות המזון. הזנה אמוניאקלית בתנאי מחסור של אשלגן בניגוד להזנה ניטראטית, הפחיתה מאוד את הצטברות החומר היבש, בין היתר בגלל פגיעה בכושר החיוץ, והיתה מלווה בעליית הריכוז של אמון החופשי ואספרגין בעלים.

נערך מעקב אחר מהלך התפתחותו של חייץ מראשית הווצרותו ועד להפסקת פעילותו, ונבדקה השפעת החנקן על גורלו של החייץ על פי מסלולי התפתחות אלטרנטיביים העומדים לרשותו. באמצעות רגרסיות בין מספר החיצים מסוגים שונים (שהוגדרו בהתאם לדרגת

התפתחותם) נקבעו מקדמי מעבר של חייצים אשר נמנו על סוג כל שהוא והוגדרו לאחר הקציר העוקב כסוג אחר. נמצא כי על אף העובדה שמספר החייצים ליחידת שטח היה הנמוך ביותר בתנאי מחסור של חנקן, היה כושר החיוץ במצב זה הגבוה ביותר. מאידך, הוא לא היה מסוגל להתבטא בעליה של מספר החייצים מכיון שבזמן קצוב ובגלל הקצב האיטי של הגדילה מגיע רק מספר קטן של חייצי אם למצב בו יוכלו לפתח חייצים שניוניים. האמור לעיל מראה כי מעורבותו של החנקן בתהליכי הגדילה של חייץ גדולה לעין ערוך מחיוניותו בתהליכי הפיכת ניצן חייקי לחייץ. באמצעות קציר בגבהים שונים נמצא כי קצב הגדילה של הטרפים בתקופה הראשונה של ההתחדשות משפיע על כושר החיוץ בתקופה שלאחריה. התברר כי תנאים המביאים לידי שטח עלים שאריתי גדול, או תנאים המאפשרים התפתחות מהירה של שטח עלים בימים הראשונים אחרי הקציר אינם תנאים המעודדים חיוץ, אלא להפך. עוצמת הנשימה בשורשים ובבסיסי החייצים נבדקה בהקשר להתארכות הטרפים וכושר החיוץ. התברר כי עקת קציר חריפה (קציר נמוך) המתבטאת בירידה תלולה של עוצמת הנשימה בשורשים היתה מלווה בהאטת קצב ההתארכות של הטרפים, אך לא היתה קשורה לתהליכי החיוץ. בו-זמנית ניכרה התאוששות של פעילות הנשימה בבסיסי החייצים אשר היתה מלווה בעליה של כושר החיוץ. בעקבות זאת הוצע כי איניציאציה של חייצים שניוניים מושפעת מגירוי הנוצר בעקבות הסרת הנוף, שעוצמתו היא פונקציה של המרחק בין מקום יצירתו (מישור החיתוך) ובין אתר פעולתו (בסיסי החייצים). כושר החיוץ בבסיסו של גבעול נמצא גבוה יותר בהשוואה לחייץ וגטטיבי. כושר החיוץ בגבעול צעיר פחת עם העליה בגובה הקציר ואבד לחלוטין כאשר הגבעול לא נקצר. התברר כי עיכוב החיוץ בבסיס הגבעול בעטיה של השליטה הקדקדית פוחת עם התבגרותו עד שנעלם. המסקנה מכך היא שכושר החיוץ הגבוה בבסיסו של גבעול מבוגר אינו מותנה בקצירתו. נבדקה ההנחה כי קיים קשר בין ניתוק אתרי החיוץ ממקור הספקת מוטמעים מחד, והתבטאות מיבלע למוטמעים בטרפים המתחדשים מאידך, ובין כושר החיוץ. התברר כי הסרת טרפים בלבד בגובה נמוך, או קיטום גבעולים בלבד בגובה זהה הניבו מספר

גדול יותר של חייצים בהשוואה לקציר הנערך במישור גבוה יותר. נמצא כי הסרת טרפיו של גבעול מבוגר גרמה לפחיתה הגדולה ביותר במספר החייצים.

הוצע הסבר להשפעת קציר הקמה הנערך בגבהים שונים על כושר ההתחדשות. הסבר

זה מתיחס ל-(א) המרחק שבין מקום יצירת הגירוי להתחייצות ובין אתר פעולתו

ו-(ב) משמעותו של שטח העלים השאירתי. שטח מטמיע זה משמש בתקופה הראשונה של

ההתחדשות גם כגורם בהספקת מוטמעים וגם כגורם תחרותי בעטיו של המיבלע הממוקד

בטרפים המתחדשים. שני גורמים אלה באים לכלל ביטוי בזמן העובר מרגע הקציר ועד

להשגת מאזן מתאים של מוטמעים וגורמי צמיחה אחרים המעודד את גדילתם של הניצנים המגורים.

התחדשותו של עשב הרודס נבדקה בעבודה זו בחודשים אוגוסט וספטמבר בהם מראה

הנסיון החקלאי על ליקויים בכושר ההתחדשות, ובעקבות זאת על מגבלות ביצור של

יבולי חומר יבש מירביים. מימצאי העבודה מסבירים את מהותן של הפרעות בהתחדשות

המתעוררות לאחר השגת יבולי השיא בראשית הקיץ, אם בדרך של דישון חנקני בלתי

מבוקר ואם על-ידי הארכת מחזור הקציר. כתוצאה מהעבודה הוצעו פיתרונות אגרו-

טכניים לשאלת הסרוגיות של היבולים, אשר איפשרו באמצעות תימרון בין הדישון

החנקני ותכיפות הקציר להשיג התחדשות מהירה ויצור חומר יבש רב לאורך כל עונת

הגדילה.

ביבליוגרפיה

- געש, ד. 1972. ויסות הפוריות בעצי פרי נשירים בתשומת לב מיוחדת להתמיכות הפקעים באפרסק. עבודת דוקטור, האוניברסיטה העברית בירושלים.
- הופמן, מ. 1970. הזנה אשלגנית של עצי-פרי נשירים ויחסה לרמות גבוהות של סידן ומגנזיום בבית גידול השרשים. עבודת דוקטור, האוניברסיטה העברית בירושלים.
- לבנון, ד. 1973. תכולת החנקן ופעילות הניטראט רדוקטאז בנוף של עשב רודס כמדדים לתצרוכת החנקן. עבודת גמר, האוניברסיטה העברית בירושלים.
- קיגל, ח. 1967. פיסיולוגיה של המורפוגנזה בנשרן הדוחן. עבודת גמר, האוניברסיטה העברית בירושלים.
- Adegbola, A.A. and McKell, C.C. 1966. Regrowth potential of coastal bermudagrass as related to previous nitrogen fertilization. Agron. J. 58: 145-146.
- Alberda, Th. 1957. The effects of cutting, light intensity, and night temperature on growth and soluble carbohydrate content of *Lolium perenne* L. Pl. and soil 8: 199-230.
- Alberdan, Th. 1960. The effect of nitrate nutrition on carbohydrate content of *Lolium perenne*. Proc. 8th Int. Grassl. Congr. pp. 612-617.
- Alberda, Th. 1966. The influence of reserve substances on dry matter production after defoliation. Proc. 10th Int. Grassld. Congr. pp. 140-147.
- Alberda, Th. 1968. Some aspects of nitrogen in plants, more specially in grass. Stikstof 12: 97-103.
- Aldous, A.E. 1930. Relations of organic food reserves to the growht of some pasture plants. J. Amer. Soc. Agron. 22: 385-392.
- Anslow, R.C. 1965. Grass growth in midsummer. J. Brit. Grassld. Soc. 20: 19-26.
- Aspinall, D. 1961. The control of tillering in the barley plant. 1. The pattern of tillering and its relation to nutrient supply. Aust. J. Biol. Sci. 14: 493-505.
- Austin, R.B., and Jenniffer Edrich. 1975. Effects of ear removal on photo-synthesis, carbohydrate accumulation and on distribution of assimilated ^{14}C in wheat. Ann. Bot. 39: 141-152.
- Baker, B.S., and Jung, G.A. 1972. Growth and metabolic changes occurring in orchardgrass during temperature acclimation. Bot. Gaz. 133: 120-126.
- Bar-Akiva, A., Sagiv, J., and Leshem, Y. 1970. Nitrate reductase activity as indicator for assessing the nitrogen requirement of grass crops. J. Sci. Fd. Agric. 21: 405-407.

- Barker, A.V. 1963. Effects of ammonium nutrition on photosynthesis and respiration rates of illuminated bean leaves. Rep. N.C. Agric. Exp. Sta.
- Barker, A.V., Volk, R.J., and Jackson, W.A. 1966. Root environment acidity as a regulatory factor in ammonium assimilation in bean plants. *Pl. Physiol.* 41: 1193-1199.
- Beard, J.B. 1973. *Turfgrass: Science and Culture*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J.
- Berlier, Y., and Guiraud, G. 1967. Uptake and use by Gramineae of nitrogen from ^{15}N -Labeled nitrate or ammonia. *Isotop. Plant Nutr. Physiol., Proc. Symp. Vienna 1966.* pp. 147-157.
- Blazer, R.H. 1964. Symposium on forage utilization: effects of fertility levels and stage of maturity on forage nutritive value. *J. Anim. Sci.* 23: 246-253.
- Bonner, J. 1946. The role of organic matter, especially manure, in the nutrition of rice. *Bot. Gaz.* 108: 267-279.
- Boonman, J.D. 1971. Experimental studies on seed production of tropical grasses in Kenya. 2. Tillering and heading in seed crops of eight grasses. *Neth. J. agric. Sci.* 19: 237-249.
- Branson, F.A. 1953. Two factors affecting resistance of grasses to grazing. *J. Range Manage.* 6: 165-171.
- Bremner, J.M. 1960. Forms of nitrogen in soils and plants. Rep. Rothamsted Agric. Exp. Sta. for 1959. pp. 59.
- Bremner, J.M., and Keeney, D.R. 1965. Steam distillation methods for determination of ammonium nitrate and nitrite. *Analytica chimica Acta.* 32: 485-495.
- Bridgens, A.B. 1968. Aspects of shoot apex morphogenesis, development and behaviour in grasses, with reference to the utilization and management of natural grassland. S. Afric. Dep. Agric. Tech. Serv., Tech. Com. No. 67.
- Brouwer, R. 1966. Root growth of grasses and cereals. In: F.L. Milthorpe, J.D. Ivins (eds.). *The growth of cereals and grasses. Proc. 12th Easter School in Agricultural Science., Univ. of Nottingham. 1965.* Butterworth and Co. pp. 153-166.
- Clark, H.E., and Shive, J.W. 1934. The influence of the pH of a culture solution on the rates of absorption of ammonium and nitrate nitrogen by the tomato plant. *Soil Sci.* 37: 203-225.

- Clifford, P.E., and Langer, R.H.M. 1975. Pattern and control of distribution of ^{14}C assimilates in reproductive plants of *Lolium multiflorum* Lam. var. *Westerwoldicum*. *Ann. Bot.* 39: 403-411.
- Colby, W.G., Drake, M., Field, D.L., and Kreouski, G. 1965. Seasonal pattern of fructosan in orchardgrass stubble as influenced by nitrogen and harvest management. *Agron. J.* 57: 169-173.
- Cook, C.W., and Stoddart, L.A. 1953. Some growth responses of crested wheatgrass following herbage removal. *J. Range Manage.* 6: 267-270.
- Cook, C.W., Stoddart, L.A. and Kisinger, F.E. 1958. Responses of crested wheatgrass to various clipping treatments. *Ecol. Monogr.* 28: 237-272.
- Cooper, J.P., and Saeed, S.W. 1949. Studies on growth and development in *Lolium*. 1. Relation of the annual habit to head production under various systems of cutting. *J. Ecol.* 37: 233.
- Cooper, J.P. 1951. Studies on growth and development in *Lolium*. 2. Pattern of bud development of the shoot apex and its ecological significance. *J. Ecol.* 39: 228-270.
- Crider, R.J. 1955. Root growth stoppage resulting from defoliation of grass. U.S. Dep. Agric., Tech. Bull. 1102.
- Dale, J.E. 1959. Some effects of continuous removal of floral buds on growth of cotton plant. *Ann. Bot.* 23: 636-649.
- Davidson, J.L., and Milthorpe, F.L. 1965. Carbohydrate reserves in the regrowth of cocksfoot (*Dactylis glomerata*). *J. Brit. Grassld. Soc.* 20: 15-18.
- Davidson, J.L., and Milthorpe, F.L. 1966. Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. *Ann. Bot.* 30: 173-184.
- Davidson, J.L., and Milthorpe, F.L. 1966. The effect of defoliation on the carbon balance in *Dactylis glomerata*. *Ann. Bot.* 30: 185-198.
- Davies, A. 1965. Carbohydrate levels and regrowth of perennial ryegrass. *J. Agric. Sci. Camb.* 65: 213-221.
- De Cugnac, A. 1931. Recherches sur les glucides des graminee's. *Ann. Sci. Natur: Bot. Biol. Veg.* 13: 1-129.
- Dent, J.W., and Aldrich, D.T.A. 1963. The inter-relationship between heading date, yield, chemical composition and digestibility in varieties of perennial ryegrass, timothy, cocksfoot and meadow fescue. *J. natn. Inst. agric. Bot.* 9: 261-281.

- Dodson, J.K., Manners, J.C., and Myers, A. 1964. The distribution pattern of ^{14}C assimilated by the third leaf of wheat. *J. Exp. Bot.* 15: 96-103.
- Donald, C.M., and Black, J.N. 1958. The significance of leaf area in pasture growth. *Herb. Abstr.* 28: 1-6.
- Dovrat, A., and Cohen, Y. 1970. Regrowth potential of Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) as affected by nitrogen and defoliation. *Proc. 11th Int. Grassld. Congr.* pp. 552-554.
- Dovrat, A., Dirven, J.G.P., and Deinum, B. 1971. The influence of defoliation and nitrogen on the regrowth of Rhodes grass (*Chloris gayana* kunth). 1. Dry matter production and tillering. *Neth. J. agric. Sci.* 19: 94-101.
- Dovrat, A., Deinum, B., and Dirven, J.P.G. 1972. The infleunce of defoliation and nitrogen on the regrowth of Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth). 2. Etiolated growth and nonstructural carbohydrate, total-N and nitrate-N content. *Neth. J. agric. Sci.* 20: 97-103.
- Downton, W.J.S., and Tregunna, E.B. 1968. Carbon dioxide compensation - its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the Gramineae, and leaf anatomy. *Can. J. Bot.* 46: 207-215.
- Dowson, R.M.C., Daphne C. Elliott, Elliott, W.H., and Jones, K.M. (eds.). 1969. *Data for Biochemical Research.* pp. 489. Oxford Univ. Press.
- Duell, R.W. 1965. Nitrogen-potassium utilization by three pasture grasses. *Agron. J.* 57: 445-448.
- Eastin, J.D., Teel, M.R., and Langston, R. 1964. Growth and development of six varieties of smooth brome grass (*Bromus inermis* Leyss.) with observations on seasonal variation of fructosan and growth regulators. *Crop Sci.* 4: 555-559.
- Eaton, F.M., and Bernardin, J.E. 1962. Soxhelett type automatic sand culture. *Pl. Physiol.* 37: 357.
- Ehara, K., Sasaki, T., Ikeda, H., and Nata, Y. 1965. Physiological and ecological studies on regrowth of herbage plants. 2. Effect of changes in food reserves, temperature, light and plant nutrients on the regrowth of orchardgrass and bahiagrass under dark conditions. *J. Japan Soc. Grassld. Sci.* 10: 221-225.
- Ehara, K., and Maeno, N. 1966. Physiological and ecological studies on the regrowth of herbage plants. 5. Effect of light on utilization of food reserves in regrowth of bahiagrass (*Paspalum notatum* Flugge) and Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.). *J. Jap. Soc. Grassld. Sci.* 12: 5-8.

- Engledow, F.W., and Wadham, S.M. 1923. Investigations on yield in the cereals. *J. agric. Sci.* 13: 390-439.
- Enthredge, J.E., Beaty, E.R., and Laurence, R.M. 1973. Effects of clipping height, clipping frequency, and rate of nitrogen on yield and energy content of coastal bermudagrass. *Agron. J.* 65: 717-719.
- Evans, M.W. 1958. Growth and development in certain economic grasses. *Ohio Agric. Exp. Sta., Agron. Ser.* 147: 1-123.
- Evans, P.S. 1972. Root growth of *Lolium perenne* L. 3. Investigations of the mechanism of defoliation-induced suppression of elongation. *N.Z.J. Agric. Res.* 15: 347-355.
- Evans, P.S. 1973. The effect of repeated defoliation to three different levels on root growth of five pasture species. *N.Z.J. Agric. Res.* 16: 31-34.
- Fried, M., Zsoldos, F., Vose, P.B., and Shalokhin, I.L. 1965. Characterizing the nitrate and ammonium uptake process of rice roots by use of ^{15}N -labeled NH_4NO_3 . *Physiol. Plant* 18: 313-320.
- Garwood, E.A. 1962. Studies on the root development of grasses. *Rep. Grassld. Res. Inst., Hurley.* 1960-61. pp. 44-45.
- Ghosh, B.P., and Burris, R.H. 1950. Utilization of nitrogenous compounds by plants. *Soil Sci.* 70: 187-190.
- Graber, L.F., Nelson, N.T., Lenkel, W.A., and Albert, W.B. 1927. Organic food reserves in relation to growth of alfalfa and other perennial herbaceous plants. *Wis. Agric. Exp. Sta., Bull.* 80, pp. 1-128.
- Gregory, F.G. 1937. Mineral nutrition of plants. *Ann. Rev. Biochem.* 6: 357-378.
- Gregory, F.G., and Veale, J.A. 1957. A reassessment of the problem of apical dominance. In: "The Biological Action of Growth Substances" H.K. Porter (ed.). Cambridge Univ. Press.
- Griffith, G. ap. 1963. Varietal differences in chemical composition during primary growth. *Rep. Welsh Pl. Breed. Sta.* 1962. pp. 87-88.
- Griffith, W.K., Teel, M.R., and Parker, H.E. 1964. Influence of N and K on the yield and chemical composition of orchardgrass. *Agron. J.* 56: 473-475.
- Griffith, W.K., and Teel, M.R. 1965. Effect of N and K fertilization, stubble height, clipping frequency, on yield and persistence of orchardgrass. *Agron. J.* 57: 147-150.

- Hatch, M.D., Slack, C.R., and Johnson, H.S. 1967. Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugar-cane and its occurrence in other plant species. *Bioch. J.* 102: 417-422.
- Hewitt, E.J. 1966. Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. Commonwealth Agricultural Bureaux, Tech. Comm. 22.
- Hojjatti, S.M., McCreery, R.A., and Adams, W.E. 1968. Effects of nitrogen and potassium fertilization, irrigation, and clipping interval on chemical composition of coastal bermudagrass (*Cynodon dactylon* L.). 1. Total available carbohydrates. *Agron. J.* 60: 617-619.
- Horrocks, R.D., and Washko, J.B. 1971. Studies of tiller formation in reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L.) and climax timothy (*Phleum pratense* L.). *Crop Sci.* 11: 41-45.
- Humphreys, L.R., and Robinson, A.R. 1966. Subtropical grass growth. 1. Relationship between carbohydrate accumulation and leaf area in growth. *Qld. J. Agric. Anim. Sci.* 23: 211-259.
- Humphreys, L.R. 1966. Subtropical grass growth. 3. Effects of stage of defoliation and inflorescence removal. *Qld. J. Agric. Anim. Sci.* 23: 499-531.
- Hyder, D.N., and Sneva, F.A. 1963. Morphological and physiological factors affecting the grazing management of crested wheatgrass. *Crop Sci.* 3: 267-271.
- Hyder, D.N. 1972. Defoliation in relation to vegetative growth. In: *The Biology and Utilization of Grasses*. V.B. Youngner and C.M. McKell (eds.). Academic Press. pp. 304-317.
- James, D.B., and Hutto, G.M. 1972. Effects of tiller separation and root pruning on the growth of *Lolium perenne*. *L. Ann. Bot.* 36: 485-495.
- Jameson, D.A. 1964. Effect of defoliation on forage plant physiology. *Amer. Soc. Agron.*, Special publication. 5: 67-80.
- Jewiss, O.R. 1972. Tillering in grasses - its significance and control. *J. Brit. Grassld. Soc.* 27: 65-82.
- Jones, D.I.H., Griffith, G. ap., and Walters, R.J.K. 1961. The effect of nitrogen fertilizer on the water soluble carbohydrate content of perennial ryegrass and cocksfoot. *J. Brit. Grassld. Soc.* 16: 272-275.
- Jones, D.I.H. 1962. Studies on soluble carbohydrate content of grasses. *Rep. Welsh Pl. Breed. Sta.* 1961. pp. 157-164.

- Jones, D.I.H., Griffith, G. ap., and Walters, R.J.K. 1965. The effect of nitrogen fertilizers on the water-soluble carbohydrate content of grasses. *J. agric. Sci. Camb.* 64: 323-328.
- Jones, L. 1970. The development and morphology of seedling grasses. *Rep. Grassld. Res. Inst., Hurley.* pt. 2. pp. 151-157.
- King, R.W., Wardlaw, I.F., and Evans, L.T. 1967. Effects of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat. *Planta.* 77: 261-276.
- Kirby, E.J.M., and Faris, D.G. 1970. Plant population induced growth correlations in the barley plant main shoot and possible hormonal mechanisms. *J. Exp. Bot.* 21: 787-798.
- Kipnis, T., Levanon, D., and Dovrat, A. 1975. Assessment of the fertilizer nitrogen requirement of Rhodes grass for the control of soil nitrate accumulation. *Proc. Israel Ecol. Soc.* pp. 158-166.
- Laidlaw, A.C. and Berrie, A.M.M. 1974. The influence of expanding leaves and the reproductive stem apex on paical dominance in *Lolium multiflorum*. *Ann. appl. Biol.* 78: 75-82.
- Lambert, D.A. 1961. The effect of intensity of cutting and level of nitrogen on S-43 timothy and S-215 meadow fescue. *Rep. Grassld. Res. Inst., Hurley, 1959-1960.* pp. 83-84.
- Lamp, H.F. 1952. Reproductive activity in *Bromus inermis* in relation to phase of tiller development. *Bot. Gaz.* 113: 413-438.
- Langer, R.H.M. 1954. A study of leaf growth in timothy (*Phleum pratense*). *J. Brit. Grassld. Soc.* 9: 275-284.
- Langer, R.H.M. 1957. Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*).
2. Growth of the plant in relation to tiller development. *Ann. appl. Biol.* 45: 528-541.
- Langer, R.H.M. 1958. Changes in tiller population of grass swards. *Nature* 182: 1817-1818.
- Langer, R.H.M. 1959. Growth and nutrition of timothy (*Phelum pratense* L.).
4. The effect of nitrogen, phosphorus, and potassium supply on growth during the first year. *Ann. appl. Biol.* 47: 211-221.
- Langer, R.H.M. 1963. Tillering in herbage grasses. *Herb. Abstr.* 33: 141-148.
- Langer, R.H.M., Ryle, S.M., and Jewiss, O.R. 1964. The changing plant and tiller populations of timothy and meadow fescue swards. *J. appl. Ecol.* 1: 197-208.

- Leopold, A.C. 1949. The control of tillering in grasses by auxin. *Amer. J. Bot.* 36: 437-440.
- Leopold, A.C., Ethel Niedergang-Kamien, and Janik, J. 1959. Experimental modification of plant senescence. *Pl. Physiol.* 34: 570-573.
- Lindhal, I., Davis, R.E., and Shepherd, W.D. 1949. The application of total available carbohydrate methods to study of carbohydrate reserves in switch cane (*Arundinaria tecta*). *Pl. Physiol.* 24: 285-294.
- Lockhart, J.A., and Virginia Gottschall, 1961. Fruit induced and apical senescence in *Pisum sativum* L. *Pl. Physiol.* 36: 389-398.
- Lush, W.M., and Evans, L.T. 1974. Translocation of photosynthetic assimilate from grass leaves, as influenced by environment and species. *Aust. J. Pl. Physiol.* 1: 417-431.
- Lycklama, J.C. 1963. The absorption of ammonium and nitrate by perennial ryegrass. Ph.D. thesis. North-Holland Pub. Co., Amsterdam.
- MacLeod, L.B. 1965. Effect of N and K fertilization on yield, regrowth and carbohydrate content of storage organs of alfalfa and grasses. *Agron. J.* 57: 345-350.
- MacLeod, L.B. 1965. Effect of nitrogen and potassium on the yield and chemical composition of alfalfa, brome grass, orchardgrass and timothy grown as pure species. *Agron. J.* 57: 261-266.
- Mansat, P. 1965. Tillering evolution in *Lolium italicum*. *Proc. 9th Int. Grassld. Congr.* pp. 395-398.
- Marshall, C., and Sagar, G.R. 1968. The interdependence of tillers in *Lolium multiflorum* Lam. a quantitative assessment. *J. Exp. Bot.* 19: 785-794.
- May, L.H., and Davidosn, J.L. 1958. The role of carbohydrate reserves in pasture plants after defoliation. I. Carbohydrate changes in subterranean clover following defoliation. *Aust. J. Agric. Sci.* 9: 767-777.
- May, L.H. 1960. The utilization of carbohydrate reserves in pasture plants after defoliation. *Herb. Abstr.* 30: 239-245.
- McIlroy, R.J. 1967. Carbohydrates of grassland herbage. *Herb. Abstr.* 37: 79-81.
- McKee, W.H. Jr., Brown, R.H., and Blaser, R.E. 1967. Effect of clipping and nitrogen fertilization on yield and stand of tall fescue. *Crop Sci.* 7: 567-570.
- Milthorpe, F.L., and Ivins, J.D. (eds.) 1966. The growth of cereals and grasses. Butterworth pub., London.

- Mitchell, K.J. 1953. Influence of Light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* spp.). 2. Control of lateral bud development. *Physiol. Plant.* 6: 425-443.
- Mitchell, K.J., and Coles, S.T.J. 1955. Effects of defoliation and shading on short rotation ryegrass. *N.Z.J. Sci. Tech.* 36: 586-604.
- Murata, Y., Iyama, J., and Honma, T. 1965. Studies on the photosynthesis of forage crops. 4. Influence of air-temperature upon the photosynthesis of alfalfa and several southern-type forage crops. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 34: 154-158.
- Neiland, B.M., and Curtis, J.T. 1956. Differential responses to clipping of six prairie grasses in Wisconsin. *Ecology* 37: 355-365.
- Nowakowski, T.Z. 1962. Effects of nitrogen fertilizer on total nitrogen, soluble nitrogen and soluble carbohydrate content of grasses. *J. agric. Sci. Camb.* 59: 387-392.
- Nowakowski, T.Z., Cunningham, R.K., and Nielsen, K.F. 1965. Nitrogen fraction and soluble carbohydrates in Italian ryegrass. 1. Effects of soil temperature, form and level of nitrogen. *J. Sci. Fd. Agric.* 15: 124-134.
- Nowakowski, T.Z. 1969. Effects of nitrogen and potassium fertilizers on contents of carbohydrates and free amino acids in Italian ryegrass. 1. Effects on growth and soluble carbohydrates content of leaves, stubble and roots. *J. Sci. Fd. Agric.* 20: 666-670.
- Ogden, P.L., and Walter, E.L. 1972. Carbohydrate reserves of intermediate wheatgrass after clipping and etiolation treatments. *J. Range. Manage.* 25: 29-32.
- Ojima, K., and Isawa, T. 1968. The variation of carbohydrate in various species of grasses and legumes. *Can. J. Bot.* 46: 1507-1511.
- Okajima, H., and Smith, D. 1964. Available carbohydrate fractions in the stem bases and seed of timothy, smooth brome grass, and several other northern grasses. *Crop Sci.* 4: 317-320.
- Ong, C.K., and Marshall, C. 1975. Assimilation distribution in *Poa annua* L. *Ann. Bot.* 39: 413-421.
- Ono, S., Nakashima, H., and Ehara, K. 1968. Physiological and ecological studies on the regrowth of herbage plants. 8. Effect of cutting treatments on the original tiller regrowth and new tiller development of orchardgrass. *J. Jap. Grassld. Sci.* 14: 10-19.

- Overbeek, J. van 1938. Auxin distribution in seedlings and its bearing on the problem of bud inhibition. *Bot. Gaz.* 100: 133-166.
- Patel, A.S., and Cooper, J.P. 1961. The influence of seasonal changes in light energy on leaf and tiller development in ryegrass, timothy and meadow fescue. *J. Brit. Grassld. Soc.* 1: 299-308.
- Paulsen, G.M., and Smith, D. 1968. Influences of several management practices on growth characteristics and available carbohydrate content of smooth brome grass. *Agron. J.* 60: 375-379.
- Peterson, R.A. 1962. Factors affecting resistance to heavy grazing in needle and thread grass. *J. Range Manage.* 15: 183-189.
- Pozo Ibanez, M. del. 1963. (The effect of cutting treatments on the dry matter production of *Lolium perenne* L. and *Dactylis glomerata* L.). *Versl. Landbouwk. Onderz.* 69: 17.
- Reid, D. 1966. The response of herbage yield and quality to a wide range of nitrogen application rates. *Proc. 10th Int. Grassld. Congr.* pp. 209-213.
- Reynholds, J.H., and Smith, D. 1962. Trend in carbohydrate reserves in alfalfa, smooth brome grass, and timothy grown under various cutting schedules. *Crop Sci.* 2: 333-336.
- Ryle, G.J.A. 1964. A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. *J. Brit. Grassld. Soc.* 19: 281-290.
- Ryle, G.J.A., and Powell, C.E. 1974. The utilization of recently assimilated carbon in graminaceous plants. *Ann. appl. Biol.* 77: 145-158.
- Ryle, G.J.A., and Powell, C.E. 1975. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: The role of current assimilate. *Ann. Bot.* 39: 297-310.
- Sagar, G.R., and Marshall, C. 1965. The grass plant as an integrated unit - some studies of assimilate distribution in *Lolium multiflorum* Lam. *Proc. 9th Int. Grassld. Congr.* pp. 493-497.
- Sax, K. 1962. Aspects of ageing in plants. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 13: 489-506.
- Scott, J.D. 1957. The study of primordial buds and the reaction of roots to defoliation as the basis of grassland management. *Proc. 7th Int. Grassld. Congr.* pp. 479-487.
- Sharman, B.C. 1942. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. *Ann. Bot.* 6: 245-282.
- Sharman, B.C. 1947. The biology and developmental morphology of the shoot apex in the Gramineae. *New Phytol.* 46: 20-34.

- Smith, D. 1968. Classification of several native North American grasses as starch or fructosan accumulators in relation to Taxonomy. J. Brit. Grassld. Soc. 23: 306-309.
- Sonneveld, A. 1962. Distribution and redistribution of dry matter in perennial forage crops. Neth. J. Agric. Sci. 10: 427-444.
- Soper, K., and Mitchell, K.J. 1956. The developmental anatomy of perennial ryegrass (*Lolium perenne*). N.Z.J. Sci. Technol. Sect. A., 37: 484-504.
- Sosebee, R., and Wiebe, H.H. 1971. Effect of water stress and clipping on photosynthate translocation in two grasses. Agron. J. 63: 14-17.
- Sprague, V.G., and Sullivan, J.T. 1950. Reserve carbohydrates in orchard-grass clipped periodically. Pl. Physiol. 25: 92-102.
- Spratt, E.D., and Gasser, J.K.R. 1970. The effect of ammonium sulphate treated with a nitrification inhibitor, and calcium nitrate, on growth and N-uptake of spring wheat, ryegrass and kale. J. Agric. Sci., Camb. 74: 111-117.
- Steinke, T.D. 1969. The translocation of ^{14}C assimilates in *Eragrostis curvula*. An autoradiographic survey. Proc. Grassld. Soc. S. Afric. 4: 19-34.
- Stoin, H.R. 1968. Effects of nitrogen nutrition and temperature on the growth, carbohydrate content, and nitrogen metabolism of cool season grasses. Ph.D. thesis, Michigan State Univ.
- Street, H.E., and Sheat, D.E. 1958. The absorption and availability of nitrate and ammonia. Encyclopedia of Plant Physiology. 8: 150-161.
- Sullivan, J.T., and Sprague, V.G. 1943. Composition of roots and stubble of perennial ryegrass following partial defoliation. Pl. Physiol. 18: 656-670.
- Sullivan, J.T., and Sprague, V.G. 1953. Reserve carbohydrates in orchard-grass cut for hay. Pl. Physiol. 28: 304-313.
- Susuki, M., and MacLeod, L.B. 1970. Effect of N source, and rate of N, P and K on the ammonium, amino, and amide nitrogen levels in vegetative tissue of barley grown in hydroponic culture. Can. J. Pl. Sci. 50: 445-450.
- Tainton, N.M. 1964. Developmental morphology of the apical meristem of *Themeda triandra* Forsk. S. Afric. J. agric. Sci. 7: 93-100.

- Tanaka, A. 1961. Studies on the nutriophysiology of leaves of the rice plant. J. Fac. Agric., Hokkaido Univ. 51: 449-550.
- Teel, M.R. 1956. The physiological age of brome grass (*Bromus inermis* L.) as it affects the growth rate following defoliation. Ph.D. Thesis. Purdue Univ.
- Teel, M.R. 1962. Nitrogen-potassium relationships and biochemical intermediates in grass herbage. Soil Sci. 93: 50-55.
- Tromp, J. 1962. Interaction in the absorption of ammonium potassium and sodium ions by wheat roots. Acta Bot. Neerl. 11: 147-192.
- Troughton, A. 1957. The underground organs of herbage grasses. Bull. No. 44. Commonwealth Bureau of Pasture and Field Crops, Hurley, England.
- Tuil Van, H.D. 1965. Organic salts in plants in relation to nutrition and growth. Versl. Landbouwk. Onderz. 657. pp. 1-83.
- Ueno, M., Yoshihara, K., and Kawanabe, S. 1960. Effect of cutting on the sod binding of the orchardgrass sward. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 29: 172-174.
- Umbreit, W.W., Burris, R.H., and Stauffer, J.F. 1957. Manometric Techniques. Burgess Pub. Co. Minneapolis.
- Viets, F. G., Jr. 1965. The plants need for and use of nitrogen. In: M.V. Bartholomew and F.E. Clark (eds.). Soil nitrogen. Agronomy 10: 384-435. Amer. Soc. of Agron., Madison, Wis.
- Vose, P.B. 1960. The physiology of the vegetative grass plant. Rep. Welsh Pl. Breed. Sta. 1959. Aberystwyth. pp. 17-18.
- Waite, R. 1965. The chemical composition of grasses in relation to agronomical practice. Proc. Nutr. Soc. 24: 38-46.
- Waite, R., and Boyd, J. 1953. The water soluble carbohydrates of grasses. 2. Grasses cut at grazing height several times during the growing season. J. Sci. Fd. Agric. 4: 257-261.
- Watson, D.J. 1936. The effects of applying a nitrogenous fertilizer to wheat at different stages of growth. J. agric. Sci. 26: 391-414.
- Weinmann, H. 1940. Storage of root reserves in Rhodes grass. Pl. Physiol. 15: 467-485.

- Weinmann, H., and Reinhold, L. 1946. Reserve carbohydrates in South African grasses. *J. S. Afric. Bot.* 12: 57-73.
- Weinmann, H. 1948. Underground development and reserves of grasses. *J. Brit. Grassld. Soc.* 3: 115-140.
- Weinmann, H. 1961. Total available carbohydrates in grasses and legumes. *Herb. Abstr.* 31: 255-261.
- Went, F.W. 1939. Some experiments on bud growth. *Amer. J. Bot.* 26: 109-117.
- Widdowson, F.V., Penny, A., and Williams, R.J.B. 1967. Experiments measuring effect of ammonium and nitrate fertilizers with and without sodium and potassium on spring barley. *J. Agric. Sci.* 69: 197-207.
- Williams, R.F. 1960. The physiology of growth in the wheat plant. 1. Seedling growth and pattern of growth at the shoot apex. *Aust. J. Biol. Sci.* 13: 401-428.
- Williams, R.F., and Rijven, A.H.G.C. 1965. The physiology of growth in the wheat plant. 2. The dynamics of leaf growth. *Aust. J. Biol. Sci.* 18: 721-743.
- Williams, R.D. 1964. Assimilation and translocation in perennial grasses. *Ann. Bot.* 28: 419-429.
- Williams, R.D. 1970. Tillering in grasses cut for conservation, with special reference to perennial ryegrass. *Herb. Abstr.* 4: 383-388.
- Wilson, J.R. 1973. The influence of aerial environment, nitrogen supply, and ontogenetical changes on the chemical composition and digestibility of *Panicum maximum* Jacq. var. *trichoglome* eyles. *Aust. J. agric. Res.* 24: 543-556.
- Wilson, J.R., and Ford, C.W. 1973. Temperature influences on the in vitro digestibility and soluble carbohydrate accumulation of tropical and temperate grasses. *Aust. J. agric. Res.* 24: 187-198.
- Wright, R.D. 1976. 6-Benzylaminopurine promotes axillary shoots in *Ilex erenala* Thumb. *Hortscience.* 11: 43-44.
- Yem, E.W., and Willis, A.J. 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem. J.* 57: 508-514.

CONTENTS

page

1. Introduction

1.1 Rhodes grass	1
1.2 The grass canopy in relation to cutting	1
1.2.1 The tiller and the phytomer	1
1.2.2 The plant as an integrated unit or group of independent tillers: significance in relation to regrowth after cutting	2
1.2.3 Regrowth of the canopy after cutting	5
1.3 Response of the root system to defoliation	6
1.4 Duration of the regrowth process	7
1.5 Evaluation of regrowth potential in the dark and in light	8
1.6 Tillering	10
1.6.1 Control of tillering	10
1.6.2 The effect of cutting on tillering	12
1.6.3 The effect of nitrogen nutrition on tillering	13
1.7 Total Nonstructural Carbohydrates (TNC) in relation to regrowth after cutting	14
1.8 Nitrogen uptake and metabolism	17
1.9 The objectives of this study	18

2. Materials and methods

2.1 The plant material	19
2.1.1 Preparing plants for the experiments	19
2.2 The sand culture and nutrition system	20
2.2.1 Irrigation and renewing of nutrient solutions	21
2.2.2 The nutrient solutions	21

page

2.3 Establishment in pots	23
2.4 Sampling and preparing of plant material for analysis	24
2.5 Analysis of the plant material	24
2.5.1 Identification and counting of tillers	24
2.5.2 Total nonstructural carbohydrates	24
2.5.3 Respiration	25
2.5.4 Nitrate reductase activity	26
2.5.5 Nitrogen fractions	27
 3. <u>Results</u>	
3.1 The effect of TNC, nitrogen nutrition and cutting on regrowth potential in the dark	28
3.1.1 TNC content on the day of cutting	29
3.1.2 Etiolated growth and percentage of regrowing tillers	29
3.1.3 The effect of frequent cutting on regrowth	31
3.1.4 The effect of tiller weight before cutting on its growth after cutting	32
3.2 The effect of TNC, nitrogen nutrition and cutting frequency on regrowth and dry matter production in the light.	33
3.2.1 TNC content of the regrowing plant	34
3.2.2 Respiration rate as a measure for TNC utilization during regrowth	39
3.2.3 Dry matter production after cutting	42
3.2.4 Growth rate	42

	<u>page</u>
3.2.5 Number of regrowing tillers after cutting	44
3.2.6 The relationship between the number of regrowing tillers and tiller weight	46
3.2.7 The role of nitrogen in dry matter production	47
3.2.7.1 The effect of nitrogen content in the nutrient solution	48
3.2.7.2 The efficiency of ammonium and nitrate in dry matter production	52
3.2.8 The N/K ratio of the nutrient solution	52
3.3 The effect of nitrate, ammonium, and potassium on yield and regrowth of tillers	54
3.3.1 Dry matter yield and number of tillers on the day of cutting	54
3.3.2 Tiller regrowth index	56
3.4 The effect of nitrogen and cutting frequency on number and type of tiller	59
3.5 The effect of time and nitrogen on tiller type	60
3.6 Nitrate reduction during regrowth	64
3.7 The effect of nitrogen and potassium nutrition on the distribution of organic nitrogen fractions in shoots	67
3.8 Tiller ontogeny	72
3.8.1 Alternative developmental pathways of a single tiller between successive cuttings	72
3.8.2 Quantification of the change in tiller ontogeny following cutting	73
3.8.3 Index of transition between types of tiller	76
3.9 Regrowth after cutting in relation to canopy structure, elongation of leaf blades, and tillering	77

	<u>page</u>
3.9.1 Total number, and, tillers with and without elongated stems on day of cutting	77
3.9.2 The relationship between leaf blade elongation and tillering	79
3.10 Factors affecting tillering from the stem base	84
3.10.1 The effect of stem age and cutting height on development of axillary tillers	84
3.11 The effect of leaf and stem removal on tillering potential	87
4. <u>Discussion</u>	89
Illustrations	101
Summary	111
Bibliography	115

I

Summary

The purpose of this study was to examine morphological and physiological aspects of regrowth in Rhodes grass, giving particular attention to the effect of nitrogen nutrition and cutting practice.

Changes in total nonstructural carbohydrate (TNC) content following cutting were observed. A high supply of either ammonium or nitrate nitrogen was found to reduce TNC content in the roots and in tiller bases. The rate of dry matter production and number of tillers regrowing after cutting were both affected by nitrogen nutrition and by height and frequency of cutting. The effect of nitrogen and cutting treatments were found to outweigh the effect of TNC content of the roots and stubble on the day of cutting both in the regrowth process and in dry matter production. It is suggested that in contrast to C_3 grasses, the regrowth potential of this photosynthetically efficient C_4 grass, which does not store polysaccharides, is not limited by low TNC content.

Immediately after cutting, TNC content of both roots and stubble in all treatments decreased down to a minimum level of approximately 1% of the dry weight. The time required to reach this minimum level was shorter, and, reaccumulation of TNC started earlier in plants previously cut every two weeks compared with plants cut every four weeks. Furthermore, the increase in dry weight, as well as the number of tillers which regrew during the 14 days following cutting were greater in frequently cut plants, than in the non-frequently cut ones.

We postulated that a mechanism regulating the energy requiring processes is set into action during the first few days after cutting when carbohydrate

II

balance is negative. Such a mechanism probably enables non photosynthetic organs to overcome the critical period, by reducing their energy requiring activity. A considerable decrease in the rate of respiration of the roots was found immediately after cutting. In contrast to TNC content, which was much lower when nitrogen level was high, the decrease in respiration rate was not affected by the nitrogen supply. It is suggested that the low respiration rate of the roots found a few days after cutting is not a result of the reduced amount of carbohydrate substrate available, but is the effect of the above mentioned mechanism. This reduces the exploitation of TNC by the roots, and thus facilitates its movement to the regrowing tissue sinks.

The respiration quotient of roots which absorbed high concentrations of nitrogen, was below 1. This finding supports the assumption that, under conditions of carbohydrate deficiency, structural compounds such as proteins are converted to forms which may be utilized for respiration.

In our opinion, this mechanism ensures normal metabolism, by allowing carbohydrates to be transported into the sites of regrowth during the period of sub optimal carbon balance caused by defoliation.

Two phases were observed during the course of regrowth after cutting. During the first phase which lasts approximately 4 days, growth, which is dominated by leaf blade elongation as opposed to tillering, was not affected by either the level or source of nitrogen supplied, nor was it affected by extreme N/K ratios. The second phase of growth after cutting which is characterised by the appearance of new tillers, was affected by nitrogen source only in relation to the K concentration of the nutrient solution. In contrast to nutrition with $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NH}_4\text{-N}$ nutrition under conditions of K deficiency,

III

greatly reduced dry matter production. Under these conditions in which tillering was impaired, free ammonia and asparagine levels increased in shoots.

Tillers were classified according to their stage of development, and the effect of nitrogen on tiller ontogeny was examined. Indices of transition were calculated for tillers which belonged to one category before cutting and were defined as belonging to another type after cutting. In spite of the fact that under conditions of nitrogen deficiency the total number of tillers per unit area was smallest, it was found that the tillering potential, was highest. This however could not come to expression because of the slow growth rate so that during a given period, secondary tillers developed on only very few of the mother tillers. This indicates that the role of nitrogen is far greater in the growth of the tiller than its significance in activation of the tillering sites (axillary buds).

The rate of elongation of the leaf blades during the first phase of regrowth was found to affect the tillering capacity during phase two. Conditions which produce a large residual leaf area, or enhance elongation rate during phase one, such as high cutting, did not favor tillering.

Severe defoliation (low cut) resulted in a steep decrease of respiration rates of the root system. This was accompanied by a reduction in the rate of leaf-blade elongation but did not affect tillering potential. The latter was related to the respiration rate of the tiller base during phase two of regrowth. Therefore, after a low cut, tillering potential was higher than that of high-cut tillers. Axillary tillers are probably initiated by a stimulus arising from canopy defoliation. We suggest that the effect of the stimulus is a function of the distance between the site at which it

IV

is produced (the plane of the cut) and its site of action (the base of the tillers).

Tillering potential was found to be higher at the stem base than on vegetative tillers and was dependent on cutting height and stem age. Tillering potential of a young stem decreased as the cut was higher, reaching almost zero when the stem was left uncut. Inhibition of tillering from the stem base which is apparently controlled by apical dominance, decreased as the stem matured and eventually disappeared. The high tillering potential from the base of a mature stem is therefore not dependent on cutting of the stem.

It is suggested that tillering after cutting is affected by the severing of the tillering site from a direct source of assimilates as well as by the strong sink located in the regrowing leaf blades. Removal of either only the blades or only the stems at a low level resulted in the development of more tillers than if the cut was made at a higher level. Removal of blades on a mature stem resulted in the greatest reduction of tillering.

An explanation for the effect of cutting height on regrowth potential is suggested. It concerns the effect of the distance between the plane of cutting and the sites for regrowth, as well as, the significance of the leaves remaining after cutting which concurrently act as source and sink.

In agricultural practice, regrowth of Rhodes grass is known to be impaired during the months of August and September, and thus, maximal dry matter production is limited. The present study examined regrowth during this period of the year and the results explain the deterioration in regrowth to be the result of uncontrolled nitrogen fertilization or of extension of the interval between cuttings. As a result of this study, changes in management which facilitate rapid regrowth and produce high yields of dry matter were suggested.

AGRICULTURAL RESEARCH ORGANIZATION

INSTITUTE OF FIELD CROPS

MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL
ASPECTS OF REGROWTH OF RHODES GRASS
(CHLORIS GAYANA KUNTH.) AFTER CUTTING

By

T. Kipnis, A. Dovrat, S. Lavee

Pamphlet No. 173

Division of Scientific Publications
The Volcani Center, Bet Dagan
Israel

1977