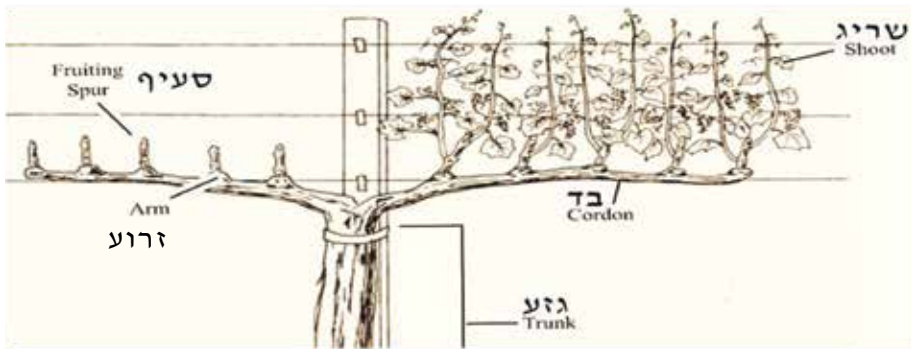


# מיפוי המערכת ההידראולית של חלקי הנצר בשלושה זני גפן יין

יאיר היאט, שראל מוניץ, אמנון שוורץ, ישי נצר\*

הגפן (*L. Vitis vinifera*) היא מטפס נשיר הנכנס לתרדמת חורף, מבלבל באביב ומצמיח מהניצנים הרדומים ענפים חדשים וירוקים הנקראים שריגים. על השריגים מתפתחים עלים ותפרחות ואשכולות ענבים. השריגים גדלים, ובסוף הקיץ משתנה צבעם מירוק לחום. כשהם במצב זה, הם מכונים זמורות. לקראת היציאה מתרדמת החורף הזמורות נזרות על מנת לווסת את מספר האשכולות ולשמור על עיצוב מדויק של שלד הגפן (איור 1).



איור 1: חלקי הנצר השונים של הגפן (מעובד מתוך Hellman, 2003).

במרבית מיני הצמחים 90% ומעלה מכמות המים הנקלטת באמצעות מערכת השורשים מגיעה אל הנוף באמצעות מערכת העצה ומתנדפת מהצמח בתהליך הטרונספירציה (Taiz, & Zeiger, 2003). כידוע, צינורות הטרכיאה הם תאים מתים (חסרי פרוטופלסטים), ולכן הובלת המים ברקמת העצה היא אפופלסטית, דבר המאפשר מוליכות הידראולית גבוהה. המים נעים בתוך מערכת ההולכה של העצה בעיקר בתנאי תת-לחץ (מתח) הגורמים למשיכתה של עמודת המים הרציפה כלפי מעלה. המים בצינורות הטרכיאה הנמצאים במתח מפעילים על דופןות חוליית הטרכיאה כוחות העשויים להוביל לקריסתה כלפי פנים. ההתעבות המשנית בדופן התא של חוליות הטרכיאה (צלולוז וליגנין) מקנים לצינורות הטרכיאה עמידות מכנית בפני הכוחות הללו. התפתחות תנאי מתח גבוהים במערכת העצה עלולה לגרום לכניסה של אוויר לתוך צינור הטרכיאה, ככל הנראה דרך הגמצים הנמצאים בדופןות הטרכיאה (Tyree, & Ewers, 1989), ונוצרת בועת אוויר בתוך עמודת המים הרציפה שבתוך צינור הטרכיאה. תופעה זו מכונה אמבוליה-אמבוליום (Embolism). במצב מתקדם יותר ישנו ניתוק מוחלט של עמודת המים הגורם לצינור הטרכיאה לצאת מכלל פעולה. מצב זה מכונה מיעור-קוויטציה (Cavitation). ככל שיותר צינורות טרכיאה יוצאים מכלל פעולה, המוליכות ההידראולית של רקמת העצה יורדת, ועקב כך זמינות

המים לנוף קטנה. מצב זה עלול לגרום לפגיעה בתפקוד הצמח, להתייבשות עלים ואף למות הצמח. בצמח בעל משק מים תקין הסיכון לקוויטציה יורד מכיוון שהמתחים השוררים בצניורות הטרכיאה שלו אינם גבוהים. כאמור, בזמן עקת יובש חריפה קיימת סכנה של התפתחות אמבוליזם בעצה, וישנם מחקרים רבים העוסקים בתגובות שהצמח מגיב על מנת לתקן את הנזקים הללו (et al., Brodersen, et al., 2013; Knipfer, Brodersen, 2015). אחת ההתאמות ההתפתחותיות לתנאי עקת יובש היא יצירה של טרכיאות צרות יחסית על מנת להקטין מראש את הסיכוי לקוויטציה (Lovisololo, & Schubert, 1998). פיתוח מערכת הובלת מים בעצה בעלת צניורות טרכיאה בקטרים שונים, בעונות שונות ובמקומות שונים עשויה להגדיל את יכולת ההתמודדות של הצמח עם תנאי משק מים משתנים (Tyree, & Ewers, 1991). נוסף על כך נמצא כי על ידי שימוש בכנות שונות ניתן להשפיע על אופי הצימוח של העצים באמצעות השפעה על קוטר חוליות הטרכיאה והמוליכות ההידראולית (ערן הרכבי וחוב', 2014; Tombesi, et al., 2010). ישנם כמה יתרונות וחסרונות לקיומן של טרכיאות בעלות קוטר גדול. מצד אחד קוטר גדול של צינור טרכיאה מאפשר מוליכות הידראולית גבוהה יותר, אך מצד שני במצבים של עקת יובש, קרי מתחים גבוהים מאוד, צינור טרכיאה כזה עלול להיות חשוף יותר לסכנת קוויטציה (Lo Gullo, & Salleo, 1991). לעומת זאת, קוטר קטן של צינור טרכיאה יכול להוליך כמות מים קטנה יותר (שעשויה להגביל את הצימוח), אבל החשש מפני קוויטציה שלו נמוך יותר. פרקטיקת הגידול של ענבי יין מחייבת יישום של השקיה גרעונית (Deficient Irrigation) שמשמעותה היא יצירה מכוונת של עקת יובש. הסיבה לכך היא רצון ליצור גרגרי ענבים קטנים בעלי ריכוז גבוה של חומרי טעם וצבע. לעתים נראה שיישום קיצוני של משטר השקיה זה גורם לתופעות חמורות של התייבשויות עלים, של פחיתת יבולים ואף של תמותת גפנים. ניכר כי ישנם זנים הרגישים יותר מאחרים למצבי עקת יובש חריפה.

**מטרת המחקר** היא מיפוי המדרג של המערכת ההידראולית ברקמת העצה בגזע, בזמורות ובפוטורות בזני גפן יין קברנה סוביניון (Cabernet Sauvignon), שיראז (Shiraz) ומרלו (Merlot). פילוח קוטרי צניורות הטרכיאה עם חישוב תאורטי של המוליכות ההידראולית הספציפית מאפשר מחד גיסא הערכה ראשונית של רגישות מערכת הובלת המים בעצה להיווצרות אמבוליזם וקוויטציה בתנאי עקת יובש, ומאידך גיסא עשוי לזרוע אור על השוני בקצבי הצימוח והוגטטיבי בתחילת העונה כאשר משק המים של הגפן תקין. **היפותזת המחקר** היא כי חלק מהשוני ביכולת הצמח לתפקד בתנאי עקת יובש מקורו במבנה שונה של המערכת ההידראולית לאורך רקמת העצה בנצר של הזנים הללו. בחינה כוללת של מערכת הובלת המים בעצה בחלקי הגפן השונים, מהגזע ועד לעלה, תעזור בהבנת רגישות זני גפן יין לעקת יובש, המאפשרת התאמה של משטר השקיה לכל זן בנפרד.

## חומרים ושיטות

### מקור החומר הצמחי

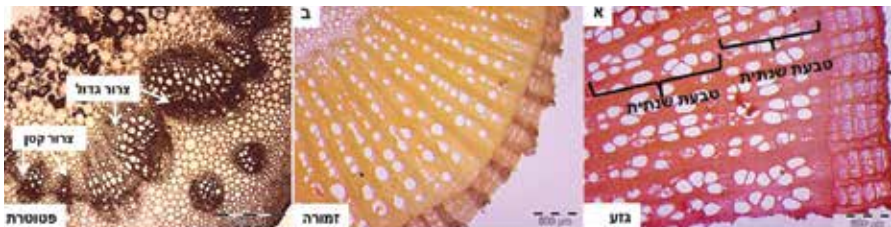
אתר הדגימה הראשון ממוקם ביער יתיר ברום של 660 מ' מעל פני הים (קו אורך 31.34, קו רוחב 35.06). אתר הדגימה השני ממוקם בכרמי קיבוץ חולדה שבשפלת יהודה ברום של 124 מ' מעל פני הים (קו אורך 34.9, קו רוחב 31.8). בשני האתרים מרווחי הנטיעה סטנדרטיים (3 מ' בין השורות ו-1.5 מ' בין הגפנים שבתוך השורה). הגפנים מעוצבות כקורדון דו-בדי על מערכת הדליה VSP (שילוב שריגים אנכי). הגפנים הושקו באופן סדיר באמצעות טפטפות (בספיקה של 2.4 ליטר בשעה במרווחים של חצי מטר). ההשקיה נשלטה באמצעות מחשבי השקיה.

### שיטות דיגום

בכל אתר נבחרו שש גפנים מכל זן מהם נדגמו פטוטרות, זמורות וגלילי עצה מהגזע (מכל זן 12 עצים, 6 מיתר ו-6 מחולדה). הדיגום התבצע במהלך חודש אוקטובר 2013. כל הגפנים שהשתתפו במחקר היו בני עשר שנים ומעלה. הדגימה של גלילי העצה מהגזע של הגפנים נעשתה בגובה 10 ס"מ מתחת לפיצול הבדים, באמצעות מקדח גזע ייעודי (Increment Borer 5.15mm Core 3 - Thread 8", Haglof, Sweden). הדגימה של הזמורות התבצעה מהסעיף הרביעי (הספירה החלה מהפיצול לבדים, כלומר סעיף מספר אחד הכי קרוב לגזע) דגימת הפטוטרות התבצעה מעלה הממוקם בעמדה אחת מעל האשכול תוך שימת דגש על שלמות העלה.

### אנטומיה

נעשו חתכים של גלילי העצה והזמורה (איור 2א-ב) בעובי של 120  $\mu\text{m}$  באמצעות מיקרוטום עץ (Reicher NR 17 800, Austria). נעשו חתכי יד בפטוטרות (איור 2ג) באמצעות סכין גילוח; החתכים נצבעו באמצעות RG (Reactive Genevoise, ארזי ושוורץ, 1991). החתכים נצפו בנינוקולר (Olympus szk-7 Tokyo, Japan) ובמיקרוסקופ (Olympus u-tz 0.5 xc-3, Tokyo, Japan). החתכים המצולמים נמדדו קוטר חוליות הטרביאה באמצעות תוכנת מחשב ייעודית (ImageJ (Image processing and analysis in java, National Institutes of Health, USA); בגזע בוצעה חלוקה של חוליות הטרביאה לפי קבוצות גודל; חוליות טרכיאה מעל 100 מיקרון הוגדרו כחוליות טרכיאה גדולות. בזמורות הוגדרו חוליות טרכיאה מעל 31



איור 2: א. חתך בגליל עצה; ב. חתך בזמורה; ג. חתך בפטוטרת (צילום: ל' היאט)

מיקרון כחוליות טרכיאה גדולות. בכל פטוטרט נבדקו שני צרורות הובלה הגדולים וארבעה צרורות הובלה קטנים, ונמדד קוטר חוליות הטרכיאה. בפטוטרות הוגדרו חוליות טרכיאה מעל 15 מיקרון כחוליות טרכיאה גדולות. מלבד החלוקה לחוליות טרכיאה גדולות וקטנות, חילקנו בתוך כל קטגוריה את חוליות הטרכיאה לקבוצות גודל שונות.

**מדדים הידראוליים ושיטות המדידה**

באמצעות שימוש בנוסחת Hagen–Poiseuille המותאמת לזרימה בצמחים, חושבו המוליכות ההידראולית הספציפית ( $kg \cdot m^{-1} \cdot MPa^{-1} \cdot s^{-1}$ ) והמוליכות ההידראולית עבור טבעת שנתית ( $kg \cdot m \cdot MPa^{-1} \cdot s^{-1}$ ). לפי הנוסחה, המוליכות ההידראולית פרופורציונית לקוטר הצינור בחזקה רביעית:

$$Kn = (\pi \cdot p / 128 \cdot \eta) \cdot \Sigma (d^4)$$

כאשר  $Kn$  = מוליכות הידראולית,  $\pi$  = פאי,  $p$  = צפיפות החומר,  $\eta$  = צמיגות החומר ו- $d$  = קוטר הצינור (Tyree, & Ewers, 1991).

**מבחן סטטיסטי**

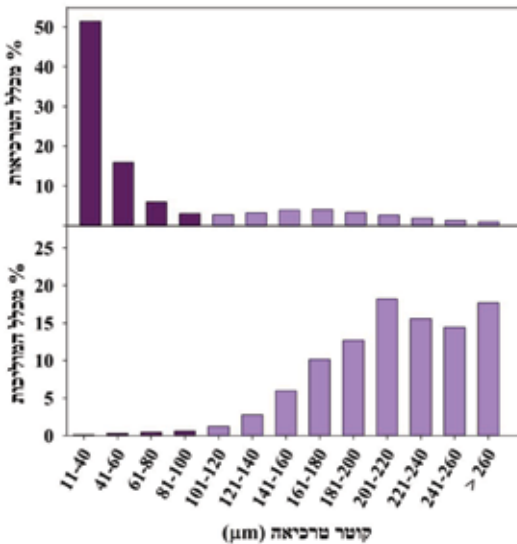
נערך מבחן פקטוריאלי חד-גורמי (Tukey-Kramer) לכלל המדדים באמצעות תוכנת JMP (JMP statistical software; SAS institute inc., Cary, NC) אותיות שונות באנגלית מציינות מובהקות סטטיסטית כאשר  $p < 0.05$ .

**תוצאות**

לאורך המאמר נתייחס לנתונים המשולבים משני אתרי הדיגום מכיוון שלא נמצאו הבדלים בולטים בין שני האתרים.

**גזע**

ניתן לראות שאף על פי שיש יותר חוליות טרכיאה המוגדרות כחוליות טרכיאה קטנות, עיקר המוליכות ההידראולית מתבצעת בחוליות הטרכיאה הגדולות (איור 3).

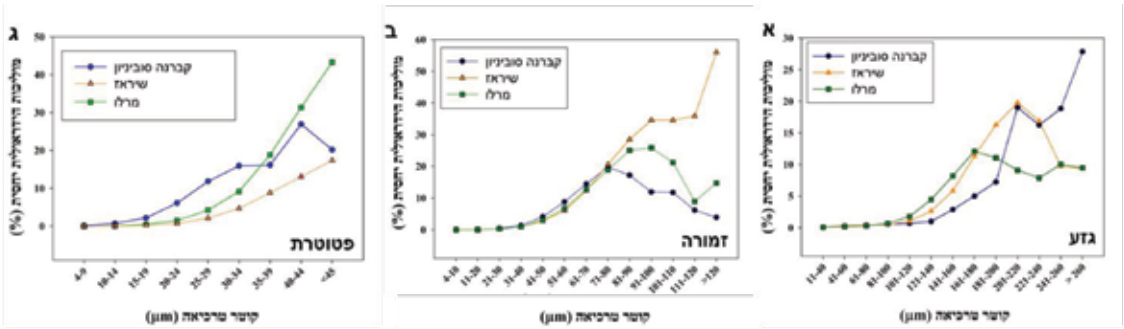


**איור 3:** התפלגות קוטר חוליות הטרכיאה בגזע של שלושת הזנים. א (עליון) – התפלגות קוטר מכלל הטרכיאות; ב (תחתון) – התפלגות קוטר יחסית לאחוז המוליכות ההידראולית המחושבת. האיור מציג התפלגות של 12,451 חוליות טרכיאה בגזע.

1 התבצע ניתוח גם של צרורות ההובלה הקטנים, אולם על מנת לא להלאות את הקוראים הוצגו רק ניתוחם של צרורות ההובלה הגדולים. בשולי הדברים נציין שהמגמות שהתקבלו בצרורות ההובלה הגדולים נמצאו גם בצרורות ההובלה הקטנים.

**בזן קברנה סוביניון** קוטרן הממוצע של חוליות הטרכיאה הגדולות הוא 192.8 מיקרון. למעשה, ממוצע זה הוא הגבוה באופן מובהק בהשוואה לזנים האחרים (טבלה 1). על פי הנוסחה לחישוב מוליכות מים תאורטית בצמח, רואים שעיקר הובלת המים מתבצעת בחוליות הטרכיאה הגדולות (איור 3), ואכן בזן קברנה סוביניון ניתן לראות שרוב המוליכות ההידראולית מתבססת על חוליות טרכיאה שקוטרן מעל 201 מיקרון (איור 4).

**בזן שיראז** קוטרן הממוצע של חוליות הטרכיאה הגדולות הוא 175.8 מיקרון (טבלה 1).



**איור 4:** אחוז המוליכות ההידראולית המחושבת של הטרכיאות **בזע, בזמורה ובפטורת** בקבוצות הקוטר השונות בזנים קברנה סוביניון, שיראז ומרלו. המוליכות ההידראולית חושבה כאחוז מהמוליכות ההידראולית של הזן קברנה סוביניון. הנתונים המוצגים הם משני אתרי הדגימה. א. מציג חישוב של מוליכות הידרואולית עבור 12,451 חוליות טרכיאה בזע; ב. מציג חישוב של מוליכות הידרואולית עבור 14,487 חוליות טרכיאה בזמורה; ג. מציג חישוב של מוליכות הידרואולית עבור 4,944 חוליות טרכיאה בצורות הגדולים בפטורת

ניתן להבחין, שבשונה מהזן קברנה סוביניון, הזן שיראז אינו מבסס את מרבית המוליכות ההידראולית שלו על חוליות הטרכיאה הגדולות ביותר (איור 4). חלק ניכר מהמוליכות ההידראולית של הזן שיראז מתבססת על חוליות טרכיאה שקוטרן נע בין 180–220 מיקרון. **בזן מרלו**, קוטרן הממוצע של חוליות הטרכיאה הגדולות הוא 161 מיקרון, והוא הנמוך ביותר באופן מובהק, יחסית לזנים האחרים. התפלגות המוליכות ההידראולית בזן מרלו מתונה ביחס לזנים קברנה סוביניון ושיראז (איור 4).

נתוני הטבלה מסכמים ניתוח של 12,451 חוליות טרכיאה מהשנים 2010–2013. אותיות שונות באנגלית משמעותן היא כי הזנים נבדלים זה מזה (בתוך כל עמודה) ברמת מובהקות של  $p < 0.05$ .

**טבלה 1: מדדים אנטומיים בגזע של שלושת הזנים. הנתונים מייצגים מדידות שבוצעו בחתכי רוחב בגזע עבור 12 גפנים מכל זן (6 מיתרי ו-6 מחולדה). נתוני הטבלה מסכמים ניתוח של 12,451 חוליות טרכיאה מהשנים 2010–2013.**

זן	קוטר טרכיאות גדולות ( $\mu\text{m} < 100$ ) ממוצע ( $\mu\text{m}$ )	קוטר טרכיאות קטנות ( $\mu\text{m} > 100$ ) ממוצע ( $\mu\text{m}$ )	הולכת מים תאורטית כוללת למ"ר ( $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ )	מוליכות מים תאורטית לטבעת שנתית ( $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ )
קברנה	192.8 A	37.0 A	243 A	0.038 A
שיראז	175.8 B	35.9 A	229 AB	0.035 A
מרלו	161.0 C	32.9 B	183 B	0.023 B

אותיות שונות באנגלית משמעותן היא כי הזנים נבדלים זה מזה (בתוך כל עמודה) ברמת מובהקות של  $p < 0.05$ .

נתון נוסף שנבדק, וגם בו התקבלו הבדלים מובהקים סטטיסטיים, הוא ממוצע קוטרן של חוליות הטרכיאה הקטנות. ניתן לראות שבזן מרלו קוטרן הממוצע של חוליות הטרכיאה קטן באופן מובהק סטטיסטי לעומת הזנים שיראז וקברנה סוביניון (טבלה 1). כמו כן, מוליכות המים התאורטית למ"ר ולטבעת השנתית נמוכה במרלו בצורה מובהקת לעומת הזנים האחרים (טבלה 1). בחינת קוטרן הממוצע של חוליות הטרכיאה של הזן שיראז מייקמה אותו בין הזנים קברנה סוביניון ומרלו. הולכת המים של הזן שיראז לטבעת שנתית דומה יחסית לזן קברנה סוביניון. בזן מרלו קוטרן הממוצע של חוליות הגדולות הטרכיאה נמוך בצורה מובהקת לעומת הזנים האחרים (טבלה 1).

**זמורות**

בזמורות ניתן לראות את אותה המגמה שנצפתה בניתוח הגזעים: אף על פי שכמות חוליות הטרכיאה הקטנות גדולה, עיקר המוליכות ההידראולית התאורטית מתבצעת בחוליות הטרכיאה הגדולות (איור 3).

ניתן לראות שבזן קברנה סוביניון קוטרן הממוצע של חוליות הטרכיאה הגדולות הוא 59.1 מיקרון. למעשה, זה הממוצע הנמוך ביותר בצורה מובהקת מהזנים האחרים (טבלה 2). המוליכות ההידראולית בזן קברנה סוביניון מתונה בהשוואה לזנים האחרים (איור 3). קוטרן הממוצע של חוליות הטרכיאה הגדולות בזן שיראז הוא 70.9 מיקרון. למעשה, זה הממוצע הגבוה ביותר באופן מובהק מהזנים השונים (טבלה 2). עיקר המוליכות ההידראולית בזן שיראז מתבצעת בחוליות טרכיאה שקוטרן 111 מיקרון ומעלה (איור 3). **הזן מרלו דומה יותר לזן שיראז.** קוטרן הממוצע של חוליות הטרכיאה הגדולות הוא 64.7 מיקרון (טבלה 2). עיקר המוליכות ההידראולית בזן מרלו מתבצעת בחוליות טרכיאה שקוטרן 81 מיקרון ומעלה (איור 3).

**טבלה 2: מדדים אנטומיים בזמורות של הזנים השונים. הנתונים מייצגים מדידות שבוצעו בחתכי רוחב בזמורות עבור 12 גפנים מכל זן (6 מיתרי ו-6 מחולדה). סיכום ניתוח של 14,487 חוליות טרכיאה.**

זן	קוטר טרכיאות גדולות (μm <30) ממוצע (μm)	קוטר טרכיאות קטנות (μm >30) ממוצע (μm)	הולכת מים תיאורטית כוללת למ"ר (kg·m <sup>-1</sup> ·MPa <sup>-1</sup> ·s <sup>-1</sup> )	הולכת מים תיאורטית לזמורה (kg·m·MPa <sup>-1</sup> ·s <sup>-1</sup> )
קברנה	59.11 C	12.59 A	13.27 B	0.00037 B
שיראז	70.89 A	10.91 B	30.89 A	0.00093 A
מרלו	64.69 B	8.81 C	18.42 B	0.00063 AB

אותיות שונות באנגלית משמעותן היא כי הזנים נבדלים זה מזה (בתוך כל עמודה) ברמת מובהקות של  $p < 0.05$ .

מלבד קוטרן של חוליות הטררכיאה הגדולות נמדדו עוד פרמטרים. ממוצע קוטרן של חוליות הטררכיאות הקטנות (30 מיקרון ומטה) בזן קברנה סוביניון גבוה בצורה מובהקת לעומת הזנים האחרים (טבלה 3). מוליכות המים התאורטית למ"ר ולזמורה שונה בין הזנים השונים (טבלה 3), והזן **שיראז** הוא בעל מוליכות הידראולית גבוהה בצורה מובהקת לעומת הזנים מרלו וקברנה סוביניון.

**פוטטרות**

יש חשיבות גדולה למיפוי מבנה המערכת ההידראולית של העלה מכיוון שבעלה מתבצעים עיקר הדיות ואיבוד המים של הצמח. המערכת ההידראולית בפוטטרות בנויה בצורה של צרורות הובלה. בגפן ניתן לרוב להבחין בשני צרורות גדולים וב-13–23 צרורות קטנים (Fourmioux, 1982), ומספר הצרורות הקטנים שונה בין הזנים. הצרורות ממוקמים בצורה מעגלית סביב הליבה הפרנכימטית. בפוטטרות, כמו גם בגזע ובזמורות, עיקר המוליכות ההידראולית מתבצעת בחוליות הטררכיאה הגדולות (איור 3). ניתן לראות שבזן **קברנה סוביניון** קוטרן הממוצע של חוליות הטררכיאה הגדולות הוא 26.9 מיקרון, והוא נמוך בצורה מובהקת מהזן מרלו (טבלה 3). עיקר המוליכות ההידראולית בזן קברנה סוביניון מתבצעת בחוליות טרכיאה מעל 35 מיקרון (איור 3).

בניתוח חוליות הטררכיאה הגדולות של הזן **שיראז** נמצא כי קוטרן הממוצע הוא 26.6 מיקרון. למעשה, זה הממוצע הנמוך בצורה מובהקת מהזן מרלו (טבלה 3). עיקר המוליכות ההידראולית בזן שיראז מתבצעת בחוליות טרכיאה מ-35 מיקרון ומעלה (איור 3).

**בזן מרלו** קוטרן הממוצע של חוליות הטררכיאה הגדולות הוא 28.4 מיקרון. זהו קוטר גבוה בצורה מובהקת ביחס לזנים קברנה סוביניון ושיראז (טבלה 3). עיקר המוליכות ההידראולית בזן מרלו מתבצעת בחוליות טרכיאה שקוטרן מעל 40 מיקרון (איור 3). בזן מרלו ניתן להבחין במוליכות הידראולית תאורטית גבוהה בצורה מובהקת בהשוואה לזנים קברנה סוביניון ושיראז.

**טבלה 3: מדדים אנטומיים בפטוטורות של הזנים השונים. הנתונים מייצגים מדידות שבוצעו בפטוטורות עבור 12 גפנים מכל זן (6 מיתיר ו־6 מחולדה). סיכום ניתוח של 4,944 חוליות טרכיאה.**

זן	קוטר טרכיאות גדולות ( $\mu\text{m} < 15$ ) ממוצע ( $\mu\text{m}$ )	קוטר טרכיאות קטנות ( $\mu\text{m} > 15$ ) ממוצע ( $\mu\text{m}$ )	הולכת מים תיאורטית כוללת למ"ר ( $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ )	הולכת מים תיאורטית כוללת לפטוטרת ( $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ )
קברנה	26.9 B	7.6 AB	5.5 B	$2.4\cdot 10^{-6}$ B
שיראז	26.6 B	7.8 A	3.8 B	$3.2\cdot 10^{-6}$ AB
מרלו	28.4 A	7.4 B	8.3 A	$4.6\cdot 10^{-6}$ A

אותיות שונות באנגלית משמעותן היא כי הזנים נבדלים זה מזה (בתוך כל עמודה) ברמת מובהקות של  $p < 0.05$ .

**דיון וסיכום**

במערכת הולכת המים של צמחים יש לכאורה פרדוקס: מצד אחד מערכת הובלה בעלת מוליכות הידראולית גבוהה מאפשרת הולכת מים יעילה המסייעת להתפתחות הצמח, מצד שני מערכת הידראולית שכזו עלולה להפך לרועץ בזמן של עקות יובש מכיוון שהיא חשופה יותר לאמבוליזם ולקוויטציה. בפרק דיון זה ננסה לסרטט את התמונה המלאה של המערכת ההידראולית של כל הנצר בכל זן ולקשור בין המבנה לתפקוד ההידראולית. בניתוח אנטומיית העצה בגזע לכאורה נראה שהזן קברנה סוביניון אמור להיות רגיש מאוד למצבי יובש מכיוון שקוטרן הממוצע של חוליות הטרכיאה שלו בגזע גדולות בצורה מובהקת (טבלה 4), אולם בפועל נראה כי זן זה עמיד מאוד לתנאי יובש ונדיר לראות בכרמי "קברנה סוביניון" תופעות של התייבשויות עלים קיצוניות. עם זאת, בהמשך ההמערכת ההידראולית יש ירידה משמעותית בקוטרן של חוליות הטרכיאה בזמורות וכן בפטוטורות (טבלה 4), ומתוך מכך אנו משערים כי קיימת חשיבות למדרג של הירידה בקטרי הצנרת. מכיוון שקוטר הטרכיאות הוא הפרמטר המשפיע על תחשיב המוליכות ההידראולית, מגמות דומות נראות גם בבחינה של המוליכות (טבלה 5).

**טבלה 4: קוטר חוליות הטרכיאה בחלקי הנצר השונים בזנים קברנה סוביניון, מרלו ושיראז. הנתונים מייצגים מדידות שבוצעו בחתכי רוחב בגזע עבור 12 גפנים מכל זן (6 מיתיר ו־6 מחולדה). סיכום ניתוח של 29,329 חוליות טרכיאה.**

קוטר טרכיאות גדולות ( $\mu\text{m} < 15$ ) ממוצע ( $\mu\text{m}$ )	קוטר טרכיאות גדולות בזמורות ( $\mu\text{m} < 30$ ) ממוצע ( $\mu\text{m}$ )	קוטר טרכיאות גדולות בגזע ( $\mu\text{m} < 100$ ) ממוצע ( $\mu\text{m}$ )	קברנה סוביניון	שיראז	מרלו
26.9 B	59.11 C	161.0 C	28.4 A	26.6 B	64.69 B
26.6 B	70.89 A	175.8 B	26.6 B	70.89 A	70.89 A
28.4 A	59.11 C	192.8 A	28.4 A	28.4 A	161.0 C

אותיות שונות באנגלית משמעותן היא כי הזנים נבדלים זה מזה (בתוך כל שורה) ברמת מובהקות של  $p < 0.05$ .



**טבלה 5: מוליכות הידראולית תאורטית ( $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ ) בחלקי הנצר השונים בזנים קברנה סוביניון, מרלו ושיראז. הנתונים מייצגים מדידות שבוצעו בחתכי רוחב בגזע עבור 12 גפנים מכל זן (6 מיתר ו-6 מחולדה). סיכום ניתוח של 29,329 חוליות טרכיאה.**

מרלו	שיראז	קברנה סוביניון	
8.3 B	3.8 B	5.5 B	המוליכות הידראולית בטרכיאות הגדולות ( $\mu\text{m} < 15$ ) בצרורות ההובלה הגדולים בפטוטרות למ"ר ( $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ )
18.42 B	30.89 A	13.27 B	המוליכות הידראולית בטרכיאות הגדולות ( $\mu\text{m} < 30$ ) בזמורות למ"ר ( $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ )
183 B	229 AB	243 A	המוליכות הידראולית בטרכיאות הגדולות ( $\mu\text{m} < 100$ ) בגזע למ"ר ( $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ )

אותיות שונות באנגלית משמעותן היא כי הזנים נבדלים זה מזה (בתוך כל שורה) ברמת מובהקות של  $p < 0.05$ .

הזן שיראז דומה בנתוני המוליכות בגזע לזן קברנה, ובפטוטרות המוליכות היא אף קטנה יותר (לא באופן מובהק). הממצא המפתיע הוא הקטרים והמוליכות שנמדדו בזמורות, הגדולים באופן מובהק בעשרות אחוזים בהשוואה לקברנה וגם בהשוואה למרלו (טבלות 4, 5). הזן שיראז מתאפיין בצימוח ווגטיבי אגרסיבי מאוד, אולם דווקא בגלל חשש המגדלים מצימוח עודף יש נטייה לעצור את ההשקיה שלו. תופעות של התייבשות עלים והתכווציות של גרגרים הן מחזה תדיר בכרמי השיראז. אנו מעריכים שהמוליכות ההידראולית המשופרת בזמורות וגם בגזע היא זו התורמת הן לצימוח הנמרץ הן לסיכון הגבוה לקוויטציה. קוטרן הממוצע של חוליות הטרכיאה הגדולות בגזע של המרלו נמוך בהשוואה לזנים קברנה סוביניון ושיראז (טבלה 4), ואכן ניתן לראות שגם המוליכות ההידראולית בגזע נמוכה בהשוואה לזנים האחרים. סביר להניח שאחת הסיבות לצימוח הווגטיבי החלש של הזן מרלו היא יכולת הולכה הידראולית נמוכה בגזע. קוטרן של חוליות הטרכיאה הגדולות בזמורות בינוני בהשוואה לזנים האחרים. לעומת זאת, בפטוטרות רואים שלזן מרלו יש ממוצע חוליות הטרכיאה הגבוה ביותר במובהק וכן מוליכות הידראולית גבוהה מהזנים האחרים. נתונים אלה עשויים להסביר את הרגישות של זן זה להתייבשות עלים באירועי חום קיצוניים, אם כי מופעי ההתייבשות נדירים יותר מאשר בשיראז.

## תודות

ברצוננו להודות לדרור דותן וליחזקאל הראש על עזרתם בדיגומי העצה. תודה רבה לחקלאים אהרון צויבל ממשק כרמל, וסילביו פלדמן ממשק חולדה.

## רשימת מקורות

- ארזי, ט' ושוורץ, מ' (1999). **יסודות המיקרטכניקה הבוטנית**. תל אביב: אוניברסיטת תל אביב.
- הרכבי, ע', אקרמן, מ', דרורי, א' ונצר, י' (2014). **השפעת כנות גפן מרסנות על הזן קברנה סוביניון**. דוח למועצת גפן יין.
- Brodersen, C., McElrone, A. J., Choat, B., Matthews, M. A., & Shackel, K. A. (2010) The Dynamics of Embolism Repair in Xylem: In Vivo Visualizations using High-Resolution Computed Tomography. *Plant Physiology*, 154, 1088–1095.
- Brodersen, C., McElrone, A., Choat, B., Lee, E. F., Shackel, K. A., & Matthews, M. A. (2013). In Vivo Visualizations of Drought-Induced Embolism Spread in *Vitis vinifera*. *Plant Physiology*, 161, 1820–1829.
- Fournioux, J. C. (1982). *Sciences de la vigne: Course de Travaux Practiques*. Dijon: Universite de Dijon.
- Hellman, E. (2003). Grapevine Structure and Function. *Oregon Viticulture*, 5–19.
- Knipfer, T., Eustis, A., Brodersen, C., Walker, A. J., & McElrone, A. (2015). Grapevine species from varied native habitats exhibit differences in embolism formation/repair Associated with Leaf Gas Exchange and Root Pressure. *Plant, Cell and Environment*. doi: 10.1111/pce.12497.
- Lo Gullo, M., & Salleo, S. (1991). Three Different Methods for Measuring Xylem Cavitation and Embolism: A Comparison. *Annals of Botany*, 67, 417–424.
- Lovisololo, C., & Schubert, A. (1998). Effects of Water Stress on Vessel Size and Xylem Hydraulic Conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany*, 49, 693–700.
- Tombesi, S., Johnson, R. S., Day, K. R., & DeJong, T. M. (2010). Relationships between xylem vessel characteristics, calculated axial hydraulic conductance and size-controlling capacity of peach rootstocks. *Annals of Botany*, 105, 327–331.
- Tyree, M., & Sperry, J. S. (1989). Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Annual Reviews in Plant Physiology and Molecular Biology*, 40, 19–36.
- Tyree, M., & Ewers, F. (1991). The Hydraulic Architecture of Trees and Other Woody Plants. *New Phytologist*, 119, 345–360.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2002). *Plant Physiology* (3 rd .Edition). Sinauer Associates.
- Winkler, A. J., & Cook, J. A., Kliwer, W. M., & Liber, L. A. (1974). *General Viticulture*. London, England: University of California Press.

\* יאיר היאט, מו"פ ההר המרכזי, הפקולטה לחקלאות רחובות, האוניברסיטה העברית ירושלים

שׂראל מוניץ, מו"פ אזורי השומרון ובקעת הירדן, הפקולטה לחקלאות רחובות, האוניברסיטה העברית ירושלים

פרופ' אמנון שוורץ, הפקולטה לחקלאות רחובות, האוניברסיטה העברית ירושלים

ד"ר ישי נצר, מו"פ אזורי השומרון ובקעת הירדן, מו"פ ההר המרכזי