

דו"ח שנתי 2016 מוגש לשולחן הבננה במועצת הצמחים

תפקיד האנסטומוזות בהובלת מים ומוטמעים בטרף עלי בננה

יותם זית, אור שפירא, אילנה שטיין ואמנון שורץ

המכון למדעי הצמח, הפקולטה למדעי החקלאות, המזון ואיכות הסביבה ע"ש רוברט ה. סמית של האוניברסיטה העברית בירושלים

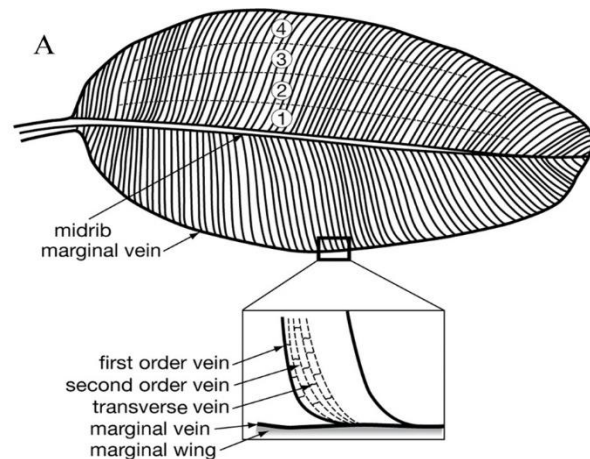
מבוא

תופעה מוכרת הנצפית במטעי בננות היא שפציעה של טרף העלה שבה ניתקים חלק מהעורקים המקבילים של הטרף גורמת להופעת אזור כלורטי שתחילתו בנקודת הפציעה והמשכו בכיוון שולי הטרף. לאחר זמן לא רב האזור הכלורטי בטרף העלה מתייבש. בטרף העלה של הבננה העורקים המקבילים מחוברים זה לזה באמצעות עורקים זעירים המכונים אנסטומוזות. כאשר מתרחשת קטיעה של העורקים המקבילים בעקבות פגיעה מכנית בטרף העלה, מעבר המים והמוטמעים הנעים לאזור הפגוע ומהאזור הפגוע חייב להיות דרך האנסטומוזות. קשה לזהות באנסטומוזה אלמנטי כברה, יתכן כי בדומה לעורק השוליים האנסטומוזות חסרות בפלואם מתפקד. אנו משערים שבגלל שעורקי האנסטומוזות חסרי רקמות שיפה מתפקדות, חתך בעורקים המקבילים יוביל למגבלה בהסעת מינרלים וסוכרים מהאזורים המקשורים לשאר הטרף דרך האנסטומוזות בלבד, וכתוצאה מכך יפגע בפעילות הפיסיולוגית התקינה של הרקמה. בנוסף, חתכי רוחב בניצב לעורקים המקבילים של הטרף ובאופן משיק לאנסטומוזה מגלה אלמנט טרכאדי בודד המחבר בין פרוטקסילם של עורק אחד למשנהו. לכן אנו סוברים שאין מגבלה של מעבר מים דרך האנסטומוזות לאזורים שבהם ישנה פגיעה בעורקים המקבילים. בכדי לבחון השערות אלו ביצענו סדרה של ניסויים הכוללים חיתוך מבוקר של העורקים המקבילים ועקבנו אחר השינויים הפיזיולוגיים החלים ברקמות התלויות באנסטומוזות בלבד לאורך הזמן.

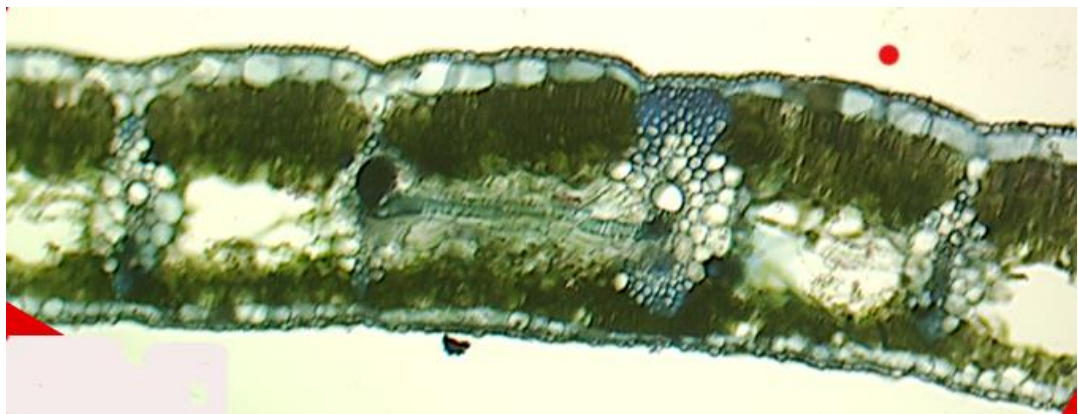
המבנה המורפולוגי של טרף עלה הבננה

הפיסיולוגיה של עלים ענקיים זכתה בשנים האחרונות להתייחסות במספר מאמרים מדעיים. מבין עצי המטע הבננה היא כנראה בעלת העלים בעלי השטח הגדול ביותר. צמחים בעלי עלים ענקיים התפתחו בד"כ באזורים משווניים עתירי גשמים וחשופים לשטפי קרינת שמש נמוכים יחסית (אזורים טרופיים, בעלי יציבות אקלימית). באזורים בעלי האקלים הממוזג ובעיקר באזורים יובשניים למחצה ויובשניים התפתחו צמחים בעלי עלים קטנים יותר בעלי התאמות מורפולוגיות ואנטומיות להתמודדות בתנאי יובש, כולל כמובן את המחטניים. עלים "גדולים" יוצרים לצמח בעיות "לוגיסטיות" הנובעות מקיומם של מרחקי הובלה גדולים של מים ושל תוצרי פוטוסינתזה.

בדומה לצמחים החד פסיגיים לטרף עלה הבננה מאופיין בעירוק מקביל. בניגוד לעלים של הצמחים המשתיכים למשפחת הדגניים שבהם העורקים מקבילים לציר האורך של הטרף, בבננה עורקי הטרף "המשרתים" את המזופיל מתפצלים מעורק מרכזי (mid rib) וכיונם ניצב לציר האורך של העלה. סמוך לשולי הטרף העורקים המקבילים פונים בכיוון אכרופטלי (כיוון קצה הטרף) ומתאחדים לעורק אחד, מקביל לשוליים ובמרחק של 1-2 מ"מ מהשוליים. כיוונו "עורק השוליים" בטרף מקביל לעורק המרכזי של הטרף. העורקים המקבילים, שהמרחק ביניהם קטן מ-1 מ"מ, מחוברים זה לזה באמצעות עורקים קצרים שנקראים אנאסטומוזות או transvers veins אשר תפקידם להעביר מים בין עורקים שכנים (ראה סכמה מצורפת).



תמונה מספר 1: סכימה של טרף עלה בננה שבו ניתן לראות את צורת העירוק כולל הגדלה המציגה את התמזגות העורקים המקבילים לעורק השוליים.



תמונה מספר 2: חתך רוחב בטרף עלה בננה. החתך נעשה בניצב לצורות הצינורות המקבילים של הטרף. בעלה בוגר קימים חללי אויר בין ריקמת העמודים בצידו העליון של הטרף (הצד האדקסיאלי) לבין המזופיל בצידו התחתון של הטרף (הצד האבסיאלי). תאי האפידרמיס העליון והתחתון קטנים יחסית אך מתחת לאפידרמיס מצויה שכבה של תאים גדולים חסרי כלורופלסטידות המכונה Water tissue. ניתן לראות את צורות הצינורות המקבילים חתוכים

לרוחבם ואת האנסטומוזה המחברת בין שני צרורות סמוכים. האלמנט הטרכארי באנסטומוזה מתחבר לפרוטוקסילם של הצרור המקביל. לא ניתן להבחין בחוליות כברה של השיפה.

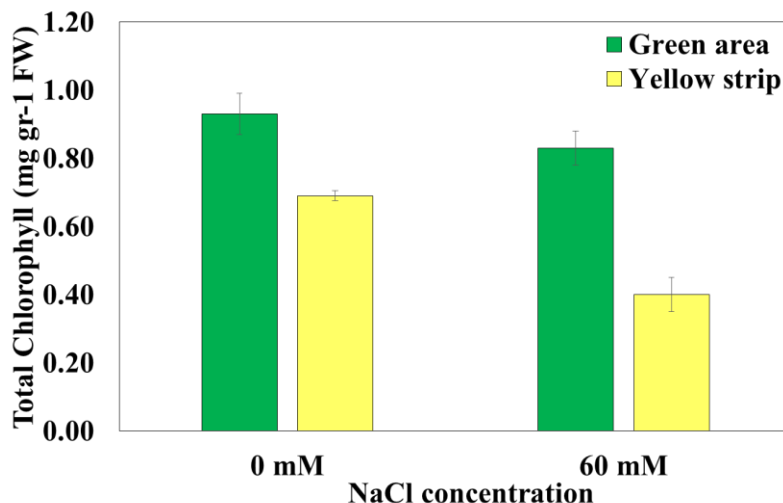
תזמרים ושיטות

הניסוי נערך בחממה מבוקרת טמפרטורה בפקולטה לחקלאות, מזון ואיכות סביבה ברחובות. טמפרטורת החממה ביום הייתה 24 מעלות צלסיוס ובלילה 20 מעלות צלסיוס. צמחי בננה מהזן "גרנד ניינ" גודלו במיכלי פלסטיק של 10 ליטר שמולאו במצע גן סטנדרטי. שבעה צמחים הושקו בתמיסה שהכילה 60mM NaCl ודשן ושבעה צמחים הושקו בתמיסה המכילה דשן בלבד. בכל אחד מן הצמחים, בעלה מספר 3, בוצע חיתוך עדין באורך 2 ס"מ. החתך נעשה על העורקים המקבילים 4 ס"מ מתחת לעורק המרכזי כך שמנע את תנועת המים והמינרלים להמשך רקמות הטרף דרך העורקים המקבילים. כעת, האזור בהמשך טרף העלה יכול לקבל מים ומינרלים רק דרך האנסטומוזות. בכדי לעקוב אחר השינויים במדדי משק המים של רקמות העלה הנבדקות חוברו לאזור שמתחת החתך ובאזור הסמוך לו חיישנים המודדים שינויים עדינים בלחץ הטורגור של העלה ("Leaf Patch Pressure Probe"). מדי מספר ימים נמדדו מדדים פיזיולוגיים הכוללים קצב קיבוע הפחמן ומוליכות הפיוניות במכשיר ה-Licor- 6400 וכן נלקחו דגימות לאנליזות של עמילן וסוכרים מסיסים אשר נבדקו בשיטת ריאגנט האנטרון. בסיום הניסוי נלקחו דגימות לאנליזה מינרלית ב-ICP ואנליזות תכולת כלורופיל אשר נעשתה בעזרת מיצוי באצטון. כל המדדים והדגימות נעשו באזור הכלורוטי ובאזור הירוק כפי שמוצגים בתמונה מספר 3.



תמונה מספר 3: טרף עלה בננה שנעשה בו חיתוך באורך 2 ס"מ, 4 ס"מ מתחת לעורק המרכזי. ניתן לראות את האזור הכלורוטי והאזור הירוק הסמוך.

תוצאות



איור מספר 1: תכולת כלורופיל כתלות בריכוז המלח במי ההשקייה ברקמת הטרף הכלורוטית אל מול ה"אזור הירוק" שבסמיכות לאחר 30 יום מחיתוך העורקים המקבילים. ניתן לראות שתכולת הכלורופיל ירדה ב 33% באזור הכלורוטי בטיפול הביקורת ו52% בטיפול המלח הגבוה.

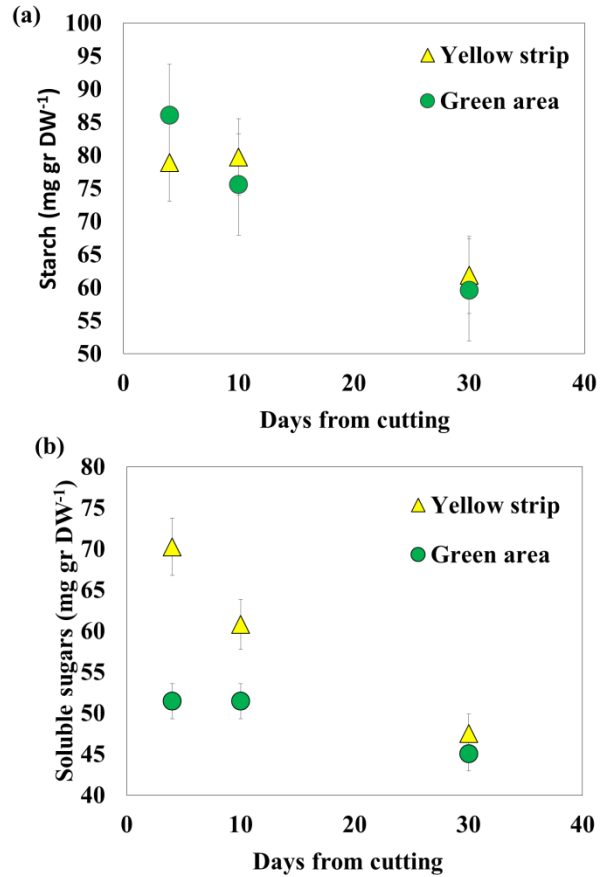
טבלה מספר 1: תוצאות של אנליזת הרכב המינרלים ברקמת הטרף הכלורוטית (הפס הצהוב) ובאזור הירוק שבסמיכות לרקמה הכלורוטית (האזור הירוק), בצמחים שהושקו בתמיסת הזנה בריכוזי מלח (NaCl) שונים. האותיות באנגלית

		Ion concentration (mmol kg ⁻¹)										
		Na	Cl	B	Fe	Zn	Mn	Ca	Mg	S	K	P
0 mM	Green area	2.1 A	415.6 A	7.8 A	2.7 A	0.3 A	5.0 A	528.7 A	351.3A	78.0A	559.1A	71.0 B
	Yellow strip	3.8 AB	421.7 A	80.1C	3.6 A	0.3 A	6.6 A	403.9 A	273.3A	75.5A	633.4A	61.0 A
60 mM	Green area	23.8 B	694.6 B	3.0A	2.3 A	0.4 B	7.3 A	509.8 A	313.3A	74.6A	559.6A	66.0 AB
	Yellow strip	54.8 C	671.2 B	38.5B	2.7 A	0.4 B	9.7 A	432.0 A	272.2A	73.3A	550.5A	62.1 A

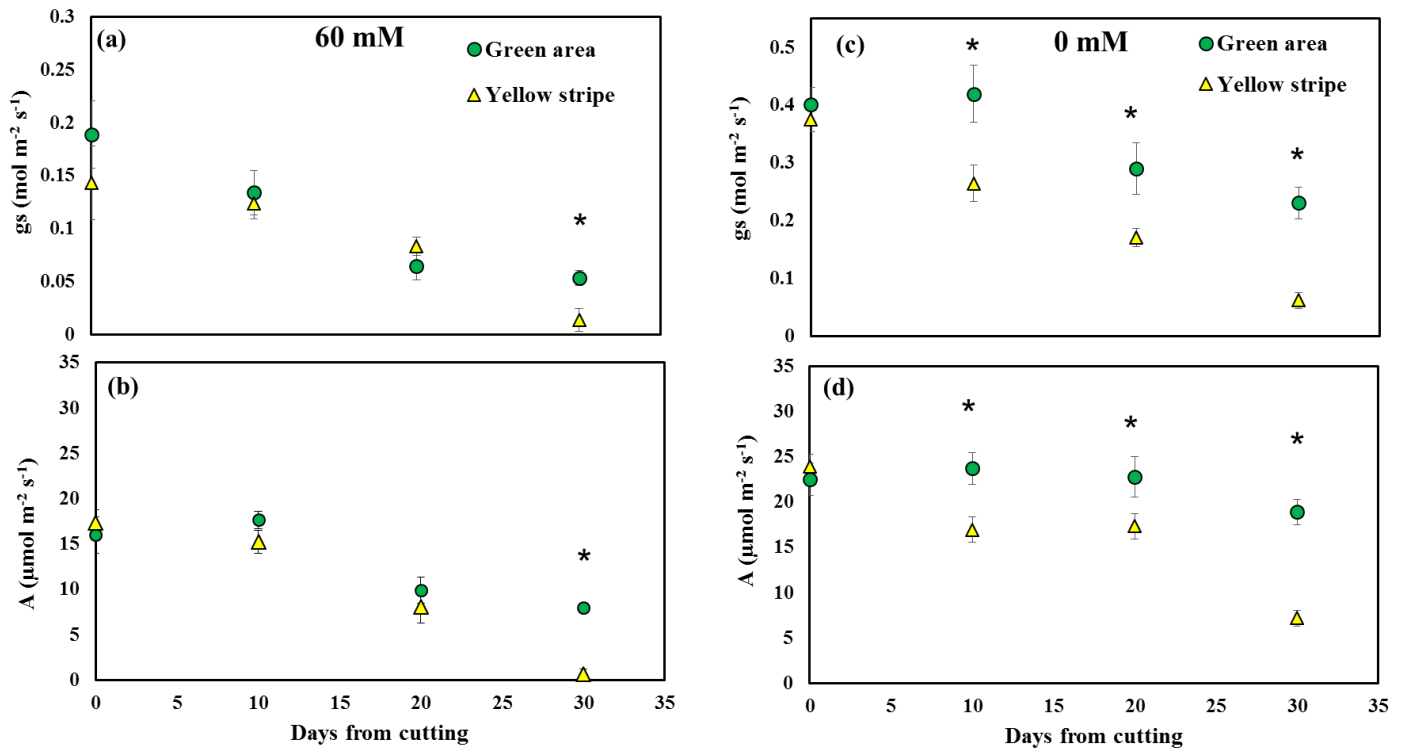
מצינויות שונות ברמת מובהקות סטטיסטית של $P \text{ Value} < 0.05$ על פי מבחן ANOVA Post-hoc.

בכדי לבחון אילו מלחים מצטברים בפס הצהוב ואילו מלחים מצליחים לעבור בחזרה לחלקי הטרף השונים דרך האנסטומוזות ודרך ועורק השוליים נלקחו "הפסים הצהובים" ו"הפסים הירוקים" (הפסים שהיו בקרבתם לאנליזה

מינרלית ב ICP. ניתן לראות כי הנתרן ובורון נמצאו באופן מובהק גבוהים באזור הכלורוטי בהשוואה לאזור הירוק הסמוך אליו בשני הטיפולים. הברזל והמנגן נמצאו גבוהים יותר באזור הכלורוטי אך לא באופן מובהק סטטיסטי. בנוסף ניתן לראות שהזרחן נמצא נמוך יותר באופן מובהק באזור הכלורוטי בטיפול הביקורת (ללא המלח).

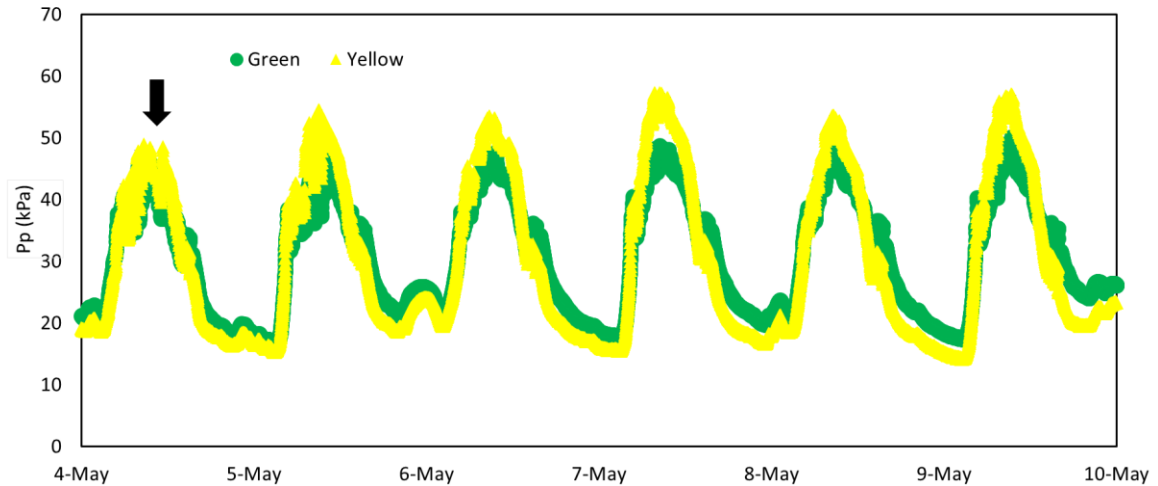


איור מספר 2: תכולת עמילן (a) וסוכרים מסיסים (b) בחומר היבש ברקמת הטרף הכלורוטית אל מול ה"אזור הירוק" כתלות במספר הימים מחיתוך העורקים המקבילים. נצפתה ירידה גם בתכולת בעמילן וגם בתכולת בסוכרים המסיסים לאורך ימי הניסוי הנובעים כתוצאה מהזדקנות העלה. לא נרשמו הבדלים בתכולת העמילן בין האזור הכלורטי לבין האזור הירוק (a). ביום 4 ויום 10 לאחר חיתוך העורקים המקבילים ניתן לראות שתכולת הסוכרים המסיסים גבוהה באזור הכלורטי בהשוואה לאזור הירוק הסמוך בטרף (b).



איור מספר 3 מוליכות הפיוניות לאדי מים (g_s) וקצב קיבוע פחמן (A) באזור הכלורטי ("פס צהוב") ובאזור הירוק הסמוך בהשקיה בתוספת NaCl (a,b) ובהשקיה ללא תוספת NaCl (c,d) לאורך ימי הניסוי. ביום 0 נעשה חתך של 2 ס"מ במרכז הטרף ונמדדו האזור שמתחת לחתך ("הפס הצהוב") והאזור הירוק בסמיכות לפס הצהוב. כוכביות מציינות שונות בין האזור הכלורטי לאזור הירוק בעלת מובהקות סטטיסטית של $P < 0.05$ על פי מבחן ANOVA. Post-hoc

ניתן לראות ירידה הדרגתית בממדים הפיזיולוגיים בעלה לאורך כל ימי הניסוי הן בטיפול המלח הגבוה והן בטיפול ללא המלח. גם קצב קיבוע הפחמן וגם מוליכות הפיוניות בטיפולי המלח היו נמוכים ב-50-65% בהשוואה לטיפול הביקורת (ללא המלח). בטיפול המלח נצפו הבדלים מובהקים בין האזור הכלורטי לבין האזור הירוק לאחר 30 יום מביצוע החתך בעלה. לעומת זאת בטיפול הביקורת כבר לאחר 10 ימים היו הבדלים מובהקים (50-70%) בין האזור הכלורטי לאזור הירוק.



איור מספר 4: שינויים בלחץ הטורגור של העלה באזור הכלורטי שמתחת לחתך ובאזור הירוק הסמוך. החץ השחור מסמן את זמן ביצוע החתך בעלה. הערך PP מסמן ערך הופכי ללחץ הטורגור כך שכל עליה בPP הינה ירידה בלחץ הטורגור. ניתן לראות שלאחר החיתוך האזור הכלורטי מתקשה לשמור על לחץ הטורגור במהלך היום אך בשעות הערב חוזר לאותם ערכים כמו האזור הירוק הסמוך.

דיון ומסקנות

חיתוך העורקים המקבילים גורם להופעת אזור כלורטי שתחילתו בנקודת הפציעה והמשכו בכיוון שולי הטרף תוך מספר ימים מועטים ורמת הכלרוזה תלויה במליחות מי ההשקיה (איור 1). אנליזה מינראלית של הרקמה הכלורית שהעורקים המקבילים שלה מנותקים לעומת רקמה ירוקה סמוכה מלמדת שהרקמה הכלורית מכילה ריכוז גבוה של נתרן ובורון (טבלה מספר 1), ריכוזים רעילים הפוגעים במערכת הפוטוסינתטית וגורמים לירידה בקצב קיבוע הפחמן (איור 3). המסקנה המתבקשת היא שבעוד עודפי נתרן ובורון שהגיעו לטרף בזרם הטרנספירציה מוחזרים באמצעות השיפה לעלים זקנים או אף אל השורש ולקרקע. הרי באיזורים שעורקיהם נותקו היונים בעלי ההשפעה הרעילה אינם מוחזרים לחלקים האחרים של הצמח. על אף שקצב קיבוע הפחמן נמצא נמוך יותר באזור הכלורטי ריכוז הסוכרים המסיסים באזור הכלורטי היה גבוה בהשוואה לאזור הירוק הסמוך ב4 ו10 ימים מביצוע החתך (איור 2). תוצאה זו מחזקת את הטענה שבאנסטומוזת אין רקמות שיפה מתפקדות ולכן הסוכרים "נתקעים" ברקמות הכלוריות. מדידת לחץ הטורגור באזור הכלורטי מלמדת כי לחץ הטורגור באיזור אינו שונה כלל מלחץ הטורגור של רקמות הטרף הסמוכות שהעורקים שלהם לא נותקו (איור 4). המסקנה המתבקשת היא שמים מגיעים לאיזור הכלורטי מרקמות טרף סמוכות באמצעות האנסטומוזות הקושרות בין העורקים המקבילים. ואכן החתכים האנטומים מראים שמרבית

האנסטומוזות כוללות קסילים שעשוי להוביל מים בניצב לצרורות המקבילים של הטרף (תמונה 3). עם זאת נשאלת השאלה אם מים מגיעים אל הרקמה שמובילי המים העיקריים שלה נותקו, מדוע הופך האזור לכלורוטי?

אנו מציעים שהאנסטומוזות שהעבירו מים לחלקים שהצרורות שלהם נותקו אינם מסוגלים לשמש אמצעי להוצאת מלחים מהרקמה. הדבר מתיישב עם העובדה שבאנסטומוזות לא ניתן להבחין באלמנטי כברה השייכים לשיפה ועל פי עדויות מהספרות עודפי נתון ובורון עשויים לחזור מהעלים לחלקים מהצמח באמצעות השיפה. עורקי האנסטומוזה בעלי הבננה מכילים אלמנט קסילמי אשר מסוגל להוביל מים בין עורקים שכנים אך הוא חסר אלמנטים של שיפה. העדר שיפה מונעת חזרה של יונים כנתרן או בורון מהטרף לעלים זקנים או חזרה אל השורש והקרע.