

השפעת יסודות הזנה על מחלות צמחים

יגאל אלעד

המחלקה לפתולוגיה של צמחים וחקר העשבים, מנהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, דרך המכבים 68, ראשון לציון

תקציר

מינרלים חיוניים לגדילה והתפתחות של צמחים ומשפיעים על האינטראקציה צמח-פתוגן. למינרלים בצמח השפעה על רגישותו למחלות. נמצאו מקרים מעטים של השפעה ישירה על גורם המחלה ומקרים רבים בהם ההשפעה של ההזנה מושגת על ידי שינוי תפקודי או מבני בתאי הצמח ורקמותיו. בנוסף לרגישות רקמת צמח להתפתחות הדבקה בפתוגן תיתכן גם השפעה על אופן הגידול של הצמח אשר יכולה להביא לשינוי במיקרואקלים על פניו וכך להשפיע על פעילות הפתוגן או השתמרותו, לדוגמא, עידוד של שלבי מחלה מוגברי לחות. תוארו השפעות של יסודות הזנה $N, P, K, Ca, Mg, Zn, Cu, Fe, Mn$ ושל אניונים Cl ו- SO_4 . פעילות צורני החנקן (NH_4, NO_3) אינה דומה זה לזה. ריכוזי היסוד משפיעים על מידת השפעתו על מחלות צמחים, וייתכנו מקרים של הפחתת מחלות בריכוז גבוה או בריכוז חסר של היסודות. השפעת היסוד יכולה להיות כתוצאה משינוי בריכוזו ברקמת הצמח, אך מאחר שקליטת יסוד, הובלתו וקיבועו באתרי צמח שונים משפיעים רבות גם על גורלם של יסודות אחרים, ההשפעה יכולה להיות לא ישירה. במחקרנו נמצאו דוגמאות שבהן ההשפעה של יון מיושם הינה על ידי שינוי בריכוז של יסוד אחר ברקמת הצמח הנתקפת על ידי פתוגן. בסקירת המחקרים שערכנו נמצאו יסודות הזנה כדוגמת הסיידן הפועלים כנגד מחלה במערכות צמח-פתוגן רבות ובכללן גידולי ירקות ופרחים. במקרים אחרים פעילות היסוד יכולה להיות שונה בתכלית באותו גידול באשר לגורמי מחלה שונים, ובגידולים שונים באשר לאותו פתוגן או פתוגנים שונים. לפיכך לא ניתן להקיש ממערכת פתוגן-צמח אחת למערכת אחרת ויש צורך ללמוד כל מערכת באופן עצמאי. איכות המים, כמות ההדשיה ומשטר ההשקיה משפיעים לא רק על גידול הצמח והפיזיולוגיה של אבריו, המיקרואקלים בנוף והרטיבות בקרקע, אלא גם על הזנת הצמח ופיזור יסודות ההזנה ברקמותיו. לפיכך להיבטי ההשקיה השפעות שונות על התפתחות מחלות בצמחים אשר לא נחקרו דיין ורק מקצתן תואר בפרק זה. יסודות הזנה יכולים לפעול באמצעות מנגנונים שונים כנגד מחלות צמחים, ובכלל זה השראת עמידות.

אופן הציטוט: אלעד י' (2021) השפעת יסודות הזנה על מחלות צמחים. בספר תובנות חדשות במחלות צמחים, בעריכת אלעד י', דומברובסקי א', מנוליס-ששון ש' ועזרא ד', הוצאת המחלקה לפתולוגיה של צמחים וחקר העשבים.
<https://volcaniarchive.agri.gov.il/skn/tu/e52967>



מבוא

מינרלים חיוניים לגדילה והתפתחות של צמחים ומשפיעים על האינטראקציה צמח-פתוגן. למינרלים החיוניים לצמח תיתכן השפעה על חומרת נגיעות במחלות (Huber and Graham, 1999) אשר הינה ספציפית למערכת צמח-מחלה-מינרל מסוימים. זמינות המינרלים משפיעה על גדילת הצמח וע"י כך יכולה לשנות את המיקרו-אקלים בסביבתו ולהשפיע על שלבים בהתפתחות המחלה כגון חדירה והנבגה (Marschner, 1995). ריכוז המינרלים משפיע על הפיסיולוגיה והביוכימיה בצמח, פעילות אנזימתית, בניין דופן התא, חדירות הממברנה ועל סינתזה והצטברות של תרכובות כימיות כגון פנולים (ליגנין), סוכרים וחומצות אמינו (Graham, 1983). דישון עלוותי במינרלים כגון חנקן, אשלגן, מנגן ואבץ אף השרו עמידות סיסטמית (Dordas, 2008). בנוסף, ריכוז המינרלים במי ההשקיה עשוי לשנות את הריזוספרה וע"י כך להשפיע על רגישות הצמח למחוללי מחלות (Marschner, 1995). שימוש בהזנה מינרלית להפחתת חומרת הנגיעות יחד עם אמצעים קולטוראליים נוספים (ראו פרק אמצעים תרבותיים) יכול להיות אפקטיבי בבקרה של מחלות צמחים (Oborn et al., 2003; Dordas, 2008). הזנת הצמח משפיעה על מחלות המועברות בקרקע (Engelhard, 1989) ועל מחלות נוף (Dordas, 2008; Elad et al., 1995). לדוגמא, לגבי מגלת הסויה (*Fusarium oxysporum*) דווח שריכוזים גבוהים של זרחן הגבירו רגישות למחלה בעוד אשלגן, מגנין, סידן, גפרית וברזל השרו עמידות בצמחים (Cai et al., 2020). בפרק זה בתחילה יתוארו חלק בלבד מהשפעות יסודות הזנה שונים ובהמשך יתוארו מחקריו עם אותם יסודות במערכות צמח-פתוגן בגידולי ירק, תבלין ופרחים. השפעת יסודות ההזנה על פיסיולוגיה של צמחים או על ביטוי מחלות בהם מובאת כפי שמחברי הפרסומים תיארו אותה. ייתכן שבמערכות צמחים שונות התופעות קשורות בתהליכים משניים שלא היו ברורים לחוקרים והם דורשים מחקרים נוספים. הדוגמאות שמובאות עוסקות במחלות הנגרמות על ידי חיידקים, אואומיצטים ופטוריות התוקפים אברי צמח שונים מתחת ומעל לפני מצע הגידול.

חנקן (N) - חיוני לגדילה והתפתחות של צמחים ומיקרואורגניזמים ובדרך כלל נצרך בריכוזים גבוהים (Xu et al., 2012). לחנקן השפעה על קליטת יסודות אחרים לצמח ועל רמת החומציות בריזוספרה (Bar-Tal et al., 2001). חנקן מהווה רכיב חשוב בחומצות גרעין, חומצות אמינו, חלבונים, ובכללם אנזימים וכלורופיל והינו גורם מרכזי בצימוח וגטטיבי. חנקן נקלט לצמח כמולקולת אמון (NH_4^+) או כמולקולת חנקה (NO_3^-) ותנועתו בצינורות ההובלה לרוב כחנקה. זמינות שתי צורות החנקן לצמח מאפשרת לו וויסות pH תוך תאי ואחסון חלק מהחנקן בעלות אנרגטית נמוכה (Marschner and Rimmington, 1988).

לחנקן השפעות מגוונות על מחלות צמחים התלויות לעיתים בצורן, N-NH_4^+ N-NO_3^- , והגברה או הפחתה של מחלה עשויה להיות תלויה מין צמח ופתוגן ובכלל זה חיידקים, אואומיצטים, פטריות ונגיפים (Huber and Watson, 1974). ככלל פרזיטים פקולטטיביים המעדיפים רקמה מזדקנת או נעזרים בשחרור טוקסינים בכדי להרוג את תאי הפונדקאי כך שגורמים התומכים בפעילות מטבולית של תאי הפונדקאי ומעכבים את הזדקנות הרקמה יכולים להגביר את סבילות הפונדקאי להם (Durdas, 2008) בעוד פרזיטים אובליגטוריים ניזונים ישירות מתאים חיים של הפונדקאי וריכוזי חנקן גבוהים בצמח מביאים לצימוח וגטטיבי מהיר יותר והצטברות צימוח צעיר שבדרך כלל יותר רגיש למחלות (Robinson and Hodges, 1972). בצמחי עגבנייה

הוגברה מחלה הנגרמת על ידי *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* בריכוזי חנקן גבוהים בצמח, פחתו תפקודי אנזימים הקשורים במטבוליזם של פנילפרופנואיד ונצפתה ירידה בתכולת ליגנין, קלוז, טילוז ורישיטין להם תפקידים בחיזוק דופן תא ובהגנה מפני פתוגנים (Hoffland et al., 2000). כשותית הפרג (*Peronospora arborescens*) החמירה עם העלייה בריכוז החנקן (Thakore and Doshi, 1995) ובדומה כשותית הגפן (*Plasmopara viticola*) הוחמרה ובמקביל פחתה סינתזת הפיטואלקסין רסברטרול בריכוזי חנקן גבוהים (Bavaresco and Eibach, 1987). שתי מחלות נוף בבצל, כשותית הבצל (*Peronospora destructor*) וכימשון שקעים (*Stemphylium vesicarium*) הושפעו מריכוז החנקן הכללי (Acharya and Shrestha, 2018). כשותית בדגניים הוגברה על ידי חנקה בדשן (Tobergte and Curtis, 2013). בדומה חנקן השפיע באופן שלילי על מגלת הסויה (Cai et al., 2020). בדגניים חומרת חלדונות וכשותיות בדרך כלל עולה בריכוזי חנקה גבוהים (Tobergte and Curtis, 2013). לעומת זה ריכוז אמוניום חנקתי גבוה הפחית את כשותית הדלועיים (*Pseudoperonospora cubensis*) במלפפון (Papadaki et al., 2019) ובדומה ריכוז חנקה גבוה בקרקע הפחית את חומרת מחלות הנגרמות על ידי *Botrytis cinerea*, *Fusarium oxysporum*, *Rhizoctonia solani* ו-*Pythium* spp. גבוהים הפחיתו את מחלות הנגרמות על ידי *Sclerotium rolfsii*, *Thielaviopsis basicola* ו-*Gibberella zeae* (Harrison and Shew, 2001; Celar, 2003). שיעור האמון בכלל הדשן החנקני אף הוא עשוי להשפיע על חומרת מחלות צמחים. חומרת חסלון הופחתה על ידי אמוניום גפרתי בחיטה (Ghadamkheir et al., 2020a) וכך גם קליטה מוגברת של אמון נמצאה נחוצה לעמידות אורז ל *Rhizoctonia solani* (Chi et al., 2019). תופעה שונה לחלוטין – הגברת חומרת מחלה על ידי אמון נמצאה בריקבון כתר העגבנייה (*Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*) על ידי Duffy and Defago (1999).

זרחן (P) – נקלט על ידי שורשי צמחים באחת משתי צורות – H_2PO_4^- ו HPO_4^{2-} . זרחן הינו מרכיב במולקולות רבות בצמח כגון אנזימים ושאר חלבונים ובפוספו-חלבונים, פוספוליפידים וחומצות גרעין כך שהוא חשוב בכל מחזור חיי הצמח וברפרודוקטיביות שלהם. זרחן קשור בהבכרה ואיכות פירות ובכל התהליכים המטבוליים ברקמות הצמח. בין היתר לזרחן חשיבות בתהליכים פוטוסינטטים ומולקולות NADP, מולקולות שימור אנרגיה והעברתה במולקולות ADP ו ATP ותהליכי חמצון חיזור (Marschner, 1995).

דישון זרחני הפחית את חומרת קישיון הבטטה (*Macrophomina phaseolina*) בסויה בצד הפחתה של מיקוריזה (Spagnoletti et al., 2018) ובניסויי עציצים יושם הדשן סופרפוספאט אשר הפחית חסלון (*Gaeumannomyces graminis*) בשורשי חיטה בכדי 50% ושיעור הפחתת המחלה היה במתאם ישר עם ריכוז הזרחן המיושם (Ghadamkheir et al., 2020a). גם מחלות נוף הופחתו על ידי זרחן; דישון מוגבר בזרחן בשדה תפוח-אדמה הפחית את חומרת כימשון (*Phytophthora infestans*) ואת התפשטות המחלה (Dey and Chakraborty, 2016). גחלון (*Colletotrichum gloeosporioides*) בתות-שדה שגדל בהידרופניקה ללא סחרור מים הופחת על ידי זרחן (Nam et al., 2006) ו תוספת זרחן בשדה הפחיתה באופן בינוני את חלדון עלי החיטה (*Puccinia triticina*) (Sweeney et al., 2000).

אשלגן (K) – הינו הקטיון הנפוץ ביותר ברקמות הצמח וריכוזו כ-6% מכלל החומר היבש בצמח (Romheld and Kirkby, 2010) קליטתו לצמח היא בצורתו החד ערכית ותנועתו קלה בעצה ובשיפה ובין רקמות הצמח (Marschner, 1995). אשלגן מתפקד כקטיון מלווה לאניונים כדוגמת חנקן ומשמש כרגולטור למטען החשמלי בתא (Suelter, 1970). יש לו תפקיד בויסות רמת החומציות בציטוזול ובכלורופלסט ובפעילות של ראקציות אנזימטיות (Marschner, 1995). אשלגן משפיע על תהליכי פוטוסינתזה, פתיחה וסגירה של פיוניות, ויסות לחץ טורגור, אוסמורגולציה, התארכות תאים, שפעול של אנזימים וסינתזה של חלבונים (Romheld and Kirkby, 2010; Suelter, 1970).

אשלגן מפחית רגישות צמחים למחלות עד לריכוזו האופטימלי לגדילה (Huber and Graham, 1999). אשלגן מעודד את התעבות הדופן בתאי האפידרמיס ולוקח חלק בפתיחת הפיוניות להן תפקיד במניעה של חדירת פתוגנים (Marschner, 1995). אשלגן בריכוזים גבוהים מעודד סינתזה של פולימרים שונים ומפחית סינתזה של תרכובות כגון סוכר מסיס, חומצות אורגניות, חומצות אמינו ואמידים שממששים לתזונת פרזיטים (Romheld and Kirkby, 2010). בריכוזי אשלגן מעודדים היווצרות של מולקולות חמצן פעיל (ROS) והורמונים צמחיים כגון חומצה ג'סמונית, אתילן ואוקסין (Wang and Wu, 2010; Ashley et al., 2006). כשותית הגפן (Pushpavathi et al., 2020) הופחתה על ידי מקורות אשלגן שונים וצורת יישום שונות. פעילות אנזים פניל אמוניה ליאז (PAL) הוגברה וריכוז פנולים עלה בעקבות הטיפול. בבזיל נמצא כי תוספת של אשלגן מעלה את ריכוז הפנולים (rosmarinic acid, chicoric acid) ואת הפעילות האנטי-אוקסידנטית בצמח (Nguyen et al., 2010). בדרך כלל ריכוז אשלגן גבוה ברקמת הצמח מפחית את חומרת הנזקים של מחלות ומזיקים. אשלגן קשור בהפחתת עובש האפור (*Botrytis cinerea*) בבזיל כפי שיתואר בהמשך (Yermiyahu et al., 2015) ובהפחתת כשותית (*Peronospora alta*) בפסיליום (Mandal et al., 2008). ריסוס אשלגן חנקתי הפחית חומרה ושכיחות של כתמי חלפת (*Alternaria macrospora* ו-*A. alternata*) בכותנה והפחית נשירת עלים (Bhuiyan et al., 2007). אשלגן כלורי הפחית את חומרת חלדון עלי חיטה (*Puccinia tritricina*) אך החוקרים שיערו שגם ליון הכלוריד (Cl) הייתה תרומה (Sweeney et al., 2000).

סידן (Ca) – נקלט לצמח כיון Ca^{2+} וחוצה את השורשים דרך הפלסמודסמה או דרך האפופלסט ותנועתו בגבעול היא דרך העצה (White, 2001) ותלויה בקצב הדיות במהלך היום ובלחץ השורשים בלילה וקליטתו מושפעת מחומציות הריזוספרה ומתחרות עם יונים הטעונים במטען חיובי כדוגמת אשלגן ומגנזיום (Bar-Tal et al., 2001). ריכוזו בצמח בין 0.1 ל-5% ממשקל החומר היבש (Marschner, 1995). סידן מתווך גדילה קוטבית של תאים, זרימה ציטו-פלזמתית, מיטוזה וציטוקינזה (Melrose et al., 2015). יש לו תפקידים מבניים רבים והוא משמש כשליח שניוני ברשת הסיגנלים בתא, משפיעל אנזימים ומשנה קונפורמציה של חלבונים קושרי סידן כגון קלמודולין, קינאזות ופקטורי שעתוק (White and Broadley, 2003). סידן חשוב לתפקוד ויציבות הממברנה ובמחסור בו ישנה דליפה של תרכובות כגון סוכרים וחומצות אמינו מהציטופלזמה לאפופלסט שמעודדים הדבקה בפתוגנים (Marschner, 1995). סידן מצוי בדופן התא כ-Ca-polygalacturonates שנדרש ליציבות למלת הביניים וכשריכוזו ברקמת הצמח יורד ישנה עליה ברגישות לחדירת פטריות (Huber and Graham, 1999). קטיון הסידן מתפקד במערכת ההגנה של הצמח כמולקולת

איתות או פועל דרך חלבונים קושרי סידן שמתפקדים כקינאזות וכפקטורי שעתוק. כמו כן, סידן לוקח חלק בתהליכים כגון סגירת פיוניות, ייצור פיטואלקסינים, פעילות של חלבוני פתוגנזה (PR), ביטויי גנים ובתגובת רגישות יתר (HR) (Lecourieux et al., 2006; Levine et al., 1996; Romeis et al., 2000). בנוסף, פטריות פתוגניות מפרקות את למלת הביניים בעזרת אנזימים פקטוליטים כדוגמת פוליגלקטורנאז בעוד פעילות אנזימים אלו מעוכבת ע"י סידן (Bateman and Lumsden, 1965). סידן הגביר עמידות מספר מיני צמחים נגד גורמי מחלה המשתייכים למיני פיתום, סקלרוטיניה, בוטריטיס ופוזריום (Graham and Webb, 1991). העלאת ריכוז הסידן במי ההשקיה הפחית הנבגה של *B. cinerea* בגבעולי בזיל (Yermiyahu et al., 2006). סידן הניתן בריסוס הפחית רגישות למחלת הכשותית הנגרמת ע"י *Sclerospora graminicola* בצמחי דוחן (Geetha and Shetty, 2002). סידן חנקתי הפחית את ריקבון כתר העגבנייה אך החוקרים (Duffy and Defago, 1999) שיערו שליון החנקת גם יש תרומה להפחתת המחלה. חומרת נבילה חיידקית (*Ralstonia solanacearum*) בעגבנייה הופחתה על ידי סידן בתמיסת ההשקיה ורמת אוכלוסיית החיידקים פחתה (Yamazaki, 2004).

מגנין (מגנזיום (Mg) – ממלא תפקיד חשוב בהזנת הצמח (Kirkby and Mengel, 1976). ריכוזו הכללי בתא הוא בין 15 ל-25 מילימולר (Moomaw and Maguire, 2008) - רובו קשור או משולב ברכיבי התא. מגנין נע בצינורות השיפה, נאגר בוקואולות שבתאי העלים ומספק פוטנציאל אוסמוטי רב. קליטתו מושפעת מריכוז שאר המינרלים בתמיסת הקרקע ובמיוחד סידן, אשלגן ומנגן (Huber and Jones, 2012). כ-20% מסך כל המגנין בעלים משולב באמצע מולקולת הכלורופיל ולכן הינו בעל חשיבות לתהליך הפוטוסינתזה (White and Broadley, 2009) והוא מהווה רכיב המקשר בין תתי היחידות של הריבוזום ומתאם בין חומצות גרעין ולכן דרוש לסינתזת חלבונים. מגנין מגשר בין אנזים לסובסטרט בהרבה ראקציות כולל פוספורלציה ודה-פוספורלציה ומשתתף במגוון תהליכים בסיסיים בחיי תא כגון המרת אנרגיה (ATP), היווצרות דנ"א ורנ"א, מיטוזה ובמטבוליזם ובתנועה של פחממות (Marschner, 1995).

בשל היכולת של מגנין לתפקד בסינרגיזם או אנטגוניזם עם מינרלים אחרים (במיוחד סידן, אשלגן ומנגן) השפעתו על מחלות משתנה בהתאם לתנאים הסביבתיים (Huber and Jones, 2012). לדוגמה, מגלת (*Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans*) בכותנה מופחתת כאשר מגנין זמין לעומת זאת ריכוזים גבוהים של מגנין מעכבים ספיגה של סידן ומחמירים את שכיחות הניקוד החיידקי (*Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*) בעגבנייה ובפלפל. למגנין תפקיד בתנועת תוצרי הפוטוסינתזה בשיפה וחלוקתם למבלעים. במחסור במגנין ישנה הצטברות של סוכר, עמילן וחומצות אמינו בעלים דבר המעודד התפתחות וחדירה של פתוגנים (Cakmak and Kirkby, 2008; Johnes and Huber, 2007). בדומה לסידן, מגנין הוא רכיב מבני בלמלת הביניים ויחדיו הם הופכים את שכבת הפקטין לעמידה יותר בפני פירוק ע"י אנזימים פקטוליטים של פתוגנים (Bateman, 1964). מגנין מפחית כשותית (*Peronospora arborescens*) בתרד, וכשותית (*Peronospora tabacina*) בטבק (Edreva et al., 1984; Szepessy, 1982).

יסודות קורט – יסודות כגון נחושת, ברזל, מנגן, אבץ, מוליבדן, ניקל ובורון שהינם חיוניים לכל הצמחים הוסקולריים. רובם פועלים כקו-פקטורים לאנזימים ממשפחת המטלואנזימים, ולחלקם תפקיד בשמירה על יציבות המבנה של חלבונים. הם מעורבים בתפקוד התא ובתהליכים מטבוליים כגון סנתזה של מטבוליטים ראשוניים ושניוניים, מטבוליזם של אנרגיה, הגנה על התא, בקרה על גנים, קליטה של הורמונים והולכת סיגנלים (Hansch and Mendel, 2009). ליסודות קורט השפעה על תכולת פנולים וליגנין בצמח ועל תגובת הצמח לפתוגנים (Marschner, 1995). יסודות כגון מנגן ונחושת נמצאו במערכת קימחון - מלפפון כיונים חליפים המשחררים מהממברנה יוני סידן שלהם יחד עם חומצה סליצילית תפקיד בהפעלה של מערכת ההגנה (Reuveni et al., 1997).

מנגן (Mn) – יסוד בעל חשיבות רבה בפיתוח סבילות למחלות נוף (Graham and Webb, 1991). למנגן תפקידים כמתכת קטליטית ובשפעול של חלבונים ואנזימים כגון סופראוקסיד דיסמוטאז שמעורב בייצור מי חמצן ובהגנה על הממברנה מנזקי רדיקלים חופשיים (Hansch and Mendel, 2009). הוא מעורב בלפחות שני שלבים במסלול הסינתזה של ליגנין החיוני להגנת הצמח (Gross, 1981). ריסוס עלויותי ב-MnCl₂ הפעיל הגנה סיסטמית מושרית נגד קימחון במלפפון, והעלה את תכולת β 1,3-glucanase גם בצמחים שלא הודבקו בפתוגן (Reuveni et al., 1997). למנגן השפעה ישירה על פתוגנים וביכולתו לעכב אקסואנזימים של פטריות דוגמת האנזים פקטין מתילאסטרז שמפרק את דופן תא הצמח ואת האנזים אמינופפטידאז שאחראי לספק חומצות אמינו לפטרייה (Boosalis et al., 1965). מנגן מפחית מחלות נוף כגון כשותיות, קימחונות ועוד (Dordas, 2008). נמצא שהזנה במנגן מעלה עמידות לקימחון הדלועיים (*Podosphaera fuliginosa*) בעלי מלפפון על ידי העלאת יכולת להתמודד עם אבדן המים הנגרם על ידי פציעת דופן התאים מהפתוגן (Eskandari and, Sharifnabi, 2019). הוספה של מנגן מעכבת את פעילות הברזל כנראה ע"י יצירת תחרות ישירה שמשפיעה על ספיגת הברזל לפתוגן (Graham, 1983). אינטראקציה אנטגוניסטית בין מתכות כגון ברזל ומנגן נפוצה ביחסי פונדקאי-פתוגן. ריסוס במנגן הפחית את מחלת כתמים מעוינים בחיטה (*Drechslera tritici-repentis*) (Simoglou and Dordas, 2006), חלדון כתום (*Puccinia kuehnii*) בקנה סוכר (Eskandari et al., 2020) וחלדון (Mesquita 2019), גחלון (*Colletotrichum lagenarium*) במלפפון (Eskandari et al., 2020) וחסילון (*Hemileia vastatrix*) בקפה (Perez et al., 2020). בדומה Brennan (1992) מצא שחיטה רגישה יותר לחסילון כשקיים מחסור של מנגן בעלים.

אבץ (Zn) – חשוב לאנזימים במסלול סינתזת חלבונים, יצירת אנרגיה, כפקטור שעתוק ובתחזוקה של מבנה ושלמות הממברנה (Kramer and Clemens, 2005). אנזימים המושפעים מאבץ מעורבים בשעתוק דנ"א, עיבוד רנ"א ובתרגום חלבונים (Freyermuth et al., 2000). יישום אבץ מפחית את חומרת המחלה כנראה בשל הרעילות שלו לפתוגנים ולא דרך המטבוליזם של הצמח (Graham and Webb, 1991). כמשפעל של Cu/Zn-SOD אבץ מעורב בהגנה על הממברנה מפני נזקי חמצון דרך דה-טוקסיפיקציה של רדיקלי סופראוקסיד (Cakmak, 2000). פגיעה בשלמות הממברנה ע"י רדיקלים מגבירה דליפה של תרכובת כגון סוכרים וחומצות אמינו ויוצרת סביבה עדיפה לפרזיטים (Graham and Webb, 1991; Marschner, 1995).

אבץ הפחית את הרגישות לקימחון (*Erysiphe polygoni*) בכרוב ולפת (Tolmison and Webb 1958), חלון (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) בחיטה (Graham and Webb, 1991; Ghadamkheir et al., 2020b), כתמים מעוינים בחיטה (*Drechslera tritici-repentis*) (Simoglou and Dordas, 2006), חלדון הקפה (*Hemileia vastatrix*) (Perez et al., 2020), *Pyricularia grisea* במכבדי אורז (Filippi, 1998) (and Prabhu, 1998) וחלפת (*Alternaria grandis*) בתפוח-אדמה (Machado et al., 2018). לעומת זה החמרה במחלת כתם חום (*Bipolaris oryzae*) באורז התרחשה עם העלייה בריכוזי אבץ בעלים (Moreira et al., 2013).

ברזל (Fe) – מעורב בפוטוסינתזה, בנשימה מיטוכונדריואלית, הטמעה של חנקן, סינתזת הורמונים כגון חומצה יסמונית וג'יברלין, יצירה וסילוק של חמצן פעיל (ROS) ובהגנה של הצמח נגד פתוגנים (Hansch and Mendel, 2009). ברזל חיוני גם למיקרואורגניזמים, ומפעיל אנזימים שמעורבים בהדבקת הצמח בפתוגן. לכן, תיתכן השפעה חיובית או שלילית על רגישות הצמח למחלה (Dordas, 2008; Graham and Webb, 1991). ברזל מעורב בתגובת הצמח לזיהוי פתוגנים, רב-ברזל (Fe^{3+}) מתווך פרץ חמצוני של H_2O_2 שיחד עם שתף יוני ברזל מפעיל שעתוק גנים הקשורים לפתוגנה (Liu et al., 2007). ברזל הפחית את חומרת חלדון החיטה ו-*Colletotrichum Musae* בבננה (Graham, 1983; Graham and Webb, 1991). ריסוס עלוטי בברזל הגביר את עמידות עצי תפוח ואגס ל-*Sphaeropsis malorum* ושל כרוב ל-*Olpidium brassicae* (Graham, 1983). ברזל הגביר את חומרת מחלת החסלון (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) בשעורה (Dordas, 2008) והפחית מחלה זו בחיטה (Ghadamkheir et al., 2020b).

נחושת (Cu) – חיונית לפוטוסינתזה ולנשימה במיטוכונדריו, למטבוליזם של פחמן וחנקן, להגנה מנזקי חמצון ולסינתזה של דופן התא. נחושת נמצאת בתא בשני מצבי חמצון Cu^{1+} (לא יציב) ו- Cu^{2+} מה שמאפשר לה פעילות חמצון חיזור בראקציות ביוכימיות ולכן לנחושת פוטנציאל ליצור רדיקלים חופשיים ולגרום לנזקים לחלבונים ולדנ"א. בכדי למנוע רעילות יוני נחושת נקשרים לחלבונים כגון מתלתינין וצ'פרונים ומונעים את ההצטברות בתא (Marchant et al., 2006). לאנזימים שדורשים נחושת לפעילותם כגון פוליפנולאוקסידאז ופנולאז תפקיד מרכזי בסנתזה של ליגנין (Loneragan, 1981; Bussler, 1981). נחושת משמשת כקו-פקטור לרצפטור של אתילן ובהעדר נחושת האפיניות של הרצפטור לאתילן יורדת משמעותית (Rodríguez et al., 1999). נחושת משמש כפונגציד לבקרה של מחלות צמחים כנחושת אוקסיכלוריד או בתרכובות כגון מרק בורדו. ריכוז הנחושת בצמח הוא בין 1-10 חלקים למיליון מחומר יבש. חומרת מחלה גבוהה יותר במחסורי נחושת דווחה במקרים של *Alternaria helianthi* בחמנייה, ארגוט הנגרם ע"י *Claviceps purpurea* בשיפון ושעורה ו-*Septoria tritici* בחיטה (Graham, 1983; Toms, 1958). בנוסף, תוספת דישון בנחושת הפחיתה את חומרת הנגיעות ב-*Sclerotinia minor* באגוזי-אדמה (Hallock and Porter, 1981) ו-*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* בחיטה (Ghadamkheir et al., 2020b; Reis et al., 1982).

השקיה

השקיה משפיעה על גידול הצמח, המיקרואקלים בסביבתו ובשכבת הגבול בין פני הצמח לסביבתו. השקיה גם משפיעה על רגישות רקמת הצמח לגרמי המחלה ועל פעילות הפתוגנים. השקיה ואופוטונספירציה משפיעים על הלחות והטמפרטורה באזור הצמח, ולזמינות המים השפעה על הפיזיולוגיה, קצב הגידול, לחץ הטורגור, סגירה ופתיחה של פיוניות, התמודדות עם עקות וחיוניות הצמח (Rotem and Palti, 1968). ישנו מתאם שלילי בין קצב הטונספירציה לטמפרטורת העלה ובעקת מים טמפרטורת העלה עולה (Austin and Wilcox, 2011). טמפרטורת הנוף בין משטרי השקיה שונים יכולה להשתנות בטווח של 3-5 מ"צ (Blad et al., 1974; Weiss et al., 1980).

הפחתת תדירות השקיה ע"י הארכת המרווחים בין ההשקיות נמצאה יעילה בהפחתת מחלת כשוטית בכשות הנגרמת ע"י *Pseudoperonospora hutnuli* בקליפורניה (Spencer, 1981). הגבלת מועדי ההשקיה במהלך היום הפחיתה נגיעות *Botrytis cinerea* בגבעולי עגבנייה (Dik and Wubben, 2007). במקרים אחרים, שכיחות המחלות *Alternaria sesami* בסומסום ו-*Sclerotium bataticola* בסורגום פחתה בניסויי שדה ע"י תוספת השקיה (Rotem and Palti, 1968). שמירה על לחות גבוהה של 74-79% בקרקע הפחיתה את חומרת מחלת הכשוטית הנגרמת ע"י *Peronosclerospora sorghi* בסורגום (Spencer, 1981). איכות המים אף היא עשויה להשפיע על רגישות הצמח ופעילות הפתוגנים אך אין על כך מידע מחקרי.

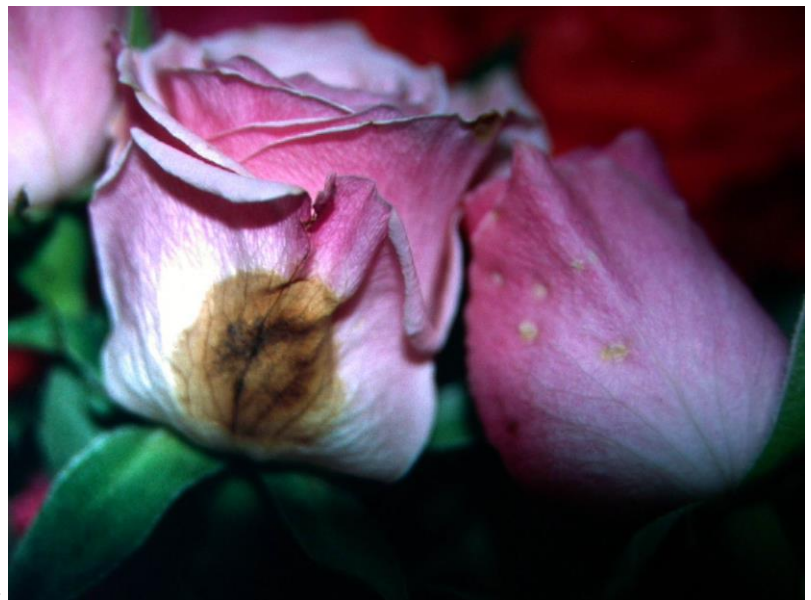
מחקרים בהדברת מחלות נוף

מחקרים על השפעת יסודות הזנת הצמח על יחסי צמח-פתוגן התפתחו בהדרגתיות. יישום היונים נעשה תוך שימוש במלחים שונים והתחשבות בתנאי הגידול, השפעת המיקרואקלים על קליטת חומרים ובדיקת תנאים להגעת היסודות לרקמות בהן נדרשים היסודות. היישום נעשה במתן בהשקיה או בריסוס. בהשקיה ניתן לממן ריכוזים שונים של יסוד נבחר בשעה שריכוז שאר היסודות נשאר בהתאם למערכת שנבנתה במרכז מחקר גילת (Erel et al., 2008). הצמחים גדלים ככל האפשר במצע אינרטי כימית (פרלייט) בריסוס ניתנים קטיונים המלווים באניונים שונים כגון כלוריד וסולפאט וגם לאניונים תיתכן השפעה במערכת הנבדקת. לאחר יישום משטרי הזנה ריכוזי יונים שונים באברי הצמחים נבדקים ונלמד הקשר בין ריכוזים אלה לבין חומרת או שכיחות מחלה לפני או אחרי קטיף. אנאליזות כאלה יכולות להצביע על קשרים שלא נצפו מראש בין יסודות הזנה ומחלות צמחים ולבדיקת השפעה של יסודות הזנה נוספים על מחלות צמחים. מדע הזנה הצמחים שונה בתכלית ממדע מחלות הצמחים וכרוך במומחיות אשר במחקרנו נתרמה על ידי מומחים בנושא ובהם רות גן-מור ז"ל, אשר בר-טל, אורי ירמיהו, אפרים ציפילביץ וחובריהם ומומחים נוספים, כפי שיוצג בהמשך.

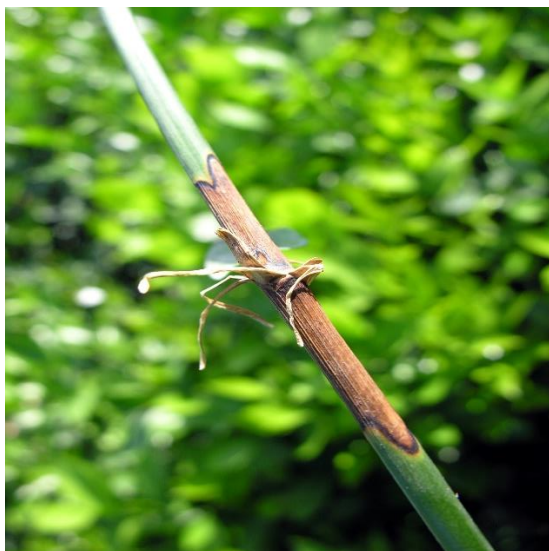
סידן ואשלגן להדברת עובש אפור בגידולי חממה ובית רשת

הפטרייה *Botrytis cinerea* גורמת לנזקים בצמחים רבים ובכלל זה לצמחי נוי וירק (Elad, 1997; Elad and Evensen, 1995). פרחי ורד קטופים נטבלו בבסיסם בתמיסות סידן כלורי וסידן גפרתי במשך יומיים והודגרו בתנאים מעודדי עובש אפור (*Botrytis cinerea*, איור 1); טיפולי הסידן הפחיתו ב-60% את חומרת המחלה. בהמשך טופלו שיחי ורד בחממה מסחרית ב-3.5 mM סידן חנקתי והמחלה בפרחים שהתפתחו הופחתה אף

היא. נמצא שהסידן הפחית יצור אתילן על ידי הפרחים אשר כשלעצמו מעודד את הזדקנותם ורגישותם לפטרייה בוטריטיס וכן עיכב יצור האנזים פוליגלאקטורונאז ופרוק פקטין על ידי הפטרייה (Volpin and Elad, 1991; Elad and Volpin, 1988). בעבודה מאוחרת יותר עם שיחי ורד בחממה, העלאת ריכוז הסידן מ-0.5 ל-5 mM הגבירה את ריכוז הסידן בפרחים וחומרת עובש אפור לאחר קטיף הייתה במתאם שלילי עם ריכוז הסידן בעלה דיאגנוסטי ובעלי הכותרת. אשלגן ומגנזיום הפחיתו את קליטת הסידן בפרחים ולכן הגבירו את רגישותם למחלה (Bar-Tal et al., 2001). בדומה דישון בסידן חנקתי לשיחי רוסקוס הפחית עובש אפור (איור 2) בענפים קטופים. גם טיפול ריסוס בכל אחת משלושת תרכובות הסידן (כלורי, גפרתי וחנקתי) או מתן סופר פוספאט $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 + \text{CaSO}_4$ מכיל 22% סידן) או גבס (CaSO_4) למצע הגידול של שיחי רוסקוס הפחיתו את העובש האפור בענפים קטופים (Elad and Kirshner, 1992).



איור 1. עובש אפור בעלה כותרת של ורד (פרח שמאלי) ונקודות ('אבעבועות') (פרח ימני) הנגרמים על ידי *Botrytis cinerea*. צילום: יגאל אלעד



איור 2. עובש אפור בעצבנית גדולה (רוסקוס) הנגרם על ידי *B. cinerea*. בפילוקלד (ימין) ובגבעול (שמאל). צילומים: יגאל אלעד

הוספה של סידן ובמידה פחותה אשלגן לדשן הפחיתו עובש אפור בחנטים וגבעולים של מלפפון (איור 3) בחממות מסחריות. הזנה באשלגן הפחיתה גם את כשותית הדלועיים (*Pseudoperonospora cubensis*) ושני היסודות לא הפחיתו את חומרת קימחון הדלועיים (איור 4). הוספת סידן לתמיסת הדשן וכן טיפולים למצע הגידול בגבס או בסופר פוספאט הפחיתו עובש אפור גם בחציל ופלפל (איור 5) לאחר הדבקה מלאכותית בבוטריטיס (Elad et al., 1992). דישון צמחי שעועית ב 1-3 mM סידן כלורי וחנוקתי הפחיתו עובש אפור (איור 6) יותר מאשר 5 mM. בעגבנייה הפחית סידן חנקתי עובש אפור בעלים וכתמי רפאים בפירות (איור 6). נוצר פחות אתילן בעלים מצמחים מטופלי סידן וכן נוזל שטיפה מהעלים עודד פחות את גידול הפטרייה בוטריטיס לעומת נוזל ששטף עלי צמחים לא מדושנים בסידן. ממצא זה מעיד על הפיכת ממברנות התאים לפחות פרמאביליות ויותר מיוצבות בזכות הסידן שהגיע אליהם. גם בעגבנייה יישום הגבס והסופר פוספאט בקרקע הפחיתו עובש אפור (Elad and Volpin, 1992).



איור 3. עובש אפור (*B. cinerea*) בחנט מלפפון (ימין), גבעול מלפפון (שמאל). צילומים: יגאל אלעד

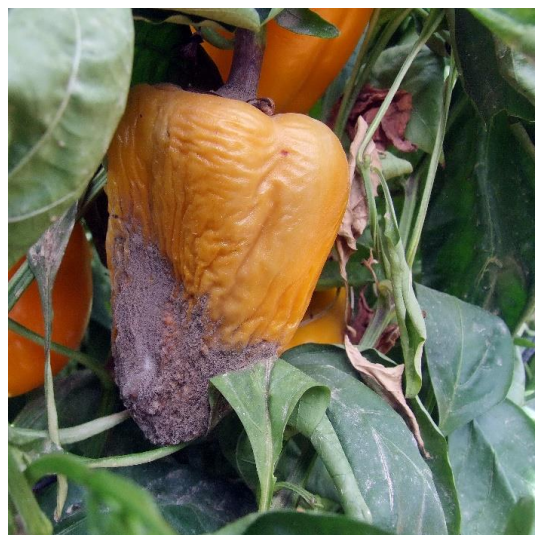
עובש אפור בריחן מתוק (בזיל)

עובש אפור הנגרם על ידי *B. cinerea* בבזיל מהווה מחלה חשובה בחלקת הגידול ובענפים קטופים (איור 7, Elad et al., 2014) חומרת נגיעות במחלה נמצאה במתאם אקספוננציאלי שלילי לריכוז האשלגן (K) בתמיסת השקיה בעצצים ובענפי הבזיל. ריסוס בזיל במלח אשלגני בצמחים המוזנים בריכוז אשלגן נמוך הפחית אף הוא את חומרת העובש האפור (Yermiyahu et al., 2015). בתנאים כמו-מסחריים הזנה בריכוז נמוך יחסית של אשלגן בבזיל הביאה להחמרה של עובש אפור. חומרת המחלה לאחר קטיף הייתה במתאם שלילי עם ריכוז האשלגן בענפים הקטופים וזאת כתוצאה מעמידות ל *B. cinerea* בצמחים. לא התקבלה הפחתה תוספתית של המחלה בעת שילוב דישון באשלגן עם תכשירי הדברה כימיים (Yermiyahu et al., 2015; ישראלי, 2011). הזנה בסידן הביאה להפחתה בשעור ההנבגה של *B. cinerea* בגבעולי בזיל בעוד חנקן, ובעיקר אמון

הגבירו את חומרת ההנבגה (Yermiyahu et al., 2006). החמרת המחלה על ידי אמון נבעה מתחרות בקליטה עם יוני סידן והפחתה של ריכוז הסידן בענפי הבזיל (Yermiyahu et al., 2020).



איור 4. כשותית הדלועיים *Pseudoperonospora cubensis* (במלפפון, צד עליון של עלה (ימין למעלה) וצד תחתון (שמאל למעלה) וקימחון הדלועיים (*Podosphaera xanthii*) בעלה מלפפון (למטה).
צילומים: יגאל אלעד



איור 5. עובש אפור (*B. cinerea*) בפרי פלפל (ימין) וחנוט חציל (שמאל). צילומים: יגאל אלעד



איור 6. נגיעות הנגרמת על ידי הפטרייה *B. cinerea* בצמחי עגבנייה ובשעועית (ימין למטה). בצמחי עגבנייה, סמפטומים בגבעול (ימין למעלה) ובעלעל (שמאל למעלה). בפירות עגבנייה עובש אפור (ימין בשורה האמצעית) וכתמי רפאים (שמאל שורה אמצעית). צילומים: יגאל אלעד



איור 7. עובש אפור (*B. cinerea*) בגבעול בזיל (ימין) ובקדקוד ענף ועלים (שמאל). צילומים: יגאל אלעד

קשיונה גדולה בבזיל

Sclerotinia sclerotiorum תוקפת מיני צמחים רבים ובכללם בזיל וגורמת לקשיונה גדולה בעקבות פיזור נבגי שק (אסקוספורות) או כתוצאה מנביטת קשיונות באדמה (איור 8). בבזיל התקיפה בעיקר בבסיס הגבעול ובמגפה חמורה גם באמירי הצמחים (Elad et al., 2015). מתאם בין ריכוז החנקן בנוף וחומרת ק' גדולה בצמחי בזיל ובענפים קטופים היה לינארי חיובי בעוד עליה בריכוז האשלגן בתמיסת ההשקיה וברקמת הבזיל הייתה במתאם אקספוננציאלי שלילי עם חומרת המחלה (Dalia Rav David et al., 2019; ישראלי, 2011). בדומה, ריסוס נוף באשלגן הפחית את חומרת המחלה. ריכוז אשלגן נמוך בתמיסת ההשקיה בתנאים כמו- מסחריים הגביר את הרגישות לק' גדולה. הזנה בסידן הפחיתה את חומרת המחלה אבל ללא תוספתיות עם טיפולי הסידן. שילוב מתן אשלגן או סידן בהשקיה עם ריסוס אשלגן בשדה או ריסוס פונגיצידי הביאו לתוספתיות בהפחתת המחלה לאחר קטיף אבל ריסוס האשלגן לא הפחית את המחלה כפי שהפחית הפונגיצידי. לפיכך יישום מושכל של אשלגן או סידן יכולים להפחית ק' גדולה בבזיל (Dalia Rav David et al., 2019).

כשותית הריחן

האואומיצט *Peronospora belbahrii* גורם למחלה החשובה ביותר בבזיל (איור 9, Elad et al., 2016). מחקר נרחב למד את השפעת מאקרו ומיקרו אלמנטים על המחלה בניסויי עציצים, ארגזי גידול בתנאים חצי מסחריים ובתנאי שדה בתחנת צבי שבבקעה (ניסן, 2016). בעציצים הגדלת ריכוז החנקן (N) הכללי במי ההשקיה עד כדי 10.7 mM הביאה לריכוזים עולים של N בנוף הבזיל ולהחמרת כשותית הריחן. גם בתנאי שדה תוספת N הגבירה חומרת מחלה. הגדלת חלק האמון (NH_4^+) בדישון החנקני שמורכב גם מניטראט (NO_3^-) מ 10 ל 40% הפחיתה מחלה. בבדיקות ריכוז יסודות שונים בענפי הזיל נמצא מתאם חיובי עם עלייה

בחומרת המחלה לחלק מהם ולחלק אחר נמצא מתאם שלילי כך שיתכן שפעולת החנקן בהגברת מחלה הייתה כתוצאה משינוי ביסודות הזנה אחרים (Elad et al., 2009).



איור 8. קשיונה גדולה (*Sclerotinia sclerotiorum*) בבסיס גבעול בזיל (ימין) וגופי פרי (אפוטציה) של הפטרייה שמקורם בקישיון בעומק האדמה (למעלה). צילומים: יגאל אלעד

העלאת ריכוז האשלגן (K) במי ההשקיה במדורג עד כדי 5.1 mM העלתה את ריכוז היסוד בענפי הבדיל ואת חומרת המחלה בעוד ריסוס של מלחי אשלגן (KCl ו- K_2SO_4) העלה אף הוא את ריכוז ה-K בענפים אך הפחית את חומרת המחלה. העלאת ריכוז הסידן (Ca) במי ההשקיה עד כדי 6 mM הביא לפחיתת הדרגתית בחומרת המחלה וריסוס ב- $CaCl_2$ הפחית אף הוא את המחלה. בדומה העלאת ריכוז המגנזיום באופן הדרגתי עד ריכוז 5 mM גם הוא הפחית באופן הדרגתי את חומרת הכשותית. בתנאי שדה העלאת ריכוז ה-Ca וה-Mg הפחיתה את המחלה בחלקות הניסוי בעוד שילוב בין היסודות לא שיפר את ההדברה. ריסוס בשדה של K_2SO_4 שיפר את הדברת המחלה בחלק מהטיפולים האלה בשדה. טיפול במתכונת ריסוסי פונגיצידים בשילוב עם הטיפולים האלה שפרה את הפחתת המחלה אך לא באופן סינרגיסטי. הפעילות של Mg התקבלה כשהקטין מלווה באניונים כלוריד או סולפאט. שילוב Mg עם טיפול ריסוסי פונגיצידים הפחית טוב יותר את המחלה מכל טיפול בנפרד. לפיכך Mg וכן Ca וריסוס K הינם בעלי פוטנציאל להפחתת כשותית הריחן.

גם מיקרואלמנטים נבדקו לצורך בקרת כשותית הריחן. לאחר בדיקה של תערובת כילטים וכילטים בודדים (EDTA) של Fe, Cu, Zn, Mn ובניסויים חצי מסחריים נבחרו האבץ והמנגן להמשך מחקר ונמצאו יעילים בהפחתת כשותית הריחן בניסוי שדה והן במתן בריסוס והן במתן במי ההשקיה. יישום בשילוב עם Mg במי ההשקיה לא שיפר את ההדברה. יישום בריסוס או בהגמעה של כל אחד מהמיקרואלמנטים בשילוב עם טיפול ריסוסי פונגיצידים הביא לשיפור יעילות ההדברה באופן סינרגיסטי.

איור 9. עלה בזיל נגוע בכשותית הריחן
(Peronospora belbahrii) (ימין) וחלקות ניסוי
 בהשטרי הזנה בעלות חומרת מחלה ברמות שונות
 (למטה). צילומים: יגאל אלעד



קימלון בעצי לימון

מחלת הקימלון (מלסקו, באיטלקית, "מחלת היובש") נגרמת ע"י הפטרייה הפתוגנית *Plenodomus tracheiphilus* הגורמת להתנוונות חלקי העץ, לירידה משמעותית בכמות היבול ולבסוף למות העץ הנגוע (איור 10). בעבודת גמר של אלמוג י' (2017) נבדקה השפעת יסודות הזנה על רגישות צמחי לימון למחלה. נבחנו היסודות: חנקן, אשלגן, מגנזיום, סידן, אבץ, קורטין, ברזל ונחושת בהדשיה ובריסוס. לאחר חודש של הזנה התבצעה אנליזה של ריכוזי מינרלים בענפים. בניסוי ההדשיה בהם נבדקו חנקן, זרחן ואשלגן, עלייה בריכוזי חנקן במי ההשקיה הובילה לפחיתה בחומרת המחלה ע"פ מבחני מתאם בעוד זרחן לא הביא לשינויים משמעותיים. 40% אמון מתוך החנקן הכללי הגביר את חומרת המחלה יחסית ל-10% אמון. נמצא מתאם שלילי בין ריכוז החנקן בעלים, כש 10 או 40% מהחנקן שבדשן המיושם הוא אמון, לבין חומרת המחלה. נמצא מתאם שלילי מובהק ($P \leq 0.05$) בין ריכוז הסידן בעלים לחומרת המחלה, עליה בריכוז הסידן הביאה לפחיתה בחומרת המחלה בטיפול ההדשיה בהם ניתנו 10% אמון במי ההשקיה. כמו כן נמצא קשר מובהק ($P \leq 0.05$) בין ריכוז הסידן בעלים לחומרת המחלה, עליה בריכוז הסידן הביאה לפחיתה בחומרת המחלה בטיפול ההדשיה בהם ניתנו 40% אמון במי ההשקיה.



איור 10. מחלת הקימלון (*Plenodomus tracheiphilus*) בעצי הדר. עלה עם סמפטומים של המחלה (ימין למעלה), עץ ליים נגוע (כרם מהר"ל, שמאל למעלה) ועץ לימון צעיר נגוע (מרכז מחקר גילת, ימין למטה). צילומים: יגאל אלעד ודוד עזרא.

ריסוס באשלגן גופרתי בריכוז של 0.5%, הביא לירידה בחומרת המחלה. יתר על כן, בניסויים שנעשו על מנת לבחון האם האשלגן פועל בעת יישום באתר שונה מאתר ההדבקה נמצא שריסוס אשלגן סולפט בריכוז של 0.5% בעלים הבוגרים של הצמח הפחית את חומרת המחלה בעלים הצעירים ובנוסף העלתה ריכוז של אשלגן במי ההשקיה (20-200 מ"ג/ל) הביאה להפחתה בחומרת המחלה. אולם, בניגוד לכך, נמצא קשר מובהק ($P \leq 0.05$) בין עליה בריכוז האשלגן בעלים, בטיפול ההדשיה בהם 10 ו-40% מהחנקן הכללי הוא אמון לבין עליה בחומרת המחלה. ריסוס עלים במגנין גופרתי (0.5%) הביא לירידה בחומרת המחלה והתקבל מתאם שלילי בין המגנין בעלים לחומרת המחלה. בדומה, ריסוס עלים בסידן גופרתי (0.5%) הביא לירידה בחומרת המחלה ונמצא מתאם בין ריכוז הסידן בעלים להפחתת חומרת מחלה (אלמוג, Almog et al., 2017).

באשר למיקרואלמנטים, דישון עלוותי בברזל (0.05%) ובכלאט נחושת (0.01%), הביאו לירידה בחומרת המחלה. בניסויים בהם תכשירי הנחושת קוצייד (נחושת הדרוקסיד) בריכוז 0.1% ומרק בורדו בריכוז 0.1% ניתנו בהגמעה התקבלה פחיתה בחומרת המחלה וריסוס קוצייד בריכוז 0.1% הפחית את שכיחות המחלה. מסקנות המחקר שלעיל הביאו למסקנה שהפחתת קימלון באמצעות נחושת מתרחשת בעקבות השראת עמידות בעצים ואכן בניסויים בפרדסים הפחיתו יישום כילאט נחושת וכן יישום משרן העמידות קנון (אשלגן זרחיתי) את חומרת המחלה (עזרא ד' ואלעד י', לא פורסם).

קמחונות

קימחון הדלועיים הינו מחלה פטרייתית (*Podosphaera xanthii*) נפוצה במלפפון בכל העולם. בניסויי עציצים עם מצע פרלייט נמצאה חומרת מחלה נמוכה בריכוזי N גבוהים, ריכוזי P נמוכים, ריכוזי Mg גבוהים ולא הושפעה מ Ca במי ההשקיה. ריסוס ב CaCl_2 , KCl ו- MgCl_2 הפחיתו קימחון במלפפון בעציצים. מלחי Cl אלה היו יעילים יותר מהמלח NaCl , נראה שלכלוריד עצמו יש תרומה לפעילות ושילוב $\text{Ca} + \text{Mg}$ לא היה יעיל מכל מלח בנפרד. בניסוי חממה (המדמה גידול מסחרי) בארגזים גדולים ולאורך תקופה ארוכה הופחת הקימחון על ידי MgCl_2 , $\text{MgCl}_2 + \text{K}_2\text{SO}_4$, על ידי KH_2PO_4 (MKP). ועל ידי סופרסולפאט ($\text{K}_2\text{Ca}_2\text{Mg}(\text{SO}_4)_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$). חומרת הקימחון במלפפון הוגברה על ידי N בריכוז גבוה והופחתה על ידי K בריכוז נמוך ו P בריכוז גבוה בעת הזנה במי ההשקיה. בגידול בעציצים גדולים הופחת קימחון העגבנייה (*Oidium neolycopersici*) (איור 11) על ידי ריסוס במלחים MgCl_2 , CaCl_2 , K_2SO_4 , פוליסולפאט ו MKP.



איור 11. עלה מלפפון עם סמפטומים של קימחון הדלועיים (*Podosphaera xanthii*) (שמאל) ועלה עם סמפטומים של קימחון העגבנייה (*Oidium neolycopersici*) (שמאל).
צילומים: יגאל אלעד

*מחקר קימחון הדלועיים, קימחון העגבנייה וכשותית הדלועיים נעשה על ידי דור ברנע בהנחיית יגאל אלעד ואורי ירמיהו.

כשותית הדלועיים במלפפון

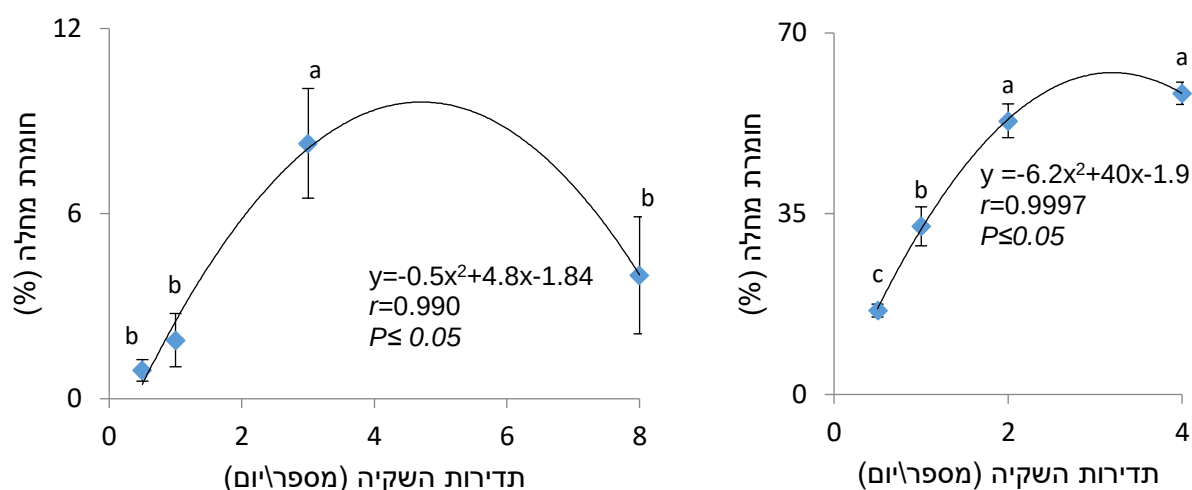
כשותית הדלועיים תוקפת אף היא בחומרה צמחי מלפפון והינה מחלה מוגברת לחות הנגרמת על ידי אואומיצט (*Pseudoperonospora cubensis*) (איור 12). בניסויי עציצים מקבילים לנזכר לעיל, נמצאה חומרת מחלה נמוכה ריכוזי זרחן נמוכים, ריכוזי Mg גבוהים וריכוזי Ca גבוהים במי ההשקיה. ריסוס ב CaCl_2 , KCl ו- MgCl_2 הפחיתו כשותית במלפפון בעציצים ונראה שלכלוריד עצמו יש תרומה לפעילות. בניסוי החממה בארגזים גדולים הופחתה הכשותית על ידי MgCl_2 , K_2SO_4 , $\text{MgCl}_2 + \text{K}_2\text{SO}_4$ ו- MKP.

השקיה

השפעות תדירות ההשקיה, מנת ההשקיה ואיכות מי ההשקיה (במים מליחים) נלמדה בניסויים שונים בבזיל במספר אתרים בישראל.

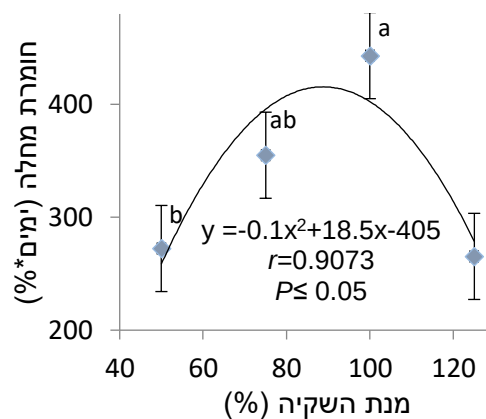
בבחינת השפעת תדירות ההשקיה נמצאה עליה בחומרת כשותית הריחן בבזיל עד ל-4 מנות ביום ופחיתה בחומרת המחלה בתוספת השקיות ל 8 פעמים ביום (איור 12). חומרת המחלה עלתה עם העלייה במנת מי

ההשקיה ביממה (אחוז החזר מהתאיידות יומית) עם העלייה במנת ההשקיה עד למקסימום במנת השקיה של 100% ופחתה במנת השקיה של 125% (איור 13). נתונים אלה מעבודת הגמר, ניסן ז' (2016).



איור 12. השפעת תדירות השקיה יומית על חומרת מחלת כשותית הריחן בבזיל בניסויים שנערכו במנהל המחקר החקלאי (ימין) וכפר מנחם (שמאל). * = ערכי חומרת המחלה וערכי היבול מייצגים ממוצע של ארבע חזרות. מוצגת משוואת הרגרסיה וקוויים אנכיים המציינים את שגיאת התקן (SE). בכל מדד ערכים שלא מלווים באותיות זהות שונים זה מזה באופן מובהק ($P \leq 0.05$) לפי מבחן שונות Tukey-Kramer HSD. מתוך ע"ג של זיו ניסן (2016).

איור 13. השפעת מנת השקיה יומית (%) החזר מהתאיידות פוטנציאלית) על חומרת כשותית הריחן בגידול בזיל בתנאים מסחריים. חומרת המחלה מתוארת כשטח מתחת לעקום התפתחות המחלה (AUDPC) בכל מנת השקיה. מתוך ע"ג ליאור ישראלי.



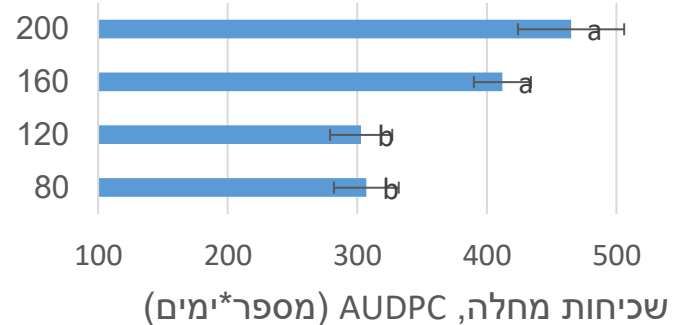
• = הערה תחתית באיור 13.

בניסוי שנערך בתחנת זוהר (מו"פ ערבה תיכונה וצפונית) נבדקה השפעת מנת ההשקיה על שכיחות עובש אפור בבזיל. נתנו מנות השקיה בשעור 80-200% מליזימטר ונבדקה שכיחות המחלה. נבחנה השקיה בארבע מנות מים ובעומד 30 שתילים למטר ערוגה, בארבעה מבנים מאווררים בהם יושם הדשן הבסיסי בלבד. מנות ההשקיה כונו 80-200%. ההשקיה הייתה לפי ליזימטר בנפח של 1000 ליטר שהיה מוטמן בשדה בתוך שורת גידול במרכז מנהרה. בליזימטר גודלו צמחים באותו עומד שתילה כמו בשדה. כמויות המים שנכנסו לליזימטר הוערכו על ידי הכפלה של ספיקת הטפטפות וזמן ההפעלה וכמות הנקז נאספה מתחתית הליזימטר ונשקלה. כיוון שההשקיה הייתה בעודף רב בטיפול אשר בו היה הליזימטר (200%) וכיוון שההשקיה הייתה

בתדירות גבוהה ניתן להזניח את איבר האוגר של הקרקע והאופוטנספירציה חושבה על ידי הפחתה של כמות הנקז מכמות ההשקיה. לאחר מכן הוכפלו הערכים של האופוטנספירציה הנמדדת בערכים הבאים: 2, 1.6, 1.2 ו-0.8 (80-200%). כדי לקבל את כמות ההשקיה. במנות השקיה 160-200% התקבלה שכיחות מחלה גבוהה יותר מאשר במנות השקיה 80-120% (איור 14). מנת ההשקיה הגבוהה הביאה ליבול גבוה יותר (אלעד וחוב', 2013).

איור 14. השפעת מנת השקיה (80-200% מליזימטר) במבנה מאורר ועומד צמחים 30\מ"ר על שכיחות צמחים הנגועים בעובש אפור במהלך עונת הגידול בחורף 2011/12. צמחי הבזיל דושנו בהדשיה בסיסית וגודלו בקרקע קלה בתחנת זוהר, כמקובל בגידול מסחרי (אלעד וחוב', 2013).

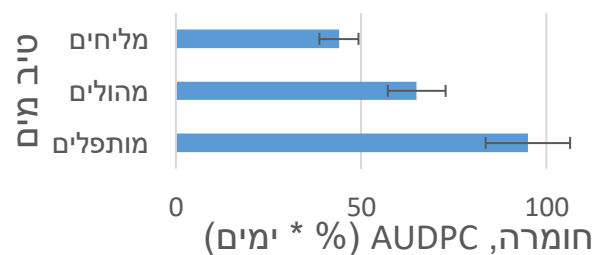
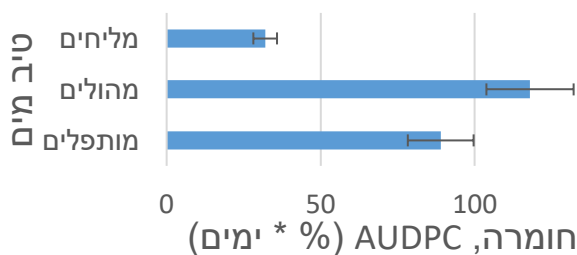
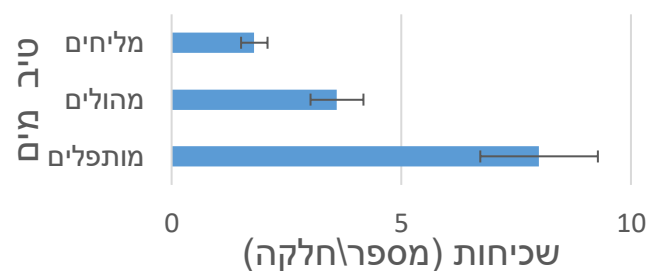
מנת השקיה
(מבסיס %)



• הערה תחתית כמו באיור 13.

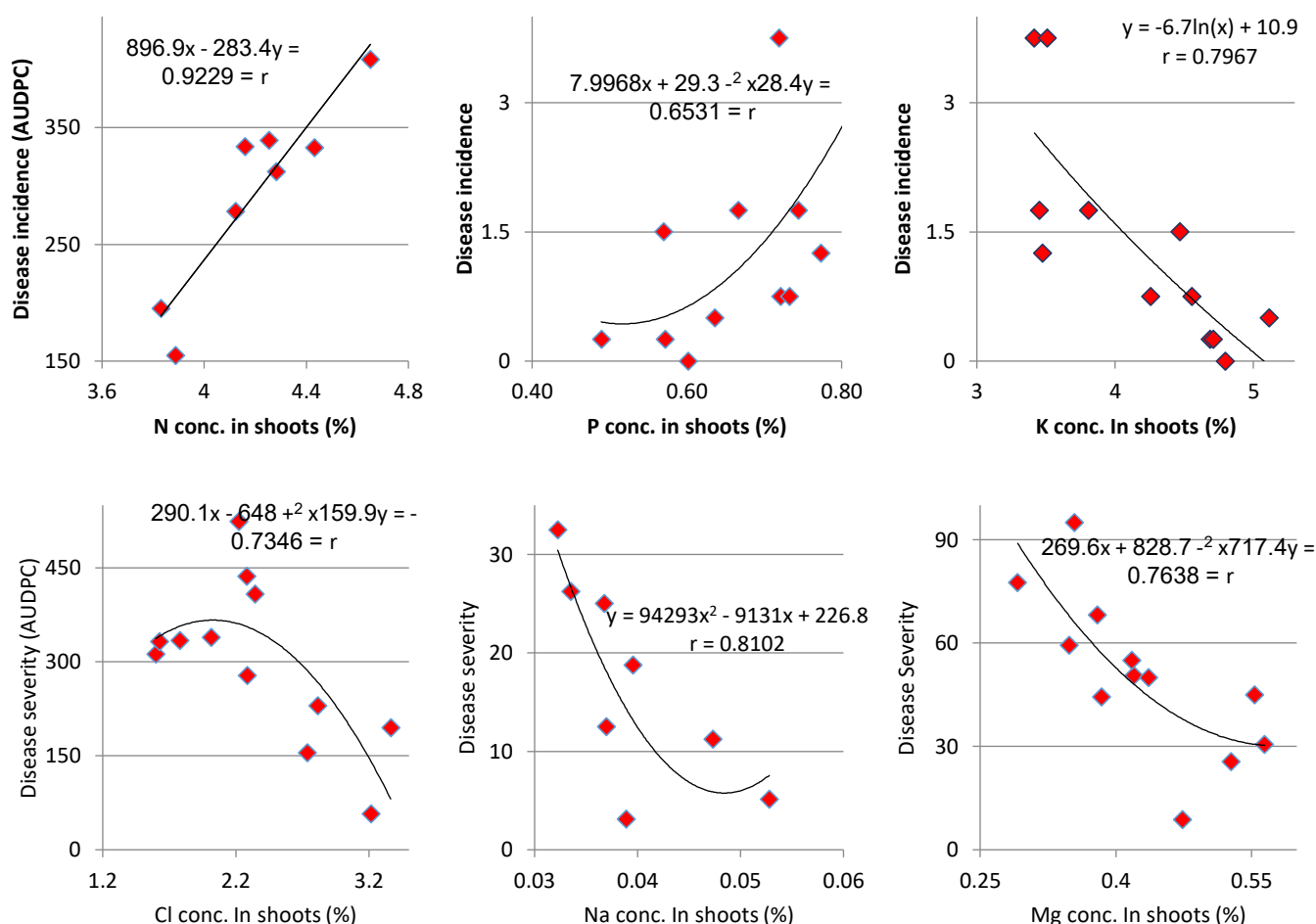
צמחי בזיל גדלו בהשקיה עם מים בשלוש רמות איכות, EC 1.6, 2.8, 4.5 dS m⁻¹ (מליחים, מהולים ומותפלים, בהתאמה). במהלך הגידול בחממה בתחנת זוהר בכיכר סדום. במהלך הגידול התפתחה מחלת עובש אפור בגבעולי הבזיל ושכיחות המחלה הייתה הנמוכה ביותר במים המליחים (איור 15). ענפים שנקטפו בחלקות המטופלות במים באיכויות השונות הודבקו שני גורמי מחלה. רגישות הענפים לבוטריטיס הייתה מדורגת במתאם הפוך לאיכות המים (רגישות פחותה במים מליחים) ורגישותם לסקלרוטיניה הייתה נמוכה בחומר הצמחי מהשקיה במים מליחים (איור 15).

איור 15. השפעת איכות המים על נגיעות בזיל בעובש אפור ורגישות ענפים קטופים למחלות. שכיחות עובש אפור בצמחי בזיל שהושקו במים מליחים, מהולים ומותפלים בחממה בתחנת זוהר (ימין). רגישות ענפים קטופים מחלקות הניסוי ל *Botrytis cinerea* (ימין למטה) ול *Sclerotinia sclerotiorum* (שמאל למטה). *הערה תחתית כמו באיור 13.



*ניסויים עם הררי ד', מדואל ע', צעירי א', פיבניה ש' (מו"פ ערבה תיכונה וצפונית) ירמיהו א', בן-גל א' (מנהל המחקר החקלאי), לזרוביץ נ' (אוניברסיטת בן גוריון) וסילברמן ד' (שה"מ).

ענפי בזיל מחלקות הניסוי הפרטניות נבדקו למידת רגישותם לעובש אפור ונערכה אנליזה של ריכוז יסודות הזנה. נבדק מתאם בין חומרת המחלה וריכוזי היסודות. חומרת המחלה הייתה במתאם חיובי עם ריכוזי חנקן וזרחן בענפים. נמצא מתאם שלילי בין חומרת המחלה לריכוזי אשלגן, כלוריד, נתרן ומגנזיום (איור 16). תוצאות אלה יכולות להסביר את פחיתת המחלה והרגישות בענפי בזיל שגדלו על מים מליחים. בנוסף, נראה שגם במקרה זה עלייה בריכוז אשלגן ומגנזיום קשורה בפחיתת רגישות הרקמה.



איור 16. חומרת עובש אפור (*B. cinerea*) בבזיל שמקורו בחלקות ניסוי בתחנת זוהר וריכוזי יסודות בענפים. חושבו מתאמים בין ריכוז כל יסוד הזנה לבין חומרת המחלה. מוצגת נוסחת קו המתאם וערך r . - נתונים בשיתוף עם ירמיהו א' ופינגולד א'.

סיכום

יסודות הזנה משפיעים לא רק על גידול צמחים ותפקודם ברמות השונות של התא ומרכיביו, הרקמה הצמחית וכלל איברי הצמח אלא גם על רגישותם למחלות צמחים וזאת בדרך כלל תוך שינוי ברגישות המאחסן לשלבים שונים בהתפתחות הפתוגן והמחלה הנגרמת על ידו. נמצאו מקרים בהם יסודות ההזנה משפיעים ישירות על גורם המחלה ומעכבים באופן משמעותי שלב חשוב במהלך התפתחותו ומקרים רבים יותר בהם ההשפעה של

ההזנה מושגת על ידי שינוי תפקודי או מבני בתאי הצמח ורקמותיו. בנוסף לרגישות רקמת צמח להתפתחות הדבקה בפתוגן תיתכן גם השפעה על אופן הגידול של הצמח אשר יכולה להביא לשינוי במיקרואקלים על פניו וכך להשפיע על פעילות הפתוגן או השתמרותו. לדוגמא, גידול נוף סבוך כתוצאה מדישון חנקני יכול להביא להעלאת הלחות היחסית בתוך נוף הגידול, מיעוט אוורור והגברה של משך נוכחות מים חופשיים על פני רקמות צמח רגישות והתפתחות של גורמי מחלה מוגברי רטיבות.

תוארו השפעות של יסודות הזנה N, P, K, Ca, Mg, Zn, Cu, Fe, Mn ושל אניונים SO_4 ו Cl . פעילות צורני החנקן (NH_4 , NO_3) אינה דומה זה לזה. ריכוזי היסוד משפיעים על מידת השפעתו על מחלות צמחים וייתכנו מקרים של הפחתת מחלות בריכוז גבוה או בריכוז נמוך של היסודות. השפעת היסוד יכולה להיות כתוצאה משינוי בריכוזו ברקמת הצמח אך מאחר וקליטת יסוד אחד, הובלתו וקיבועו באתרי צמח שונים משפיעים רבות גם על גורלם של יסודות אחרים, נראה שגם השפעת היסוד הנבדק על יסודות אחרים תוצאתה נובעת גם מההשפעה של היסודות האחרים. במחקרנו נמצאו דוגמאות שבהן ההשפעה של יון מיושם אחד הינה על ידי שינוי בריכוז של יסוד שני ברקמת הצמח הנתקפת על ידי פתוגן.

השפעות פרטניות של יסודות הזנה מסוימים הן לעיתים מעודדות ולעיתים מפחיתות מחלה. בסקירת המחקרים שערכנו נמצאו יסודות הזנה כדוגמת הסיידן הפועלים כנגד מחלה במערכות צמח-פתוגן רבות ובכללן גידולי ירקות ופרחים. במקרים אחרים פעילות היסוד יכולה להיות שונה בתכלית באותו גידול באשר לגורמי מחלה שונים ובגידולים שונים באשר לאותו פתוגן או פתוגנים שונים. לפיכך לא ניתן להקיש ממערכת פתוגן-צמח אחת למערכת אחרת ויש צורך ללמוד כל מערכת באופן עצמאי.

איכות המים, כמות ההדשיה ומשטר ההשקיה משפיעים לא רק על גידול הצמח והפזיולוגיה של אבריו, המיקרואקלים בנוף והרטיבות בקרקע אלא גם על הזנת הצמח ופיזור יסודות ההזנה ברקמותיו. לפיכך להיבטי ההשקיה השפעות שונות על התפתחות מחלות בצמחים אשר לא נחקרו דיין ורק מקצתן תואר בפרק זה. יסודות הזנה יכולים לפעול באמצעות מנגנונים שונים כנגד מחלות צמחים. אחד המנגנונים הפחות נחקרים הינו השראת עמידות וחסינות בצמח. מערך השינויים במפל הגנים המופעל על ידי היסודות השונים עשוי להביא לתופעות עמידות צמחיות אשר יש לחקרה בייחוד במקרים בהם כמות החומר הנדרשת לקבלת הפחתה ברגישות הצמח הינה נמוכה ביותר כמו בעת יישום מיקרואלמנטים.

תודות

רבים היו שותפים למחקרי השפעת הזנת הצמח על מחלות צמחים. ירמיהו אורי, חנה וולפין, אינה פיינגולד, שושנה סוריאנו, דליה רב-דוד, בן להב, מנחם בורנשטיין, רן שולחני, בני קירשנר ז"ל, חן עומר, יפעת אלמוג, דוד עזרא, זיו ניסן, דור ברנע, משה פוגל, דני הראל, אריאל יפה ואחמד הושאלה, אשר בר-טל, אלון בן-גל ורות גן-מור במנהל המחקר החקלאי; ציון דקו ושחר יצחק, תחנת עדן, מו"פ עמק המעינות; זיו קליינמן, אפריים ציפליץ, זיוה גלעד ואחיעם מאיר, תחנת צבי, מו"פ הבקעה; דפנה הררי, שמעון פיבניה, עמי מדואל, שבתאי כהן, אורי צעירי במו"פ ערבה תיכונה וצפונית; הישאם יונס, ינון סטרשנוב, דוד סילברמן, שמעון ביטון, אורי אדלר משה"ם ומועצת הצמחים; נפתלי לזרוביץ מאוניברסיטת בן גוריון; מרדכי דודאי, הגר ארבל בבית ספר תיכון כפר מנחם.

המחקרים מומנו על ידי קרן מדען ראשי במשרד החקלאות, ארגון מגדלי ירקות, ארגון מגדלי תבלינים, מועצת הצמחים וארגון מגדלי פרחי נוי.

מובאות

- אלמוג י' (2017) השפעת הזנת מינרלית, משרני עמידות, ומיקרואורגניזמים אנדופיטיים על מחלת הקימלון בלימון. עבודת גמר שהוגשה לאוניברסיטה העברית בירושלים (בהנחיית יגאל אלעד דוד עזרא ואורי ירמיהו) 61 ע'.
- אלעד י', פוגל מ', הררי ד', מדואל ע', צעירי א', פיבניה ש', ירמיהו א', בן גל א', לזרוביץ נ', קניגסבורך ד' וסילברמן ד' (2013) הדברה תרבותית וכימית של עובש אפור (*Botrytis cinerea*) בבזיל. דו"ח מחקר במו"פ ערבה תיכונה וצפונית. 15 ע'.
- <http://agri.arava.co.il/wp-content/uploads/Control-gray-mold-Botrytis-cinerea-basil-11-12.pdf>
- ישראלי ל' (2011) השפעת ריכוז יסודות ההזנה במי ההשקיה, הדברה כימית בריסוס וחיטוי קרקע על תחלואת בזיל מתוק בעובש אפור וקשיונה גדולה. עבודת גמר שהוגשה לאוניברסיטה העברית בירושלים (בהנחיית יגאל אלעד ואורי ירמיהו). 73 ע'.
- ניסן ז' (2016) השפעת הזנה מינרלית ומשטר השקיה על רגישות צמחי בזיל למחלת הכשותית הנגרמת על ידי *Peronospora belbahrii*. עבודת גמר שהוגשה לאוניברסיטה העברית בירושלים (בהנחיית יגאל אלעד ואורי ירמיהו). 100 ע'.
- Acharya B. and Shrestha R. K. (2018) Nitrogen level and irrigation interval on mitigating stemphylium blight and downy mildew in onion. International Journal of Applied Sciences and Biotechnology 6: 17-22.
- Almog Y., Rav-David D., Burnstein M., Liarzi O., Lahav B., Yermiyahu U., Ezra D. and Elad Y. (2017) Influence of plant nutrition and biotic and abiotic induced resistance on Mal Secco in lemon. Phytoparastica 45: 257 (abstraxt)).
- Ashley M. K., Grant M. and Grabov A. (2006) Plant responses to potassium deficiencies: a role for potassium transport proteins. Journal of Experimental Botany 57: 425–436.
- Austin C. N. and Wilcox W. F. (2011) Effects of fruit-zone leaf removal, training systems, and irrigation on the development of grapevine powdery mildew. American Journal of Enology and Viticulture 62: 193–198.
- Bar-Tal A., Aloni B., Karni L. and Rosenberg R. (2001) Nitrogen nutrition of greenhouse pepper. II. Effects of nitrogen concentration and $\text{NO}_3 : \text{NH}_4$ ratio on growth, transpiration, and nutrient uptake. HortScience 36: 1252–1259.
- Bar-Tal A., Baas R., Ganmore-Neumann R., Dik A., Marissen N., Silber A., Davidov S., Hazan A., Kirshner B. and Elad Y. (2001) Rose flower production and quality as affected by Ca concentration in the petal. Agronomie 21: 393-402.
- Bateman D. F. (1964) An induced mechanism of tissue resistance to polygalacturonase in *Rhizoctonia*-infected hypocotyls of bean. Phytopathology 54: 438–445.
- Bateman D. F. and Lumsden R. D. (1965) Relation of calcium content and nature of the pectic substances in bean hypocotyls of different ages to susceptibility to an isolate of *Rhizoctonia solani*. Phytopathology 55: 734–738.
- Bavaresco L. and Eibach R. (1987) Investigations on the influence of N fertilizer on resistance to powdery mildew (*Oidium tuckeri*), downy mildew (*Plasmopara viticola*) and on phytoalexin synthesis in different grapevine varieties. Vitis 26: 192–200.

- Bhuiyan S. A., Boyd M. C., Dougall A. J., Martin C. and Hearnden M. (2007) Effects of foliar application of potassium nitrate on suppression of *Alternaria* leaf blight of cotton (*Gossypium hirsutum*) in northern Australia. *Australasian Plant Pathology* 36: 462-465.
- Blad B. L., Steadman J. R. and Weiss A. (1978) Canopy structure and irrigation influence white mold disease and microclimate of dry edible beans. *Phytopathology* 68: 1431–1437.
- Boosalis M. G., Mankau R., Baker K. F. and Snyder W. C. (1965) Parasitism and predation of soil microorganisms. pp. 374-391. *Ecology of Soil-Borne Plant Pathogens*. Baker KF. and Snyder WC (eds). University of California Press, Los Angeles, USA.
- Brennan R. (1992) The role of manganese and nitrogen nutrition in the susceptibility of wheat plants to take-all in Western Australia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 31: 35-41.
- Bussler W. (1981) Microscopical possibilities for the diagnosis of trace element stress in plants. *Journal of Plant Nutrition* 3: 115–128.
- Cai H. Tao N. and Guo C. (2020) Systematic investigation of the effects of macro-elements and iron on soybean plant response to *Fusarium oxysporum* infection. *The plant Pathology Journal* 36: 398-405.
- Cakmak I. (2000) Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. *New Phytologist* 146: 185–205.
- Cakmak I. and Kirkby E. A. (2008) Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. *Physiologia Plantarum* 133: 692–704.
- Celar F. (2003) Competition for ammonium and nitrate forms of nitrogen between some phytopathogenic and antagonistic soil fungi. *Biological Control* 28: 19–24.
- Dey S. and Chakraborty A. (2016) Influence of agronomic practices on severity of late blight of potato (*Phytophthora infestans*). *Journal of Applied & Natural Science*. 8: 1302-1305.
- Dik A. J. and Wubben J. P. (2007) Epidemiology of *Botrytis cinerea* diseases in greenhouses. pp. 319–333. *Botrytis: Biology, Pathology and Control*. Y Elad, B Williamson, P Tudzynski, N Delen (eds). Kluwer Springer, Netherlands.
- Dordas C. (2008) Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 28: 33–46.
- Duffy B. K. and Defago G. (1999) Macro- and microelement fertilizers influence the severity of *Fusarium* crown and root rot of tomato in a soilless production system. *HortScience* 34: 287-291.
- Edreva A., Molle E., Schiltz P. and Coussirat J. C. (1984) A biochemical study of tobacco subjected to cotyledon-test conditions: Effect of magnesium, reactions of resistant and non-resistant plants to *Peronospora tabacina*: II. *Peroxidase activity in uninfected tobaccos*. *Annales du Tabac Recherche et Ingenierie Section 2* (France). 218: 165.
- Elad Y. (1997) Responses of plants to infection by *Botrytis cinerea* and novel means involved in reducing their susceptibility to infection. *Biological Reviews* 72: 381-422.
- Elad Y. and Evensen K. (1995) Physiological aspects of resistance to *Botrytis cinerea*. *Phytopathology* 85: 637-643.
- Elad Y., Fogel M., Silverman D., Biton S., Yitzhak S., Harari D. and Adler U. (2015) White mould of sweet basil: Conditions influencing its development in greenhouses and cultural measures for disease management. *Plant Pathology* 64: 951-960.

- Elad Y., Israeli L., Fogel M., Rav David D., Kenigsbuch D., Chalupowicz D., Maurer D., Lichter A., Silverman D., Biton S., Yitzhak S., Harari D., Maduel A., Pivonia S. and Adler U. (2014) Conditions influencing the development of sweet basil grey mould and cultural measures for disease management. *Crop Protection* 64: 67-77.
- Elad Y., Kleinman Z., Nisan Z., Rav-David D. and Yermiyahu U. (??b) Effect of calcium, magnesium and potassium on sweet basil downy mildew (*Peronospora belbahrii*). Unpublished
- Elad Y., Nisan Z., Kleinman Z., Rav-David D. and Yermiyahu U. (?a) Nitrogen and NH_4^+ fertilization effect on *Peronospora belbahrii* downy mildew of sweet basil. Unpublished
- Elad Y., Nisan Z., Kleinman Z., Rav-David D. and Yermiyahu U. (???c) Microelements effect on downy mildew (*Peronospora belbahrii*) of sweet basil. Unpublished
- Elad Y., Omer C., Nisan Z., Harari D., Goren H., Adler U., Silverman D. and Biton S. (2016) Passive heat treatment of sweet basil crops suppresses *Peronospora belbahrii* downy mildew. *Annals of applied Biology* 168: 373–389.
- Elad Y. and Kirshner B. (1992) Calcium reduces *Botrytis cinerea* damages to plants of *Ruscus hypoglossum*. *Phytoparasitica* 20: 285-291.
- Elad Y. and Shtienberg D. (1995) *Botrytis cinerea* in greenhouse vegetables; chemical, cultural, physiological and biological controls and their integration. *Integrated Pest Management Reviews* 1: 15-29.
- Elad Y. and Volpin H. (1988) The involvement of ethylene and calcium in gray mold of pelargonium, ruscus and rose plants. *Phytoparasitica* 16: 119-131.
- Elad Y. and Volpin H. (1993) Reduced sensitivity to grey mould (*Botrytis cinerea*) of bean and tomato plants by means of calcium nutrition. *Journal of Phytopathology* 139: 146-156.
- Elad Y., Yunis H. and Volpin H. (1993) Effect of nutrition on susceptibility of cucumber, eggplant and pepper crops to *Botrytis cinerea*. *Canadian Journal of Botany* 71: 602-608.
- Engelhard A. W. (ed.) (1989) *Soilborne Plant Pathogens: Management of Diseases with Macro- and Microelements*. APS Press, St. Paul, MN USA. 217 pp.
- Erel, R., Dag, A., Ben-Gal, A., Schwartz, A., and Yermiyahu, U. 2008. Flowering and fruit-set of young olive (*Olea europea* L. cv. Barnea) trees in response to nitrogen, phosphorus and potassium. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 133:639–647.
- Eskandari S., Höfte H. and Zhang T. (2020) Foliar manganese spray induces the resistance of cucumber to *Colletotrichum lagenarium*. *Journal of Plant Physiology* Mar-Apr pp. 246-247.
- Eskandari S. and Sharifnabi B. (2019) The modifications of cell wall composition and water status of cucumber leaves induced by powdery mildew and manganese nutrition. *Plant Physiology and Biochemistry* 145: 132-141.
- Filippi M. and Prabhu A. (1998) Relationship between panicle blast severity and mineral nutrient content of plant tissue in upland rice. *Journal of Plant Nutrition* 21: 1577-1587.
- Freyermuth S. K., Bacanamwo M. and Polacco J. C. (2000) The soybean *Eu3* gene encodes an Ni-binding protein necessary for urease activity. *The Plant Journal* 21: 53–60.
- Geetha H. M. and Shetty H. S. (2002) Induction of resistance in pearl millet against downy mildew disease caused by *Sclerospora graminicola* using benzothiadiazole, calcium chloride and hydrogen peroxide - A comparative evaluation. *Crop Protection* 21: 601–610.

- Ghadamkheir M., Valikovich P. T., Bayat M. and Lyashko M. 2020a Effect of nitrogen and phosphorus application on take-all fungal disease of wheat (*Triticum aestivum* L.). Research on Crops 21: 370-374
- Ghadamkheir M., Valikovich P. T., Orujov E., Valentin V. and Yunlong P. (2020b) Control of Take-all disease of wheat caused by *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* through micronutrients (Zn, Fe and Cu). Research on Crops 21: 375-379,
- Graham R. D. (1983) Effects of nutrient stress on susceptibility of plants to disease with particular reference to the trace elements. Advances in Botanical Research 10: 221–276.
- Graham R. D. and Webb M. J. (1991) Micronutrients and disease resistance and tolerance in plants. Micronutrients in Agriculture 2: 329–370.
- Gross G. G. (1981) The biochemistry of lignification. Advances in Botanical Research 8: 25–63.
- Hansch R. and Mendel R.R. (2009) Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). Current Opinion in Plant Biology 12: 259–266.
- Huber D. M. and Graham R. D. (1983) Effects of nutrient stress on susceptibility of plants to disease with particular reference to the trace elements. Advances in Botanical Research 10: 221–276.
- Huber D. M. and Jones J. B. (2012) The role of magnesium in plant disease. Plant and Soil 368: 73–85.
- Huber D. M. and Watson R. D. (1974) Nitrogen form and plant disease. Annual Review of Phytopathology 12: 139-165.
- Hallock D. L. and Porter D. M. (1981) Effects of applied plant nutrients on sclerotinia blight incidence in peanuts. Peanut Science 8: 48–52.
- Harrison U. J. and Shew H. D. (2001) Effects of soil pH and nitrogen fertility on the population dynamics of *Thielaviopsis basicola*. Plant and Soil 228: 147–155.
- Hoffland E., Jeger M. J. and Van Beusichem M. L. (2000) Effect of nitrogen supply rate on disease resistance in tomato depends on the pathogen. Plant and Soil 218: 239–247.
- Huber D. M. and Jones J. B. (2012) The role of magnesium in plant disease. Plant and Soil 368: 73–85.
- Jones J. B. and Huber D. M. (2007) Magnesium and plant disease. Pp. 95–100. Mineral Nutrition and Plant Disease. Datnoff, LE, WH Elmer, and DM Huber (eds), The American Phytopathological Soc Press, Saint Paul, USA.
- Kirkby E. and Mengel K. (1976) The role of magnesium in plant nutrition. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 139: 209–222.
- Kramer U. and Clemens S. (2005) Functions and homeostasis of zinc, copper, and nickel in plants. Pp. 215–271. Molecular Biology of Metal Homeostasis and Detoxification. M. Tamas, E. Martinoia (eds). Springer, Berlin.
- Lecourieux D., Ranjeva R. and Pugin A. (2006) Calcium in plant defence-signalling pathways: Tansley review. New Phytologist 171: 249–269.
- Leigh R. A. and Wyn Jones R. G. (1984) A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. New Phytologist 97: 1–13.

- Levine A., Pennell R. I., Alvarez M. E., Palmer R. and Lamb C. (1996) Calcium-mediated apoptosis in a plant hypersensitive disease resistance response. *Current Biology* 6: 427–437.
- Liu G., Greenshields D. L., Sammynaiken R., Hirji R. N., Selvaraj G. and Wei Y. (2007) Targeted alterations in iron homeostasis underlie plant defense responses. *Journal of Cell Science* 120: 596–605.
- Loneragan J. F. (1981) Distribution and movement of copper in plants. Pp. 165-188, In *Copper in Soils and Plants*. JF Loneragan, AD Robson and RD Graham (eds). Academic Press, Sydney, Australia.
- Mandal K. Saravanan R. and Maiti S. (2008) Effect of different levels of N, P and K on downy mildew (*Peronospora plantaginis*) and seed yield of isabgol (*Plantago ovata*). *Crop Protection* 27: 988–995.
- Machado P. P., Steiner F., Zuffo A. M. and Machado R. A. (2018) Could the supply of boron and zinc improve resistance of potato to early blight? *Potato Research* 61 169-182.
- Marschner H. (1995) *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 2nd. Academic Press, London, UK. 889 pp.
- Marschner H. and Rimmington G. (1988) Mineral nutrition of higher plants. *Plant Cell Environment* 11: 147–148.
- Melorose J. and Perroy R. and Careas S. (2015) Calcium and plant development. *Statewide Agricultural Land Use Baseline* 1: 397–439.
- Merchant S. S., Allen M. D., Kropat J., Moseley J. L., Long J. C., Tottey S. and Terauchi A. M. (2006) Between a rock and a hard place: Trace element nutrition in chlamydomonas. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular Cell Research* 1763: 578–594.
- Mesquita G. L., Tanaka F. A. O., Zambrosi F. C. B., Chapola R., Cursi D., Habermann G., Massola N. S., Ferreira V. P., Gaziola S. A. and Azevedo R. A. 2019 Foliar application of manganese increases sugarcane resistance to orange rust. *Plant Pathology* 68: 1296-1307.
- Moomaw A. S. and Maguire M. E. (2008) The unique nature of Mg²⁺ channels. *Physiology* 23: 275–285.
- Moreira W. R., Rodrigues F. A. and Duarte H. S. S. (2013) Effect of zinc on the development of brown spot in rice. *Journal of Phytopathology* 161: 749-751.
- Nam M. H., Jeong S. K., Lee Y. S., Choi J. M. and Kim H. G. (2006) Effects of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium nutrition on strawberry anthracnose. *Plant Pathology* 55: 246-249.
- Nguyen P. M., Kwee E. M. and Niemeyer E. D. (2010) Potassium rate alters the antioxidant capacity and phenolic concentration of basil (*Ocimum basilicum* L.) leaves. *Food Chemistry* 123: 1235–1241.
- Oborn I., Edwards A. C., Witter E., Oenema O., Ivarsson K., Withers P. J. A., Nilsson S. I. and Stinzing A. R. (2003) Element balances as a tool for sustainable nutrient management: a critical appraisal of their merits and limitations within an agronomic and environmental context. *European Journal of Agronomy* 20: 211–225.
- Perez C. D. P., Pozza E. A., Pozza A. A. A., Elmer W. H., Pereira A. B., Guimaraes D. da S. G. and Monteiro A. C. A. (2020) Boron, zinc and manganese suppress rust on coffee plants grown in a nutrient solution. *European Journal of Plant Pathology* 156: 727-738.

- Pushpavathi Y., Satisha J., Shivashankara K. S., Satisha G. C., Sriram S. and Lakshminarayana Reddy M. L. (2020) Potassium fertilization in relation to downy mildew disease incidence in grape leaves. *Vitis* 59: 71-76.
- Rav David D., Yermiyahu U., Fogel M., Faingold I. and Elad Y. (2019) Plant nutrition for management of white mold in sweet basil. *Phytoparasitica* 47: 99-115
- Reis E. M., Cook R. J. and McNeal B. L. (1982) Effect of mineral nutrition on take-all of wheat. *Phytopathology* 72: 224-229.
- Reuveni M., Agapov V. and Reuveni R. (1997) A foliar spray of micronutrient solutions induces local and systemic protection against powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginia*) in cucumber plants. *European Journal of Plant Pathology* 103: 581–588.
- Robinson P. W. and Hoddges C. F. (1977) Effect of nitrogen fertilization on free amino acid and soluble sugar content of *Poa pratensis* and on infection and disease severity by *Drechslera sorokiniana*. *Phytopathology* 67: 1239-1244.
- Rodríguez F. I., Esch J. J., Hall A. E., Binder B. M., Schaller G. E. and Bleecker A. B. (1999) A copper cofactor for the ethylene receptor ETR1 from arabidopsis. *Science* 283: 996-998.
- Romheld V. and Kirkby E. A. (2010) Research on potassium in agriculture: Needs and prospects. *Plant and Soil* 335: 155–180.
- Romeis T., Piedras P. and Jones J. D. (2000) Resistance gene-dependent activation of a calcium-dependent protein kinase in the plant defense response. *The Plant Cell* 12: 803–816.
- Rotem J. and Palti J. (1969) Irrigation and plant diseases. *Annual Review of Phytopathology* 7: 267–288.
- Simoglou K. B. and Dordas C. (2006) Effect of foliar applied boron, manganese and zinc on tan spot in winter durum wheat. *Crop Protection* 25: 657-663.
- Spagnoletti F. N., Leiva M., Chiocchio V. and Lavado R. (2018) Phosphorus fertilization reduces the severity of charcoal rot (*Macrophomina phaseolina*) and the arbuscular mycorrhizal protection in soybean. *Journal of Plant Nutrition & Soil Science* 181: 855-860.
- Spencer D. M. (1981) *The Downy Mildews*. Academic Press, London, UK. 636 pp.
- Suelter C. H. (1970) Enzymes activated by monovalent cations. *Science* 168: 789–795.
- Sweeney D., Granade G., Eversmeyer M. and Whitney D. (2000) Phosphorus, potassium, chloride, and fungicide effects on wheat yield and leaf rust severity *Journal of Plant Nutrition* 23: 1267-1281.
- Szepessy I. (1982) The effect of foliar Mg application on the disease resistance and yield of poppy. *Agrokémia és Talajtan* 31: 333–338. Abstract, original in Hungarian.
- Thakore B. B. L. and Doshi A. (1995) Influence of host nutrition on the development of downy mildew disease of opium poppy. *Indian Phytopathology* 48: 335-338.
- Tobergte D. R. and Curtis S. (2013) Nitrogen form and plant disease. *Journal of Chemical Information and Modeling* 53: 1689–1699.
- Tolmison J. A. and Webb M. J. W. (1958) Control of turnip and cabbage mildew (*Erysiphe polygoni* DC.) by zinc. *Nature* 181: 1352–1353.
- Toms J. (1958) The use of copper and zinc in cereal growing districts of Western Australia. *The Journal of Agriculture of Western Australia (3rd Series)*. 7: 197–203.

- Xu G., Fan X. and Miller A. J. (2012) Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology* 63: 153–182
- Volpin H. and Elad Y. (1991) Influence of calcium nutrition on susceptibility of rose flowers to gray mold. *Phytopathology* 81: 1390-1394.
- Wang Y. and Wu W-H. (2010) Plant sensing and signaling in response to K⁺ deficiency. *Molecular Plant* 3: 280–287.
- Weiss A., Hipps L. E., Blad B. L. Steadman J. R. (1980) Comparison of within-canopy microclimate and white mold disease (*Sclerotinia sclerotiorum*) development in dry edible beans as influenced by canopy structure and irrigation. *Agricultural Meteorology* 22: 11–21.
- White P. J. (2001) The pathways of calcium movement to the xylem. *Journal of Experimental Botany* 52: 891–899.
- White P. J. and Broadley M. R. (2003) Calcium in plants. *Annals of Botany* 92: 487–511.
- White P. J. and Broadley M. R. (2009) Biofortification of crops with seven mineral elements often lacking in human diets—iron, zinc, copper, calcium, magnesium, selenium and iodine. *New Phytologist* 182: 49–84.
- Yamazaki H. (2004) Studies on the enhancement of resistance to bacterial wilt of tomato by calcium uptake Bulletin of the National Institute of Vegetable and Tea Science (Japan), Mar 2004, (no.3) p. 1-56. Japanese, English Summary
- Yermiyahu U., Israeli L., Rav David D., Faingold I. and Elad Y. (2015) Higher potassium concentration in shoots reduces gray mold in sweet basil. *Phytopathology* 105: 1059-1068.
- Yermiyahu U. Shamai I. Peleg R. Dudai N. and Shtienberg D. (2006) Reduction of *Botrytis cinerea* sporulation in sweet basil by altering the concentrations of nitrogen and calcium in the irrigation solution. *Plant Pathology* 55: 544–552.
- Yermiyahu U., Halpern M. and Shtienberg D. (2020) NH₄ fertilization increases susceptibility of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) to grey mould (*Botrytis cinerea*) due to decrease in Ca uptake. *Phytoparasitica* 48(3) DOI: 10.1007/s12600-020-00832-5