

לא טוב היות הצמח לבדו: המיקרוביום של הצמחים

צמחים אינם נחשבים עוד לאורגניזם המתפקד באופן עצמאי. יותר ויותר מחקרים מראים שלצמח יחסי גומלין מורכבים מאוד עם מיקרואורגניזמים, ובעזרתם חלות התאמות הצמח לסביבתו

מעובד על פי מאמר הסקירה[1]:

Vandenkoornhuyse, P.h., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Vanand, A., Dufresne, A. (2015) "The importance of the microbiome of the plant Holobiont". New Phytologist (2015) 206: 1196–1206.

עיבוד: גילת בריל

יחסי הגומלין בין צמחים למיקרואורגניזמים נחשבים לקדומים מאוד, ויש המשערים שיחסי ההדדיות ביניהם הם שאִפשרו את מעבר הצמחים ליבשה (Heckman, 2001). למרות זאת, רק לאחרונה מתברר עד כמה מָגוּון המיקרוביום (מכלול המיקרואורגניזמים) של הצמח (Vandenkoornhuyse et al., 2002) ועד כמה מורכבים יחסי גומלין אלה.

המאמר מתמקד ביחסי הגומלין המורכבים בין צמחים על פי הממצאים שהתגלו במחקרים חדשים. הנטייה כיום היא לראות במיקרוביום של הצמח מאגר נוסף של גנים ותפקודים הזמינים לצמח (איור 1). עידוד התפקודים הללו על ידי הצמח מעניק לו יכולת התאמה למגוון תנאי סביבה ולשינויים בסביבה (Bulgarelli et al., 2013).

מתוך הבנה הולכת וגוברת שהצמח המאחסן ומכלול המיקרואורגניזמים הנמצאים אִתו ביחסי סימביוזה שזורים זה בזה ואינם יכולים לשרוד בנפרד, ניתן לצמח ולמיקרוביום שלו השם הולוביונט (holobiont, Gordon et al., 2013).

צמחים כהולוביונטים

תפישת הצמח כהולוביונט מאפשרת לחקור אותו כיחידה אחת הנתונה לסלקציה ומגיבה לשינויים בסביבה (Zilber-Rosenberg & Rosenberg, 2008). גישה כזאת יוצרת היבטים חדשים למחקר בנוגע לתפקודי הצמח המאחסן והמיקרואורגניזמים (חיידקים, ארכיאה ופטריות) הנמצאים עמו ביחסי סימביוזה, ויחסי הגומלין ביניהם (איור 1):

האבולוציה של ההולוביונט יכולה להתבטא בווריאציות בגנום של הצמח המאחסן או בגנום של המיקרואורגניזמים.

ההטרוגניות הקיימת במיקרוביום של הצמח היא תוצאה של תהליכי התאמה והסתגלות לתנאי סביבה מסוימים של ההולוביונט ומאפשרת תגובה מהירה לשינויים בתנאי הסביבה.

מילון מונחים

צמח מאחסן

צמח הנמצא באינטראקציה עם מכלול של מיקרואורגניזמים.

מיקרוביום

מכלול של מיקרואורגניזמים. המונח משמש שם למכלול המיקרואורגניזמים במעי האדם, באוקיינוס, בצמח ועוד. במאמר זה הכוונה למכלול המיקרואורגניזמים הנמצאים ביחסי גומלין עם הצמח. במחקרים שונים על צמחים נלקחות דגימות של מיקרואורגניזמים ברמות אקולוגיות שונות. לכן המונח מיקרוביום יכול לתאר את מכלול המיקרואורגניזמים של צמח יחיד, של חברת צמחים או של צמחים במערכת אקולוגית שלמה.

הולוביונט

צמח מאחסן יחד עם המיקרוביום שלו.

לכן כשחלים שינויים בסביבה, אפשר בטווח הקצר לצפות לשינויים בחברת המיקרואורגניזמים המרכיבים את המיקרוביום של הצמח.

סיבה נוספת להטרוגניות של המיקרוביום של הצמח היא שחלק מהאורגניזמים הסימביוטיים יוצרים יחסי סימביוזה זמניים עם הצמח, בעוד מינים אחרים יוצרים יחסי סימביוזה קבועים, שאף כרוכים בהעברתם לצמחים חדשים על ידי זרעים (Cankar et al., 2005).

מגוון המיקרואורגניזמים של הצמח אמור להיות מוגבל על ידי מערכת החיסון של הצמח. עם זאת, המיקרואורגניזמים תורמים למערכת החיסון של הצמח באמצעות ייצור

[1] הגרסה המובאת כאן היא סקירה של תוכני המאמר המקורי, שנועדה להנגיש את המידע לציבור המורים לביולוגיה ולמדעי הסביבה. העיבוד כלל הוספת הסברים ואיורים לתכנים מורכבים, סינון מידע שאינו נקשר לרעיון המרכזי של הגרסה המעובדת, הגדרת מונחים מקצועיים, ובמידת האפשר קישור הדברים לתהליכי למידה והוראה. המעוניינים לקרוא את המאמר המקורי מוזמנים לפנות למקור המובא בתחילת הגרסה המעובדת.

תפישת הצמח כהולוביונט מאפשרת לראות את המיקרוביום של הצמח כמאגר של גנים נוספים העומדים לרשות הצמח

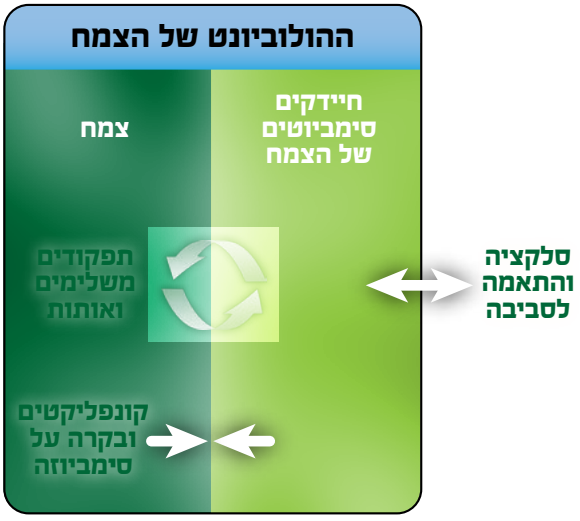
חומרים אנטימיקרוביאליים ועל ידי עירור מנגנוני הגנה (Berendsen et al., 2012).

להולוביונט צריכים להיות מנגנונים המווסתים את יחסי הסימביוזה בין הצמח למיקרואורגניזמים. הוויסות ממתן את העלות הכרוכה בסימביוזה בעבור כל אורגניזם, ואמור לגרום לעלייה במותאמות של ההולוביונט.

מאפייני המיקרוביום של שורשי הצמח

בית הגידול הראשון שבו חל מפגש בין מיקרואורגניזמים של הקרקע לבין הצמח הוא הריזוספרה: שכבה דקה של אדמה העוטפת את השורשים ומושפעת מהמטבוליזם של הצמח. מהשורשים מגיע לריזוספרה חמצן, ומופרש אליה מגוון רחב של חומרים, שחלקם מולקולות עתירות פחמן היכולות לשמש מקור אנרגיה לחיידקים, וכן מולקולות אנטימיקרוביאליות. כל אלה גורמים לכך שהריזוספרה היא סביבה דינמית, המשפיעה על הרכב חברות המיקרואורגניזמים שמאכלסות אותה (Schreiter et al., 2014).

המפגש הבא של מיקרואורגניזמים עם הצמח נעשה על שטח הפנים של השורשים (rhizoplane), שהוא בית גידול נפרד מהריזוספרה, אם כי אין גבול ברור ביניהם. שטח פני השורשים מאוכלס על ידי מיקרואורגניזמים הנמצאים אתו בקשר הדוק. הדוגמה הידועה ביותר למיקרואורגניזמים אלה היא חיידקים מסוג ריזוביה (Rhizobia), היוצרים מבנים ייחודיים בשורשים של צמחים ממשפחת הקטניות. החיידקים מסייעים לצמח בעיקר בשינוע וספיגה של נוטריינטים מהקרקע, וצמחי הקטניות מספקים לחיידקים סוכרים (Cairney J, 2011).



איור 1: תהליכים מרכזיים המשפיעים על ההולוביונט של הצמח

שטח פני השורש מהווה נקודת חדירה לרקמות השורש הפנימיות, ואפשר לראות בגדילה של מיקרואורגניזמים על פני השורשים שלב מעבר מחיים המתקיימים מחוץ לשורשים לחיים המתקיימים בתוכם. במחקר שבוצע באורז נמצא שמיקרואורגניזמים מאכלסים בעיקר את קצות השורשים או אזורים שקיימים בהם סדקים זעירים בשורש, שיכולים לשמש נקודות כניסה לתוך השורשים (Hardoim, 2008). במחקר אחר נערך מעקב אחר שלבי החדירה של חיידקים מסוג ריזוביה (Rhizobia) ונמצא שלפני החדירה לתוך שורשי הצמח חלה התרבות של החיידקים על שטח פני השורשים (Chi, 2005).

מיקרואורגניזמים היכולים לחדור דרך השורשים יוצרים את חברת המיקרואורגניזמים של הרקמות הפנימיות בשורשי הצמח, וכוללים פטריות (Smith, 2008), חיידקים (Reinhold-Hurek B, Hurek T., 2011) וארכיאה (Sun, 2008). לחלקם יש בבירור אינטראקציות עם הצמח, שהתגלו על ידי סימון תוצרי הפוטוסינתזה של הצמח ובדיקת הסימון במיקרואורגניזמים שברקמות הפנימיות של הצמח (Vandenkoornhuyse, 2007). בצמחי תודרנית לבנה (Arabidopsis thaliana) שגדלו בשני סוגי קרקעות אותרו באמצעות רצפי DNA קבוצות טקסונומיות של חיידקים המאפיינות דגימות מהרקמות הפנימיות (Lundberg, 2012). החיידקים בקבוצות אלה השתייכו למספר קטן של משפחות חיידקים, והשכיחה בהן היא אקטינובקטריה. מעניין לציין שחיידקים ממשפחת האקטינובקטריה ידועים כיצרני מגוון עצום של חומרים אנטימיקרוביאליים (Lazzarini, 2000).

מיקרואורגניזמים ברקמות הפנימיות ועל שטח הפנים של שורשי הצמח מגויסים לרוב מהאדמה, ולכן מגוון המיקרואורגניזמים הללו תלוי מאוד בהרכב חברות המיקרואורגניזמים שבאדמה, והדמיון בין חברות המיקרואורגניזמים בצמח ובאדמה הוא גדול. לדוגמה, רצפי ה-DNA של המיקרואורגניזמים שבשורשי צמח התודרנית הלבנה (Arabidopsis thaliana) מראים דמיון רב לרצפי DNA של חברות חיידקים בקרקע שבה גדל הצמח (Schlaeppi et al., 2014). כמו כן נמצא שגורמים א-ביוטיים בקרקע (כמו סוג הקרקע) משפיעים על הרכב חברות המיקרואורגניזמים שבאדמה, וכתוצאה מכך מושפע הרכב המיקרוביום של שורשי הצמח (Schreiter et al., 2014). סוג הקרקע וחברות המיקרואורגניזמים שבה משמעותיים בקביעת הרכב המיקרוביום של השורשים אף יותר מסוג הצמח (Schlaeppi et al., 2014).

בניגוד לפני השטח של השורשים ולריזוספרה, חברת המיקרואורגניזמים של הרקמות הפנימיות היא ייחודית לצמח, ושונה מאוד מחברת המיקרואורגניזמים שבקרקע. מגוון היצורים ברקמות הפנימיות קטן בהרבה מהמגוון בחברות המיקרואורגניזמים שמחוץ לשורשים (Schlaeppi, 2014), והם מתמחים בתפקודים ייחודיים, כמו ייצור חומרים אנטיבקטריאליים על ידי אקטינובקטריה. חיידקים מסוג אקטינובקטריה ברקמות הפנימיות נמצאו במחקרים שונים שנערכו בתודרנית לבנה ובצמחים שונים. התוצאות יכולות להעיד כי הסלקציה לטובת אקטינובקטריה ברקמות הפנימיות אינה תלויה במבנה חברת המיקרואורגניזמים שבקרקע, בתנאי סביבה מקומיים או בגנוטיפ הצמח המאחסן.

מאפייני המיקרוביום של חלקי הצמח מעל הקרקע

נוסף על המידע הנוגע למיקרוביום של השורשים, מצטברים נתונים על המיקרוביום המאכלס את חלקי הצמח הנמצאים



מעל הקרקע. קיים מגוון גדול של מיקרואורגניזמים בסביבת גידול זו. לדוגמה, בעלים של תודרנית לבנה נמצא מגוון מיקרואורגניזמים (Bodenhausen, 2013) שונה מאוד ממגוון המיקרואורגניזמים שנמצאו בעלי עגבנייה (Solanum lycopersicum L.; Romero, 2014). בדומה לחברות המיקרואורגניזמים המאכלסות חלקי צמח מתחת לפני הקרקע, הועלתה ההשערה שמיקרואורגניזמים המאכלסים את החלקים הפנימיים של העלים הגיעו מהסביבה החיצונית, אֶכלסו תחילה את שטח פני העלים ובשלב הבא חדרו לרקמות הפנימיות (Bodenhausen et al., 2013; Romero et al., 2014).

בניגוד לשטח פני השורשים, שטח פני העלים הוא סביבה שהתנאים בה קשים יותר עבור מיקרואורגניזמים: מיעוט נוטריינטים, חשיפה לקרינת UV, יובש. למיקרואורגניזמים המאכלסים את שטח פני העלים יש התאמות ייחודיות לתנאי גידול אלה: לדוגמה, על שטח פני העלים זוהו חלבונים מסוג רודופסין שמקורם בחיידקים (Atamna-Ismaeel, 2011) המרמזים על אורח חיים פוטוטרופי. הועלתה השערה שהרודופסינים שנמצאו עשויים לשמש משאבות פרוטונים המהוות מקור אנרגיה לאורגניזמים נוספים על פני העלים (Atamna-Ismaeel, 2012). מעניין לציין שהרודופסינים שנמצאו בולעים אור באורך גל ירוק כך שנמנעת תחרות עם הפיגמנטים של הצמח (Atamna-Ismaeel, 2012).

סוג נוסף של חיידקים שנמצאו על פני עלים הוא מתילוטרופים, המשתמשים במתנול, תוצר מטבולי המופרש מהעלים, כמקור לפחמן (Galbally & Kirstine, 2002). השוואה בין חברות של מתילוטרופים שנאספו מעלים של מיני צמחים שונים, כולל תודרנית לבנה, מראה שהרכב החברות הללו מושפע בעיקר מתנאי סביבה מקומיים ופחות ממין הצמח (Knief, 2010), בדומה לחברת המיקרואורגניזמים שמחוץ לשורשים.

יחסי בקרה צמח-מיקרוביום

יחסי הבקרה בין האורגניזמים של ההולוביונט הצמחי נתפשים כדו-כיווניים. כדי להבין מה מבקר את מה, יש לחקור את הגמישות התפקודית של המיקרואורגניזמים המסייעת להתאמה של הצמח לסביבתו, את העמידות של הצמח (תגובת החיסון שלו), ואת הדינמיקה של הסימביוזה.

הצמח אינו יכול להיחשב עוד כישות העומדת בפני עצמה, אלא כישות התלויה במיקרוביום של הצמח כדי שתתרחש התאמה לתנאים המקומיים

א. גמישות תפקודית של ההולוביונט הצמחי

צמחים זקוקים לאמצעי התאמה לשינויים בתנאים הביוטיים והאביוטיים של הסביבה בשל חוסר יכולת התנועה שלהם. תפישת הצמח כהולוביונט מאפשרת לראות את המיקרוביום של הצמח כמאגר של גנים נוספים העומדים לרשות הצמח, ומאפשרים גמישות תפקודית של הצמח היוצרת את השינויים ההכרחיים לאור השינויים בתנאי הסביבה. לאחרונה הולכות ומצטברות עדויות ממחקרים התומכות בגישה כזאת: ראשית, המיקרוביום של הצמח תלוי בסוג הקרקע הרבה יותר מאשר בגנוטיפ של הצמח (Bulgarelli, 2012). שנית, יחסי ההדדיות עם מיקרואורגניזמים יוצרים יתרון עבור הצמח. לדוגמה, מיקרואורגניזמים משטח הפנים של העלים או השורשים פועלים כנגד פתוגנים צמחיים (Berendsen, 2012); או מיקרואורגניזמים בשורשים כמו ריזוביה תורמים לתזונה ולגדילה. שלישית, אכלוס הצמח על ידי מיקרואורגניזמים יכול לגרום לשינויים פנוטיפיים משמעותיים של הצמח. לדוגמה, מיקרואורגניזמים מסוימים בקרקע יכולים לשנות את צורת הפרחים ואת לחץ הסלקציה על זמן הפריחה (Wagner, 2014). מכיוון שהגמישות התפקודית של הצמח כוללת מנגנונים רבים הקשורים למיקרוביום, הצמח אינו יכול להיחשב עוד כישות העומדת בפני עצמה, אלא כישות התלויה במיקרוביום של הצמח כדי שתתרחש התאמה לתנאים המקומיים.

ב. המיקרוביום והתגובה החיסונית של הצמח

אחת מהדרכים שבהן פועלת תגובת החיסון של הצמח היא חישה של מולקולות אופייניות למיקרואורגניזמים (כמו פלג'לין; flagellin) באמצעות קישור של מולקולות אלה לקולטנים ייחודיים של הצמח. כתוצאה מהקישור מופרשים מהצמח חומרים מחמצנים, מופעלים גנים הקשורים להגנה, ודופן תאי הצמח מתעבה כתוצאה מייצור מוגבר של קאלוז (Boller & Felix, 2009).

העובדה שצמחים רגישים למולקולות המיוצרות על ידי מיקרואורגניזמים מחייבת את המיקרוביום שבתוך רקמות הצמח לעקוף את הרגישות של צמחים למולקולות אלה. זו הסיבה שכאשר צמחים מותקפים על ידי פתוגן, חודרים מהעלים ומהשורשים מיקרואורגניזמים שיכולים להגן עליהם תוך שינוי תגובת החיסון של הצמחים המאחסנים (Zamioudis & Pieterse, 2012). דוגמה נוספת קשורה לתגובת החיסון של הצמח באמצעות small RNA, המשתיקים ביטוי של גנים מסוימים או משבשים עיבוד לאחר תעתוק של RNA מסוימים (Pelaez & Sanchez, 2013) לאחר כניסה של חיידקים מקבעי חנקן לשורשים ותוך כדי התפתחות הנאדיות, נמצאו אינטראקציות בין miRNA למסלולים הורמונליים (Reynoso et al., 2013), שכנראה קשורים להחלשת התגובה החיסונית של הצמח.

אחת ההשערות היא שקיימים מנגנונים דומים של תגובה חיסונית בצמחים ושל עקיפת תגובה זו במיקרואורגניזמים ממינים שונים, ולאו דווקא מנגנון ייחודי לכל צמד מינים צמח-מיקרואורגניזם. המנגנון המולקולרי לעקיפה כזאת נמצא כנראה אצל מיקרואורגניזמים החיים על שטח הפנים של עלים או שורשים ומסוגלים לעבור מחיים מחוץ לצמח לחיים בתוך רקמת העלים והשורשים. ייתכן שהמנגנון של משיכה, היכרות וחדירה מכיל בין השאר גם מנגנון נפוץ של סימביוזה הנקרא SYM (Venkateshwaran et al., 2013), ומאפיין סימביוזה של צמחים עם מיקרואורגניזמים הקושרים חנקן או פוספאט.

קיימים מצבים שבהם חיידקים מסוג ריזוביה שאינם פתוגנים מפעילים תגובה של עמידות בצמח על ידי תוצרי גנים המופעלים



על ידי ההדבקה בפתוגנים עצמם (Conrath et al., 2006). כמו כן, קיימים מיקרואורגניזמים שמייצרים מולקולות המגֵנות על הצמח מפני מזיקים (Friesen et al., 2011). מנתונים אלה ואחרים הועלה הרעיון שלמעשה המיקרוביום של הצמח הוא רכיב נוסף במערך ההגנה של הצמח.

התנהגות סימביוטית

יחסי הדדיות נחשבים לתופעה נפוצה; ואולם על פי שיקולים תאורטיים של תהליכי אבולוציה, שיתוף פעולה אינו אמור להיות נפוץ. זאת משום שאם אורגניזם מסוים באוכלוסייה פחות משתף פעולה ביחסי ההדדיות אבל עדיין זוכה ביתרון בזכות המאחסן או בזכות הסימביונט, עלות השקעתו בשיתוף יורדת, וכשירותו (fitness) עולה לעומת אורגניזמים הדדיים יותר. בסופו של דבר, כתוצאה מהעלייה בכשירות ישתלטו אורגניזמים פחות הדדיים אלה על האוכלוסייה, ויחסי הדדיות יהיו תופעה חולפת.

השערות אחדות עלו בניסיון להסביר כיצד בכל זאת קיימת הדדיות ביחסי סימביוזה. אחת ההשערות המעניינות היא שביחסי הדדיות אפשר לכפות את השיתוף. מצב כזה אפשרי אם אחד המינים המשתתפים בסימביוזה יכול להעניק דבר מה לשותפים טובים, ובד בבד לגרוע דבר מה משותפים פחות טובים. ביחסי סימביוזה בין ריזוביום לצמחי קטניות התגלה שהצמחים מסוגלים לאתר חיידקי ריזוביה שאינם מקבעים היטב חנקן ולהקטין העברת משאבים אליהם (Kiers, 2011). בסימביוזה דומה של צמחים עם פטריות שורש המקבעות זרחן לא מועברות תרכובות פחמן מהצמח לפטריות שאינן מקבעות זרחן; במקביל, זרחן מועבר מהפטרייה לצמחים באופן התלוי בהעברת פחמן מהצמח לפטרייה (Kiers, 2011).

כל אורגניזם במיקרוביום הצמחי עשוי לאמץ התנהגות סימביוטית היוצרת עבורו את הכשירות הגבוהה ביותר. מיקרואורגניזמים שונים החולקים בית גידול מסוים יכולים לשפר את הכשירות על ידי שיתוף באנזימים, בנוטריינטים המיוצרים על ידי אחד המינים, או בגנים (Kemen, 2014). באופן תאורטי, שיתוף כזה יכול ליצור תלות בין האורגניזמים, שכן השותפים יכולים לאבד גנים ותפקודים שקיימים באורגניזמים אחרים, אבל כדי לתמוך בתאוריה כזאת נדרש עוד מחקר.

למרות התלות הנוצרת ביחסי הדדיות במהלך האבולוציה, בדור הבא של הצמחים שוב לא נוכחים המיקרואורגניזמים שגויסו, והתהליך אמור לחזור על עצמו אם תנאי הסביבה לא השתנו. פתרון ייחודי לכך התגלה במקרה של הפטרייה Epichloe festucae, אשר משפיעה על מאזן הנוטריינטים של הצמח בן אפר Festuca rubra, ומועברת לדור הבא של הצמחים באמצעות הזרעים (Vazquez-de-Aldana, 2013).

כשירות (fitness) של ההולוביונט הצמחי

צמח יכול לעבור תהליכי התאמה לסביבה משתנה על ידי שינויים בתכונותיו, או על ידי מעורבות המיקרוביום שלו. יחסי הדדיות לפחות עם חלק מהמינים במיקרוביום נוצרים בצמחים כתלות בשינויים בתנאי הסביבה, כך שהכשירות של הצמח גדלה.

מדידת כשירותם של רכיבים מסוימים של המיקרוביום הצמחי אפשרית כיום בסיוע שיטות מולקולריות. מדידת כשירותו של הצמח בלבד היא כמעט בלתי אפשרית, שכן יש לגדל את הצמח בתנאי גידול סטריליים, ובניתוק מסביבתו הטבעית. כתוצאה מכך, מדידות של כשירות הצמח נעשות לרוב על ההולוביונט הצמחי, ובכך תורמות לתפישה של הצמח כחלק בלתי נפרד מהמיקרוביום שלו. לדוגמה, נמצא שהביומאסה של חלקי הצמח שמעל הקרקע, שהיא אחד הקריטריונים המקובלים למדידת כשירות, משתנה בשל מין מסוים של פטריות המאכלס שורשים של מיני צמחים שונים. השינוי בביומאסה באמצעות הפטרייה משפיע על מבנה חברת הצמחים ועל פוריותם (Vogelsang et al., 2006).

סיכום

שיטות מולקולריות כמו מטג'נומיקס[2] אמורות לסייע בזיהוי רכיבי המיקרוביום הצמחי שטרם התגלו. לאחר שהמיקרוביום הצמחי יהיה מאופיין היטב, מעניין יהיה לבצע בו שינויים מכוונים ולבדוק אילו תפקודים נפגעים כתוצאה משינויים אלה, ואילו השפעות יש לכך על ההולוביונט הצמחי ועל התאמתו לסביבה.

אפשר לראות במורכבות המיקרוביום של הצמח תוצאה של גיוס פעיל של מיקרואורגניזמים על ידי הצמח; ניצולם של סדקים ברקמת הצמח על ידי מיקרואורגניזמים כדי לחדור לרקמות הצמח הפנימיות; והעברה של מיקרואורגניזמים מדור לדור בצמחים. נוסף על כך, המורכבות של המיקרוביום היא תוצאה של שינויים המתחוללים לאורך זמן בשל לחצים ביוטיים ואביוטיים של הסביבה. השפעה נוספת יכולה להיות לווירוסים התוקפים מיקרואורגניזמים ובכך מוסיפים למורכבות המיקרוביום. הכרת המיקרוביום עשויה לסייע לטיב הגידולים החקלאיים, וכבר הוקמו חברות מסחריות המנסות ליישם את הידע המצטבר. שימוש חדש ומושכל בצמחים, הרואה בצמח ובמיקרוביום שלו יחידה אחת, כלומר הולוביונט, יכול להיות אפשרי בחקלאות אקולוגית חדשנית.

[2] מטג'נומיקס: שיטה לריצוף ואנליזה של DNA המופק מיצורים רבים הנמצאים יחד בדגימה.

רעיון ליבת המיקרוביום

רעיון הליבה של מיקרוביום כלשהו הוא דרך לאנליזת דגימות של מיקרואורגניזמים שנלקחו מהאורגניזם המאחסן. על פי רעיון זה, יש לחפש את קבוצת החיתוך של כל הדגימות על מנת לזהות גורמים החיוניים לצמחים ולנסות להבין מדוע הם חיוניים.

כאשר עוסקים בתיאור מאפייני הליבה, יש לשים לב לכמה היבטים היכולים להשפיע על תוצאות האנליזה:

א. ממד אקולוגי

בתיאור מאפייני הליבה יש חשיבות לממד האקולוגי שבו מתבצעות הדגימות (איור 2): הממד הפשוט ביותר בצמחים הוא ההולוביונט של צמח מאחסן יחיד. הליבה בממד זה מורכבת מקבוצת החיתוך של כל הדגימות שנלקחו מחלקי הצמח השונים: שורשים, גבעולים, עלים, בתוך הרקמות ועל שטח הפנים של הצמח. ממד אקולוגי רחב יותר הוא אוכלוסייה של צמחים ממין מסוים, שבה הליבה מורכבת מקבוצת החיתוך של כל הדגימות שנלקחו מהצמחים באוכלוסייה זו. הממד האקולוגי הבא הוא חברת צמחים שבה הליבה תהיה מורכבת מקבוצת החיתוך של כל הדגימות שנלקחו ממגוון מיני הצמחים באותה חברה. הממד האקולוגי הרחב ביותר הוא המערכת האקולוגית, שבה הליבה תהיה קבוצת החיתוך של הדגימות מכל הצמחים שבמערכת הנחקרת.

ככל שעולים בממד האקולוגי (מצמח יחיד למערכת אקולוגית), כך הרכב הליבה אמור להיות פשוט יותר. לשינויים החלים במעבר בין ממדים אקולוגיים נוספים שינויים בזמן ובמרחב הפיזי כאשר נמצאים בממד אקולוגי מסוים.

ב. דרגת הפירוט הטקסונומי

תיאור הליבה דורש גם התייחסות לדרגת הסיווג הטקסונומי. בהגזמה, העובדה שחברת דגניים מסוימת נמצאת תמיד יחד עם חיידקים ופטריות אינה מוסיפה הרבה ידע לעומת העובדה שחברת דגניים נמצאת תמיד בהקשר של פטריית השורש הסימביוטית *Glomus clarum* ושל חיידק הקרקע *Burkolderia cepacia*. דוגמה מוגזמת זו מראה שיש חשיבות לתיאור ליבת המיקרוביום ברמה הטקסונומית הנמוכה ביותר האפשרית, על מנת שאפשר יהיה לשער לגבי תפקודי הליבה.



איור 2: הבדלים בליבת המיקרוביום על פי הממד האקולוגי

ג. ליבה טקסונומית לעומת ליבה תפקודית

במהלך חקר המיקרוביום, כל אחת מהדגימות הנלקחות מהצמחים עוברת פענוח של רצפי DNA. לאחר מכן נעשית אנליזה של רצפי ה-DNA על פי שיוך טקסונומי. כלומר: מחפשים את רצפי ה-DNA שידועים ככאלה המאפיינים קבוצות טקסונומיות מסוימות או מיני אורגניזמים. אנליזה כזאת תתאר את ליבת המיקרוביום בהיבט טקסונומי: אילו קבוצות טקסונומיות נמצאו בכל הדגימות. אפשרות אחרת היא לחפש רצפי DNA (גנים) המקודדים לתפקודים ידועים, כמו אנזימים הקשורים לפירוק מתנול, חלבונים הקשורים לפוטוסינתזה. אנליזה כזאת תתאר את ליבת המיקרוביום על פי התפקודים שנמצאו משותפים בכל הדגימות.

קיימות כמה השערות הנוגעות לקשר בין תפקודים ובין מגוון טקסונומי. השערת "מיני מפתח" (Paine, 1969) מניחה שמין יחיד אחראי לתפקוד מסוים. אובדן או פגיעה במין מפתח גורמים לאובדן התפקוד. לעומת זאת, ההשערה של "תפקודים עודפים" מניחה שמגוון של אורגניזמים תורמים לתפקוד מסוים (Walker, 1992). על פי השערה זו, שינויים בהרכב הטקסונומי אינם גורמים בהכרח לאובדן תפקוד מסוים, כך שקיימת גמישות כלשהי בהרכב חברת המיקרואורגניזמים של ליבת המיקרוביום. דוגמה מעניינת של מחקר על תפקודי ליבה נעשה באצה חסת הים מהמין Ulva australis (Burke, 2011). במחקר נמצאה שונות טקסונומית רבה בין הדגימות שנלקחו מהאצות (רק 15% מהדגימות הראו דמיון). לעומת זאת, בין הדגימות היה דמיון רב בתפקודים (70% דמיון), דבר שהעיד על תפקודים עודפים.

בשני סוגי האנליזות של הליבה, טקסונומית ותפקודית, קיימת הנחה שככל שהממד האקולוגי גבוה יותר, כך התלות של הצמח בליבת המיקרוביום רבה יותר. לכן בממדים אקולוגיים גבוהים, כמו רמת המערכת האקולוגית, אנליזה של ליבת המיקרוביום תאתר מינֵי מפתח.

ד. מיקרוביום בראייה כוללת

באופן תאורטי, אם השונות בין הדגימות היא גבוהה, יש לצפות לליבה מצומצמת יחסית. במקרה כזה, ככל שמספר הדגימות יגדל, כך תלך הליבה ותצטמצם. אנליזה של ליבה מצומצמת עלולה לדלג על היבטים חשובים. כדי להתגבר על בעיה זו אפשר להגמיש את ההגדרה של ליבת המיקרוביום בממד אקולוגי מסוים. ראייה כוללת יותר של המיקרוביום מתייחסת לדמיון בין כל הדגימות וגם להבדלים ביניהן. ההנחה על פי גישה זו היא שהמיקרואורגניזמים והתפקודים המשתייכים לליבה הם חיוניים עבור האורגניזם המאחסן. לעומת זאת, המיקרוביום "העודף" כולל תפקודים ומיקרואורגניזמים שהמאחסן יכול לשרוד בלעדיהם, ושנוכחותם קשורה לאינטראקציות עם תנאי הסביבה. ראייה כוללת של המיקרוביום מאפשרת להתייחס למגוון שמוצאים בדגימות מצמחים ולסייע בהבנת הכללים של צירופי תפקודים ומיקרואורגניזמים שונים.

מקורות

Atamna-Ismaeel, N., Finkel, O.M., Glaser, F., Sharon, I., Schneider, R., Post, A.F., Spudich, J.L., von Mering, C., Vorholt, J.A., Iluz, D. et al. (2011). “Microbial rhodopsins on leaf surfaces of terrestrial plants”. Environmental Microbiology 14: 140–146.

Atamna-Ismaeel. N., Finkel, O., Glaser, F., von Mering, C., Vorholt, J.A., Koblızek, M., Belkin, S., Beja, O. (2012). “Bacterial anoxygenic photosynthesis on plant leaf surfaces”. Environmental Microbiology Reports 4: 209–216.

Berg, G., Zachow, C., Lottmann, J., Gotz, M., Costa, R., Smalla, K. (2005). “Impact of plant species and site on rhizosphere-associated fungi antagonistic to Verticillium dahliae Kleb”. Applied and Environmental Microbiology 71: 4203–4213.

Berendsen, R.L., Pieterse, C.M.J., Bakker, P. (2012). “The rhizosphere microbiome and plant health”. Trends in Plant Science 17: 478–486.

Bodenhausen, N., Horton, M.W., Bergelson, J. (2013). “Bacterial communities associated with the leaves and the roots of Arabidopsis thaliana”. PLoS ONE 8:e56329.

Boller, T., Felix, G. (2009). “A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors”. Annual Review of Plant Biology 60: 379–406.

Berendsen, R.L., Pieterse, C.M.J., Bakker, P.A.H.M. (2012). “The rhizosphere microbiome and plant health”. Trends in Plant Science 17: 478–486.

Burke, C., Steinberg, P., Rusch, D., Kjelleberg, S., Thomas, T. (2011). “Bacterial community assembly based on functional genes rather than species”. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 108: 14288–14293.

Cairney, J. (2011). “Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root for phosphorus in forest soils”. Plant and Soil 344: 51–71.

Cankar, K., Kraigher, H., Ravnikar, M., Rupnik, M. (2005). “Bacterial endophytes from seeds of Norway spruce (Picea abies L. Karst)”. FEMS Microbiology Letters 244:341–345.

Chi, F., Shen, S-H, Cheng, H-P, Jing, Y-X, Yanni, Y.G., Dazzo, F.B. (2005). “Ascending migration of endophytic rhizobia, from roots to leaves, inside rice plants and assessment of benefits to rice growth physiology”. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 71: 7271–7278.

Conrath, U., Beckers, G.J.M, Flors, V., Garc_ıa-Agust_ın P., Jakab, G., Mauch, F., Newman, M-A, Pieterse, C.M.J, Poinssot, B., Pozo, M.J. et al. (2006). “Priming: getting ready for battle”. Molecular Plant-Microbe Interactions 19: 1062–1071.

Galbally, I.E., Kirstine, W. (2002). “The production of methanol by flowering plants and the global cycle of methanol”. Journal of Atmospheric Chemistry 43: 195–229.

Gordon, J., Knowlton, N., Relman, D.A., Rohwer, F., Youle, M. (2013). “Superorganisms

and holobionts”. Microbe 8: 152–153.

Hardoim, P.R., van Overbeek, L.S., Elsas, J.D.V. (2008). “Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth”. Trends in Microbiology 16:463–471.

Heckman, D.S., Geiser, D.M., Eidell, B.R., Stauffer, R.L., Kardos, N.L., Hedges, S.B. (2001). “Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants”. Science 293: 1129–1133.

Kemen, E. (2014). “Microbe-microbe interactions determine oomycete and fungal host colonization”. Current Opinion in Plant Biology 20: 75–81.

Kiers, E.T., van der Heijden, MGA. (2006). “Mutualistic stability in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: exploring hypotheses of evolutionary cooperation”. Ecology 87: 1627–1636.

Knief, C., Ramette, A., Frances, L., Alonso-Blanco, C., Vorholt, J.A. (2010). “Site and plant species are important determinants of the Methylobacterium community composition in the plant phyllosphere”. ISME Journal 4: 719–728.

Lazzarini, A., Cavaletti, L., Toppo, G., Marinelli, F. (2000). “Rare genera of actinomycetes as potential producers of new antibiotics”. Antonie van Leeuwenhoek 78: 399–405.

Lundberg, D.S., Lebeis, S.L., Paredes, S.H., Yourstone, S., Gehring, J., Malfatti, S., Tremblay, J., Engelbrektson, A., Kunin, V., del Rio, T.G. et al. (2012). “Defining the core Arabidopsis thaliana root microbiome”. Nature 488: 86–90.

Ofek, M., Voronov-Goldman, M., Hadar, Y., Minz, D. (2013). “Host signature effect on plant root-associated microbiomes revealed through analyses of resident vs. active communities”. Environmental Microbiology 16: 2157–2167.

Paine, R.T. (1969).” A note on trophic complexity and

Venkateshwaran, M., Volkening, J.D., Sussman, M.R., An_e, J-M. (2013). “Symbiosis and the social network of higher plants”. Current Opinion in Plant Biology 16:118–127.

Vogelsang, K.M., Reynolds, H.L., Bever, J.D. (2006). “Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system”. New Phytologist 172: 554–562.

Wagner, M.R., Lundberg, D.S., Coleman-Derr, D., Tringe, S.G., Dangl, J.L., Mitchell-Olds, T. (2014). “Natural soil microbes alter flowering phenology and the intensity of selection on flowering time in a wild Arabidopsis relative”. Ecology Letters 17: 717–726.

Walker, B.H. (1992). “Biodiversity and Ecological Redundancy”. Conservation Biology 6: 18–23.

Zamioudis, C., Pieterse, C.M.J. (2012). “Modulation of host immunity by beneficial microbes”. Molecular Plant–Microbe Interactions 25: 139–150.

Zilber-Rosenberg, I., Rosenberg, E. (2008). “Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution”. FEMS Microbiology Reviews 32: 723–735.



community stability”. The American Naturalist 103: 91–93.

Pelaez, P., Sanchez, F. (2013). “Small RNAs in plant defense responses during viral and bacterial interactions: similarities and differences”. Frontiers in Plant Science 4: 343.

Reinhold-Hurek, B., Hurek, T. (2011). “Living inside plants: bacterial endophytes”. Current Opinion in Plant Biology 14: 435–443.

Reynoso, M.A., Blanco, F.A., Bailey-Serres, J., Crespi, M.I.N., Zanetti, M.I.A.E. (2013). “Selective recruitment of mRNAs and miRNAs to polyribosomes in response to rhizobia infection in Medicago truncatula”. Plant Journal 73: 289–301.

Romero, F.M., Marina, M.I.A., Pieckenstain, F.L. (2014).”The communities of tomato (Solanum lycopersicum L.) leaf endophytic bacteria, analyzed by 16S-ribosomal RNA gene pyrosequencing”. FEMS Microbiology Letters 351: 187–194.

Schlaeppi, K., Dombrowski, N., Oter, R.G., Ver Loren van Themaat, E., Schulze-Lefert, P. (2014). “Quantitative divergence of the bacterial root microbiota in Arabidopsis thaliana relatives”. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 111:585–592.

Schreiter, S., Ding, G-C, Heuer, H., Neumann, G., Sandmann, M., Grosch, R., Kropf, S., Smalla, K. (2014). “Effect of the soil type on the microbiome in the rhizosphere of field-grown lettuce”. Frontiers in Microbiology 5: 144.

Smith, S.E., Read, D.J. (2008). “Mycorrhizal symbiosis”. New Phytologist 137: 563–568.

Tilman, D. (1982). “Resource competition and community structure”. Monographs in Population Biology 17: 1–296.

Vandenkoornhuyse, P., Baldauf, S.L., Leyval, C., Straczek, J., Young, J.P.W. (2002). “Extensive fungal diversity in plant roots”. Science 295: 2051.

Vandenkoornhuyse, P., Mah_e, S., Ineson, P., Staddon, P., Ostle, N., Cliquet, J-B, Francez, A-J, Fitter, A.H., Young, J.P.W. (2007). “Active root-inhabiting microbes identified by rapid incorporation of plant-derived carbon into RNA”. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 104: 16970–16975.

Vazquez-de-Aldana, B.R., Garc_ıa-Ciudad, A., Garc_ıa-Criado, B., Vicente-Tavera, S., Zabalgogeazcoa, I. (2013). “Fungal endophyte (Epichloe festucae) alters the nutrient content of Festuca rubra regardless of water availability”. PLoS ONE 8: e84539.