

הפרשת מלחים בצמחי הארץ - היבטים אקולוגיים ואבולוציוניים

גד פולק

מ ב א

צמחים רבים מפרישים מן העלים והגבעולים חומרים שונים הנפלטים מרקמות הצמח אל מחוצה לו. מגוון החומרים המופרשים מצמחים הוא גדול, והידועים ביותר הם הצוף - תמיסה סוכרית המופרשת מצופני הפרח או מצופנים המצויים לעתים מחוצה לו; חומרים נדיפים וריחניים - "שמנים אתריים" - כמו במשפחות השפתניים, המורכבים, סוככיים וכד', והפרשות של חומרים ריריים (מוצילגים). כל אלה הפרשות הנגזרות מחילוף החומרים של הצמח והן עוברות שורה של שינויים כימיים מחומרי מוצא פחמניים שבגוף הצמח, עד למצב הכימי הסופי בו הן משתחררות מגוף הצמח. להפרשות האורגניות הללו תפקידים שונים בביולוגיה של הצמח, החל בהצעת מזון למאביקים, דחיית חרקים ובעלי-חיים אחרים וגמור באללופאטיה.

מול אלה ידועה הפרשת המלחים המינרליים בצמחים כדרך הסתגלות טיפוסית של צמחי מלחה, ש"לייעודה" הביולוגי הוא סילוק עודפים של מלחים מרעילים, בעיקר NaCl, ומניעת הצטברותם ברקמות הצמח (ראה Waisel, 1972; ויזל ואגמי, 1975; ויזל, פולק וכהן, 1978). בניגוד להפרשות האורגניות, אין התוכן המוצק של ההפרשה, הווה אומר המלחים, מהווה תוצר של חילוף החומרים בצמח. המלחים מגיעים ישירות ממערכת ההובלה אל אתרי ההפרשה ומופרשים מן הצמח באותו מצב כימי שבו נקלטו בצמח (Fahn, 1979). ללא יוצא מן הכלל, נעשית הפרשת המלחים בכל הצמחים מפרישי המלח באמצעות בלוטות אפידרמליות מיוחדות, ה"שואבות" באופן אקטיבי תמיסת מלח

* ד"ר גד פולק הוא בוטנאי-אקולוג, איש סמינר הקיבוצים בתל-אביב. משמש כעורך עלון רת"ם.

מן העלים והגבעולים ומשקיעות אותם על שטח פניהם החיצוני .
המבנה והתיפקוד של בלוטות המלח בצמחים מפרישים שונים תוארו בהרחבה בעבודות
רבות בספרות המדעית, ולא נחזור על הדברים כאן . הקורא יוכל למצוא סיכום ממצה
על כל אצל Waisel (1972); Lüttge (1971), Fahn (1979) ובעברית-ברשימה של
פולק וויזל (1970) ב"טבע וארץ". (ראה תמונה של בלוטת מלח בשער קדמי פנימי)

במאמר זה ננסה לבחון היבטים אקולוגיים ואבולוציוניים אחדים של תהליך ההפרשה,
ובעיקר להעריך את תרומתו וחשיבותו של התהליך כמנגנון הסתגלות לסביבה מלוחה.
זאת בעיקר על פי ניתוח תפוצת צמחים מפרישים בסביבות חיים שונות בארץ, לפי
ממצאים אקופיסיולוגיים אחדים בצמחי הארץ ועל סמך קשרים סיסטמטיים-אבולוציוניים.

תפוצה טקסונומית ואקולוגית של צמחים מפרישי מלח בארץ

מספר המינים מפרישי המלח בארץ מגיע ל-35 בערך . קשה לנקוב במספר מדויק, משום
שכמה מינים, שעשויים כנראה להיות מפרישים, לא נבדקו כראוי, ובאחרים ידוע על
מציאות בלוטות מתאימות, אך לא ברור אם הם גם מפרישים בקביעות מלחים דרכם.
המינים המפרישים מחולקים בין 13 סוגים, הנמנים על 7 משפחות (ראה טבלה מס' 1).
במרבית הסוגים אשר להם מינים מפרישי מלח ידוע שהתכולה העיקרית של חומר ההפרשה
היא מלח הבישול - NaCl. עם זאת, לפחות בשניים מן הסוגים - גולנית ועפרית
יש עדויות שהתוכן הוא בעיקרו פחמת הסידן - $CaCO_3$.

במשפחת הדגניים אובחנה בודאות הפרשת מלח בחמישה סוגים - כף החתול, בת-יבלית,
זנבה, מד-חול וכלוריס (עשב רודס) (פולק, 1967; Liphshitz et al., 1971);
(Ramati et al., 1976; Liphshitz and Waisel, 1974).

בנוסף להם דיווחו ליפשיץ וויזל גם על עוד 18 סוגי דגניים בארץ, שלהם 33 מינים,
שבעליהם מצויות בלוטות מלח. לא הוכח שצמחים אלה אכן מפרישים כמויות משמעותיות
של מלחים והערכים שדווח עליהם הם כנראה בבחינת "רעשי רקע". הסוגים במשפחת
הדגניים בעלי בלוטות או טריכומות דמויות בלוטה הם: אלבסיני, עטיינית, יבלית,
ארבעוני, דוחן, דוחנן, דוחנית, אצבען, פספלידיון, פספלוון, זיפן, קנכרוס,
בן-דוחן, קנה-סוכר, דורה, זקנן, זקנונית וזקניים (Liphshitz and Waisel,
1974, 1981).

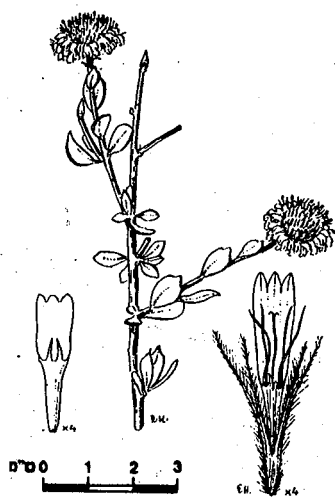
טבלה מס' 1: רשימת הסוגים מפרישי המלח בארץ, לפי משפחות

המספר	מס' המינים בארץ	הסוג	המשפחה	הערות
CaCO ₃ הפרשת	2	Reaumuria	אשליל	Tamaricaceae אשליים
	15	Tamarix	אשל	
	2	Frankenia	פרנקניה	Frankeniaceae פרנקניים
	1	Plumbago	עפרית	Plumbaginaceae עפריתיים
	6	Limonium	עדעד	
	1	Psylliostachys	עדעדיה	
	1	Cressa	ערר	Convolvulaceae חבלבליים
	1	Avicennia	אביסניה	Verbenaceae ורבניים
הפרשת CaCO ₃	1	Globularia	גולנית	Globulariaceae גולניתיים
	3	Aeluropus	כף-החתול	Gramineae דגניים
	1	Dactyloctenium	בת יבלית	
	1	Dinebra	זנבה	
	2	Sporobolus	מד-חול	
	1	Chloris	כלוריס	

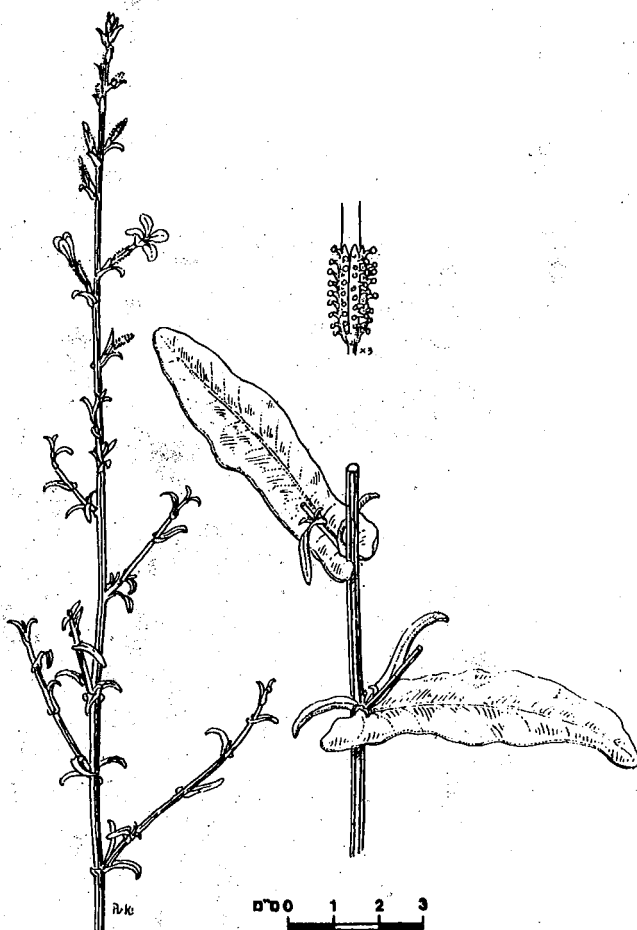
טבלה מס' 2 מציגה את המינים מפרישי המלח בארץ לפי פיזורם בבתי-גידול שונים. אם נחילחם לקריטריון המליחות, הרי נמצא שמרבית המינים הללו אמנם גדלים בבתי-גידול שבו המלח הוא הגורם הדומיננטי - ביצות מלח, ביצות מנגרוב, חגורת הרסס ומדבריות יבשים. בכך, כמוכון, אין כל הפתעה. רק מיעוט קטן של מינים מפרישים גדל בבתי-גידול שאינם מלוחים. מאידך, אם בוחנים את בתי-הגידול הללו באמת המידה של יובשניות, הרי מסתבר ש-16 מינים גדלים בבית גידול "לח" - ביצות מלח, בתי גידול לחים, שדות שלחין ומנגרובים. גם אשל הפרקים יכול להכלל בקטגוריה זו משום שהוא קשור למעשה לאספקה קבועה של מי-תהום. שאר המינים גדלים בבתי-גידול יובשניים מובהקים: מדבריות או חגורת הרסס. אולם כאן ראוי לציין שרק בחלק מהצמחים הללו הפרשת המלח היא ודאית. ידוע שבתנאי שדה האשליל והפרנקניה מפרישים. לגבי היתר, ארבעת מיני העדעד: ע. רתמי, ע. יוני, ע. כחול, ע. מאובק וכן מד-חול דוקרני, ברור על סמך מבנה אנטומי וניסויי מעבדה שיש להם בלגטות מלח בעלות כושר הפרשה, אך בתנאי שדה ההפרשה מעולם לא נבדקה. לא ברור גם מהו המצב באשר לעדעד תכול. יתכן, איפוא, שבכמה צמחים הגדלים בבתי-גידול יובשניים, הפרשת המלחים היא בבחינת פוטנציאל שלא ברור

אם וכיצד הוא מתממש.

העפרית והגולנית שהם מפרישי גיר, מהווים כאן חריג ועל כך ליוחד הדיבור בהמשך.



גלנית ערבית



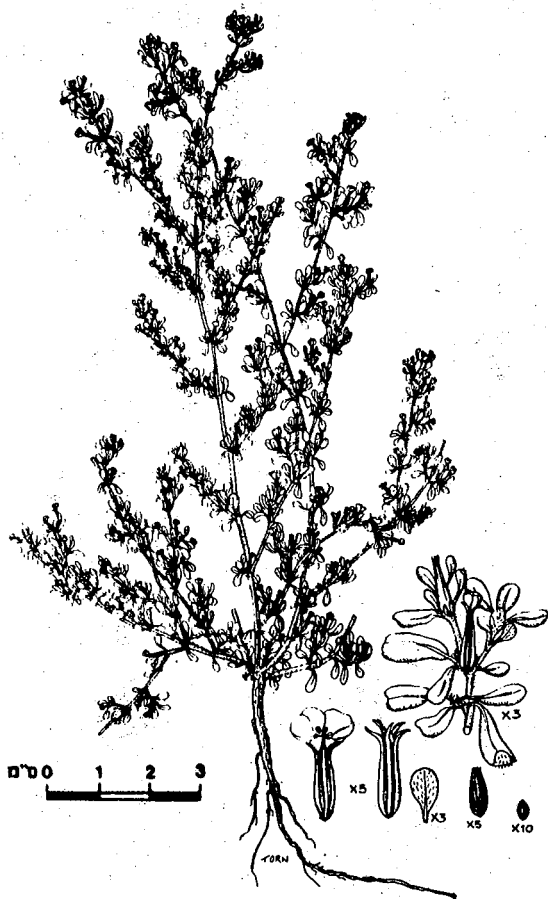
עפרית אירופית

טבלה 2: רשימת מיני צמחים מפרטיש מלח לפי בתי-גידול בארץ

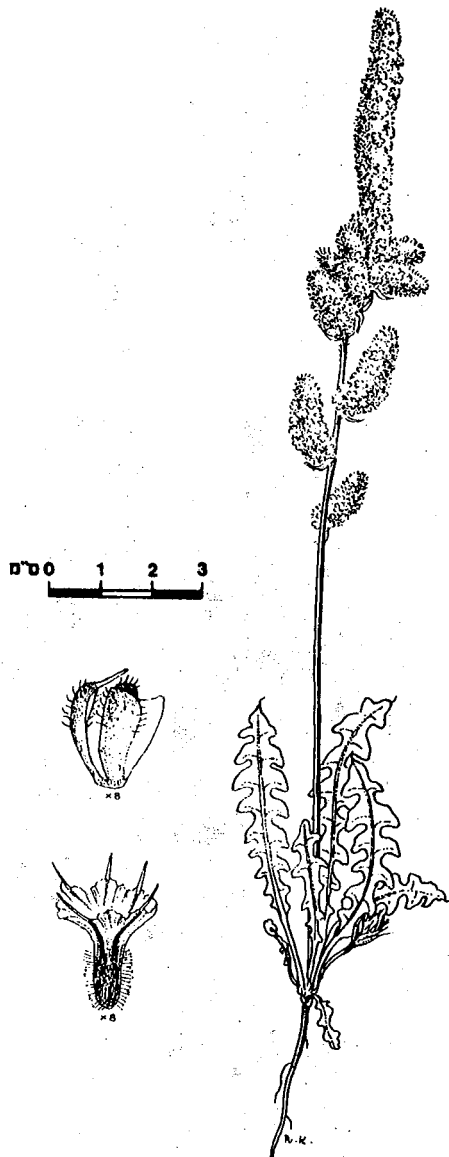
ברשימה נכללים צמחים שבהם הכושר להפריש מלחים הוכח או שהוא משוער. בסוג אשל נכללו רק מיני הכר הנפוצים.

בית-ימ-תיכונים	עשבים רעים של שלחין	בית-גידול לח	חגורת הרס	מדבר	מגרב	ביצות מלח
עפרית אירופית***	בת-יכלית מצרית	אשל הירדן	פרנקניה שעירה	אשליל הנגב	אביסניה ימית	אשל מרובע
גולנית ערבית***	כלוריס גיאני	זנבה נטויה	עדעד רחמי עדעד יוני עדעד כחול עדעד הביצות מד חול דוקוני	אשליל שעיר אשל הפרקים* עדעד מאובק עדעד תכל** גולנית ערבית***	אשל הירדן אשל חובק פרנקניה מאובקת פרנקניה שעירה עדעד הביצות עדעד סיני עדעידית משובלת	אשל הירדן אשל חובק פרנקניה מאובקת פרנקניה שעירה עדעד הביצות עדעד סיני עדעידית משובלת ערר כחמי כף-החתול חשירועה כף-החתול הזוחלת

* קשור למי-תהום
** לא נבדק
*** הפרשת גיר



פרנקניה מאובקת



עדעדיח משובלח

ממצאים בהפרשת מלחים בכף החתול השרועה ומשמעותם האקולוגית

עוצמתו של תהליך ההפרשה, לפי אמת-מידה של כמויות המלחים המופרשות ביחידת זמן ליחידת שטח עלה או מספר בלוטות, היא מדהימה. מדידות שנעשו ע"י אטקינסון וחבו' (Atkinson et al., 1967) בצמח המנגרובים האוסטרלי *Aegialitis annulata* וע"י פולק (1967) בכף החתול השרועה הראו שיעורי הפרשה מוצקה בסדר גודל של 3% ממשקלו הכללי של העלה המפריש ביממה. אולם על מנת שהפרשת המלחים אכן תמלא את "ליעודה" בהסתגלות לבתי-גידול מלוחים צריכים להתמלא לפחות שלושה תנאים חשובים.

התנאי הראשון הוא שתחול ברירניות נאותה בהרכב המלחים המופרשים באופן שהמלחים המרעילים, הווה אומר יוני נתרן (Na^+) וכלוריד אכן יופרשו מן הצמחים, ולעומתם יונים נחוצים להזנת הצמח, כמו האשלגן (K^+), זרחה (H_2PO_4^-), חנקן (NO_3^-) ואחרים לא ידלפו מן הצמח במהלך ההפרשה, ובכך יתערער מאזן ההזנה התקין בצמח.

התנאי השני הוא, שלא תחול הרעה במאזן המים של הצמח עקב העובדה שהמלחים מופרשים מן העלים בצורת תמיסה נוזלית. בכך קיים בצמחים מפרישי מלח נתיב נוסף לאיבוד מים, בנוסף לאיבוד המים הרגיל המתרחש בתהליך הדיות (טרנספירציה).

תנאי שלישי הוא שמנגנון ההפרשה אמנם ירחיק את היונים הרעילים ביעילות. פירושו של דבר ששיעור ההרחקה יהיה בעוצמה מספקת או מהיר דיו על מנת למנוע הצטברות עודפים ברקמות שבתוך הצמח.

על מנת לבחון תנאים אלה נערכה שורת ניסויים בהפרשת המלחים בצמח המלחות הדגני כף-החתול השרועה (פולק, 1974; Pollak and Waisel, 1979).

צמח זה גדל בארץ בנביעות מלוחות ובביצות מלח במלחות של בקעת הירדן וים המלח וכן במלחות החוף.

הניסויים בצמח זה נערכו כולם כתנאי מעבדה בעלים מנותקים, ומדגם מייצג של התוצאות יובא להלן.

הפרשת נתרן מול הפרשת אשלגן

כמדד לכושר ברירניות של הפרשת המלחים בעלים נבחרו יוני הנתרן (Na^+) והאשלגן (K^+). שני יונים אלה דומים מאוד מבחינה כימית, אך קיים שוני בדרישות צמחים אליהם. האשלגן, כידוע, הוא מינרל חיוני לקיום צמחים, ואילו הנתרן הוא בדרך כלל יסוד מרעיל. במלחות טבעיות הוא מהווה יחד עם הכלוריד את המלח השולט. לרוב, תכולת האשלגן הטבעית ברקמות צמחיות היא גבוהה, בסדר גודל של 1% מן המשקל היבש של הצמח. צמחי משפחת הדגניים ידועים במיוחד כצוברי אשלגן מובהקים.

עלים של כף-החתול השרועה שנותקו מצמחים שגדלו תקופה ארוכה בתנאי הזנה רגילים, אך חסרי מליחות, הכילו תכולה גבוהה של אשלגן, ואילו תכולת הנתרן שבהם היתה אפסית. בתנאים כאלה אין כמעט הפרשה כלשהי של מלחים מן העלים. משעה שעלים כאלה נחשפו למליחות (NaCl) במשך ארבע שעות ע"י טבילת נדניהם בתמיסת המלח, הם הפרישו הרבה מאוד נתרן, ואילו מתוך האשלגן הרב שהיה צבור בהם קודם לכן הם הפרישו מעט מאוד (ראה טבלה 3).

טבלה מס' 3: השפעת NaCl על הפרשת נתרן ואשלגן בעלים של כף החתול השרועה
 העלים ניזונו במשך 4 שעות לאחר ניתוקם מהצמח בתמיסת NaCl 0.2M ובמהלך תקופה זו נמדדו ערכי ההפרשה. הכמויות במיקרומולים למ"ג משקל יבש.

תכולת אשלגן התחלתית	אשלגן מופרש	נתרן מופרש
0.75	0.05	0.42

נראה איפוא, כי אספקת מלח לעלים מעוררת את מנגנון ההפרשה, אך אין בכך ערעור משמעותי של מצב האשלגן בצמח. מנגנון ההפרשה "מבחינ"ן, איפוא, יפה בין שני קטיונים אלה למרות דמיונם הכימי, וכאשר מספקים לעלים תוספות גדולות של אשלגן כלורי, אשלגן אמנם מופרש מן העלים, אך עדיין בשעורים נמוכים מאלה של הנתרן. בטבלה מס' 4 מתואר מצב שבו סופקה לעלים מנותקים במשך שש שעות תערובת של NaCl ו-KCl ביחסים שווים:

טבלה מס' 4: השפעת טיפול מעורב של NaCl ו-KCl על יחסי נתרן ואשלגן המופרשים מעלים מנותקים של כף-החתול השרועה

הניסוי נערך במשך 6 שעות. הכמויות מבוטאות במיקרומולים למ"ג משקל יבש.

הטיפול	נתרן מופרש	אשלגן מופרש	יחס נתרן/אשלגן
NaCl 0.15 M + KCl 0.15M	0.34	0.19	1.78

מהתוצאות המובאות בטבלה 4 מתברר שגם בתנאים של אספקה מסיבית ושוטפת של שני המלחים מתברר שבלוטות המלח מעדיפות את הפרשת הנתרן. תופעה זו חוזרת על עצמה הן כאשר כל מלח ניתן בנפרד, או ביחסים כמותיים ובריכוזים שונים של המלחים הללו.

ככלל, אין ספק שבמרבית צמחי המלחה המפרישים קיימת העדפה ברורה להפרשת נתרן וכלוריד על פני המלחים האחרים, ובכך ממלאת הפרשת המלחים את התנאי החשוב של ברירניות הדרוש לתיפקוד נאות כמנגנון הסתגלות.

איבוד מים במהלך הפרשת המלחים

בשדה מופיע חומר הפרשה של הצמחים על גבי העלים או הגבעולים כגבישים או טיפות נוזל. צורת ההופעה מותנית בלחות הסביבה החיצונית. בתצפיות מעבדה הוברר מעל לכל ספק שחומר ההפרשה יוצא כטיפות תמיסה מן הכלוטות, אך בשדה, כאשר הלחות היחסית נמוכה, מתאדים מים אלה והמלחים מתגבשים על שטח פני העלה. בשדה קיים כנראה גם תהליך חוזר של התעבות מים על גבי גבישים או על גבי טיפות קיימות בתנאים של לחות יחסית גבוהה.

ניסינו להעריך בתנאי מעבדה את חלקו היחסי של אובדן המים מעלים מנותקים של כף-החתול השרועה בדרך של הפרשה, לעומת האובדן הכללי, הכולל גם הפרשה וגם דיות. הערכה זו נעשתה באמצעות השוואה בין איבוד המים מעלים באווירה רוויה שבה יש הפרשה אך הדיות אפסי, לבין איבוד המים באווירה חיצונית יבשה שבה מתרחשים שני התהליכים בד בבד.

טבלה מס' 5: השפעת אוירה רוויה ויבשה על אובדן מים מעלים מנותקים של כף-החתול

השרועה ועל הפרשת הנתרן מתוך המאגר הפנימי של נתרן בעלים.

העלים נטענו קודם לניסוי במלח, והפרישו בזמן הניסוי כאשר מסופקים להם מים בלבד.

משך הניסוי: 4 שעות.

הטיפול	אובדן מים מן העלה (מ"ג מים למ"ג משקל יבש בשעה)	% הנתרן שהופרש מתוך המאגר הפנימי בעלה
אווירה יבשה	4.05	34.9
אווירה רוויה	2.45	34.3

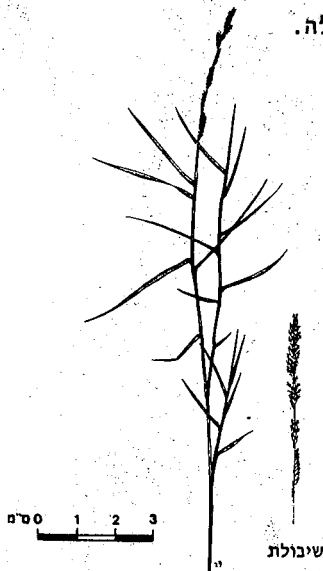
טבלה מס' 5 מראה כי באווירה רווית מים, למרות שלא היתה צפויה דיות (טרנספירציה), התרחש בכל זאת איבוד מים ניכר, שניתן לייחס אותו להפסדי המים מן העלה בתהליך הפרשת המלחים. בתנאי אוירה יבשה, שבו פועלים שני התהליכים, העלים הפסידו הרבה יותר מים וכנראה שלמעלה ממחצית אובדן המים בעלים מפרישים בתנאים אלה ניתן לייחס לתהליך ההפרשה. כמובן שכל זה נכון לתנאי הניסוי הללו בלבד, אך אפשר לקבל מושג כללי על סדר הגודל של אובדן המים בנתיב של בלוטות המלח.

מבחינה אקולוגית נובע, שאם צמחים חייבים לאבד כמויות ניכרות של מים לצורך הפרשת מלחים, עשוי הדבר להוות בעיה לצמחים מפרישים בבתי-גידול יובשניים, וליצור מגבלה ליכולתם להפריש בצורה תקינה. ייתכן שבכך מצוי הסבר לעובדה שמספר המינים מפרישי המלח הגדלים במדבריות יובש הוא מועט יחסית, למרות שמדבריות אלה מלוחים בדרך כלל (ראה טבלה מס' 2 בפרק הקודם). בניסויים אחרים שנערכו בכף-החתול השרועה נמצא כי הפרשת המלחים רגישה לעקה אוסמוטית שיכולה להגרם מריכוזים גבוהים של מלח בתמיסת ההזנה (ראה להלן בהמשך) או כאשר מספקים לעלים חומרים אחרים פעילים אוסמוטית, כמו מניטול או סוכרים אחרים. גם ממצאים אלה תומכים באפשרות שעקת יובש מפריעה לתהליך ההפרשה.

יעילות ההפרשה

המדד המתאר את יעילותו של תהליך ההפרשה כמרחיק מלחים ומונע את הצטברותם בעלה הוא היחס בין הנתרן המופרש מעלים לבין הנתרן המצטבר בעלים בפרק זמן נתון. יחס זה יכולה להלך "הפרשה יחסית".

בעלים מנותקים של כף-החתול השרועה נמדדו הן ההפרשה המוחלטת והן ההפרשה היחסית במיגוון רחב של תנאי ניסוי ובטבלה מס' 6 מוצגות תוצאות של אחד הניסויים הטיפוסיים. נראה שבתנאים של איריה יבשה מופרש פחות נתרן (הפרשה מוחלטת) מאשר בתנאים של איריה רוויה, והבדל זה בולט ככל שעולה הריכוז החיצוני. לעומת זאת, באיריה יבשה מצטבר יותר נתרן בעלים מאשר באיריה לחה, בכל טווח הריכוזים שנמדד. תוצאות אלה כשלעצמן מחזקות את מה שנאמר קודם בקשר לרגישות תהליך ההפרשה למצבי עקה. אולם, אם אכן הבוחן ליעילות ההפרשה היא "ההפרשה היחסית", בולט עוד יותר שיעילות ההפרשה גדולה באיריה רוויה לעומת איריה יבשה, והיא יורדת ככל שריכוז המלח בתמיסת ההזנה עולה.



כף החתול השרועה

טבלה מס' 6: השפעת ריכוזים חיצוניים ותנאי-לחות אטמוספרית על הפרשה מוחלטת והפרשה יחסית של נתרן מעלים מנותקים של כף החתול השרועה

כמויות הנתרן המופרש מבוטאות במיקרומולים למ"ג משקל יבש ב-4 שעות.

$$\frac{\text{הפרשה מוחלטת}}{\text{תוספת נתרן נצבר}} = \text{הפרשה יחסית}$$

האזנה	ריכוז בתמיסת ההזנה (M)	הפרשת נתרן מוחלטת	תוספת נתרן נצבר בעלים	הפרשה יחסית
רוויה - (לחות יחסית 100%)	0.3	0.42	0.61	0.69
	0.6	0.22	1.20	0.18
	0.9	0.11	1.27	0.09
יבשה - (לחות יחסית 50%)	0.3	0.42	0.30	1.40
	0.6	0.48	0.58	0.83
	0.9	0.60	0.82	0.73

כלומר, עקת יובש הנובעת משילוב של ריכוזים גבוהים בתמיסת ההזנה עם אוריה מייבשת, מקטינה מאוד את ההפרשה היחסית (= יעילות ההפרשה). במילים אחרות: ההפרשה אינה יעילה במידה מספקת כדי למנוע הצטברות של נתרן בעלים. יש לשער, איפוא, שקיימים קשיים בביצוע של תהליך ההפרשה בסביבות יבשות, ויעילות יורדת בתנאים של מליחות גבוהה מאוד. בכך יש כמובן מגבלה לערכה ההסתגלותי של הפרשת המלחים. על כן אין לצפות שצמח כמו כף-החתול השרועה יוכל להתמודד בהצלחה עם בעיות המליחות בסביבה יבשה מצד אחד, או גם בביצת מלח, שבה ריכוזי המלח גבוהים מדי, תודות להפרשת המלח בלבד. ובאין מנגנון הסתגלות אחר המוכר לנו, הרי אפשר בהחלט להסביר את תפוצתו הטבעית של הצמח לאור נתונים אלה: כף-החתול השרועה גדלה לרוב בביצות של מים מליחים בלבד. גם ניסויי צמיחה ושרידות בהשפעת מלח בתנאי מעבדה, מראים שהצמח אינו עמיד למליחות גבוהה (Pollak and Waisel, 1972).

השפעת אור וחושך על תהליך ההפרשה:

בצמחים שלמים של כף החתול השרועה המועברים לפרק זמן של יממה לתנאי חושך, יורדים שיעורי המלחים המופרשים עד כדי 1/3 בהשוואה לתנאי אור. אין בממצא זה כדי להפגיע, משום שעם העברת הצמחים לחושך נפסק תהליך הדידות, אספקת המים לעלים מופסקת והעלים מפרישים רק ממאגרים שנותרו בעלים. אולם כאשר עלים מנותקים טעוני-מלח מועברים לחושך, הם ממשיכים להפריש ללא הפרעה, וערכי ההפרשה המוחלטת והיחסית דומים באור ובחושך. מכאן שעצם היכולת לבצע הפרשה אינה מותנית באור או חושך, והמסקנה האקולוגית היא: צמחי כף החתול מסוגלים להפריש גם בלילה. בכך יש יתרון חשוב, היות והעלים יכולים להפריש ממאגריהם הפנימיים שהתמלאו ביום, ללא תוספת אספקת מלח חדשה בלילה. כאשר יגיעו מלחים חדשים באמצעות זרם הדידות ביום הבא, תימצא בעלים אלה רמה פנימית נמוכה יחסית של מלחים. יתרה מזו, יתכן שבתנאי שדה יש דוקא עדיפות להפרשה לילית בגלל הלחות האטמוספירית הגבוהה יותר בשעות הלילה.

אם נסכם בשלב זה את הממצאים, מתברר שהפרשת המלחים בכף החתול השרועה עומדת היטב במבחן האקולוגי מבחינת כושר הברירניות והיכולת להפריש גם בלילה, ואילו נקודות התורפה הן איבודי המים הנגרמים במהלכה, רגישותה לעקת-יובש ולריכוזים גבוהים מדי של מלחים. הרחבה והכללה של מסקנות אלה גם למינים אחרים בטבע אינה ודאית בשלב זה. עם זאת אפשר לקבלן כהשערות עבודה לעבודה ניסויית נוספת במעבדה ובשדה על הפרשת מלחים במינים אחרים.

הפרשת מלחים בצמחי חגורת הרסס בחוף הים

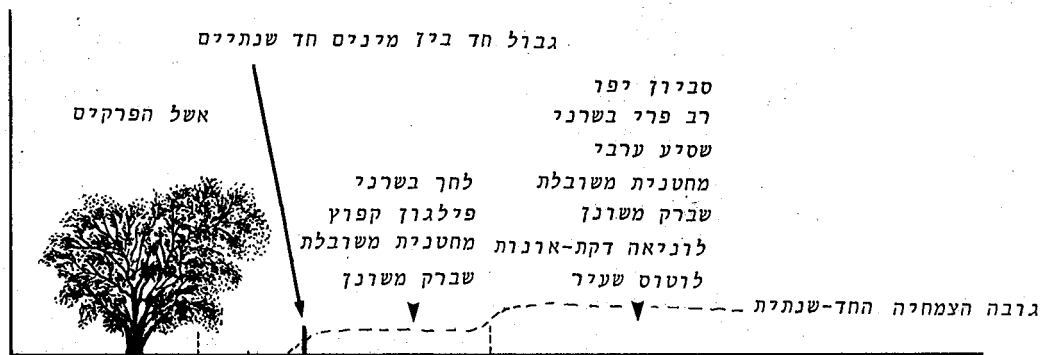
שה מילני צמחים הגדלים בחגורת הרסס בארץ הם בעלי בלוטות מלח (ראה טבלה 2). אולם עד כה הוכח כושרם של צמחים אלה להפריש מלחים רק בתנאי מעבדה, כאשר מזינים את שורשיהם בתמיסת מזון מלוחה (ראה Liphshitz and Waisel, 1974; אינב, 1983). באיזור חגורת הרסס בארץ מליחות הקרקע על פי רוב אינה גבוהה, מכיוון שחלק גדול מהמלחים הנישאים עם טיפות הרסס והצונחים לאדמה מודחים לעומק ע"י מי-הגשם. המקור העיקרי ל-NaCl המצוי בנצר איננה קליטה במערכת השורשים, אלא חדירה לרקמות הצמח ישירות מן המקור האטמוספירי. הבעיה העיקרית שעמה מתמודדים צמחי הרסס הוא המגע הישיר של המלח עם אברי הנצר, והסכנה של חדירתו פנימה אל הרקמות. מציאות של גבישי מלח על העלים אין בה כמובן כדי להוכיח על קיומו של תהליך הפרשה בצמח רסס כלשהו, משום שמקורם של המלחים המכסים את העלוה יכול להיות ישיר מטיפות הרסס. תהליך של הפרשת מלחים במקרים כאלה יכול להתרחש רק לאחר קליטה קודמת של מלחים ממשקעי הרסס אל תוך העלים או הגבעולים.

עד היום לא נערך כל מחקר שדה בהפרשת מלחים בצמחי חוף הים שיכול להצביע בודאות על כך שיש צמחי חוף ים שאכן מפרישים בצורה משמעותית בתנאי שדה, ואם הם מפרישים הרי שמקור המלחים הוא דוקא בטיפות הרסס לאחר שהמלחים חדרו מהם לרקמות הפנימיות. יש להדגיש שחדירה כזו עלולה להתרחש דרך כל שטח פני העלה והמלחים יגיעו לתאים שונים ללא הבחנה, תוך אפשרות של גרימת נזק. יתכן, איפוא, שגם אם הפרשה מתקיימת, ערכה האקולוגי מוטל בספק. סביר למדי להניח שצמחי הרסס בעלי הבלוטות (מיני העדעד ומד-חול דוקרני) נגזרו באבולוציה מקרובים הלופיטים של מלחות, והם שמרו על המכנים האנטומיים הקשורים בהפרשת מלחים, כולל הפוטנציאל לבצע את הפרשת המלחים.

הפרשת המלחים ואללופאטיה*

ישנן כמה עדויות שמלחים המופרשים מצמחים מפרישי מלח פועלים כגורם אללופאטי בסביבתם הקרובה.

ליטב (Litwak, 1957) הראה שעצי אשל הפרקים הגדלים בנגב המערבי גורמים להמלחת הקרקע מתחת לנופם. שורשי האשל קולטים את המלחים ממי תהום מלוחים בעומק הקרקע והענפים מפרישים אותם דרך הבלוטות. טל או גשם שוטפים את המלחים מן הנוף אל שכבת הקרקע העליונה וממליחים אותה. כתוצאה מכך צמחים רבים אינם גדלים מתחת לנוף האשל, ואילו כמה צמחים שעמידותם למלח גבוהה יותר, כמו בסיה שכנית דוקא נעשים שכיחים יותר מתחת לעצי האשל (ראה גם ציור מס' 1 ותמונה בעמ' 23).



אהל הגבליים
אהל מצוי
(מנורנים)

ציור מס' 1: פיזור הצמחים בסביבת אשל הפרקים. המלחים הנשטפים מן הענפים והנשר המצטבר מתחת לנוף ממליחים את הקרקע. תופעה זו משפיעה על פיזור מיני הצמחים. הנתונים מהשתלמות רת"ם בצפון סיני - חרובה 22.2.82.

* אללופאטיה - עיכוב גדילה והתפתחות של צמח כתוצאה מהפרשת חומרים כימיים מצמח אחר המצוי בסביבתו.

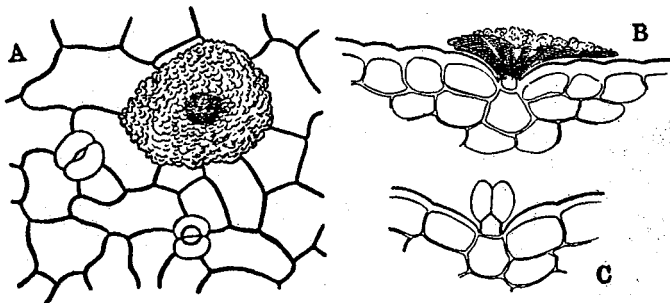
אללופאטיה כזו שונה מהאללופאטיה השכיחה, שבה העיכוב הכימי נעשה באמצעות חומרים מיוחדים הנוצרים בצמח ממאגר התרכבות האורגניות שלו ומופרשים לאחר מכן החוצה (כמו בשפתניים, מורכבים, סוככיים, הדסיים וכד'). במקרה של האשל אין ניצול של תרכובות שנגזרו מחילוף החומרים, אלא אלה חומרים כימיים (המלחים) שאינם עוברים כל שינוי כימי במעברם דרך הצמח. תופעה דומה צויינה גם לגבי האשליל במדבר יהודה ע"י דנין (1980). כנראה שהשטחים הריקים מעשבוניים סביב צמחי האשליל השעיר נובעים מהמלחים המופרשים מעליו, הגורמים להמלחת הקרקע סביב נופו. בכך זוכים צמחי האשליל הבוגרים ונבטיו הצעירים העמידים יותר למליחות, ביתרון בתחרות על מעט המים המצויים בבית-הגידול. מנקודת מבט של הסתגלות הצמח לתנאי הסביבה, ייתכן שאפשר לתרץ את העובדה כמו אשליל מפריש מלחים למרות הקשיים בהפרשה שעשויים לנבוע מעקת היושב שהוא נתון בה (ראה לעיל על כף-החתול) בשיפור במשק המים כשהוא זוכה לו בעקבות ההשפעה האללופאטית של המלח. היתרון התחרותי מפצה, איפוא, על המגרעות הפיסיולוגיות.

הפרשת גיר בצמחים

בעוד הפרשת המלח (NaCl) מקובלת כמנגנון ויסות משק המים בצמחים הגדלים בסביבות מלוחות, הרי הפרשת גיר (CaCO_3) היא תופעה בלתי מובנת לחלוטין. פחמת הסידן (CaCO_3) מופיעה כחומר לואי וכתוספת גם בצמחים מפרישי מלח טיפוסיים כמו אשל (Waisel, 1972). אולם הגיר מופיע כחומר עיקרי בתוכן ההפרשה בשני מינים בארץ שאינם כלל צמחי מלחה: עפרית אירופית וגולנית ערבית. עפרית אירופית מופיעה בארץ בבתות הרריות בין סלעים, לעתים בבורות או במקומות עזובים וכן בגבעות כורכר קשה במישור החוף. גולנית ערבית גדלה בהר הנגב בסלעי גיר, בסיני גם על גרניט ובשרון על חוסמס. בחלק מבתי-הגידול הללו יש גיר בקרקע אך לא בכולם. מאידך, מרבית הצמחים "אוהבי הגיר" (קלציקוליים) בארץ הידועים בזיקתם לתשתיות קרבונטיות מובהקות כמו קירטון, חואר או כורכר - קורנית מקורקפת, לוטמית דביקה, שמשון אזוביוני, צתרה ורודה וכד', אין בהם הפרשה של גיר. למעשה, עמידותם בתנאי התשתית הללו אין לה קשר ישיר לעודפי הגיר, אלא למערך ההזנתי הכולל הקיים בתשתיות אלה. ה"צורך" הפיסיולוגי בהפרשת קרבונטים ובמניעת הצטברותם ברקמות הצמחים אינו ברור כלל, ויתכן שלהפרשת הגיר יש משמעות אחרת שלא הובהרה עד כה. יתר על כן, גם הפיסיולוגיה של הפרשת הגיר לא נחקרה כלל בצמחים מפרישי הגיר.

מתקבל רושם שכשני מקרים אלה של הפרשת גיר בצמחיית הארץ, הקשרים הסיסטמטיים-אבולוציוניים עומדים ביסוד התופעה ולא דוקא הסתגלות ישירה לתנאי הסביבה. בעפרית ישנה הבלוטה הטיפוסית לכל צמחי המשפחה (עפריתיים) וגם מבנה וצורתה דומים. יתכן שבלוטת המלח הטיפוסית לעדעד עברה כאן טרנספורמציה לתיפקוד אחר, אך דומה במהותו. אך בעוד משפחת העפריתיים מיוצגת יפה בכתי-גידול מלוחים, אין הדבר כן במשפחת הגולניתיים (Globulariaceae). לכל המינים במשפחה זו וכן במשפחת Selaginaceae הקרובה לה ישנן בלוטות בעלים (ראה ציור מס' 2). בלוטות אלה מפרישות חומר גירני (Metcalf and Chalk, 1957).

ציור מס' 2: בלוטת הגיר במשפחת הגולניתיים.



A - מבט על שטח הפנים של עלה. חומר גירני מכסה את בלוטת הגיר.
B - חתך רוחב בעלה. חומר גירני שהופרש מבלוטת הגיר.
C - חתך רוחב בעלה. בלוטת הגיר.

מרבית צמחי משפחת הגולניתיים גדלים בסביבות הרריות ים-תיכוניות ובאירופה, כאשר גולנית ערבית היא נציג בודד של המשפחה בצמחיית הארץ ובסהרה. אין לנו כרגע הסבר מתקבל על הדעת באשר למשמעות האקולוגית האפשרית של הפרשת גיר בתנאים של סובב הררי, ובעיה זו מצפה אף היא לפתרונה.

הערות אבולוציוניות על הפרשת המלחים

הפרשת המלחים והתפתחות בלוטות מלח בצמחי פרחים (מכוסי הזרע) היא תופעה קונוורגנטית טיפוסית. היא הופיעה באופן בלתי תלוי ובמקביל בחד-פסיגיים - בדגניים ובמשפחות דו-פסיגיות הנמנות על ענפים אבולוציוניים נפרדים של הדו-פסיגיים כמו אשליים, עפריתיים, ורבניים וכד'. אלה נחשבות בדרך כלל כמשפחות מפותחות, כלומר עומדות גבוה יחסית בסולם ההתפתחותי של הענף האבולוציוני שלהן. מכאן שהפרשת המלחים היא תופעה מאוחרת כאבולוציה של צמחי הפרחים, ויתכן שהיא קשורה עם הכיבוש המשני של סביבות חיים מלוחות ע"י צמחי היבשה. מבחינה אנטומית מוצאים בצמחים מפרישים צורות מעבר בין טריכומות (שערות) בלתי מפרישות לבין שערות מפרישות, במיוחד בדגניים (Lipshitz and Waisel, 1974, 1981). באביסניה ימית נראית בלוטת המלח בשלבי התפתחותה המוקדמים שלה כשערה אפידרמלית רגילה, ובהמשך האונטוגנזה חלק מהשערות מתפתח לבלוטת מלח (Fahn and Shimony, 1977). לגבי הדגניים טוענים ליפשיץ וויזל (Lipshitz and Waisel, 1974, 1981)

שכנראה חלק מהטריכומות הלא מפרישות מוצאן מבלוטות שאיבדו את תפקידן ושינו את צורתן. הם מניחים שמוצאם או בית-גידולם הראשוני של כמה שבטים במשפחת הדגניים, בעיקר מכת המשפחה Eragrostoidae (חילפיים) הוא בתי-גידול מלוחים. זאת בעיקר לפי הסוגים של כף-חתול, מד-חול ועשב רודס, שידועים כמפרישים. אולם, היות ורבים מצמחי המשפחה שלהם בלוטות מלח או טריכומות דמויות בלוטה אינם גדלים במלחות כיום (ראה בראשית המאמר), משערים חוקרים אלה שהגירתם של אלה אירעה בעבר הלא רחוק מבתי-גידול מלוחים לבתי-הגידול הבלתי מלוחים שאותם הם מאכלסים בהווה. השערות דמויות הבלוטה הן תוצאה של ניוון בלוטה פעילה.



מד חול דוקרני

קטע מחמכנד

שני טיעונים עומדים כנגד דעה זו:

א. אין כל תימוכין לדעה שהאבולוציה של הדגניים התרחשה במלחות, וגם כיום אין מלחות המהוות מרכז תפוצה לשום שבט מהשבטים של משפחת הדגניים. מקובל שבת משפחת Eragrostoidae התפתחה באיזורים חמים ויובשניים, אך בשום אופן לא מלוחים. מרכזי התהוותה ותפוצתה הם מרכז אוסטרליה ודרום אפריקה (Hartley and Slater, 1960). כמו כן לסוגים זנבה וכלוריס מקובל מוצא טרופי לח.

ב. בלוטת המלח היא מבנה מורכב ומשוכלל בהרבה משערה רגילה, וסביר לכן שהופעתה האבולוציונית מאוחרת יותר (ראה גם אצל Fahn, 1979). יתר על כן, לגיטימי להניח במקרה זה דוקא את ההנחה ההפוכה: יתכן שצמחים שהיו להם שערות בלתי מפרישות "רכשו" את היכולת להשתמש בשערות אלה כאמצעי להפרשת תמיסת מלח תחת לחץ בסביבה המלוחה שנקלעו אליה ע"י מוטציה וסלקציה. תוך כדי כך השתכללו והתפתחו המבנה האנטומי, האולטרסטרוקטורה והתפקוד של הבלוטות.

אפשרי גם שבלוטות מלח התפתחו מלכתחילה בסביבות לחות ולא דוקא מלוחות, אולי כהידודות, ובלחץ של סביבה מלוחה הן החלו לתפקד כבלוטות להפרשת מלחים. המתאם והזיקה שקיימים בין סביבה לחה או תנאי לחות משופרים, לבין הפרשת מלח ותפוצת צמחים מפרישים עשויים לתמוך גם באפשרות כזאת.

בהקשר לזה מעניין לציין שדוקא במשפחות הלופיטיות טיפוסיות, שתפוצתן, מוצאן וזיקתן למלחות ולמדבריות של כדור הארץ היא מעל לכל ספק, כמו הסלקיים והזוגניים - לא התפתחה כלל התופעה של הפרשת המלחים באמצעות בלוטות מלח. את "שערות המלח" של הסוג מלוח (Atriplex) יש לראות כתופעה שולית במשפחת הסלקיים, מה גם שערכן האדפטיבי בויסות משק המלחים אינו ברור למדי.

בשתי משפחות אלה צמחים רבים המותאמים היטב למכלול התנאים של מליחות ויובש, לעיתים קיצוניים ביותר, והן מבליטות את המגבלה האקולוגית העיקרית של תהליך ההפרשה: אין בו כנראה פתרון הסתגלותי נאות לצירוף זה. אמנם, הכושר הסלקטיבי של מנגנון ההפרשה מבחינת הרכב המלחים הוא מרשים, ויעידו על כך התוצאות שהצגנו בכף החתול ואלה שנמצאו גם בעבודות אחרות. מאידך, מוגבלת יעילותו הכוללת של התהליך לתנאי מליחות מתונה או נמוכה, בזיקה ללחות קבועה בבית-הגידול ולחוסר עקת יובש.

יש להניח, איפוא, שהפרשת מלחים היא מנגנון מסייע בהסתגלות, המותאם למערך תנאים לא קיצוני מדי, אך כנראה שאין זו הדרך העיקרית שבה הותאמו צמחי מלחה לתנאי עודף מלח.

אין לנו תשובה לשאלה כיצד מתפקדים צמחים מפרישי מלח הגדלים במדבר כמו אשליל, עדעד מאובק, או עדעד תכול בתנאים של עקת יובש. זוהי בעיה פיסיולוגית שעדיין לא נחקרה ואין נתונים כמותיים מספקים לא מן השדה ולא מן המעבדה. מן הראוי לבחון אם אין דוגמאות אלה מליצגות שלב מתקדם יותר באבולוציה של תהליך ההפרשה באופן שיתאים גם לעקת מלח המשולבת בעקת יובש. ואולי נמצאה כאן פשרה בין המגבלות הפיסיולוגיות של הפרשת המלחים לבין יתרונות אחרים שצמחים אלה משיגים באמצעות ההפרשה במהלך הסתגלותם הכולל לתנאי הסביבה.

רשימת הספרות

- דנין, א., 1980. מדבר יהודה - הצומח. מתוך מדריך ישראל, הוצאת כתר ומשרד הבטחון. כרך מדבר יהודה ובקעת הירדן.
- ויזל, י., ליטב, מ., אגמי, מ. 1975. צמחי חוף הים בישראל. הוצאת המדור לאקולוגיה, המחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
- עינב, ר. 1983. התפוצה של מיני עדעד בחוף הים בישראל. רחם 6, 32-43.
- פולק, ג. 1967. אוטאקולוגיה של כף החתול השרועה. עבודת M.Sc. המחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
- פולק, ג. 1974. היבטים פיסיולוגיים ואקולוגיים של הפרשת המלחים בכף החתול השרועה. עבודת דוקטור, המחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
- פולק, ג., ויזל, י. 1970. הפרשת מלחים בהלופיטים. טבע וארץ י"ב, 234-238.
- Atkinson, M.R., Findlay, G.P., Hope, A.B., Pitman, M.G., Saddler, H.D.W. and West, K. 1967. Salt regulation in the mangroves Rhizophora mucronata Lam. and Aegialitis annulata R. Br. Aust. J. Biol. Sci. 20, 589-599.
- Fahn, A. 1979. Secretory tissues in Plants. Academic press, London, 302 pp.
- Fahn, A. and Shimony, C. 1977. Development of the glandular and nonglandular laef hairs of Avicennia marina (Forsskal) Viern. J. Linn. Soc. 74: 37-46.
- Hartly, W. and Slater, C. 1960. Studies on the origin, evolution and distribution of the Gramineae. III. The tribes of the subfamily Eragrostoideae. Aust. J. Bot. 8, 256-
- Liphschitz, N., Shomer-Ilan, A., Eshel, A. and Waisel, Y. 1974. Salt glands on leaves of Rhodes Grass (Chloris guayana Kth). Ann. Bot. 38: 459-462.
- Liphschitz, N. and Waisel, Y. 1974. Existence of Salt glands in various genera of the Gramineae. New Phytol. 73, 507-513.

- Liphschitz, N. and Waisel, Y. 1982. An insight into halophytes-Adaptation of plants to saline environment: salt excretion and glandular structure. In: Contribution to the Ecology of Halophytes D.N. Sen. ed. Jung Pub. Netherland. pp. 197-214.
- Litwak, M. 1957. The influence of Tamarix aphylla on soil composition in the northern Negev of Israel. Bull. Res. Counc. Israel 6D, 38-45.
- Lüttge, V. 1971. Structure and function of plant glands. In: Ann. rev. Plant Physiol. 22, 23-44.
- Metcalf, C.R. and Chalk L. 1957. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. II. Clarendon Press, Oxford.
- Pollak, G. and Waisel, Y. 1971. Germination and vegetative reproduction of Aeluropus litoralis (Willd.) Parl. Ann. Arid Zone. 10: 169-175.
- Pollak, G., and Waisel, Y. 1979. Ecophysiological aspects of salt excretion in Aeluropus litoralis. Physiol. Plant. 47: 177-184.
- Ramati, A. Liphschitz, N. and Waisel, Y. 1976. Ion localization and secretion in Sporobolus arenarius (Gou) Duv. Jour. New Phytol. 76: 289-294.
- Waisel, Y. 1972. Biology of Halophytes. Academic press. New York and London.



צילום: אבי שמידע

המלח הקרקע מתחת לנוף אשל הפרקים ותוצאותיה