

היבטים פיסיוולוגיים ואקולוגיים של הפרשת המלחים

Aeluropus litoralis בכף החתול השדועה

חיבור לשם קבלת התואר

"דוקטור לפילוסופיה"

מ א ת

גד פולק

הוגש לסינאט של אוניברסיטת תל-אביב

אוגוסט 1974

מ ב ו א

תנועה המינרלים בצמח העלאי הנה תהליך מורכב הכולל מספר שלבים. ראשיתה בקליטת המלחים מתמיסת הקרקע אל השורש, והמשכה העברתם לרוחב השורש אל תאי העצה. במערכת העצה בשורש ובגבעול מהוה זרם הטרנספירציה את המסלול העקרי שבאמצעותו מועברים יונים אל העלים. על פי רוב מהוים העלים תחנה סופית בתנועה זו והמינרלים נקלטים בעזרת מנגנונים שונים ממערכת ההובלה אל תאי העלה. עם זאת, ידוע שמינרלים שונים משנים את מקומם גם לאחר שנקלטו בעלים. ידועה תנועה של מינרלים מעלה לעלה ופיזור מחדש, המתבטא בעיקר במעבר מעלים מזדקנים לעלים צעירים יותר. כמו כן קיים טרנספורט חוזר של מלחים מן העלים אל השורש דרך מערכת השיפה. ברם, תנועה זו אינה משנה את הכמות הכללית של מינרלים בצמח. מספר חוקרים (Tukey et al. 1958, Tukey and Morgan 1962 ו-Klepper and Barrs 1968) מציינים גם תופעות של איבוד מלחים מן העלים החיים עקב שטיפה במי השקאה או במי גשמים. אולם, ברוב המקרים חשיבותם של איבודים אלה היא מעטה מבחינה כמותית. על פי רוב משתחררים המינרלים המצויים בצמח רק עם מות הצמח והתפרקות רקמותיו.

על רקע זה בולטת התופעה של הפרשת מלחים דרך בלוטות מלח שעל עליים או גבעוליים של צמחים הלופיטיים, כיוצאת דופן בתהליכי הטרנספורט של מינרלים בצמחים. ההפרשה מהוה שלב נוסף, אשר באמצעותו יוצאים מלחים מן העלים אל מחוץ לצמח בקנה מידה גדול וביעילות רבה, שמעטים דוגמתו בעולם החי (Pollak and Waisel 1970 Atkinson et al. 1967). פולק וויזל (1970, Waisel 1972, Lüttge 1971).

מקובל כי מניעת הצטברות של יונים בעלים עד לרמות טוקסיות ע"י הפרשתם היא אחד הגורמים התורמים באופן מכריע להתאמת צמחים לסביבה מלוחה (Waisel 1972).

לפי (Waisel 1972), נמנים ההלופיטיים מפרישי המלח על קבוצה ה-salt excluding. כלומר, המלחים הנקלטים בצמחים אלה מורחקים מהם ברציפות באמצעות הפרשה או בדרכים אחרות.

ברור מכאן שהמלחים החודרים אל צמח מפריש מלח נעים דרך רקמותיו ומצויים בתוכו בצורה זו או אחרת בטרם יופרשו. מתעוררת על כן השאלה, מהו מסלול התנועה של המלח בין מערכת ההובלה של הצמח עד לבלוטות המלח? האם אמנם מתרחש הטרנספורט בעיקרו בחחומי האפופלסט - דרך דפנות התאים וחללים בין-תאיים? או שהוא מתקיים דרך התאים עצמם ובעקר במערכת הסימפלסמה לאחר קליטה דרך קרום התא? (Ziegler and Lüttge 1967) מצאו אמנם ב-Limonium שיוני כלוריד נעים אל בלוטות המלח בשתי הדרכים גם יחד. ברם, אין עדיין נתונים כלשהם על הכמות היחסית העוברת בכל מסלול.

בעיה אחרת היא, האם כל כמות היונים המגיעה אל העלים מופרשת מהם או שחלקה נצברת בהם, ואם אמנם יונים נצברים - היכן? אפשרות מעין זו עשויה להעיד על קיומם של מנגנוני סבילות לריכוזי מלח גבוהים בנוסף למנגנון ההרחקה (ההפרשה עצמה). בעיות אלה הן מוקדים חשובים של מחקר זה.

מציאותו של מנגנון אדפטיבי הקשור באיבוד כה נמרץ של מלחים מהעלים מעורר את שאלת קיומו של מאזן הזנה תקין בצמח מפריש המלח. במלים אחרות, יש צורך להבין כיצד מוסת הצמח המפריש את משך המלחים שלו כך, שאותם המינרלים הנחוצים לו לצורך קיום תקין, לא יפלטו החוצה יחד עם המלחים שאותם הוא מרחיק. כלומר, סלקטיביות וספציפיות ליונים מסוימים בתהליך ההפרשה הנה תנאי הכרחי הנדרש כדי להקנות לתהליך את ערכו האדפטיבי. כמסקנה מדרישה זו הושג דגש במחקר זה על בחינת התכונות של הפרשת יונים שונים והיחסים ההדדיים ביניהם בהפרשה ובטרנספורט המלח הכללי בעלים. שני קטיונים, נתרן ואשלגן, נבחרו להדגמת הסלקציה; ראשית הם נבחרו עקב קרבתם הכימית ושנית בגלל השוני בתגובת צמחים ליונים אלה. האשלגן הינו, כידוע, מינרל הכרחי להזנת הצמח הנמנה על המקרואלמנטים. הנתרן, הגם שהוא נחוץ כיסוד מיקרו למספר צמחים ואפילו כמקרואלמנט לכמה הלופיטים (Brownell 1965, Baumeister 1962, Wooley 1957), הריהו יסוד רעיל לגבי מרבית הצמחים. לפיכך מהוות קרקעות מלוחות בית גידול לא נוח לצמחים, משום שבהן הנתרן הוא הקטיון האפיני והנפוץ ביותר.

ההבדל בדרישות הצמח לנתרן ולאשלגן מתבטא גם בכך שתכולת האשלגן ברקמות צמחיות גבוהה על פי רוב מתכולת הנתרן. הבדל זה הוא תוצאה של כושר הקליטה שונה ברקמות צמחיות לנתרן ואשלגן. בנוכחות ריכוזים חיצוניים נמוכים של כל קטיון, שבהם פועל עפ"י (Epstein 1966) מכניזם קליטה I, מתקיימת העדפה בולטת בקליטת אשלגן על פני נתרן ברקמות צמחיות שונות. תחום ריכוזים זה ($< 1.0 \text{ mM}$) משקף את תחום הריכוזים שבו מצוי אשלגן בדרך כלל בקרקע. ההעדפה בקליטת אשלגן הבולטת בעקר בתחום הריכוזים הנמוך מקורה במציאות מנגנוני טרנספורט בעלי אפיניות אחרת לכל קטיון (Epstein 1966) בתכונות הממברנות (Waisel 1962), ומותנית גם במצב ההזנה של הצמח (Pitman et al. 1968). Epstein (1969) מציין שההעדפה בקליטת אשלגן על פני נתרן בתחום ריכוזים חיצוניים נמוך משותפת הן לצמחים רגישים למלח והן לצמחים עמידים למלח.

גם בהפרשת המלחים מוצאים סלקטיביות, אלא שמגמתה הפוכה: הנטיה להפריש נתרן גדולה מהנטיה להפריש אשלגן (באשל - Waisel 1961, בכף החתול השרועה (Pollak & Waisel 1970)). תופעה זו נראית כעומדת בהתאמה לדרישות ההזנה של הצמח - היון הרעיל מורחק במידה רבה בעוד שהיון הנחוץ מורחק במידה מעטה יותר.

לאור כל זאת מטרוננו בעבודה זו היתה לאפיין את התכונות הסלקטיביות של תהליך ההפרשה לגבי נתרן ואשלגן, ובעיקר, למצוא את המכניזם שבאמצעותו סלקציה זו מתרחשת.

מחקרים אחדים בנושא הנדון (Atkinson et al. 1967 Helder 1956, Arisz et al. 1955) ואחרים) מציינים את תהליך ההפרשה כתהליך אקטיבי - תלוי באנרגיה לפעולתו. אנרגיה זאת מקורה בתהליכים מטבוליים. קיימות מספר היפותזות על המכניזם של תהליך ההפרשה (Sutcliffe ו- Shimony and Fahn 1968, Arisz et al. 1955). אולם, מיקומו המדויק של השלב האקטיבי ותלותו בתהליכים מטבוליים ספציפיים אינם ברורים עדיין. השאלה שנשאלה על ידינו בנושא זה בקשר להפרשת המלח בכף החתול היתה, באיזו מידה מותנית ההפרשה באנרגיה המסופקת מפוטופוספורילציה, או מפוספורילציה מחמצנת במיטוכונדריה. זאת בהתחשב בעובדה שההפרשה מבוצעת מעלים, שהם האבר הפוטוסינטטי של הצמח. בכל מקרה בדקנו את ההשלכות על המיקום האפשרי של השלב האקטיבי בהפרשת המלח.

יש להניח שקיים קשר בין מיקומו של השלב האקטיבי בהפרשת המלח לבין המבנה המבצע את התהליך. מבנה זה הוא בלוטת המלח, שתאיה התמינו לכך והתמחו בביצוע הפונקציה הספציפית של הפרשת מלח. בלוטות המלח תוארו בהרחבה במספר מינים מפרישי מלח, בעיקר במיני עדעד (Ziegler and Lüttge 1966/7, Arisz et al. 1955, Ruhland 1915), באשל (Shimony and Fahn 1968, Thomson and Liu 1967) ב- *Avicennia* (Shimony et al. 1973, Walter and Steiner 1936) ואחרים. כל אלה בצמחים דו פסיגיים. בחלקן של עבודות אלה הובעו השערות על תפקידם של מבנים ואורגנלים במנגנון ההפרשה.

בלוטות המלח בצמחים של משפחת הדגניים תוארו אף הן:

ב- *Spartina* ע"י (1939) Skelding and Winterbotham (1971) Levering and Thomson,
ב- *Chloris guayana* ע"י (1974) Liphschitz et al. ובשורה של דגניים נוספים ע"י
Liphschitz and Waisel (1974).

אשר לכף החתול השרועה, מצוי תיאור ראשוני של בלוטת המלח אצל פולק וויזל (1970) ואצל (1972) Waisel. בלוטת המלח של מין זה דומה לבלוטות המלח של הדגניים האחרים ומורכבת משני תאים המצויים באירגון מוגדר.

ההיפותזות בקשר למנגנון ההפרשה בצמחים הדגניים (Skelding and Winterbotham 1939), (Levering and Thomson 1971) הועלו בעיקר מתוך אינטרפרטציה של המבנה האנטומי והממצאים האולטרסטרוקטורליים, אך לא לוו בעבודה פיסיולוגית מקבילה. נסינו על כן, לקשר בעבודה זו בין תכונות המבנה של בלוטת המלח של כף החתול השרועה לבין אופן הביצוע של תהליך ההפרשה.