

# תוכן העניינים

1	1	פתח דבר
4		מי הם האורגניזמים המפותחים ביותר ולמי מהם כושר שרידה גבוה ביותר?
6		מי ביית את מי, האדם את הצמחים ואת בעלי החיים או להפך?
9	2	מוצא הצמחים
11		תכונות כלליות של אצות המבדילות אותן מצמחים עילאיים
13	3	המעבר לחיי יבשה
25	4	חילוף דורות, נבגים, תאי מין, פרח, פרי וזרע
29		המנבגים
39		איברי המין
42		התפתחות הגמטופיט הזכרי בצמחי הזרע
43		התפתחות הגמטופיט הנקבי בצמחי הזרע
46		הפריה בחשופי הזרע
48		הפריה במכוסי הזרע
50		מחשופי הזרע למכוסי הזרע
53		הפרח
56		אינטגרציה של פרחים לתפרחות
58		תהליכים ומגמות ההתפתחות בצמחי היבשה — סיכום
60		הזרע
64		הפרי
67	5	התפתחות הגוף הראשוני של הצמח
69		הצמיחה לאורך
70		קדקוד הנצר
71		קדקוד השורש
72		הגוף הראשוני של הצמח
74		הבדלים בין שורש לגבעול בגוף הראשוני (היעזרו באיורים)

75	6	התפתחות הגוף המשני של הצמח
75		הקמביום הווסקולרי
82		הפרידרם
86		הבקרה על הפעילות הקמביאלית
91	7	הכלורופלסטים, העלים ופוטוסינתזה
96		פילוטקסיס
97		תנועת עלים
100		הפוטוסינתזה
101		ראקציית האור בפוטוסינתזה
106		קיבוע ה- $\text{CO}_2$ (ראקציית ה"חושך")
111	8	הורמונים צמחיים
112		אוקסינים
117		ציטוקינינים
119		ג'יברלינים
121		אתילן
122		חומצה אבסיסית
123		ברסינוסטרואידים
124		חומצה סליצילית
125		חומצה יסמונית
126		סטריגולקטונים
127		קריקינים
128	9	דופן התא
129		חלוקת תא בצמחים עילאיים
132		יצירת לוחית התא
133		יצירת דופן התא
136		הדופן הראשונית
141		הדופן המשנית
143	10	הובלת חומרים לתוך התא ומהתא החוצה
143		הבררנות של הממברנה
145		מעבר חומרים בדיפוזיה פשוטה
146		מעבר חומרים בדיפוזיה מסתייעת

147	הובלה אקטיבית וקו־טרנספורט
148	הכוח המניע של היונים
150	מעבר חומרים בעזרת שלפוחיות אנדוציטיות
152	הפרשה ישירה של אנזימים דרך הממברנה החוצה, הייתכן?
153	תעלות יונים
156	מאפיינים של קרום התא הצמחי
156	התא הצמחי כאוסמוטר
158	העברת גירוי בתאי סגירה של פיוניות בצמחים
160	<b>11 העצה, קליטת מים, הולכת מים, המסלול והמנגנון</b>
160	קליטת מים והמסלול
160	מהקרקע למערכת ההובלה בשורש
163	מהשורש לעלה
176	מהעלה לאוויר
179	פתרונות הנדסיים בהתאמות להולכת מים בעצה
182	מנגנון הולכת המים
184	מוליכות הידראולית
189	חסימת מערכת ההולכה שחדלה לתפקד בעצים בוגרים
191	<b>12 השיפה, הובלת מוטמעים, המסלול והמנגנון</b>
194	מבנה השיפה
197	היחסים בין חוליות הכברה לתאי הלוואי בקשר למנגנון טעינת הסוכרים
198	מנגנון הובלת הסוכרים
202	חישוב מקורב של עוצמת הזרימה בשיפה
203	פריקת סוכרים מהשיפה במבלעים
207	עקרונות לחלוקת המוטמעים בין המבלעים השונים
211	<b>13 האבקה</b>
213	האבקה עצמית
214	האבקה הדדית
222	אי־התאם בהפריה

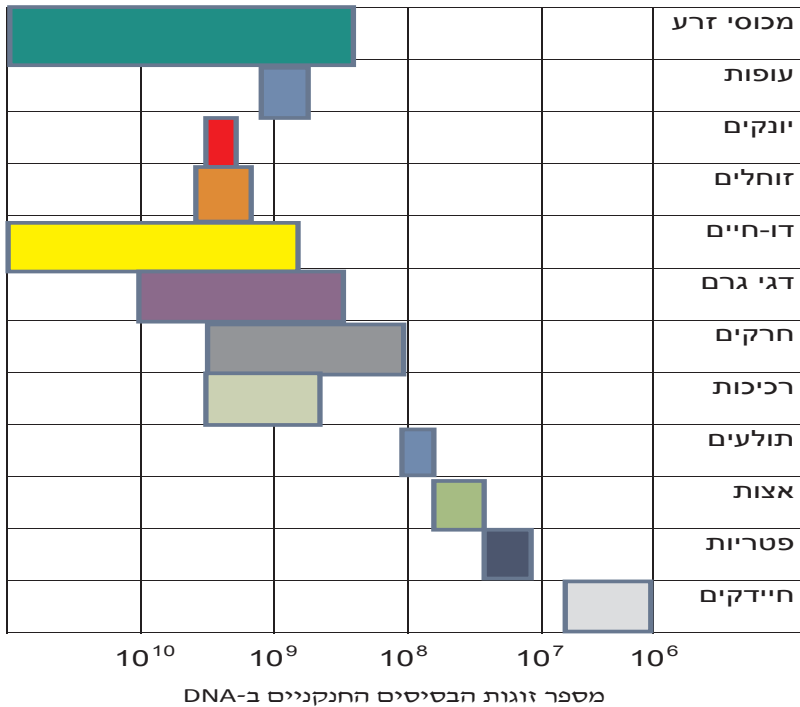
224	<b>14 תפוצת זרעים ופירות</b>
224	דרכי הפצה
224	זרעים הנפוצים על ידי טלטול הפרי
225	זרעים בעלי אמצעי תעופה, אנמוכוריה
225	זרעים בעלי אמצעי ציפה, הידרוכוריה
226	תפוצת זרעים ופירות על ידי בעלי חיים, זואוכוריה
227	יחידות הפצה המורכבות מחלקי פרי
227	מפרדת
227	מפרקת
228	יחידות תפוצה הבנויות מפרי אמתי שלם
228	פרי הנפוץ על ידי הרוח
228	פרי אמתי שלם ויחידות תפוצה הנפוצות על ידי בעלי חיים
229	יחידות תפוצה הכוללות חלקי עטיף
230	יחידות תפוצה המורכבות מתפרחות עסיסיות
231	יחידות תפוצה בדגניים
231	צמחים שאינם מפיצים
232	תפוצה על ידי הנצר כולו
234	<b>15 נביטה</b>
239	<b>16 הזדקנות ורקמת ניתוק</b>
245	<b>17 רשימת ספרות</b>
245	קיצורים
263	<b>18 רשימת מונחים</b>

ספר זה אינו עוד ספר בבוטניקה שמתאר את האנטומיה, המורפולוגיה והפיזיולוגיה של הצמח; הספר מתמקד בתהליכים שחלו בעולם הצומח ובמנגנונים שהתפתחו בו, במהלך האבולוציה, מאצות שחיו בים הקדום ועד לצמחי הזרע הגדלים ביבשה. מודגש בו המהפך שחל במחזורי החיים של הספורופיט והנבגים, הגמטופיט ותאי המין וכן בהומולוגיות של איברים ורקמות. מבחינה זו הספר הוא המשך של ספרי הקודם, "חשיבה יצירתית בהוראת מדעי הטבע" (זמסקי, 2015), שנועד להקל על הקורא את הבנת התהליכים שחלו במשך האבולוציה של הצמחים ומתקיימים היום, וכן לפקוח את עיניו ולשאול "איך לא חשבת על זה...". הספר עוסק אפוא במגוון נושאים בממלכת הצמחים (Plantae), הכוללת אצות, צמחי יבשה חסרי פרחים כמו טחביים, שרכניים וחשופי זרע, וצמחים בעלי פרחים (מכוסי הזרע).

עולמנו התברך במגוון עצום של צמחים. ישנם צמחים שגודלם פחות ממילימטר אחד, כמו האצה הירוקה כלמידומונס (*Chlamydomonas*), ועד לעצי אקליפטוס וסקוויה המתנשאים לגובה מאה מטרים ויותר. צמחים מצויים סביבנו בכל אשר נפנה. אנחנו נהנים להשקיף על נוף צמחים טבעי, גן צמחים מעוצב בידי אדם, להריח פרחים ולעטר בהם את ביתנו. אנחנו בונים בתים ורהיטים מעץ, מפיקים סיבי כותנה לביגוד וסיבי אגבה לחבלים. מחנים את המכונית בצלו של עץ, אוכלים ירקות, פירות, זרעים, גבעולים מעובים, פקעות ובצלים ושותים מיצים ויין. אנחנו מסבים לאכול אל שולחן עשוי מעץ, יושבים על כיסאות עץ, מדליקים נרות בעזרת גפרורים עשויים מעץ, כותבים על נייר שמקורו בעץ, חולצים פקק שמקורו בעץ, ועוד כהנה וכהנה. אנו נושמים חמצן שצמחים משחררים מהמים בתהליך הפוטוסינתזה. ואלה רק מעט ממה שאנו מקבלים כמוכּן מאליו. אנחנו מטפחים צמחים, מוקירים להם תודה, לעתים אף סוגדים להם, אך גם כורתים אותם. היריעה קצרה מלפרט את כל התועלות שאנו מפיקים מצמחים.

צמחים הם עולם מופלא, שונה מאוד מבעלי חיים. המטען הגנטי שלהם גדול מאוד, גדול יותר מאשר אצל מרבית האורגניזמים שעל פני כדור הארץ, ואף גדול יותר מאשר אצל רבים מבעלי החיים (איור 1.1). להבדלים בין הגנום של צמחים לגנום של בעלי חיים ראו Murat et al., 2012). לדוגמה, מספר הבסיסים בדנ"א (DNA) של הצמח בעל הגנום הגדול ביותר — *Paris japonica* — הוא 150Gb (Pellicer et al., 2010), ואילו מספר הבסיסים בדנ"א של אדם הוא "רק" 3.2Gb (Human Genome Project, 2013). יתר

על כן, צמחים רבים מכילים יותר משני מכלולים של גנים. חיתת הדורות ("חיטה קשה"), המשמשת להכנת פסטה, מכילה למשל ארבעה מכלולים של גנים (טטראפלוואידית) והחיטה שממנה מכינים את קמח הלחם מכילה שישה מכלולים של גנים (הכסאפלוואידית). מניחים שאבות מכוסי הזרע הכילו רק 12,000–14,000 גנים, אבל במהלך האבולוציה חל שכפול של גנים שהשתמרו והמספר עלה עד מעל ל-40,000 (Sterck et al., 2007).



1.1 גודל הגנום של אורגניזמים שונים מבוטא במספר הזוגות של הבסיסים החנקניים בדנ"א. לצמחים (מכוסי זרע) גנום גדול מאוד!

מדוע יש לצמחים מטען גדול יותר של דנ"א מאשר ליונקים רבים, חרקים, זוחלים ועופות? הרי הצמחים נטועים על מקומם ללא יכולת תנועה, אין להם שרירים, כנפיים, כלי דם, מערכת נשימה, מערכת עצבים ועוד מערכות רבות הנפוצות בבעלי חיים. התשובה מעניינת ביותר: כאשר לציפור או לחרק חם או קר, הם עפים ונוודים למקום אחר. כך גם יונקים, הם נעים ממקום למקום בחיפוש אחר מזון או תנאי מחיה טובים יותר. לצמחים לעומת זאת אין בררת תנועה, הם תקועים במקומם ואינם יכולים לנוע למקום נוח יותר. משערים שדווקא משום שאינם יכולים לברוח מסביבה לא מתאימה אל סביבה מתאימה, האבולוציה חננה אותם במספר גדול מאוד של גנים המקנים להם יכולת להתמודד ולהסתגל לחיים בתנאים קשים במקום שהם נטועים בו.

בניגוד לבעלי חיים, צמחים גדלים רק בקצוות, בקדקודי צמיחה. הם ניזונים באופן אוטוטרופי, כלומר מייצרים חומר אורגני (פחמימות) מפחמן דו-חמצני (CO<sub>2</sub>) ומים בעזרת אנרגיית אור ופיגמנטים פוטוסינתתיים. הצמחים הם המקור היחיד של החמצן על פני כדור הארץ. לפני שהתפתחו הצמחים באבולוציה, בתחילה כאצות ואחר כך כצמחי יבשה, הייתה אווירה מחזרת על פני כדור הארץ. נוכחות החמצן אפשרה את התפתחות הנשימה האירובית, נשימה בנוכחות חמצן, שתורמת לגוף את מרבית האנרגיה הנדרשת לתהליכים המטבוליים. מכאן ניתן להסיק שהופעת הצמחים באבולוציה של כדור הארץ גרמה למהפכה משמעותית ביותר בהתפתחות בעלי החיים והצמחים עצמם – בעלי חיים ניזונים ישירות מצמחים (herbivores) או טורפים (carnivores) בעלי חיים אחרים שניזונים מצמחים.

צמחים, בניגוד לבעלי חיים, הם בעלי דופן הנוצר מחוץ לקרום התא. הדופן עשויה מרשת של מיקרופיברילות של צלולוז, וביניהם מורכבות תרכובות של פקטין וליגנין. הם אוגרים עמילן באברונים המכונים כלורופלסטים ועמילופלסטים.

צמחים מציגים רב-גוניות גדולה מאוד ולכן מקובל למיין אותם (Classification) לקבוצות בתחום מדעי המכונה סיסטמטיקה (Systematics) או טקסונומיה (Taxonomy). שיטת המיון היא השיטה הבינומלית (system binomial nomenclature) והיא מבוססת על עבודותיו של החוקר השוודי קרולוס לינאוס (Linnaeus, 1753), הספר פורסם בשוודיה בשפה הלטינית. ברבות השנים יצאו מהדורות רבות נוספות). על פי שיטה זו, כל צמח מכונה בשני שמות, השם הראשון הוא שם הסוג (genus) והשם השני הוא שם המין (species). המין מוגדר כ"קבוצת אורגניזמים הדומים מאוד זה לזה ומסוגלים להפרות זה את זה ולתת צאצאים פוריים". לדוגמה, את המיון הסיסטמטי של המין "ורד הכלב" (*Rosa canina* L.), ניתן לתאר כך (לוח 1.2)

ממלכה Kingdom	צמחים
מערכה Division	טרקאופיטה (בעלי טרכאות)
מחלקה Class	מכוסי זרע
סדרה Order	ורדניים
משפחה Family	ורדיים
סוג Genus	ורד
מין Species	כלב
זן Variety	לוטננה

1.2 דוגמה למיון צמחים מממלכה עד זן.

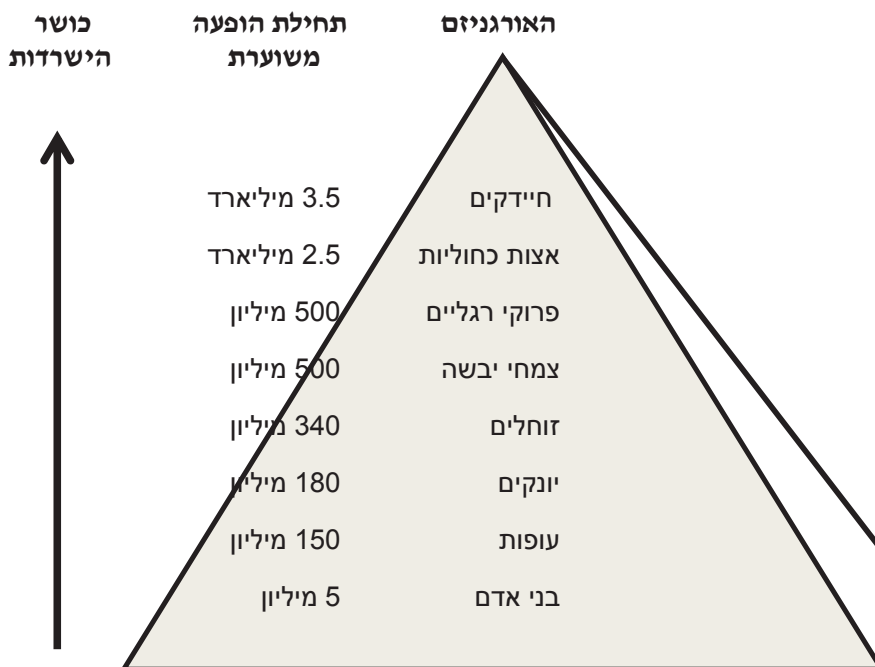
## מי הם האורגניזמים המפותחים ביותר ולמי מהם כושר שרידה גבוה ביותר?

יש הסבורים שהיונקים, ובראשם בני האדם, הם האורגניזמים המפותחים ביותר על פני כדור הארץ. אבל מהו "מפותח"? האם מפותח הוא מי שיודע לבנות חללית, או שמפותח הוא מי שישרוד על פני כדור הארץ במקרה של שואה עולמית? התפתחות הציוויליזציה של האדם הובילה אותו למאבק קיומי ולפיתוח אמצעים שיעזרו לו לשרוד בסביבתו. כדי לשרוד השתמש האדם בביגוד ובמחסה וגידל את מזונותיו. כאשר אלה סיפקו את צרכיו, החל האדם לפתח מכשירים לצורך הנאה, ולאחרונה – בעיקר מכשירים אלקטרוניים. אלברט איינשטיין ביטא זאת היטב באמרו (בתרגום חופשי): אני מפחד מהיום שהטכנולוגיה תגבר על האינטראקציה בין בני האדם ובעולם יקום דור של רפי שכל.

בתשובה לשאלה מיהו האורגניזם העליון ובניסוח אחר: מיהו בעל החיים המפותח ביותר שנמצא בראש הפירמידה של כלל האורגניזמים על פני כדור הארץ? יענו מרבית בני האדם באופן אינטואיטיבי – אנחנו! אנו מסתמכים על כך שהתברכנו בנפח המוח הגדול מכל בעלי החיים האחרים שעל פני כדור הארץ, ומניחים שיש בכוחנו לשרוד או להשמיד את כל מי שנחפוץ. יתר על כן, אנחנו היחידים מכל האורגניזמים המסוגלים לשאול את השאלה הזו! אבל על מה מבוססת הקביעה? האם על כך שהמין האנושי יכול, בעזרת כלי המשחית שהמציא, להשמיד את כל האחרים? האם אנו באמת יכולים להשמיד את כל האחרים? האם אנו יכולים להשמיד לחלוטין את החיידקים? את הפטריות? לאור התשובה השלילית לשאלות האחרונות, אולי יהיה נכון יותר לבחון את השאלה: מהו עליון? מנקודת מבט של הישרדות, ולנסח אותה באופן הבא: מי ישרוד על פני כדור הארץ במקרה של שואה גרעינית למשל, או פגיעה של מטאוריט? אם אנו מקבלים את כושר ההישרדות כקריטריון לשאלה מיהו האורגניזם העליון ומי נמצא בראש הפירמידה של האורגניזמים החיים על פני כדור ארץ, או אז נמצא מתאם מעניין בין אלה שהופיעו כאן ראשונים לבין אלה שאין ספק שישרדו כאן אחרינו (איור 1.3).

החלק העליון של הפירמידה מייצג את האורגניזמים הראשונים על פני כדור הארץ שהצליחו כבר בעבר לשרוד מאות מיליוני שנים ולרכוש מנגנוני הסתגלות מרשימים. יש המתעדים את החיידקים (*Bacteria*) כמי שהיו הראשונים שהופיעו על פני כדור הארץ לפני כ-3.5 מיליארד שנים. מתחת לחיידקים נמצאות האצות הכחוליות (*Cyanobacteria*), שהם תאים פרוקריוטיים (חסרי גרעין) כמו החיידקים אך מבצעים פוטוסינתזה ולכן ניתן לכנותם "אבות הצמחים". לאחר מכן פרוקי הרגליים (*Arthropoda*), צמחי יבשה (*Plantae*), זוחלים, יונקים קדומים, עופות ולבסוף אבותיהם של בני האדם (*Hominins*). הוותיקים מבין האורגניזמים על פני כדור הארץ הם גם השורדים האולטימטיביים. הם היו כאן לפנינו ויש לשער שיהיו כאן אחרינו.





1.3 היררכיה משוערת של מקצת האורגניזמים על פני כדור הארץ על ציר הזמן וכושר ההישרדות במצב קיצון. מסתבר שהראשונים שהופיעו הם גם האחרונים שישרדו.

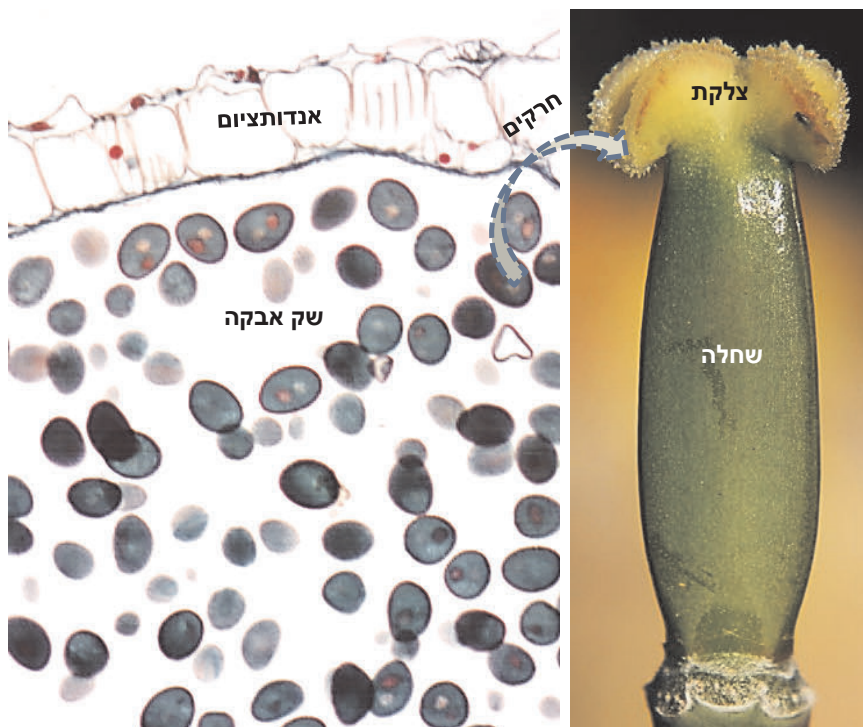
חיידיקים ואצות כחוליות מתקיימים בבתי גידול בתנאים קיצוניים ביותר, כגון קרחונים, גייזרים, מלחות ונפט. כך גם החזזיות, שבהן מתקיים שיתוף פעולה בין אצות לפטריות. ביכולת שלהם להתמודד עם תנאי סביבה קיצוניים הם הוכיחו את כושר ההסתגלות המדהים שלהם במשך מאות מיליוני שנות אבולוציה. נוסף על כך, יכולתם של החיידיקים להתחלק במהירות רבה, בערך כל 20 דקות, מבטיחה שגם אם ישרוד תא אחד בתנאים קיצוניים, בתוך זמן קצר הוא יעמיד מיליארדי צאצאים מותאמים לתנאי הסביבה החדשים, בדומה לעמידותם לאנטיביוטיקה.

נשוב לעניין השרידה. בני אדם אינם יכולים לשרוד במדבר החם או במדבר הקר ללא מים. לעומת זאת, חיידיקים, אצות כחוליות (בודדות או בצורת חזזיות), צמחים וגם יונקים שונים, ימשיכו להתקיים. מהי אם כן המסקנה, כאשר "מפותח" נשקל מנקודת ראות אובייקטיבית של כושר שרידה? האדם הוא באמת יצור מופלא ומפותח אבל מנקודת הראות של יכולת הישרדות, מה שנראה בעינינו כפרימיטיבי, למשל החיידיקים, הם אלה המפותחים ביותר.

בתוך התאים הפרימיטיביים, תחילה בתאים הפרוקריוטיים חסרי גרעין (חיידיקים ואצות כחוליות) ואחר כך בתאיתיים אויקריוטיים (בעלי גרעין), החלו להיווצר תהליכי נשימה אשר הקנו להם יתרונות רבים ביצירת אנרגיה תוך תאית. בתחילת האבולוציה של

## האבקה

**האבקה** (pollination) היא תהליך שבו מועברת אבקה מהמאבקים של הפרח אל הצלקת של העלי במכוסה הזרע (איור 13.1) ומשקי האבקה שבאצטרובל הזכרי ישירות אל הביציות שבאצטרובלים הנקביים בחשופי הזרע (איור 13.2). התוצאה של ההאבקה היא יצירת זרעים בחשופי הזרע וזרעים בתוך פירות במכוסה הזרע. ההאבקה יכולה להיות עצמית (self) או הודדית (outcrossing). צמחים בעלי האבקה עצמית שמניבה צאצאים הם בעלי "פוריות עצמית" (self fertile) ואילו צמחים שאינם יכולים להפרות את עצמם הם בעלי "עקרות עצמית" (self sterile) שמחייבת האבקה הודדית.



13.1 שחלה עם צלקת של צבעוני (מימין) ושק אבקה עם גרגרי אבקה בשלים (משמאל). גרגרי האבקה יועברו על ידי חרקים מהאבקנים אל הצלקת (חץ).



13.2 אצטרובל נקי צעיר של אורן (מימין) וגרגר אבקה בשל. האבקה נעשית על ידי רוח. הגרגרים נופלים בין קשקשי האצטרובל ונובטים בפתח הביצית.

במכוס היזרע, האבקה מוצלחת דורשת אינטראקציה בין גרגר האבקה לצלקת שבראש עמוד העלי. ישנם צמחים עם צלקות יבשות וישנם צמחים עם צלקות רטובות המכוסות בנוזל דביק שמופרש על ידי תאים בשטח הפנים של הצלקת כאשר היא מוכנה לקלוט אבקה. הנוזל הדביק מכיל אנזימים רבים, בעיקר פראוקסידאזות ואסטרזות (Dafni and Maues, 1998). בצלקות רטובות הגרגר פשוט נדבק אל הנוזל (Swanson et al., 2004). בצלקות יבשות, כמו בכרוב (*Brassica*), תאי הצלקת מכוסים בקוטיקולה ליפידית ועליה שכבה דקה של אנזימים בעלי פעילות של אסטרזות. ההדבקה של הגרגר אל הצלקת היבשה מותנית באינטראקציה בין השכבות החיצוניות של האקסינה של הגרגר לבין שכבת החלבון של הצלקת (Edlund et al., 2004).

במספר רב של צמחים נמצא שגרגרי האבקה המגיעים אל הצלקת משחררים סדרה גדולה של אנזימים, בעיקר carboxylic-ester hydrolases ו-cutinases, שנועדו לפרק את שכבת הקוטיין שעל דפנות תאי הצלקת (Shakya and Bhatla, 2010; Takakashi et al., 2010). כאשר הגרגר מצליח להמיס את הקוטיקולה, הנחשון חודר וצומח בחללים בין-תאיים שבין תאי הצלקת ולאורך עמוד העלי, ברקמה מיוחדת המכונה רקמה מעבירה (transmitting tissue). הנחשון מתקדם עד לחלל המגורה של השחלה שם מצויות הביציות ומגשש את דרכו באופן כמוטקטי אל פתח (הפומה) הביצית. בצמחים רבים עמוד העלי מלא תאים והרקמה המעבירה נמצאת במרכזו. בכמה משפחות (לדוגמה שושניים), בדרך כלל עמוד העלי חלול במרכזו (נראה כמשולש בחתך רוחב) והרקמה המעבירה מרפדת את החלל ולאורכה גדל הנחשון (איור 13.3). תאי הרקמה המעבירה מפרישים נוזל צמיג שלאורכו גדל הנחשון.