

תוכן העניינים

ט	תודות
1	הקדמה
	חלק א: ביולוגיה, אקולוגיה ואבולוציה
3	מהם עפצים ומי יוצר אותם?
4	כנימות יוצרות עפצים
5	האלות בעולם ובישראל: הצמחים שעליהם יוצרות הכנימות עפצים
7	מחקר כנימות העפצים בישראל
8	כנימות עפצים על אלות
12	מחזור חיי הכנימות
14	מילון מונחים הקשורים למחזור חיי הכנימות
20	יצירת העפצים והתפתחותם
25	תזונת הכנימות ורבייתן בעפץ
38	צפיפות העפצים
44	התנאים האביוטיים בעפץ
45	השפעת הכנימות על האלות
46	האם יצירת עפצים מקנה יתרון לצמח?
48	עפצי חיידקים מקבעי חנקן על שורשי קטניות
49	תחרות בין כנימות יוצרות עפצים
56	אויבים טבעיים
71	מנגנוני הגנה בעפצים
72	מי טורף עפצים כדוריים?
82	דיירי משנה בעפצים
84	שימוש בעפצי כנימות
85	עפצים בתרבות ובמסורת ישראל
86	קשרי מוצא אבולוציוניים (פילוגנטיים) בין הכנימות והאלות

90	אבולוציה של טיפוסים העפצים
92	מי קובע את תכונות העפץ?
92	חשיבות העפצים בהוראה ובמחקר
93	דברי סיכום

חלק ב: מדריך

95	מיני האלות בישראל
106	עפצי כנימות האלה בישראל
106	כנימות עפצים על אלת המסטיק
107	לא להתבלבל בזיהוי עפצים
110	כנימות עפצים על אלה ארץ ישראלית
120	כנימות עפצים על אלה אטלנטית

131	רשימת ספרות
-----	--------------------

145	מפתחות
145	מפתח נושאים
147	מפתח שמות עבריים של מיני וסוגי כנימות האלה בישראל

חלק א

ביולוגיה, אקולוגיה ואבולוציה

מהם עפצים ומי יוצר אותם?

עפץ הוא מבנה לא נורמלי של רקמה צמחית המתפתחת בהשראת חרקים ואורגניזמים שונים כגון וירוסים, חיידקים, פטריות, בעלי חיים חסרי חוליות ובעיקר פרוקי רגליים רבים. חרקים הם הבולטים והמגוונים ביותר מבין יוצרי העפצים: ידועים יותר מ-13,000 מיני חרקים יוצרי עפצים, אך רבים עדיין לא תוארו בספרות המדעית. להבדיל מעפצי חיידקים (ראו בהמשך), מנגנון יצירת העפצים על ידי חרקים אינו ידוע. חרקים, ובכללם הכנימות, ככל הנראה מחדירים לצמח חומרים שונים, המכונים אפקטורים (effectors), כחלבונים או מולקולות קטנות של RNA (או גורמים אחרים), ואלו משנים את המאזן ההורמונלי וההתפתחותי בו. כתוצאה מכך נוצר עפץ – מבנה השונה מהרקמה הצמחית שהייתה אמורה להתפתח באופן רגיל מבחינה אנטומית, כימית, פיזיולוגית ותפקודית (63, 73, 81, 138). עפצי חרקים עשויים להתפתח על כל אחד מאיברי הצמח, ובכלל זה שורשים, ענפים, פרחים ופירות, אך מרביתם נוצרים בעלים. התפתחות בתוך עפצים נחשבת לדרך האינטימית והמתחכמת ביותר שבה בעלי חיים ניזונים מצמחים. העפץ משמש מעין אינקובטור המספק לחרקים המתפתחים בתוכו מזון עשיר מבחינה איכותית וכמותית, ועשוי להגן עליהם מפני אויבים שונים וגורמי אקלים כטמפרטורות קיצוניות וקרינה (134, 149). חרקים מקבוצות רבות מסוגלים לגרום לצמחים ליצור עפצים, ובולטים ביניהם מינים מסדרות הדבוראים (Hymenoptera), הזובאים (Diptera), הפרפראים (Lepidoptera), החיפושיות (Coleoptera) ושוני-הכנף (Hemiptera). מאובנים של עפצי חרקים על שרכים נמצאו כבר בתקופת הפחם, לפני יותר מ-300 מיליון שנים. היכולת להשרות יצירת עפצים התפתחה באופן בלתי תלוי, פעמים רבות גם בתוך אותה משפחת חרקים מסוימת, והיא מלמדת שהעפצים מקנים יתרונות משמעותיים ליוצרים אותם. עפצי חרקים עלולים לפגוע קשות בצמח, אך במרבית המקרים הנזק שולי בלבד.

יש המתייחסים בטעות לעפצים כאל גידולים סרטניים. מקור הבלבול בעפצים הנוצרים על ידי חיידקי אגרובקטריום (*Agrobacterium*) הקרויים גם עפצי כתר. לעפצי

כתר מבנה "פרוע" לא מוגדר, ורמות התמיינות ובקרה נמוכות יחסית, המזכירות גידול סרטני, הפוגע מאוד בצמח. הרקמה הצמחית מייצרת עפץ המספק חומרי מזון הדרושים לחיידקים. מנגנון יצירת העפצים על ידי חיידקי אגרובקטריום ידוע היטב, והוא משמש כלי חשוב בהנדסה גנטית ובביוטכנולוגיה בהעברת גנים בין אורגניזמים שונים (124). באגרובקטריום יש פלסמיד (מקטע DNA מעגלי) העובר מהחיידק לצמח. הפלסמיד נושא גנים המקודדים ליצירת ההורמונים אוקסין וציטוקינין האחראים על קצב חלוקת התאים והתמיינות הרקמות בצמח. גנים אלה משתלבים ב-DNA של התא הצמחי, וביטוי המוגבר בצמח גורם לחלוקת תאים מהירה, פחות מבוקרת ואחידה, וליצירת עפץ בדומה לגידול סרטני. עפצי חרקים שונים לחלוטין: הם ספציפיים ובעלי רמת התמיינות קבועה, אחידה ומבוקרת.

בדרך כלל היחסים בין חרקים יוצרי עפצים לצמח אינטימיים מאוד: מין חרק מסוים יוצר עפץ טיפוסי על איבר צמחי מסוים, במין צמח יחיד או בכמה מינים קרובים. לעתים קל יותר לזהות את מין הצמח בשדה על פי העפץ האופייני המתפתח עליו. מכיוון שצורת העפץ אופיינית למין החרק המתפתח בו, אקולוגים מתייחסים אליו כאל "הפנוטיפ המורחב" של החרק היוצר אותו (70). במילים אחרות, התכונות הגנטיות של החרק באות לידי ביטוי ממשי (פנוטיפ) ברקמת הצמח. למרות זאת אין ספק שגם הצמח עצמו משפיע על תכונות רבות של העפץ.

קבוצות מסוימות של חרקים יוצרי עפצים נקשרו אקולוגית ואבולוציונית לקבוצות צמחים מוגדרות. קשר זה בא לידי ביטוי בשפע של חרקים יוצרי עפצים בעלי מוצא משותף שעברו התמיינות מואצת על מין או סוג צמח מסוים, או על צמחים הקרובים להם באותה משפחה. המגוון הרחב של מיני צרעות יוצרות עפצים (צרעפצייתים, Cynipidae), למשל, בולט על עצי אלון בארץ ובעולם, ומגוון יתושי עפצים (יתוצים, Cecidomyiidae) – על צמחים ממשפחת הסלקיים והמורכבים (71, 146) ועוד. ספר זה מתמקד בעפצים הנוצרים על ידי כנימות עלה (Aphididae) על אלות (*Pistacia*), להלן כנימות האֵלָה.

כנימות יוצרות עפצים

ההגדרה והמיון של מיליוני החרקים עלי אדמות מציבים אתגר קשה בפני האנטומולוגים (חוקרי חרקים). הנושא דינמי והמינוח בעברית אינו מספק. כנימות האֵלָה הן שבט קטן בסדרת שוֹנֵי-כָּנָף (טבלה 1). סדרה זו מורכבת מחרקים בעלי גלגול חסר (ללא שלב גולם) וגפיי פה דמויי קשית מחודדת המותאמים לשאוב מזון נוזלי מצמח או מטרף. הסדרה כוללת קבוצות מגוונות של חרקים, חלקם בעלי חשיבות כלכלית ואקולוגית רבה, כגון פשפשים, פסילות, ציקדות וכנימות למיניהן. תת-סדרת הכנימות כוללת אלפי חרקים צמחוניים וקטני ממדים, כגון כנימות עלה, כנימות מגן, כנימות עש ועוד; חלקם

נחשבים למזיקים קשים ביותר בחקלאות. במשפחת כנימות העלה ידועים כ-5,000 מינים, מרביתם (90%) אינם יוצרים עפצים. השלב הצעיר של חרקים בעלי גלגול חסר מכונה נימפה. הנימפה של כנימות עוברת ארבע דרגות צעירות עד להתנשלותה הסופית והגעתה לדרגת בוגר. הכנימות מתרבות במהירות על ידי השרצה במושבות צפופות. מיון כנימות בעייתי במיוחד משום שדורות שונים באותו המין נראים אחרת לחלוטין, למשל עם כנפיים ובלעדיהן. מרבית עפצי הכנימות בעולם נוצרים על ידי מינים השייכים לשתי תת-משפחות: Eriosomatinae ו-Hormaphidinae. כל אחת מהן מחולקת לשבטים שלכל אחד מהם זיקה ברורה לצמחים מסוימים (161). כנימות האֵלָה (שבט ה-Fordini) מסווגות כיום בשני תת-שבטים היוצרים עפצים בישראל: Fordina ו-Baizongiina. עם שבט ה-Fordini נמנות גם כנימות שאינן נמצאות בישראל, כמו למשל מינים בסוג *Melaphis* היוצרים עפצים על אוג (משפחת האלתיים). חשוב להזכיר כנימות בסוג *Pemphigus* (שבט ה-Pemphigini), היוצרות עפצים על עצי צפצפה, שמין אחד שלו מצוי גם בישראל (58, 159, ראו עמוד 109).

טבלה 1: המיון של כנימות האֵלָה בתוך מחלקת החרקים

סדרה	תת-סדרה	משפחה	תת-משפחה	שבט	תת-שבט
שׁוֹנֵי-כַּנְף	כנימות	כנימות עלה		כנימות האֵלָה	
Hemiptera	Sternorrhyncha	Aphididae	Eriosomatinae	Fordini	Fordina & Baizongiina

האלות בעולם ובישראל: הצמחים שעליהם יוצרות הכנימות עפצים

הסוג אֵלָה (*Pistacia*) כולל כמה מיני עצים ושיחים הנמנים עם משפחת האלתיים (Anacardiaceae), שאליה משתייכים צמחים מוכרים כאוג, פלפלון, קשיו ומנגו. אף שהסוג כולל כאחד-עשר מינים בלבד, הגדרת המינים עלולה להיות בעייתית משום שקיימים בני מכלוא ווריאנטים שונים. התפוצה הטבעית משתרעת על פני אזורים נרחבים במזרח אסיה ובמרכזה, סביב אגן הים התיכון ואף באמריקה (דרום ארצות הברית ומקסיקו). האלה האתיופית (*P. aethiopica*) גדלה במזרח אפריקה (181). חלק מהמינים, ובכללם המינים בישראל, דומיננטיים בבית גידולם, ויש להם ערך אקולוגי וכלכלי רב. הסוג אֵלָה הוא דו-ביתי, מואבק רוח, ואת פירותיו העסיסיים, אך לא מתוקים, אוכלות

בעיקר ציפורים המפזרות את הזרעים במרחב. העלים מורכבים, והם נושאים, גם באותו ענף, מספר משתנה של עלעלים. המין התרבותי הידוע ביותר הוא אלת הבֶּטְנָה (*P. vera*), שפירותיה מוכרים כפיסטוק. הפירות הקלויים נאכלים, ושמן איכותי הופק מהם בעבר באופן מסחרי. בשל ההרכב הכימי של האלות (ראו בהמשך על ההרכב הכימי של אלות ועפצים והשימושים בהם) חלקי הצמח או חומרים המופקים ממנו משמשים בעיבוד עורות, בצביעה וברפואה עממית. במקומות שונים בעולם נהוג לחרוץ גזעי אלות ולאסוף את השֶׁרֶף (resin), אותו נוזל הגנה צמיגי המופרש מהצמח לאחר פגיעה, המשמש להכנת בשמים, תרופות ותוספי מזון (18, 25, 27, 82). בישראל, בירדן ובמצרים נגזרים שמות של אתרים, הרים וואדיות רבים מהשם אֵלֶה או בטמה (מערבית), כדוגמת אלבטמיה, עמק האלה, אילות, אילת, אום בוטמה, ואדי בוטם ועוד. גם בתורכיה, באיראן ובסביבה שמות אתרים רבים קשורים לשם המקומי של האלות, ועצים גדולים ומרשימים במיוחד נחשבים מקודשים (9, 15, 18, 99). עצי אֵלֶה מוזכרים לרוב במקורות היהודיים, והם נטועים עמוק בנוף הטבעי, האנושי והתרבותי של ארץ ישראל (תמונה 2).



תמונה 2: אלה אטלנטית "מקודשת" סמוך לציון קבר רבי טרפון בקדיא.

בישראל גדלים באופן טבעי ארבעה מיני אלות, שלושה מהם נושאים עפצים: אלת המסטיק (*P. lentiscus*), אלה ארץ ישראלית (*P. palaestina*) ואלה אטלנטית (*P. atlantica*), ואלת הכלאיים (*P. saportae*) חסרת העפצים. אלת הבֶּטְנָה (פיסטוק) ניטעה בעבר כחלק מניסיון לגידול מסחרי בישראל, אך בארץ היא אינה נושאת עפצים (תמונה 3). האלה הפרסית (חיג'וֹק) אינה גדלה בישראל באופן טבעי, אך היא נמצאת במדינות שכנות (בסיני ובאדום) ומתפתחים עליה עפצי כנימות שונים. מידע נוסף על מיני האלות בארץ מובא במדריך בחלקו השני של הספר.