היפותזת אסימטריות האור ודחיקה תחרותית של צמחים בעקבות דישון: תוצאות מניסוי בגן לאומי בית גוברין

ניב דה מלאך, האוניברסיטה העברית בירושלים. nivdemalach@gmail.com

תוספת חנקן למערכות טבעיות היא אחד האיומים הגדולים על מגוון מינים ברחבי העולם. בניסוי שדה בבית גוברין נבחנה "היפותזת אסימטריות האור", שהיא אחת ההשערות הנפוצות המסבירות דחיקה תחרותית בעקבות תוספת דישון. מערכת הניסוי כללה מדידות אור בגבהים שונים ומניפולציות של סילוק מתחרים לכימות עוצמת התחרות. תוצאות הניסוי תומכות בהיפותזה ומראות שאסימטריה בתחרות על האור (שוני בקליטת אור בין צמחים גדולים וקטנים) היא הגורם המרכזי לדחיקה תחרותית ולירידה בעושר המינים בעקבות דישון.

הכתבה מבוססת על המאמר:

DeMalach, N., Zaady, E. & Kadmon, R. Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. *Ecology Letters*, 1:60-69 (2017). http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ele.12706/abstract

---

מבוא

חנקן הוא מינרל חיוני לצמחים אשר מגביל את קצב גידול הצומח ברוב המערכות היבשתיות ברחבי העולם [1, 2]. במאה השנים האחרונות, האדם שינה את מחזור החנקן הטבעי וגרם לעלייה בזמינות החנקן במגוון מערכות אקולוגיות [1]. תרכובות חנקן מגיעות לאטמוספירה כתוצר לוואי של תהליכים תעשייתים או לאחר התאדות דשנים באזורים חקלאיים. התרכובות מגיעות מהאטמוספירה אל הקרקע באמצעות משקעים או שקיעת אבק וכך מגדילות את זמינות החנקן במערכות טבעיות [1, 3]
כבר בראשית המאה ה-20 התגלה שתוספת חנקן יכולה לגרום לירידה בעושר המינים

(מספר המינים ליחידת שטח) באזורים עשבוניים בבריטניה[4]. מאז הצטברו עדויות רבות ברחבי העולם שדישון חנקני מוריד את עושר המינים במגוון רחב של מערכות אקולוגיות [2, 5-7]. בעשרות השנים האחרונות, חוקרים רבים עסקו בשאלה מדוע כאשר זמינות החנקן (או משאבי קרקע אחרים) גבוהה – עושר המינים נמוך? לאורך השנים הוצעו לשאלה זו תשובות מגוונות, חלק מהן מבוססות על אינטואיציה של אנשי שדה, ואחרות הנשענות על תיאוריות רחבות יותר ו/או מתבססות על מודלים מתמטיים [6, 8-11].

אחת ההשערות הנפוצות, "היפותזת אסימטריות האור" הועלתה לראשונה בראשית שנות השבעים ע"י החוקר הבריטי ניומן [12] ובהמשך פותחה ע"י חוקרים נוספים [13, 14]. על פי השערה זו, בתנאי דישון נעלם כמעט המחסור במינרלים ועל כן התחרות בין הצמחים מתמקדת בעיקר בקליטת אור הדרוש לתהליך הפוטוסינתזה. בניגוד לתחרות על משאבי הקרקע המאופיינת ב"סימטריות גודל" כלומר קליטה של כמות שווה של משאבים עבור צמחים בגדלים שונים (לדוגמה צמח גדול פי שתיים מהמתחרה שלו יקלוט כמות גדולה פי שתיים של משאב, ולכן כמות שווה של משאב עבור יחידת ביומסה), תחרות על אור מאופיינת ב"אסימטריות גודל", מצב בו צמחים גדולים קולטים כמויות לא פרופורציונליות של משאבים ביחס לצמחים קטנים (לדוגמה צמח הגדול פי שתיים מהמתחרה שלו יקלוט כמות משאב גדולה פי ארבע ולכן יקלוט יותר אור ליחידת ביומסה).

היפותזת אסימטריות האור מציעה את רצף התהליכים הבא: (1) דישון מגדיל את האסימטריות בקליטת האור, (2) האסימטריות בקליטת האור מגדילה את עוצמת ההשפעה התחרותית של מינים גדולים (3) דחיקה תחרותית של מינים קטנים מוליכה לירידה בעושר המינים. למרות הפופולאריות הגבוהה של היפותזת אסימטריות האור, הלוגיקה שלה לא נתמכה על ידי מודל מתמטי. לכן, פיתחנו מודל שבוחן את ההשערה באמצעות סימולצית מחשב בה מינים שונים של צמחים מתחרים על משאבי קרקע (חנקן) ואור. המודל הראה שאסימטריות גודל בקליטת אור היא תנאי מספיק והכרחי לירידה בעושר המינים בתנאים של רמה גבוהה של משאבי קרקע [15]. אך לא די במודל תיאורטי, בכדי לבחון את הניבוי של המודל באופן אמפירי בנינו מערכת ניסויית בגן לאומי בית גוברין (חלק ממערך מחקר ארוך טווח של פרופ' רונן קדמון, בתמיכת רשות הטבע והגנים).

מערך הניסוי

הניסוי בדק את ההשפעה של דישון חנקני (אוריאה בכמות של 10 גרם חנקן למ"ר) שניתן בשנים 2013/2014-2014/2015 ב-80 חלקות של 2×2 מ"ר (איורים 2,1). הניסוי נערך בשני בתי גידול שונים: עמק המאופיין בקרקע עמוקה, ייצרנות גבוהה ומגוון נמוך – מול

מדרון שמאופיין בקרקע רדודה, ייצרנות נמוכה ומגוון גבוה. הצומח השולט באזור הוא בעיקר חד-שנתי. המינים הנפוצים ביותר באזור הם דגנים גבוהים (**שעורת התבור** ו**שיבולת-שועל נפוצה**) אך עיקר המגוון במערכת הוא של מינים רחבי עלים הכוללים פרפרניים מקבעי חנקן (מיני שונים של **תלתן, אספסת, קדד, טופח, אפון** ו**ביקיה**), מינים בעלי שושנת עלים (למשל **כוכבן מצוי, שופרית כרתית**, מיני **ניסנית**, **לפתית מצויה, חרחבינה מכחילה, מצלתיים מצויים, דרדר גדול-פרחים,** מיני **לחך**) ומינים נוספים (למשל **מרגנית השדה, קחוון חברוני, דמומית קטנת-פרי, מיני חלבלוב,** מיני **פשתה**). כמו כן בשטח פזורים גם מעט מינים רב שנתיים, רובם גיאופיטים (**כלנית מצויה**, **איריס ארץ-ישראלי נורית אסיה, זהבית השלוחות, שום האבקנים, נץ-חלב הררי, בן-חצב סתווני, דבורנית צהובה**).



איור 1. אסימטריות האור ודחיקה תחרותית של צמחים – מערכת הניסוי בבית גוברין.
צילום: אייל בן חור ©

ניסויים קודמים באזור הראו שדגניים גבוהים (**שעורת התבור** ו**שיבולת-שועל נפוצה**) מסוגלים לדחוק תחרותית את כל שאר המינים [16, 17] . לכן לכל אחת מהחלקות

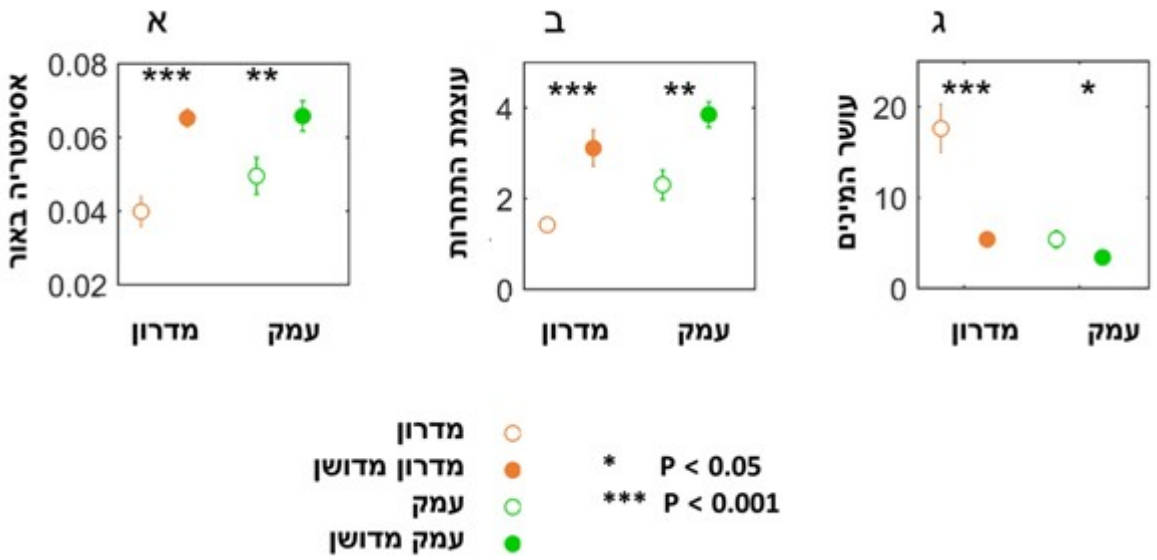
ה"ביקורת" הייתה חלקה מזווגת (חלקה קרובה המאופיינת בתנאים דומים) שבה התבצעה מניפולציה של סילוק הדגניים בעזרת ריסוס סלקטיבי לאחר הנביטה בחודש דצמבר (איור 2). השוואה בין הביומסה של רחבי עלים בחלקה ללא ריסוס ביחס לחלקה המרוססת המזווגת לה, מאפשרת לאמוד את עוצמת התחרות (המוגדרת כלוגריתם היחס בין ביומסת רחבי- עלים ללא תחרות בין ביומסת רחבי-עלים בטיפול הביקורת). במהלך עונת הגידול נערכו מדידות אור בגבהים שונים מעל פני הקרקע לשם הכימות של רמת האסימטריות בקליטת האור. ככל שהשוני בקליטת האור בין מינים נמוכים וגבוהים גדול יותר, כך האסימטריות גבוהה יותר (כימות האסימטריות נעשה באמצעות אומדן של השיפוע של עוצמת האור כפונקציה של הגובה בכל אחת מהחלקות). בסוף מרץ (שיא הביומסה) נאספו כ-4 דגימות צומח שנקצרו משטחי מדגם של 20×20 ס"מ מכל חלקה ובכל אחת מהן נרשמו במעבדה מיני הצמחים (הניתוח הסטטיסטי התבסס רק על המינים החד שנתיים שצפויים להגיב לרמת האסימטריה ועוצמת התחרות שנמדדה באותה שנה).



איור 2. חלקות הניסוי. צילמה: הילה גיל ©
מימין – חלקה מדושנת; במרכז – חלקה מרוססת; משמאל – חלקת ביקורת
להגדלה – לחצו על התמונות

תוצאות ודיון

דישון הגדיל את האסימטריות בקליטת האור בעמק ובמדרון (איור 3א). כמו כן, דישון הגדיל את עוצמת התחרות (איור 3ב) ובמקביל הקטין את עושר המינים (איור 3ג) בשני בתי הגידול בהתאם להיפותזת האסימטריות . כמו כן, הבדלים טבעיים בין בתי הגידול התאימו גם הם להיפותזה, מצאנו שבמדרון שמתאפיין בקרקע רדודה (זמינות נמוכה של משאבים) אסימטריה נמוכה יותר, עוצמת תחרות נמוכה יותר ועושר מינים גבוהה (איור 2). השתמשנו במודל משוואות מבניות המאפשר להעריך את ההשפעה הסיבתית של גורמים שונים על עושר המינים [18]. המודל הראה שרוב הירידה בעושר המינים נבעה מעלייה באסימטריות של קליטת האור (גודל אפקט של 0.51) בעוד שלתהליכים אחרים (למשל תחרות בקרקע, שינויים כימיים בקרקע וכו...) חשיבות משנית בלבד (גודל אפקט של 0.16).



איור 3: השפעת דישון חנקני בשני בתי הגידול (עמק ומדרון) על חברת הצומח (קווי שגיאה מייצגים שגיאות תקן). (א) אסימטרית גודל בקליטת האור, שיפוע העלייה בעוצמת האור (PAR בסקאלה לוגריתמית) כפונקציה של גובה מעלל הקרקע (ס"מ) (ב) עוצמת התחרות (לוגריתם היחס בין הביומסה של רחבי עלים ללא תחרות והביומסה של רחבי עלים תחת תחרות עם דגנים) (ג) עושר המינים. השפעת הדישון נבחנה באמצעות מבחן t (חד כיווני).

מדובר בתמיכה האמפירית הראשונה להיפותזה שהוצעה בשנות ה-70 המסבירה את אחד הדגמים הנפוצים בעולם. ברם, עדיין לא ברור האם המנגנון שנתמך בניסוי בבית גוברין הוא המנגנון העיקרי גם במקומות אחרים מפני שאף מחקר קודם לא כימת את רמת האסימטריות. על כן, דרושים מחקרים נוספים במקומות שונים על מנת לבחון את הניבויים של המודל במערכות בעלות אופי שונה. כמו כן, ראוי לציין שתוצאות הניסוי מראות שאסימטריות היא המנגנון העיקרי אבל לא היחיד הגורם לדחיקת מינים, מחקרים נוספים דרושים על מנת להבין את האינטראקציות בין תחרות על אור לבין השפעות נוספות של דישון חנקני כגון עלייה בחומציות הקרקע[19], והגדלת התחרות על מים[20].

ספרות:

Vitousek PM Aber JD Howarth RW Likens GE et al. 1997 Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. Ecological Applications.7(3): 737-50.

Bobbink R Hicks K Galloway J Spranger T et al. 2010 Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. Ecological Applications. 20(1): 30-59.

Fowler D Pyle JA Raven JA and Sutton MA 2013 The global nitrogen cycle in the twenty-first century: introduction. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences. 368 (1621).

Silvertown J Poulton P Johnston E Edwards G et al. 2006 The Park Grass Experiment 1856-2006: Its contribution to ecology. Journal of Ecology.;94(4): 801-14.

Harpole WS Sullivan LL Lind EM Firn J et al. 2016 Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. Nature. 537(7618): 93-6.

Huston MA 1994 Biological diversity: the coexistence of species: Cambridge University Press;.

Crawley MJ Johnston AE Silvertown J Dodd M et al. 2005 Determinants of species richness in the park grass experiment. American Naturalist.165(2): 179-92.

Kondoh M 2001 Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. 268(1464): 269-71.

Tilman D 1982 Resource competition and community structure. Monographs in population biology. 17: 1-296.

Grime JP 1973 Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature. 242(5396): 344-7.

Huston MA and Deangelis DL 1994 Competition and coexistence – the

effects of resource transport and supply rates. American Naturalist. 144(6): 954-77.

Newman EI 1973 Competition and diversity in herbaceous vegetation. Nature. 244(5414): 310.

Lamb EG Kembel SW and Cahill JF 2009 Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. Journal of Ecology. 97(1): 155-63.

Lepš J 1999 Nutrient status disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. Journal of Vegetation Science. 10: 219-30.

DeMalach NE Zaady J Weiner and Kadmon R 2016 Size asymmetry of resource competition and the structure of plant communities. Journal of Ecology 104: 899-910.

Segre H DeMalach N Henkin Z and Kadmon R 2016 Quantifying Competitive Exclusion and Competitive Release in Ecological Communities: A Conceptual Framework and a Case Study. PloS one **11**:e0160798.

Segre H Ron R De Malach N Henkin Z et al. 2014 Competitive exclusion, beta diversity, and deterministic vs. stochastic drivers of community assembly. Ecology letters. 17(11): 1400-148.

Grace JB Anderson TM Olff H and Scheiner SM 2010 On the specification of structural equation models for ecological systems. Ecological Monographs. 80(1): 67-87.

Clark CM Cleland EE Collins SL Fargione JE et al. 2007 Environmental and plant community determinants of species loss following nitrogen

enrichment. Ecology Letters. 10(7): 596-607.

Goldberg D and Novoplansky A 1997 On the relative importance of competition in unproductive environments. Journal of Ecology. 85(4): 409-18.

==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

ציטוט: דה-מלאך נ 2017 היפותזת אסימטריות האור ודחיקה תחרותית של צמחים בעקבות דישון: תוצאות מניסוי בגן לאומי בית גוברין, כתב-עת "כלנית" מספר 4.

היפותזת אסימטריות האור ודחיקה תחרותית של צמחים בעקבות דישון: תוצאות מניסוי בגן לאומי בית גוברין