

אוכלי-עשב (הרביורים) וצמחים: מלחמה והתאמה

עמנואל נוי-מאיר

צמחים והרביורים - דרכים לדו-קיום

כמעט בכל מקום בטבע שבו גדלים צמחים, ישנם בו גם בעלי-חיים האוכלים אותם. בעלי-חיים הניזונים מצמחים קרויים "הרביורים". הרביורים אמיתיים אינם יכולים להתקיים ולהתרבות אלא על-ידי אכילה מתמדת של מזון צמחי. מאידך, הצמחים, בניגוד לבעלי-החיים שיכולים להמלט מטורפיהם, אינם יכולים לברוח מאוכליהם. לכאורה אפשר היה לצפות שבכל מקום בו מצויים יחד צמחים והרביורים מתאימים יתרחשו התהליכים הבאים:

- א. כל עוד יש צמחים, בעלי-החיים ימצאו ויאכלו אותם;
- ב. אוכלוסיות הרביורים יתרבו ואכילת הצמחים תוגבר עוד ועוד;
- ג. בלחץ האכילה המוגבר ייכחדו הצמחים;
- ד. מאחר שנכחדו מקורות המזון שלהם, יגוועו וייכחדו גם הרביורים.

למעשה, תופעה כזאת של התמוטטות מוחלטת והכחדה של מערכת צמח-הרביור נראית בטבע רק לעיתים רחוקות. לרוב אפשר לראות שמיני צמחים ומיני בעלי-חיים האוכלים אותם, מתקיימים יחד באותו מקום במשך תקופות ארוכות מאוד. מדוע, איפוא, אין החיות הצמחוניות מכחידות את הצמחים?

התסריט הנאיבי שפתחנו בו אינו לוקח בחשבון שתי עובדות עיקריות:

- א. אמנם צמחים אינם יכולים לברוח מאוכליהם, אך לכל צמח כפרט יש כושר גדול של צמיחה ושל התחדשות שמאפשר לו לתקן ולפצות על נזקים שנגרמו על-ידי הרביורים. בנוסף לכך, באוכלוסיה של צמחים יש בדרך כלל מאגר גדול של זרעים, או פקעות שממנו היא יכולה להתחדש כאשר חלק מהצמחים באוכלוסיה חוסל על-ידי אכילה.

* הרביורים - Herbivores הם בעלי-חיים האוכלים מזון צמחוני. בעברית אין לכך מושג מתאים שכן המושג "צמחוניים" ניתן לאנשים שאינם אוכלים בשר. יש הקוראים להם "אוכלי עשב", אולם גם זה מושג בלתי מתאים, שכן עשב מיוחס בעיקר לצומח עשבוני בלתי מעוצה. בהתאם לכך מעדיף המחבר בשלב זה להשתמש במושג הלועזי הרביורים.

ב. כאשר המזון הצמחי נעשה דליל, אוכלי העשב אינם מסוגלים עוד למצוא מזון לשובע. במצב של תת-תזונה יש ירידה בריבוי האוכלוסיה ותמותה מוגברת, בעיקר של צעירים. לכן אפשר לצפות לשני תסריטים אלטרנטיביים במפגש של צמחים עם אוכליהם:

א. כמות הצומח וקצב הריבוי של אוכלי-הצמחים הולכים ופוחתים יחד. לפני שהצומח נכחד נוצר שיווי-משקל יציב: בכל תקופת זמן, צמיחת ההתחדשות של הצומח שווה לצומח הנאכל ומאזנת אותו, והריבוי של אוכלוסית ההרביורים שווה לתמותה ומאזן אותה.

ב. נוצרות תנודות מחזוריות בכמות הצומח והאוכלוסיות אוכלי העשב. בכל מחזור יש תקופה של התפרצות אוכלוסית הרביורים ודיכוי חזק של הצומח, אך לפני שהצומח נכחד יש התמוטטות של אוכלוסית ההרביורים והתחדשות חזקה של הצומח. כך יש לנו אפשרות להסביר דו-קיום בטבע של צמחים ואוכליהם לתקופות ארוכות, אם במצב של מאזן יציב או במצב של תנודות מחזוריות החוזרות על עצמן בעקביות.

הבסיס להסבר הוא, שכאשר הצומח מדוכא על-ידי אכילה, נכנסים לפעולה תהליכים חזקים הן בצמחים והן בבעלי-חיים הפועלים בכיוון מנוגד ומונעים הכחדה מוחלטת. לפי הסבר זה היינו מצפים שכאשר יש בטבע דו-קיום של צמחים ושל אוכליהם הרי במשך כל הזמן או לפחות במשך תקופות ארוכות בכל מחזור נוכל לראות מצב כזה: יש בשטח די מעט חומר צמחי ירוק (ביוםמה). רוב הייצור הצמחי (תוספת הצמיחה) נאכל על-ידי ההרביורים בעודו ירוק. ההרביורים אינם שבעים וההתרבות שלהם מוגבלת על-ידי מצב התזונה.

יש מצבים בטבע בהם התאור הזה יכול להתאים: פלנקטון באגמים דלי מינרלים, צומח עשבוני במצב של רעיית-יתר על-ידי יונקים, חרקים "מזיקים" בתקופה של התפרצות. אבל בהרבה מקרים אחרים נראה לעין שצמחים ואוכליהם מתקיימים יחד כאשר יש בשטח כמות גדולה של חומר ירוק, ורק חלק קטן של הייצור הצמחי השנתי (5% עד 15%) נאכל על-ידי הרביורים בעודו ירוק.

"מירנוץ החימוש" בין צמחים לאוכליהם

"העולם הוא ירוק" טענו האקולוגים הרסטון, סמית וסלובודקין (1960), והציעו הסבר לתופעה זו. למעשה יש שני הסברים אפשריים:

א. אוכלוסיות ההרביורים מווסתות ומוגבלות על-ידי הטורפים שלהם, ולכן אינן מסוגלות אף פעם להתרבות לדרגה כזאת שיצליחו להשתלט על שפע המזון הצמחי. הסבר זה, שהוצע על-ידי הרסטון וחבריו, תופס במצבים רבים בטבע, אך במקרים רבים אחרים גם הוא איננו סביר.

ב. במהלך האבולוציה פיתחו הצמחים התאמות מיוחדות, שמאפשרות להם למנוע או להקטין את הנזק מאכילתם.

אפשר לחלק את ההתאמות לשתי קבוצות:

א. התחמקות מטריפה: צמחים שיש להם צמיחה מהירה ומחזור חיים קצר, באופן שבעלי-חיים אינם מספיקים לאכול אלא חלק קטן מהחומר הצמחי בעודו ירוק. לכן האכילה כמעט שאינה משפיעה על ייצור של זרעים ושל אברי רבייה וגטטיביים. בקבוצה זו כלולים בעיקר חד-שנתיים ורב-שנתיים עשבוניים בעלי עונת צמיחה קצרה.

ב. התגוננות מטריפה באמצעים פיזיים או כימיים. כבר מזמן מקובל שתופעת הקוצניות בצמחים היא תכונה שהתפתחה כהגנה נגד בעלי-חיים. מזמן ידוע גם שצמחים מייצרים מגוון עצום של חומרים שאין להם תפקוד ברור במטבוליזם ובפיזיולוגיה של הצמח, לכן נחשבו לתוצרי לוואי ונקראו "חומרים משניים". לרובם יש השפעה על הפיזיולוגיה של בע"ח ולכן שימשו ומשמשים כתרופות, סמים ורעלים. היום ברור שלחומרים אלה יש תפקוד חשוב בהגנת הצמח מפני בע"ח שרוצים לאכלו - הגנה כימית - מקובל לחשוב שכך התפתחו חומרים אלה באבולוציה של עולם הצמחים.

הבעיה שמתעוררת עם הסבר זה היא, שיש תצפיות רבות בטבע המראות כי אמצעי הגנה אלה, כקוצים ורעלים, אינם תמיד יעילים: גם צמחים קוצניים מאוד נאכלים לפעמים, וכן גם צמחים רעילים. אם כך, לשם מה ממשיכים הצמחים להשקיע אנרגיה כה רבה בייצור מבנים וחומרים שאינם מגנים עליהם מבע"ח? אולי בכל זאת יש לקוצים ולחומרים האלה תפקודים אחרים בצמח? התשובה היא כפולה:

א. כמו שבין צמחים יש לצפות לסלקציה לטובת הצמח שאיננו נאכל על-ידי הרביוורים, כך בין הרביוורים יש בודאי סלקציה לטובת אותו בע"ח שמצליח לאכול כמה שיותר מהצמחים המופיעים בתחומו. כלומר, מאחר שהיתה אבולוציה של צמחים ליצירת אמצעי הגנה כנגד בע"ח ומרגע שהצמחים המוגנים התרבו והיו מרכיב חשוב בצומח, היתה בודאי גם אבולוציה בין הרביוורים להתגבר על אמצעי ההגנה האלה ולאכול ולעכל את הצמחים למרות הקוצים והרעלים שלהם. ואכן, אפשר להצביע על התאמות ספציפיות כאלה בבע"ח, במיוחד בין החרקים שבהם יש מינים רבים ואף משפחות שלמות. שמתמחות באכילת צמחים רעילים ופיתחו מנגנונים ביוכימיים המאפשרים להם לא להפגע מהרעל ואף לנצל אותו כהגנה נגד טורפים (לדוגמא, משפחת המצליבים ומשפחת הלבנינים בין הפרפרים).

ב. כדי שלמנגנון הגנה מפותח של צמח יהיה ערך סלקטיבי הוא אינו חייב לתת הגנה מוחלטת בפני בע"ח - מספיק שיתן הגנה יחסית שערכה עולה על מה שהושקע ביצירת

המנגנון.

אמנם מוצאים בטבע צמחים שהתפתחו אצלם חומרים כל כך רעילים או כל כך דוחים אפילו בכמויות קטנות, שהם נותנים לצמח הגנה כמעט מוחלטת בפני רוב בעלי-החיים. המצב היותר נפוץ בהרבה מאוד מינים של צמחים הוא מצב של הגנה יחסית; החומרים הדוחים או הרעילים משיגים את התוצאות הבאות:

- א. מרתיעים אחדים מפני ההרביורים, אך לא את כולם.
- ב. גורמים לכך שהצמח לא יהיה מועדף על-ידי ההרביורים אלא ייאכל רק במצבים של מחסור במזון.
- ג. גורמים לכך שבע"ח יאכלו את הצמח רק בכמויות קטנות.

חומרים הנותנים הגנה יחסית. כזאת הם לאו-דוקא חומרים חריפים שהם רעילים או דוחים בכמויות קטנות (אלקלואידים, גליקוזידים) אלא גם חומרים הנמצאים בצמח בכמויות גדולות יחסית. בע"ח יכול לאכול אותם אך הם אינם טעימים להם במיוחד או שאינם מתעכלים ביעילות ואף מפריעים לתהליך העיכול (טאנינים, שמנים אתריים ואפילו התאית והלינגנין).

בסביבה שבה לרוב מיני הצמחים יש אמצעי הגנה מוחלטת או יחסית, הכוללים מגוון של חומרים ומנגנונים - יש בעיה להרביורים להשיג די מזון צמחי כדי לשבוע. אז יש יתרון גדול יותר להרביורים שיש להם יכולת להתגבר על אמצעי ההגנה של הצמחים ולאכול אותם על אף אמצעים אלה. יכולה להיווצר כאן שרשרת של תהליכים אבולוציוניים מקבילים בין הצמחים ובין ההרביורים: כאשר צמחים מסויימים מפתחים אמצעים חדשים יעילים יותר כנגד ההרביורים שכבר התגברו על האמצעים הקודמים, ואח"כ הרביורים מסויימים מפתחים אמצעי-נגד המתגברים גם על מנגנוני ההגנה החדשים של הצמחים וכך הלאה. תהליך כזה של קואבולוציה או מירוץ חימוש בין צמחים להרביורים יכול להסביר הרבה מן התופעות בטבע.

מבחינת ההרביורים יש שתי דרכים עיקריות בהם הרביור יכול להיות מותאם להפיק מזון מצומח, שבו לרוב הצמחים אמצעי הגנה:

- א. הוא יכול להתמחות בפירוק מטבולי ונטרול יעיל מאוד של חומרי ההגנה של מין צמח מסויים (או קבוצת מיני צמחים קרובים) ולהפיק את כל מזונו ממין או מינים אלה בלבד. הרביורים מתמחים או חד-מזוניים כאלה מוצאים בעיקר בין החרקים ובמיוחד הפרפרים.

- ב. ההרביור יכול להתקיים גם אם ייזון ממיני צמחים רבים, כאשר הוא משנה את הרכב המזון לפי הרכב הצומח המצוי בשטח. בכל מקרה יאזן את המזון כך שיאכל רק כמות מוגבלת מכל מין או קבוצת מינים שיש בהם חומר רעל או גורם מטיפוס

מסויים. המטבוליזם שלו מסוגל לטפל בחומרים רבים, כל עוד הם מגיעים בכמויות קטנות יחסית. הרביוורים רב-מזוניים כאלה יש בעיקר בין היונקים והזוחלים וכן בחלזונות ובקבוצות מסוימות של חרקים (כגון חגבים).

יחסי דגניים והרביוורים - סימביוזה?

מסתבר אם כן, שהדו-קיום בטבע בין צמחים לבין אוכליהם נשמר על-ידי שורה של מנגנונים אקולוגיים ואבולוציוניים אשר קיומם מוכח וברור. עם זאת, יש עדיין הרבה דברים תמוהים ונעלמים בתחום זה, ומפעם לפעם עולים רעיונות חדשים, השערות חדשות או ממצאים חדשים.

דוגמא אחת היא ההשערה על סימביוזה בין צמחים להרביוורים ובמיוחד בין הדגניים לאוכלי העשב היונקים. במשפחת הדגניים אין לרוב הצמחים אמצעי הגנה כימיים מיוחדים וחריפים, מלבד ריכוז גבוה של תאית, ליגנין וצורן בגבעולים ובעלים בוגרים. ואכן, רוב הדגניים נאכלים היטב ובכמות גדולה על-ידי הרביוורים - הן חסרי חוליות והן בעלי-חוליות. יחד עם זאת, הרבה מיני דגניים עמידים לרעיה וממשיכים להתקיים גם בלחץ רעייה חזק. זאת בגלל כושר התחדשות וגטיביט, צמיחת עלים ממריסטמות בסיסיות והתחדשות מניצנים הסמוכים לפני הקרקע. בדגניים השיטה העיקרית להתקיים בתנאי רעייה היא לא להתחמק מלהיות נאכל, גם לא למנוע אכילה, אלא להתחדש - למרות האכילה.

חוקר אנגלי בשם אואן (1980) הרחיק לכת וטען שלמעשה הדגניים, כמו מיני צמחים אחרים, לא זו בלבד שאינם ניזוקים מרעייה אלא אפילו נהנים ממנה, והתכונות שבגללן הם נאכלים היטב הן התאמות שהתפתחו באבולוציה בגלל היתרון שיש לצמח דגני שהרביוור אוכל אותו. כלומר, למעשה הוא מניח שיש סימביוזה בין דגניים לאוכלי-עשב שהיתה תוצאה של קו-אבולוציה במובן החיובי של משפחת הדגניים ומשפחת היונקים אוכלי-העשב הגדולים. היתרונות שלדעתו הדגניים מפיקים מכך שהם נאכלים הם:

א. צמחים אחרים הצומחים ביניהם והעלולים להתחרות בהם (נבטי עצים ושיחים) נאכלים גם כן, אך אינם מתחדשים באותה מידה, ולכן הרעייה גורמת לכך שהדגניים ימשיכו לשלוט בשטח.

ב. הרעייה גורמת למיחזור יותר מהיר של מינרלים ולכן לצמיחה יותר מהירה.

ג. הרעייה מונעת התנוונות ומאריכה את חייו.

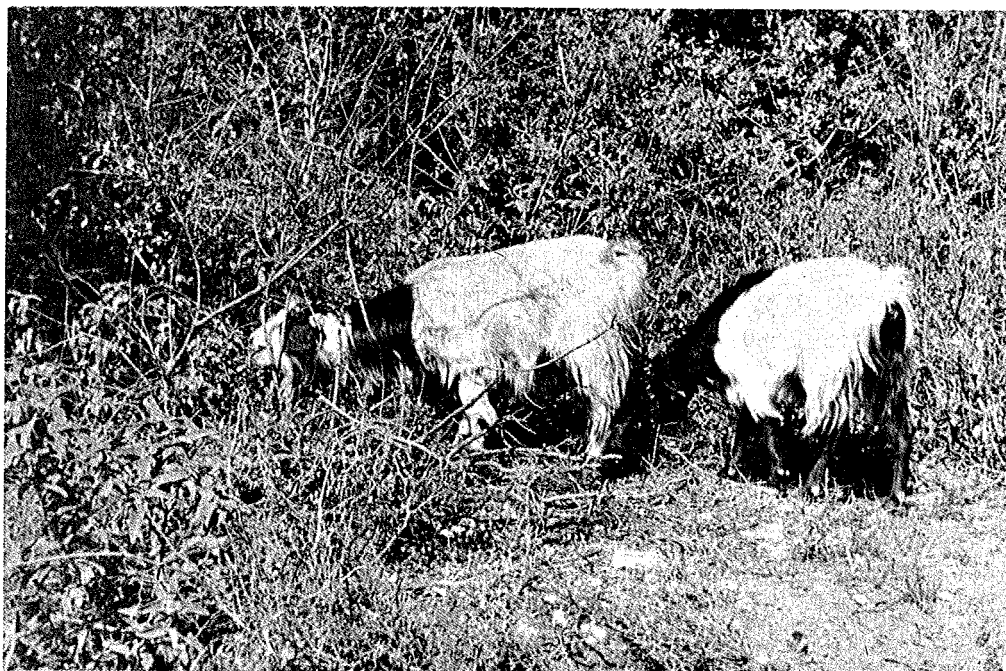
כדוגמא נוספת לסימביוזה בין צמחים להרביוורים הציע אואן כנימות המוצצות צמחים והמפרישות את עודפי הסוכרים. חלק מהפחמימות שמפרישות הכנימות נשטפות לקרקע ושם משמשות מזון למיקרואורגניזמים הפעילים במחזור החנקן, ובכך מגבירים את אספקת

המינרלים לצמחים. ההשערות של אואן לא הוכחו, אך הן גרמו לזיכוח ער בין החוקרים ולעריכת מחקרים שמטרתם להוכיח או לסתור את טענותיו.

ספרות

Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, Population control and competition. American Naturalist 94, 421-425.

Owen, D.F. 1980 How plants may benefit from the animals that eat them. Oikos , 35, 230-235



הרביוריה - עיזים ברעיה