



המחקר נערך בפארק הטבע רמת הנדיב. ברמת הנדיב עדר של 180 עיזים המשמש כלי ממשק לטיפול בחורש לצורך הגדלת מגוון בתי הגידול, הקטנת כיסוי הצומח המעוצה ומניעת שרפות. העדר רועה בפארק הטבע על פי תוכנית רעייה המותאמת לפארק. הרעייה בפארק מלווה בניטור השינויים בכיסוי הצמחי באזורי הרעייה השונים וגם במעקב אחר ביצועי העדר ואיכות החלב המופק לאחר ההזנה במרעה | צילום: ינינה זסלבסקי אפק

האם לאוכלי צמחים ישנן העדפות בין פרטים שכנים של אותו מין שיח בחורש? המקרה של העז ואלת המסטיק

חזית המחקר

גיליון חורף 2018 / כרך 9 (4)

6 בינואר, 2019

ציטוט מומלץ

נבון ש, קיגל ח, אהרון גלסר צ ואחרים. 2018. האם לאוכלי צמחים ישנן העדפות בין פרטים שכנים של אותו מין שיח בחורש? המקרה של העז ואלת המסטיק. *אקולוגיה וסביבה* 9(4).

על קצה המזלג

- לתחום המחקר של רעיית בעלי חיים צמחוניים בחורש יש תיכונים חשיבות רבה בגיבוש מדיניות ניהול שטחי החורש.
- בחינת דפוסי שיחור המזון של עיזים משפרת את הבנת השפעתה של הרעייה על ממשק החורש.
- המחקר מצא שיש שונות בין פרטים בני אותו מין באוכלוסיית הצומח (במקרה זה – אלת המסטיק) שגורמת להבדלים בשיעור צריכתם על-ידי עיזים. ממצא זה מחדד את ההבנה לגבי העדפות פרטניות של חיות מרעה.
- המאמר מוסיף נדבך להבנת היבט אקולוגי המשפיע על רעיית עיזים בחורש, שלה חשיבות במניעת שרפות ובשמירה על מגוון בתי גידול לחיות הבר ולמיני הצומח.

המערכת

תקציר

רעיית עדרי עיזים בחורש ים תיכוני משמשת כלי לניהול שטחי החורש. השפעת הרעייה על בית הגידול תלויה ביחסי הגומלין בין בעלי החיים לצומח, נושא שנחקר בדרך כלל ברזולוציה שעד לרמת המין. מטרתו של מחקר זה היא לבחון את יחסי הגומלין הללו ברזולוציה מפורטת יותר, ולתת מענה לשאלה: האם עיזים במרעה, הניזונות מפרטים שכנים של מין משיחי החורש, בוחרות את מזונן באופן אקראי? כמין מודל למחקר נבחרה אלת המסטיק, משיחי החורש החשובים. במחקר קודם בחנו את פרופיל הרכיבים הנדיפים באוכלוסיית אלת המסטיק בחלקה מקומית בכרמל ששטחה כ-9 דונם (חלקת כבארה). נמצא כי השונות באוכלוסייה אינה רציפה, וכי 88% מהשיחים מתקבצים לשני טיפוסים נדיפים עיקריים: באחד בולטים *germacrene D* ו-*limonene* (להלן כימוטיפ L), ובאחר *germacrene D* ו-*a-pinene* (להלן כימוטיפ P). במחקר הנוכחי הורחב מיפוי השונות הכימית באוכלוסייה זו, ונבדקו מספר מדדים המשפיעים על האיכות התזונתית של השיחים: תכולת חלבון, טנינים, סיבים ומינרלים ונעכלות העלווה. בוצעו מבחני העדפה בתנאים מבוקרים – לעיזים הוצגו זוגות ענפים משיחים שנדגמו מאוכלוסיית החלקה בהתאם להרכב הכימי. נמצאה העדפה מובהקת, בינונית בעוצמתה, מצד העיזים לשיחי אלת המסטיק מכימוטיפ L על פני אלה מכימוטיפ P. שלוש מתכונות השיח נמצאו בעלות קשר מובהק להעדפה בין שיחים: א. תכולת *limonene* ($p=0.0002$; $R^2=0.27$) בהתאמה חיובית; ב. תכולת *a-pinene* ($p=0.0015$; $R^2=0.20$) בהתאמה שלילית; ג. תכולת טנינים ($p<0.0001$; $R^2=0.34$) בהתאמה שלילית. ההתאמה הטובה ביותר התקבלה משילוב של שני הגורמים טנינים ו-*limonene* ($p<0.0001$; $R^2=0.39$). הממצאים מלמדים כי עיזים במרעה חורש ים תיכוני ערות להבדלים בין פרטים שכנים של אלת המסטיק, והדבר אף מתבטא בהתנהגות הרעייה שלהן. במאמר אנו מציגים מנגנון אפשרי המסביר את דפוס ההעדפה שנמצא אצל העיזים. ניתן להעריך כי העדפות בין צמחים שכנים מאותו המין קיימות גם אצל אוכלי צמחים נוספים הניזונים מאוכלוסיות של מינים מעוצים אחרים בחורש. לכן, בביצוע תצפיות על הנעשה בחורש, מומלצת ערנות גם למתרחש בתוך רמת המין.

מבוא

החורש הוא תצורת צומח מרכזית בחבל הים תיכוני של ארץ ישראל. במשך אלפי השנים האחרונות חוותה צמחיית החורש פגיעה ניכרת, אך במהלך המאה האחרונה נחקקו חוקי הגנה על הצומח הטבעי, והחורש החל משתקם ומתחדש. בעקבות הירידה החדה בלחץ האדם והצאן החלו לחול שינויים במבנה החורש: עם חלוף השנים ניכר כי שיחי החורש משתלטים על בית הגידול וכך החורש נסגור, הנגישות אליו נפגעת, הצמחייה העשבונית נעלמת, ומגוון המינים בבית הגידול יורד בצורה חדה [10, 6]. החורש בארץ הוא מערכת מופרת, ובייחוד בולט בה היעדרם של אוכלי המעוצים (browsers) ובראשם אייל הכרמל (*Capreolus capreolus*) והיחמור הפרסי (*Dama mesopotamica*), שנכחדו מהארץ וכיום נעשים ניסיונות להשיבם. בעשורים האחרונים הובן כי אם ברצוננו לשמר את מגוון המינים המוכר ולמנוע השתלטות מלאה של שיחיית החורש על השטח, יש למצוא את הדרך לקיים בו הפרעה אקולוגית מתונה וקבועה המתמקדת בצומח המעוצה [34]. רעייה מבוקרת של עדרים בחורש היא כלי ישים וזול, המאפשר לשלוט בעיתוי הפרעה ובעוצמתה, אך החורש הוא סביבת מרעה לא קלה לבעלי חיים אוכלי הצמחים (herbivores) [1, 4]. מבין חיות המרעה, העיזים (*Capra hircus*) הן המתאימות ביותר לרעייה בחורש. כרבים מבני הסוג יעל (*Capra*), העיזים מותאמות לאכילת עלווה של מינים מעוצים ולשגשוג בשטחי מרעה קשים, בעוד שההתאמה של פרות וכבשים לשטחים אלה פחותה [32, 17].

כנושא רעיית עדרי עיזים בחורש נערכו מחקרים מגוונים [למשל 20, 32], אך מרביתם בחנו את המערכת בסקאלה מרחבית רחבה וברזולוציה המגיעה לכל היותר עד לרמת מיני הצומח. עבודת מחקר זו מתמקדת באתרים מקומיים קטנים בחורש, ובאה לבחון את התנהגות הרעייה של העיזים ברזולוציה גבוהה, עד כדי התייחסות לרמת השיח הבודד. **מטרתו הממוקדת של המחקר היא לתת מענה על השאלה: האם התפלגות הצריכה של עיזים במרעה הניזונות מאוכלוסיית שיחים שכנים מאותו המין תהיה בהכרח אקראית, או שישנן לעיזים העדפות בין פרטים?**

למשרעת השונות הכימית בתוך אוכלוסיות מקומיות של שיחי החורש תפקיד מפתח בבירור שאלה זו [9]. עם זאת, מעטים המחקרים שבחנו באופן כמותי את השונות הגנטית והפנוטיפית בתוך אוכלוסיות של מיני המעוצים בחורש [38, 31, 29, 22, 8, 5]. יתר על כן, לא ברור אם המסקנות במחקרים אלה רלוונטיות גם עבור אוכלוסיות מקומיות הפרוסות על שטח מצומצם.

מיון מודל למחקר נבחרה אלת המסטיק (*Pistacia lentiscus* L.), משיחי החורש החשובים. לאלת המסטיק מקבץ רחב של רכיבים משניים ממגוון קבוצות כימיות: רכיבי שרף, רכיבי שמן אתרי וטנינים (פוליפנולים המשקיעים חלבונים ופוגעים בערך התזונתי של המרעית) [23], ואף שאינה אהודה על פרות וכבשים, עיזים ניזונות ממנה, לעיתים בכמויות ניכרות [37]. תכולת הטינינים הגבוהה נמצאה בעבר כמגבלה משמעותית לצריכה של עיזים משיחי זה [19, 12]. לעומת זאת, השפעתם של רכיבי השרף והשמן האתרי שבאלת המסטיק על התנהגות הרעייה של עיזים טרם התבררה.

במחקר קודם [3] בחנו את פרופיל החומרים הנדיפים המרכיבים את השמן האתרי באוכלוסייה מקומית של אלת המסטיק בדרום הכרמל, בחלקה ששטחה 9.2 דונם (חלקת כבארה). הממצאים לימדו כי השונות הכימית באוכלוסייה איננה רציפה, וכי הרכבי הנדיפים מתקבצים לארבעה כימוטיפים (טיפוסים כימיים) מוגדרים היטב. 88% מהשיחים בחלקה השתייכו לאחד משני כימוטיפים: באחד בולטים germacrene D ו-limonene (להלן כימוטיפ L), ובאחר a-pinene ו-germacrene D (להלן כימוטיפ P) (48% ו-40% בהתאמה). אחת משאלות המפתח שעולות מהממצא היא אם לקיומם של טיפוסים כימיים שונים בבית הגידול המצומצם ישנן השלכות מעשיות על התנהגות שיחור המזון של העיזים הרועות. עקב ריבוי הגורמים הפוטנציאליים לצריכה שונה בין שיחים, כגון שיקולי תנועה ונגישות במרחב המצומצם, שאלה זו אינה יכולה להיבדק במלואה בשדה, אלא בניסוי מבוקר. עם זאת, ראינו חשיבות להדגים, גם אם בצורה מוגבלת, כי מקרים של העדפה בין שיחי אלת המסטיק שמקורם בתכונות השיחים עצמם, אכן מתרחשים בשדה ובתנאי אמת.

בתצפיות שדה מקדימות איתרנו בשטחי המרעה של פארק הטבע רמת הנדיב מספר זוגות שיחים שכנים של אלת המסטיק שניכרה בהם, לאחר שהעדר רעה בשטח, עדות ברורה להעדפה של העיזים את אחד השיחים בזוג על פני שכנו (איור 1). ניתוח כימי ראשוני מצא כי בהעדפות החדות שנצפו בשטח מעורבים הבדלים בפרופיל הנדיפים ובתכולתם הכללית [2]. תוצאות ראשוניות אלה, יחד עם השונות שמצאנו בהרכב הנדיפים באוכלוסיית אלת המסטיק שבחלקת כבארה [3], עוררו אותנו לבחון בתנאים מבוקרים את ההשפעה האפשרית של השונות הכימית הכוללת בחלקה מקומית זו, על התנהגות הרעייה של עיזים.

במחקר הנוכחי השלמנו את מיפוי השונות הכימית בחלקת כבארה על-ידי ביצוע בדיקות של מדדים תזונתיים בשיחים, וביצענו מבחני העדפה בתנאים מבוקרים: הצגנו לעיזים זוגות שיחים משני טיפוסים הנדיפים העיקריים. בוצעו שלושה טיפולים: LL – שני השיחים מכימוטיפ PP; L – שני השיחים מכימוטיפ LP; P – כל אחד מהשיחים מכימוטיפ שונה. הניתוחים הסטטיסטיים התבססו על מבחן t, על ANCOVA ועל רגרסיה ליניארית פשוטה ורב-גורמית. הכימוטיפים L ו-P אומנם מובחנים זה מזה בצורה חדה, אך ההבדל ביניהם אינו קיצוני. לכן, לא ידענו להעריך מראש אם תימצא העדפה ביניהם אם לאו. עם זאת, בהתבסס על המידע המוגבל המצוי בספרות [36, 16] השערנו הייתה כי אם תימצא העדפה לאחד הכימוטיפים, הטיפוס L יועדף על פני הטיפוס P.

פירוט פרק החומרים והשיטות המלא ראו [נספח 1](#).

איור 1. עוצמת הרעייה השונה מדגימה בתנאי אמת את קיומה של העדפה אצל עיזים בין פרטים שכנים של אלת המסטיק א-ד. ארבעה זוגות שונים של שיחים צמודים שנכללו בתצפית השדה המקדימה. העיזים הראו העדפה ברורה בצורה קיצונית לאחד מהשיחים; ה. עז הניזונה מזוג השיחים המופיע גם בתמונה א. העז ניזונה משאריות השיח האהוד (מימין) אף על פי שכמעט לא נותרה עליו עלווה לאחר מספר ימי רעייה של העדר, ומתעלמת משכנו הדחוי למרות היותו עתיר עלווה.



איור 1

עוצמת הרעייה השונה מדגימה בתנאי אמת את קיומה של העדפה אצל עיזים בין פרטים שכנים של אלת המסטיק

א-ד. ארבעה זוגות שונים של שיחים צמודים שנכללו בתצפית השדה המקדימה. העיזים הראו העדפה ברורה בצורה קיצונית לאחד מהשיחים;

ה. עז הניזונה מזוג השיחים המופיע גם בתמונה א. העז ניזונה משאריות השיח האהוד (מימין) אף על פי שכמעט לא נותרה עליו עלווה לאחר מספר ימי רעייה של העדר, ומתעלמת משכנו הדחוי למרות היותו עתיר-עלווה.

תוצאות

מדדים תזונתיים באוכלוסיית אלת המסטיק

'הבדיל מהמבנה הבדיד של התפלגות הרכב הנדיפים באוכלוסיית אלת המסטיק שבחלקת כבארה^[3], הערכים התזונתיים

שנמדדו: חלבון (7.5-10.5%), טנינים (19-25%), מינרלים (4.6-7.4%), NDF (30-), ADL (13.5-16.5%), ADF (22.5-27.5%), (36.5%) ונעכלות (31-39%), הראו כולם התפלגות ערכים רציפה על האוכלוסייה המקומית. לא נמצא כל הבדל בין הכימוטיפים L ו-P בערכי המדדים התזונתיים.

מבחני העדפה

משך כל פרק בדיקה בדיר היה $15:48 \pm 2:36$ דקות. העז הקדישה לאכילה $88.5 \pm 8.4\%$ מזמן פרק הבדיקה. ניתוח התוצאות התבסס על הבדלים בצריכת העלווה בזוגות השיחים שהוגשו לעיזים. צריכה יחסית משיח ימין (באחוזים) תסומן pRight, ומשיח שמאל $pLeft, \%pRight+pLeft=100$.

העדפה בין שיחים מכימוטיפ L לשיחים מכימוטיפ P – ב-15 מתוך 18 החזרות שבוצעו בטיפול LP, צרכו העיזים מהשיח מטיפוס L יותר מאשר צרכו מהשיח מטיפוס P. בניתוח מבחן t בזוגות נמצאה העדפה מובהקת לטיפוס L על פני טיפוס P ($p=0.0002, n=18$), יחס צריכה ממוצע 2:1).

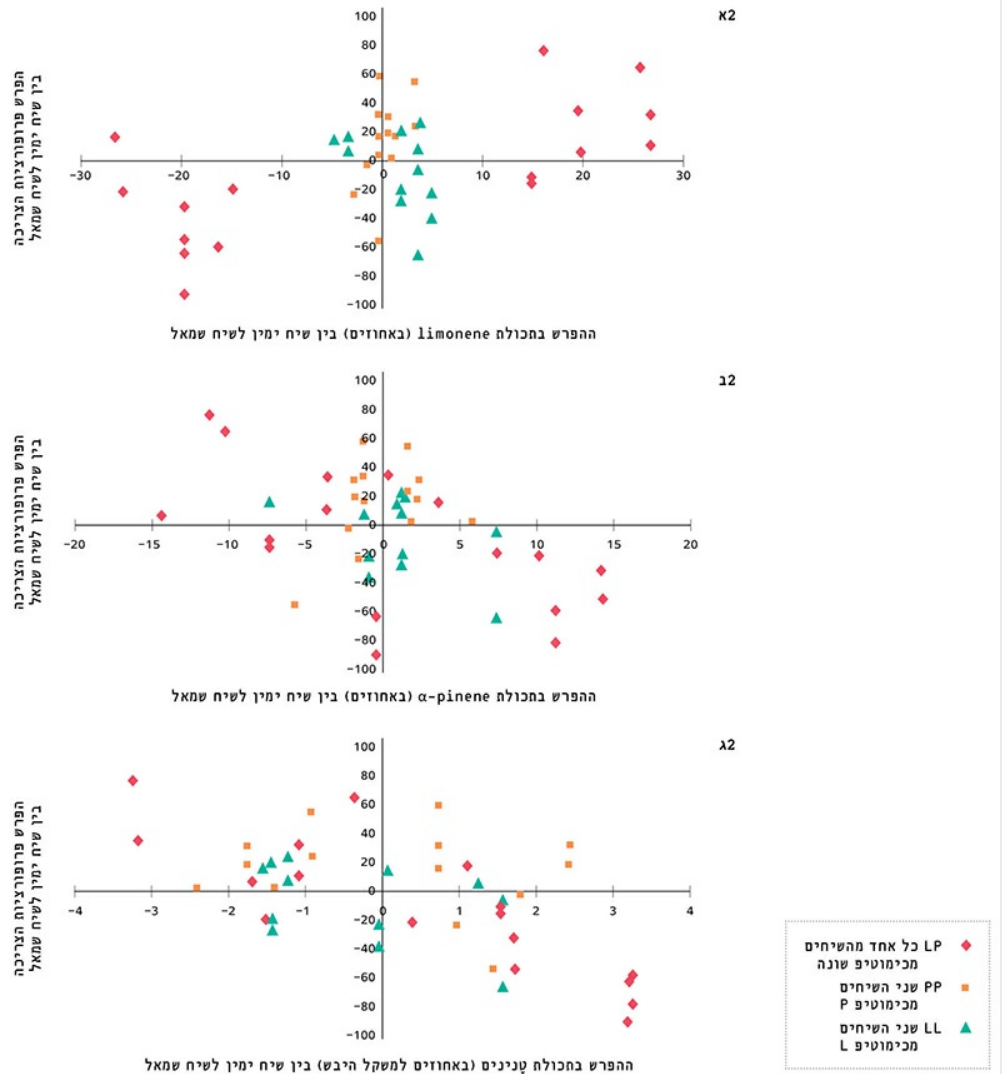
חשיבותם של הכימוטיפ והטנינים באירועי העדפה בין שיחים – ערכי מדד ההעדפה pRight-pLeft שהתקבלו בטיפולים השונים לפי זהות הכימוטיפ היו: LL: $-7.5 \pm 7.9\%$; PP: $14.1 \pm 7.0\%$; LP: $-43 \pm 9.5\%$; PL: $24.3 \pm 10.0\%$. בניתוח השוואת המשותפת (ANCOVA) נמצא כי הצירוף של זהות הכימוטיפים עם ההפרש בתכולת הטנינים בין השיחים מסביר בצורה מובהקת ($p < 0.0001, R^2 = 0.50$) את ערכי מדד ההעדפה. שני הגורמים נמצאו בעלי תרומה מובהקת למודל (זהות הכימוטיפי: $p=0.003$; תכולת טנינים: $p=0.002$).

הקשר בין נדיפים בודדים לבין העדפה – מבין 31 הרכיבים הנדיפים שנבחנו כגורמים משפיעים אפשריים על ההעדפה, נמצאו שני נדיפים כבעלי קשר ליניארי מובהק למדד ההעדפה pRight-pLeft (איור 2א, ב): limonene בהתאמה חיובית (לפי אחוז מסך נדיפים: $R^2=0.27, p=0.0002$; לפי ריכוז בעלווה: $R^2=0.25, p=0.0003$), ו-a-pinene בהתאמה שלילית (לפי אחוז מסך נדיפים: $R^2=0.20, p=0.0015$; לפי ריכוז בעלווה: $R^2=0.17, p=0.003$).

הקשר בין מדדים תזונתיים לבין העדפה – נמצא כי להפרש בתכולת טנינים (באחוזים ממשקל יבש) בין שיח ימין לשיח שמאל קשר ליניארי שלילי מובהק למדד ההעדפה ($p < 0.0001, R^2 = 0.34$) (איור 2ג). לא נמצא קשר בין מדד ההעדפה לבין ההפרשים בתכולות חלבון, מינרלים וסיבים ונעכלות העלווה.

קשר משולב בין נדיפים בודדים וטנינים לבין העדפה – השילובים בין טנינים ל-limonene ובין טנינים ל-a-pinene נמצאו בעלי קשר מובהק למדד ההעדפה ($p < 0.0001, R^2 = 0.39$) ו-pRight-pLeft ($p < 0.0001, R^2 = 0.41$). שני הגורמים המשתתפים תרמו באופן מובהק למודל הסטטיסטי בכל סידור שהוא בשני המודלים.

איור 2. שלושת המדדים מתכונות השיח שנמצאו כבעלי קשר ליניארי מובהק למדד ההעדפה בין זוגות שיחי אלת המסטיק א. limonene בהתאמה חיובית ($R^2=0.27, p=0.0002$). ב. α -pinene בהתאמה שלילית ($R^2=0.20, p=0.0015$). ג. קנינים בהתאמה שלילית ($R^2=0.34, p<0.0001$). בציר X מופיע הפרש בערך הרכיב הנמדד בין שני השיחים (Right - Left): עבור limonene ו- α -pinene הערך הוא אחוז מסך נדיפים; עבור הקנינים אחוז למשקל יבש. יחידות ציר Y הן הפרש פרופורציות הצריכה בין שיח ימין לשיח שמאל ($p_{Right} - p_{Left}$) בהינתן $p_{Right} + p_{Left} = 100\%$. כל נקודה בגרף מייצגת בדיקה של זוג שיחים ($n=45$).



איור 2

שלושת המדדים מתכונות השיח שנמצאו כבעלי קשר ליניארי מובהק למדד ההעדפה בין זוגות שיחי אלת המסטיק

א. limonene בהתאמה חיובית ($R^2=0.27, p=0.0002$). ב. α -pinene בהתאמה שלילית ($R^2=0.20, p=0.0015$). ג. קנינים בהתאמה שלילית ($R^2=0.34, p<0.0001$). בציר X מופיע הפרש בערך הרכיב הנמדד בין שני השיחים (Right - Left): עבור limonene ו- α -pinene הערך הוא אחוז מסך נדיפים; עבור הקנינים אחוז למשקל יבש. יחידות ציר Y הן הפרש פרופורציות הצריכה בין שיח ימין לשיח שמאל ($p_{Right} - p_{Left}$) בהינתן $p_{Right} + p_{Left} = 100\%$. כל נקודה בגרף מייצגת בדיקה של זוג שיחים ($n=45$).

דיון ומסקנות

רעיית עדרי עיזים בחורש ים תיכוני מציעה פתרון יעיל למספר בעיות מהותיות בניהול שטחים טבעיים אלה [34,32,17]. בהקשר זה חשוב להזכיר שרבים משיחי החורש מופצים על-ידי ציפורים [29]. היות שכן, ייתכן כי לבית הגידול המצומצם יחדרו לאורך השנים זרעים ממקורות מגוונים שיגרמו להגדלת השונות הגנטית בין הפרטים באוכלוסיית המין. לכן, אנו סבורים כי בביצוע

תצפיות על יחסי הגומלין בין אוכלי צמחים לעצים ולשיחים בחורש ראוי להיות ערניים גם לתבניות שיחור הבאות לביטוי ברזולוציה עדינה שבתוך רמת המין.

שאלתנו המרכזית במחקר זה הייתה: האם וכיצד תשפיע השונות הכימית הכוללת שנמצאה באוכלוסיית אלת המסטיק שבחלקת כבארה על התנהגות הרעייה של עדר עיזים שייכנס לרעות בחלקה? לשם כך ביצענו ניסוי העדפה בתנאים מבוקרים. תחילה בחנו אם לעיזים קיימת העדפה כלשהי בין שני טיפוסים הנדיפים הבולטים באוכלוסייה. התוצאות לימדו כי לעיזים אכן קיימת העדפה ברורה, בעוצמה בינונית, לשיחי אלת המסטיק מכימוטיפ L על פני שיחים מכימוטיפ P.

מגוון גורמים מתכונות השיח, נוסף על זהות כימוטיפ-הנדיפים, עשויים להיות מעורבים באירועי העדפה בין שיחי אלת המסטיק שכנים. ביניהם בולטים במיוחד הטנינים, שתפקידם כרעלן מבוסס היטב [12, 19]. ואכן, במחקר נמצא קשר ליניארי שלילי מובהק בין תכולת טנינים בעלווה לבין העדפה בין שיחים (איור 12). ניתוח שונות משותפת מצא כי זהות הכימוטיפ ותכולת הטנינים הן צירוף התכונות הדומיננטי ביותר מבין כלל תכונות השיח המעורבות באירועי העדפה, ולשני הרכיבים תרומה מובהקת להסברת ההעדפה.

כאשר עוסקים בהשפעה אפשרית של פרופיל הנדיפים המרכיבים את השמן האתרי על העדפות של אוכלי צמחים, חובה עלינו לבחון גם נדיפים בודדים. שני רכיבים נדיפים נמצאו כבעלי קשר מובהק להעדפה בין שיחים: limonene בהתאמה חיובית ו-a-pinene בהתאמה שלילית (איור 2, 12). התוצאות הללו תואמות למידע שקיים בספרות [16, 36], ומתלכדות עם הממצאים ברמת הכימוטיפ. השילוב של תכולת טנינים (קשר שלילי) עם limonene (קשר חיובי) נמצא כגורם המסביר הפוטנציאלי הטוב ביותר להעדפה בין שיחי אלת המסטיק אצל עיזים.

הממצאים מלמדים כי עיזים במרעה חורש ים תיכוני ערות להבדלים בין פרטים שכנים של אלת המסטיק, והדבר מתבטא בהתנהגות הרעייה שלהן. ניתן להעריך כי העדפות בין צמחים שכנים מאותו המין קיימות גם אצל אוכלי צמחים נוספים הניזונים מאוכלוסיות מקומיות של מינים מעוצים אחרים בחורש. לכן, בביצוע תצפיות על הנעשה בחורש מומלצת ערנות גם למתרחש בתוך רמת המין.



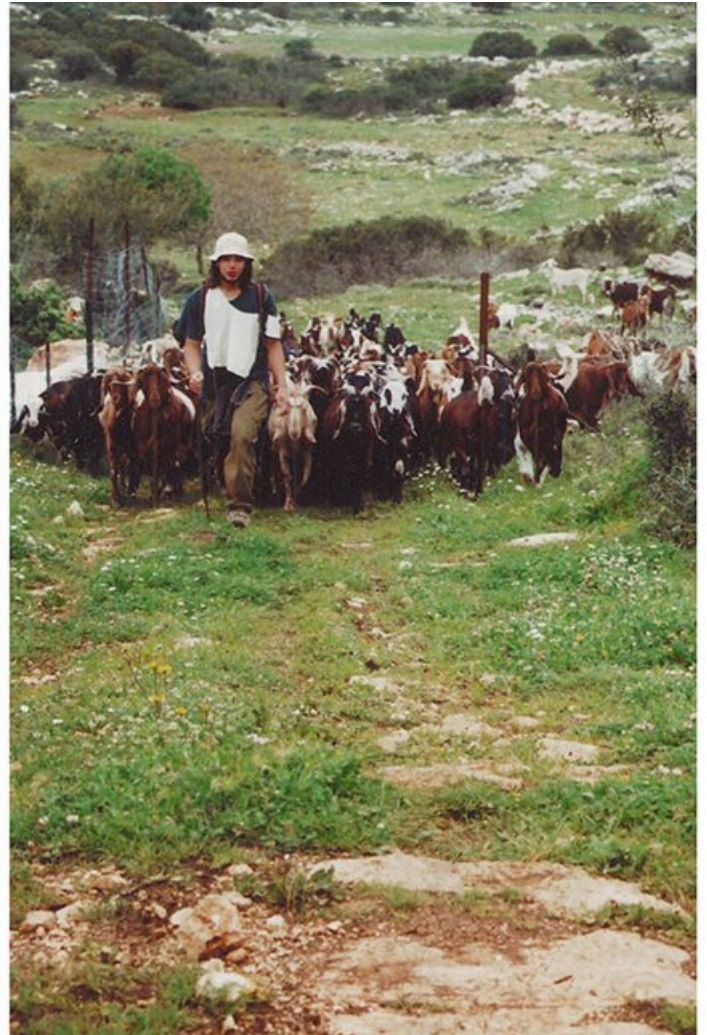
ניזונה מאלת מסטיק במהלך ניסוי העדפה | צילום: שילה נבון

המנגנון מאחורי הממצא

רכיבים משניים מספקים לצמחים הגנה מפני אכילה בשתי דרכי פעולה אפשריות השונות מאוד זו מזו: הגנה על-ידי פעולה פיזיולוגית ישירה של הרכיב כנגד אוכל הצמחים [26, 40, 42], והגנה עקיפה, שהרכיב מעורב בה באינטראקציה מערכתית ומורכבת יותר בין אוכל הצמחים, הצמח, ולעיתים גם אורגניזמים נוספים במערכת [27, 28, 35]. בין תפקודי ההגנה העקיפים המוכרים היטב בספרות: שחרור מקבץ נדיפים ייחודי על-ידי הצמח כקריאת מצוקה לגיוס אויבים טבעיים של אוכל הצמחים התוקף אותו [14], וחתימת טעם או ריח המעידה על איכות תזונתית ירודה [27]. במחקר זה הדגמנו מקרה שבו שני סוגי ההגנות, הישירה – הפיזיולוגית והעקיפה – המערכתית, פועלים בו-זמנית באלת המסטיק ומשפיעים על ההעדפות של העיזים.

ינינים הם דוגמה טובה ומבוססת להגנה על-ידי פעולה פיזיולוגית ישירה [19,12], אך שאלת מנגנון השפעת הנדיפים על ההעדפה שנצפתה, מסובכת הרבה יותר. נדיפים יכולים גם הם לגרום נזק פיזיולוגי ישיר לאוכלי צמחים [40,25], אבל בו-בזמן משמשים נשאי מידע במערכת המקומית, ומספקים לאוכלי הצמחים מידע לגבי איכותו של הצמח כמקור מזון, על-ידי חישה באמצעות הטעם והריח [28,27,13,11]. אם כן, מי משני מנגנונים אלה אחראי להעדפה שנצפתה בין שני הכימוטיפים P ו-L במחקר זה? נראה שההשפעה של הנדיפים במקרה שלפנינו אינה יכולה להיות מוסברת באפקט פיזיולוגי ישיר מהסיבות הבאות: א. סך ריכוז השמן האתרי באלות המסטיק שבחלקת כבארה היה נמוך (0.15% ממשקל יבש) [2]; ב. הטרפנים הפחמימיניים, שהם כ-95% מהשמן האתרי באלת המסטיק [3], נחשבים יעילים פחות לפגיעה ישירה באורגניזמים אחרים [16]; ג. בחישוב שהתבצע [בעקבות 30] נמצא כי הכמות הנמוכה של שמן אתרי שנמצאה באלת המסטיק אינה יכולה להגיע לריכוז שעלול לגרום נזק לפלורה החיידקית בכרס העז; ד. ליונקים מנגנונים יעילים לנטרול רעילות של טרפנים [16], ומכאן שהשפעה ישירה על גוף העז עצמו גם היא אינה סבירה. מכל אלה, אנו מסיקים כי **ההעדפה שנצפתה אינה יכולה להיות מוסברת על-ידי השפעה פיזיולוגית ישירה של הנדיפים על העז, אלא יש להסבירה במסגרת פעילותם של הנדיפים כנשאי מידע מתווכים במערכת התקשורת שבין האורגניזמים בבית הגידול.**

חושי הטעם והריח משמשים אמצעי קלט יעיל לאוכלי הצמחים, ומספקים להם את היכולת לזהות, ללמוד ולזכור את האיכות התזונתית של צמחים שונים בתוך סביבה מורכבת ומשתנה תדיר [35]. באופן כללי, אוכלי צמחים יזהו את מכלול הטעם והריח של צמח בעל ערכים תזונתיים גבוהים כטוב, ואת הטעם והריח של צמח בעל איכות תזונתית נמוכה כרע [35]. אם כן, יש לשאול: האם העובדה שהטעם והריח של שיחי אלת המסטיק מכימוטיפ L מועדפים על העיזים יותר מאשר הטעם והריח של שיחים מכימוטיפ P, משמעותה שלראשון ערכים תזונתיים גבוהים יותר מאשר לאחרון? התוצאות שלנו מלמדות שהתשובה לשאלה זו שלילית. הכימוטיפים L ו-P אינם שונים בפרמטרים התזונתיים שמדדנו: חלבון, סיבים, מינרלים ונעילות. חשוב מכך, לא נמצא הבדל בין הכימוטיפים בתכולת הקטנינים, שהם ללא ספק הרעלן הבולט ביותר באלת המסטיק. עד כמה שאנחנו יכולים לקבוע, אין כל הבדל בערך התזונתי של הכימוטיפים L ו-P, ועדיין האחד מועדף על-ידי העיזים על פני האחר. מדוע?



מתניה שטרן ז"ל מוביל עדר עיזים בתום יום רעייה ביער ריחן. רעיית עיזים מבוקרת היא כלי חשוב בניהול שטחי חורש ויער, תורמת למניעת שרפות ולשמירה על מגוון מיני הצומח | צילום: אחינועם רבקה שטרן

ההסבר שאנו מציעים כאן מתבסס על העובדה שהמגע בין אוכלי צמחים לצמח מסוים הוא אף פעם לא אירוע בודד ומנותק מהקשר. במהלך שיחור המזון בשטחי המרעה נתקל אוכל הצמחים במיני צמחים רבים. נוסף על כך, המונו-טרופנים הבסיסיים, כמו אלה הנמצאים באלת המסטיק, משותפים למספר רב של מיני צמחים. אף על פי שצמחים מייצרים עשרות ומאות נדיפים, הרי שחתימת הארומה של הצמח, העוזרת לאוכל הצמחים בבחירת המזון, מתבססת בדרך כלל על תת-קבוצה מצומצמת יחסית של נדיפים [21]. אם כן, ההסבר שאנו מציעים הוא שהעיזים באו כבר עם "דעה קדומה" לגבי a-pinene ושאר המונו-טרופנים [3] שמאפיינים את כימוטיפי P וזאת בעקבות אינטראקציה עם מיני צמחים אחרים בשטחי המרעה בהווה או בעבר, או לחלופין בגלל המורשת הבין-דורית של העדר [7].

לסיכום: מרבית המחקרים שבחנו את תפקידם של נדיפים במערכת התקשורת שבין צמחים לאוכלי צמחים הדגישו את חשיבותם כנשאי מידע על הערך התזונתי של הצמח המשחרר אותם [28]. המסקנות שלנו מלמדות שגם במקרים שנדיפים אינם מכילים מידע אמיתי לגבי הערך התזונתי של הצמח, עדיין יכולה להיות להם השפעה על הנעשה בבית הגידול, וזאת כתוצאה מהפרשנות תלויה ההקשר שאוכל הצמחים מייחס להם. תמונת המצב המתקבלת היא של מערכת יחסים כאוטית ודינמית הצפויה לשמר מגוון גנטי. כדי להבין לעומק את ההשפעות ההדדיות בין צמחים לאוכלי צמחים על המתצפת לתת משקל גם לפרשנות שנותן אוכל הצמחים לנדיפים מהצומח. לכן, על האקולוג-החוקר או חובב הטבע לבחון ולהכיר את המערכת שלפניו באופן מקומי וברזולוציה מפורטת יותר, שמביאה בחשבון את ההיסטוריה של אוכלוסיית אוכל הצמחים בבית הגידול ואת מכלול מיני הצומח המרכיבים את מזונו באתר המקומי.

תודות

לצוות פארק הטבע רמת הנדיב, שהיה האכסניה למחקר – על שיתוף הפעולה הפורה, הרצון הטוב והסיוע. לאבי פרבולוצקי, שליווה את המחקר בעצות מועילות. ליאן לנדאו – על הייעוץ ועל הסיוע המעשי. לאלכסנדר ווינשטיין, הילרי פוט, תניה מסקי, בן רימון, אלונה שכטר ולבנה דבש – על הסיוע.

המאמר מוקדש לזכרו של מתניה שטרן, רועה צאן שהיה למורה, והדגים לתלמידיו חיים של חזון ואחריות.

מקורות

1. כבביה ד. 1994. התנהגות רעייה והזנה של עיזים במרעה חורש-ים-תיכוני (עבודת גמר לתואר מוסמך). רחובות: האוניברסיטה העברית בירושלים.
2. נבון ש. 2014. מבט מקרוב על התנהגות הרעייה של עיזים בחורש ים תיכוני (עבודת גמר לתואר מוסמך). רחובות: האוניברסיטה העברית בירושלים.
3. נבון ש, קיגל ח, דודאי נ ואונגר י"ד. 2016. שונות כימית באוכלוסייה מקומית של אלת המסטיק (*Pistacia lentiscus* L.). יער 16: 36–45.
4. פרבולוצקי א. 1991. נקמת השעיר לעזאזל. טבע וארץ ל"ג: 4.
5. שביב ע. אאוטאקולוגיה של אלת המסטיק (*Pistacia lentiscus* L.) (עבודה לקבלת תואר דוקטור). חיפה: הטכניון – מכון טכנולוגי לישראל.
6. שמידע א. עושר המינים והאבולוציה של המינים החד-שנתיים בחורש הים-תיכוני. עלון רתם 18: 57–68.
7. Arviv A, Muklada H, Kigel J, et al. 2016. Targeted grazing of milk thistle (*Silybum marianum*) and Syrian thistle (*Notobasis syriaca*) by goats: Preference following preconditioning, generational transfer, and toxicity. *Applied Animal Behaviour Science*

- Avrani S, Ben-Shlomo R, and Inbar M. 2012. Genetic structure of a galling aphid *Slavum wertheimae* and its host tree *Pistacia atlantica* across an Irano-Turanian distribution: From fragmentation to speciation? *Tree Genetics & Genomes* **8**: 811-820 .8
- Baraza E, Hódar JA, and Zamora R. 2009. Consequences of plant–chemical diversity for domestic goat food preference in Mediterranean forests. *Acta Oecologica* **35**: 117-127 .9
- Bashan D and Bar-Massada A. 2017. Regeneration dynamics of woody vegetation in a Mediterranean landscape under different disturbance-based management treatments. *Applied Vegetation Science* **20**: 106-114 .10
- Bedoya-Pérez MA, Isler I, Banks PB, and McArthur C. 2014. Roles of the volatile terpene, 1, 8-cineole, in plant–herbivore interactions: A foraging odor cue as well as a toxin?. *Oecologia* **174**: 827-837 .11
- Decandia M, Sitzia M, Cabiddu A, et al. 2000. The use of polyethylene glycol to reduce the anti-nutritional effects of tannins in goats fed woody species. *Small Ruminant Research* **38**: 157-164 .12
- Delphia CM, Rohr JR, Stephenson AG, et al. 2009. Effects of genetic variation and inbreeding on volatile production in a field population of *International Journal of Plant Sciences* **170**: 12-20 .13
- Dicke M and Baldwin IT. 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: Beyond the 'cry for help'. *Trends in Plant Science* **15**: 167-175 .14
- Hamrouni-Aschi E, Larbi Khouja M, Boussaid M, et al. 2013. Essential oil composition of the Tunisian endemic cypress (*Cupressus sempervirens* var. *numidica* Trab.). *Chemistry & Biodiversity* **10**: 989-1003 .15
- Estell RE, Fredrickson EL, Tellez MR, et al. 1998. Effects of volatile compounds on consumption of alfalfa pellets by sheep. *Journal of Animal Science* **76**: 228-233 .16
- Evlagon D, Kommisarchik S, Glasser T, et al. 2010. How much browse is available for goats that graze Mediterranean woodlands?. *Small Ruminant Research* **94**: 103-108 .17
- Glasser T, Landau S, Ungar ED, et al. 2008. A fecal near-infrared reflectance spectroscopy-aided methodology to determine goat dietary composition in a Mediterranean shrubland. *Journal of Animal Science* **86**: 1345-1356 .18
- Glasser TA, Landau SY, Ungar ED, et al. 2012. Foraging selectivity of three goat breeds in a Mediterranean shrubland. *Small Ruminant Research* **102**: 7-12 .19
- Goetsch AL, Gipson TA, Askar AR, and Puchala R. 2010. Feeding behavior of goats. *Journal of Animal Science* **88**: 361-373 .20
- Goff SA and Klee HJ. 2006. Plant volatile compounds: Sensory cues for health and nutritional value? *Science* **311**: 815-819 .21
- Korol L, Shklar G, and Schiller G. 2004. Tabor oak in Israel, genetic diversity within and .22

- .between populations. *Forest Genetics* **11**: 317-323
- Landau S, Muklada H, Markovics A, and Azaizeh H. 2014. Traditional uses of *Pistacia lentiscus* in veterinary and human medicine. In: Yaniv Z and Dudai N (Eds). Medicinal and Aromatic Plants of the Middle-East. Netherlands: Springer .23
- Llusia J and Penuelas J. 1998. Changes in terpene content and emission in potted Mediterranean woody plants under severe drought. *Canadian Journal of Botany* **76**: 1366-1373 .24
- Macheboeuf D, Morgavi DP, Papon Y, et al. 2008. Dose-response effects of essential oils on in vitro fermentation activity of the rumen microbial population. *Animal Feed Science Technology* **145**: 335-350 .25
- Makkar HPS. 2003. Effect and fate of tannins in ruminant animals, adaptation to tannins and strategies to overcome detrimental effects of feeding tannin-rich feeds. *Small Ruminant Research* **49**: 241-256 .26
- Massei G, Cotterill JV, Coats JC, et al. 2007. Can Batesian mimicry help plants to deter herbivores? *Pest Management Science* **63**: 559-563 .27
- Moore BD, Wallis IR, Palá-Paúl J, et al. 2004. Antiherbivore chemistry of Eucalyptus – Cues and deterrents for marsupial folivores. *Journal of Chemical Ecology* **30**: 1743-1769 .28
- Nahum S, Inbar M, Ne'eman G, and Ben-Shlomo R. 2008. Phenotypic plasticity and gene diversity in *Pistacia lentiscus* along environmental gradients in Israel. *Tree Genetics and Genomes* **4**: 777-785 .29
- Nagy JG and Tengerdy RP. 1968. Antibacterial action of essential oils of Artemisia as an ecological factor II. *Applied Microbiology* **16**: 441-444 .30
- Ne'eman G. 1993. Variation in leaf phenology and habit in *Quercus ithaburensis*, a Mediterranean deciduous tree. *Journal of Ecology* **81**: 627-634 .31
- Papachristou TG, Dziba LE, and Provenza FD. 2005. Foraging ecology of goats and sheep on wooded rangelands. *Small Ruminant Research* **59**: 141-156 .32
- Peñuelas J and Llusia J. 2004. Plant VOC emissions: Making use of the unavoidable. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 402-404 .33
- Perevolotsky A and Seligman NAG. 1998. Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems. *BioScience* **48**: 1007-1017 .34
- Provenza FD, Villalba JJ, Dziba LE, et al. 2003. Linking herbivore experience, varied diets and plant biochemistry diversity. *Small Ruminant Research* **49**: 257-274 .35
- Riddle RR, Taylor Jr CA, Kothmann MM, and Huston JE. 1996. Volatile oil contents of ashe and redberry juniper and its relationship to preference by Angora and Spanish goats. *Journal of Range Management* **49**: 35-41 .36
- Rogosic J, Pfister JA, Provenza FD, and Grbesa D. 2006. Sheep and goat preference for and nutritional value of Mediterranean maquis shrubs. *Small Ruminant Research* .37

.64: 169-179

- Schiller G, Herr N, Shklar G, and Korol L. 2005. Short Communication: Diversity .38
assessment of leaf phenology variation in *Quercus ithaburensis* Decne by RAPD.
. *Israel Journal of Plant Sciences* **53**: 75-78
- Stutz RS, Banks PB, Proschogo N, and McArthur C. 2016. Follow your nose: leaf odour .39
.as an important foraging cue for mammalian herbivores. *Oecologia* **182**: 643-651
- Utsumi SA, Cibils AF, Estell RE, et al. 2009. Seasonal change in one seed juniper intake .40
by sheep and goats in relation to dietary protein and plant secondary metabolites.
. *Small Ruminant Research* **81**: 152-162
- Villalba JJ, Provenza FD, and Bryant JP. 2002. Consequences of the interaction .41
between nutrient and plant secondary metabolites on herbivore selectivity: Benefits or
.detriments for plants? *Oikos* **97**: 282-292
- Villalba JJ, Provenza FD, and Olson KC. 2006. Terpenes and carbohydrate source .42
influence rumen fermentation, digestibility, intake and preference in sheep. *Journal of*
. *Animal Science* **84**: 2463-2473

נספחים (זמינים באתר)

נספח 1

[להורדה](#)