

חילופי זויג רב-פעמיים באלמוגים

מאת **כופי יוסי ליה**



פרדוקס שוניות האלמוגים של דארווין

בשנת 1831, בהיותו בן 23, הפליג צ'רלס דארווין בספינה "ביגל" סביב העולם במשך חמש שנים. תוצאות מסע זה הובילו לסדרה של ספרים אלמותיים שהוא כתב, והראשון שבהם היה "מבנה ותפוצה של שוניות אלמוגים", אותו פרסם ב-1842. ספר זה שימש אב טיפוס לספרו הנודע – "מוצא המינים" – אותו פרסם בשנת 1859. בספרו על שוניות אלמוגים פיתח דארווין תאוריות גאולוגיות חשובות על אופן היווצרותם של טיפוסים שוניות האלמוגים השונות, ובמיוחד על תהליך היווצרותם של איי אלמוגים (atolls) בלב האוקיינוסים. אחת התופעות שהפליאה אותו ביותר הייתה עובדת שגשוגן של שוניות האלמוגים העשירות במינים דווקא בימים טרופיים הדלים ביותר בנוטריאנטים (חומרי דשן). הוא הגדיר זאת כ"פרדוקס שוניות האלמוגים" ותיאר את איי האלמוגים שביקר בהם כ"נאות מדבר בשממה ימית". ההסבר הביולוגי לפרדוקס שוניות האלמוגים יתברר שנים לאחר מותו, במחקרים על הסימביוזה (יחסי הגומלין) בין האלמוגים לאצות מיקרוסקופיות חד-תאיות השוכנות ברקמתם (אצות שיתופיות – זואוקסנטלות).

אלמוגי האבן: המסד ליצירת השונית

שוניות האלמוגים בכלל ואלמוגי אבן בפרט מעוררים עניין מדעי רב כבר מאות שנים. סדרת אלמוגי האבן (Scleractinia) החלה להתפתח לפני כ-250 מיליון שנים. אלמוגי האבן משתייכים למחלקת האלמוגים במערכת הצורבים (Cnidaria) של ממלכת בעלי החיים. שמה הלועזי של המחלקה הוא Anthozoa – שמשמעותו פרחים חיים. בשל מראם כפרחים נחשבו האלמוגים בעבר הרחוק לצמחים. כבר בשנת 1729 הציע ז'אן אנדרה פיסונל, רופא צרפתי חובב טבע, לאקדמיה הצרפתית למדעים לקבוע שאלמוגים הם בעלי חיים. בזמנו הוא זכה לקיתונות של לעג ורק לימים ובעקבות מחקרים הוכחה צדקתו.

אלמוגי האבן הם בעלי החיים העיקריים והחשובים ביותר ביצירת המבנה המורכב של שוניות האלמוגים והם מוקד משיכה למגוון רחב של חברות בעלי חיים וצמחים הקשורים אליהם. אלמוגי אבן הם אורגניזמים ישיבים (צמודים למצע) המציגים מגוון רחב של תכונות חיים (life history traits), הן ברמת הפרט והן ברמת האוכלוסייה, המשפיעות על אסטרטגיות הרבייה שלהם. אלמוגי האבן מקיימים סימביוזה עם אצות שיתופיות (זואוקסנטלות), המסייעות לאלמוגים בבניית שלדם ומספקות חלק ניכר מצורכיהם האנרגטיים. תוך שימוש באנרגיית האור מקיימות הזואוקסנטלות את תהליך הפוטוסינתזה המייצר סוכרים. בעת הייצור הראשוני של הפוטוסינתזה מתרחשים קיבוע של פחמן אנאורגני ממי הים והפיכתו לפחמן אורגני. חלק מפחמן זה, שאינו מנוצל על ידי האצות לנשימה או גידול, מועבר לאלמוג בתרכובות שונות כגון גליצרול או חומצות שומן. כמו כן הופכות האצות חלק מהאמוניה המופרשת מרקמת האלמוג לחומצות אמיניות כמו אלנין, ואלו מוחזרות לאלמוג ומשמשות לו חומר מזון. סימביוזה זו היא המפתח להיותם של אלמוגי האבן המקור העיקרי ליצרנות הראשונית הגבוהה המאפיינת את שוניות האלמוגים [1].

שוניות האלמוגים – יערות טרופיים תת-מימיים

שוניות אלמוגים הן מבתי הגידול המרהיבים והמגוונים ביותר הקיימים על פני כדור הארץ. הן הסביבות הימיות



טבע בעלי פעילות ביולוגית שמקורם בים. גם לתיירות בשוניות האלמוגים חשיבות כלכלית הולכת וגוברת, במיוחד באיים הקריביים, באוסטרליה, ביפן, באינדונזיה ובים סוף. נוסף על כך לשוניות האלמוגים חשיבות עצומה גם בהגנה על קווי חוף, משום שהן משמשות שוברי גלים טבעיים המגנים מפני סערות, במיוחד באיים טרופיים. את מחיר אבדן שוניות האלמוגים בגלל זיהום הים, ניצול-היתר, העיור המואץ וההתחממות הגלובלית (global warming) קשה לאמוד רק בכסף, ולכן מוטלת על חוקרי השוניות משימה חשובה בהבנת שרידותן ושימורן.

נושא המחקר

הנני עוסק כבר יותר מ-40 שנה במגוון נושאים רחב במחקר שוניות אלמוגים ואלמוגי אבן, בארץ וברחבי העולם. החוט המקשר בין מרבית עבודותי הוא לימוד האבולוציה, האקולוגיה ואסטרטגיות החיים של אלמוגי האבן, כדי להבין טוב יותר את מורכבות מנגנוני הקיום של השוניות ולהסביר, כמיטב יכולתי, את חשיבותה של סביבת חיים מופלאה זו ואת הצורך לא רק להגן עליה אלא גם לפעול במיוחד לשימור המגוון הביולוגי העצום המאפיין אותה [7]. אף על פי שאת עיקר מחקרי אני עושה בשוניות האלמוגים באילת, בחרתי להציג כאן מחקר שאני עוסק בו בחמש השנים האחרונות, בתקופת הקיץ, בשוניות האלמוגים האי אוקינאוה, יפן, בשיתוף עם עמיתי פרופ' קזואיקו סאקאי. נושא המחקר הוא "חילופי זווית באלמוגי אבן". זהו אחד המחקרים המפתיעים והמרגשים ביותר שעסקתי בהם בקריירה שלי. מדוע דווקא באוקינאוה? שאלה זו תתברר בהמשך. כרקע למחקר זה אתאר בקצרה את הנזק החמור שנגרם לשוניות האלמוגים מההתחממות הגלובלית שאנו עדים לה בשנים האחרונות בעולם בכלל ובאוקינאוה בפרט [8].

ההתחממות הגלובלית: הגורם העיקרי ל"הלבנת האלמוגים" ולצמצום המגוון הביולוגי בשוניות

שנת 1998 הייתה השנה החמה ביותר ב-100 השנים האחרונות (או מאז שהחלו במדידות ממפרטורה מסודרות

העשירות ביותר באוקיינוסים. כיום מרבית להשתמש במושג "המגוון הביולוגי" ומכירים בחשיבותו העצומה לשימור הסביבה. ואמנם המגוון הביולוגי העצום של בעלי חיים וצמחים המתקיימים בשוניות האלמוגים הן המאפיין הבולט שלהן. מקובל לתאר שוניות אלמוגים כ"יערות טרופיים תת-מימיים" מאחר שהסביבות היבשתיות המקבילות להן מבחינת עושר ומגוון המינים הם יערות הגשם הטרופיים. שתי סביבות חיים אלה, הימית והיבשתית, מצטיינות במערכות מורכבות של יחסי גומלין בין מגוון היצורים השוכנים בהן; שתייהן תולדה של אבולוציה רבת שנים ולכן יכולות לשמש "מעבדה" יוצאת מן הכלל ללימוד תהליכים ביולוגיים, אקולוגיים, אבולוציוניים ואחרים. למרות חשיבותן שתייהן סובלות מידו ההרסנית של האדם המודרני, המאיימת להפר את האיזון האקולוגי הדרוש לקיומן [2-5].

הגם ששוניות אלמוגים מוגבלות בתפוצתן העולמית לרצועה צרה על פני כדור הארץ, בין קווי הרוחב 30 מעלות מדרום לקו המשווה ומצפון לו, הן בית גידול חשוב ביותר. על פי הערכות שונות, ההכנסות מפעילות כלכלית הקשורה בשוניות אלמוגים (דיג, תיירות, גילוי ופיתוח תרופות חדשות ועוד) מגיעות כיום ל-35-40 מיליארד דולר מדי שנה, על פי מוסד האו"ם לניטור ושימור הסביבה (UNEP-WCMC, 2001). שוניות אלמוגים משתרעות ברחבי העולם (ב-101 ארצות וטריטוריות) על פני שטח קטן יחסית של 284,000 קמ"ר, שהם פחות מעשירית האחוז משטח הימים. אולם בשטח זה מתקיימים יותר מרבע ממיני הדגים בעולם והוא מספק כ-15% משלל הדיג העולמי, המהווה מקור החלבון העיקרי למאות מיליונים של בני אדם החיים באזורים הטרופיים [6]. צרכן אחר של שירותי השוניות היא התעשייה הפרמצבטית, שגילתה חומרים בעלי פעילות ביולוגית שמקורם באורגניזמים המצויים בשוניות. מן המפורסמות הוא שגילוי הפרוסטגלנדינים שהופקו לראשונה מאלמוגי הגורגורניה מהים הקריבי תרם ליצירת הגלולה למניעת היריון. חולים במחלת האיידס מטופלים בחומרים כימיים שהופקו לראשונה ממין ספוג מהים הקריבי. כיום מחצית מהמחקרים העוסקים במחלת הסרטן מתרכזים בחיפושים אחרי חומרי



תמונה 1. בשל ההתחממות הגלובלית הקיצונית בקיץ 1998 עלתה טמפרטורת מי הים באזורים הטרופיים בשיעור של 3° – 4° צלזיוס מעל לממוצע הרגיל של טמפרטורת הקיץ ותועדה ביותר מ-60 מדינות בעולם. העלייה בטמפרטורה גרמה לתופעה הנקראת "הלבנת אלמוגים" (coral bleaching), הנובעת מהסתלקות האצות השיתופיות המאכלסות את רקמות האלמוגים. אצות אלו מספקות כ-90% מחומרי האנרגיה הדרושים למרבית מיני האלמוגים למחייתם [1]. בעקבות אירוע קטסטרופלי זה תועדה תמותה של יותר מ-20% מחברות האלמוגים בכלל השוניות ברחבי העולם [3-4]. למרבה הצער אירוע קשה זה לא זכה לתשומת הלב הראויה אצל מקבלי ההחלטות העולמיים ("לא רואים מה נעשה מתחת למים"). במחקר שערכנו בשוניות באוקיאנווה על המבנה והמגוון של מיני אלמוגים לפני 1998 ושנה לאחר מכן תיעדנו ירידה קיצונית של 85% בכיסוי החי ותמותה של 60% במושבות אלמוגי האבן (תמונה 1). עוד גילינו כי עשרה מיני אלמוגים נעלמו כליל משוניות האלמוגים המקיפות את אוקיאנווה. בשל אירוע הלבנה נפגע המגוון הביולוגי בשוניות שנפגעו והצטמצם מאוד, וזאת לא רק במיני אלמוגים שחלקם נעלמו ולא חזרו עד היום, אלא גם בכמה מיני דגים וחסרי חוליות רבים הקשורים ביחסי גומלין מורכבים עם אותם אלמוגים שנעלמו. לדיווח מלא על תוצאות הלבנת האלמוגים ההמונית באוקיאנווה ראה מאמרנו: "הלבנת אלמוגים: המנצחים והמפסידים" [8].

המינית של קבוצת אלמוגי האבן, שהם גורם מרכזי בהצלחתה האבולוציונית של קבוצה זו. למרות הפעילות המחקרית הענפה והידע הרב שהצטבר בשלושת העשורים האחרונים על אודות דרכי הרבייה של אלמוגים אנו רחוקים כברת דרך גדולה מלהכיר את המגוון הרחב של אסטרטגיות הרבייה הקיימות בקבוצה זו [9-10].

מרבית בעלי החיים הם נפרדי-זוויג (דו-ביתיים), כלומר הפרטים באוכלוסייה הם או זכרים או נקבות. אולם קיימים גם בעלי חיים רבים אחרים שהם הרמפרודיטים (חד-ביתיים), המכילים בגופם בלוטות מין (gonads) של שני הזוויגים ואשר מתפקדים כזכר ונקבה כאחד, ויש כאלו שהם בעלי יכולת להחליף את זוויגם (sex changers) בעיתוי מסוים בחייהם. כמו הרוב המכריע של היצורים החיים גם אלמוגים מתרבים בדרך מינית, ונוסף על דרך זו הם יכולים להתרבות גם בדרכים אל-מיניות, שאותן לא אפרט פה. עד אמצע שנות השמונים רווחה הדעה כי תהליך הרבייה במרבית מיני האלמוגים נעשה בהפריה פנימית של תאי הביצה על ידי תאי הזרע ויצירת פגיות (planulae)

של מי הים במקומות שונים בעולם). בשל ההתחממות הגלובלית הקיצונית באותה שנה עלתה טמפרטורת מי הים באזורים הטרופיים בשיעור של 3° – 4° צלזיוס מעל לממוצע הרגיל של טמפרטורת הקיץ ותועדה ביותר מ-60 מדינות בעולם. העלייה בטמפרטורה גרמה לתופעה הנקראת "הלבנת אלמוגים" (coral bleaching), הנובעת מהסתלקות האצות השיתופיות המאכלסות את רקמות האלמוגים. אצות אלו מספקות כ-90% מחומרי האנרגיה הדרושים למרבית מיני האלמוגים למחייתם [1]. בעקבות אירוע קטסטרופלי זה תועדה תמותה של יותר מ-20% מחברות האלמוגים בכלל השוניות ברחבי העולם [3-4]. למרבה הצער אירוע קשה זה לא זכה לתשומת הלב הראויה אצל מקבלי ההחלטות העולמיים ("לא רואים מה נעשה מתחת למים").

במחקר שערכנו בשוניות באוקיאנווה על המבנה והמגוון של מיני אלמוגים לפני 1998 ושנה לאחר מכן תיעדנו ירידה קיצונית של 85% בכיסוי החי ותמותה של 60% במושבות אלמוגי האבן (תמונה 1). עוד גילינו כי עשרה מיני אלמוגים נעלמו כליל משוניות האלמוגים המקיפות את אוקיאנווה. בשל אירוע הלבנה נפגע המגוון הביולוגי בשוניות שנפגעו והצטמצם מאוד, וזאת לא רק במיני אלמוגים שחלקם נעלמו ולא חזרו עד היום, אלא גם בכמה מיני דגים וחסרי חוליות רבים הקשורים ביחסי גומלין מורכבים עם אותם אלמוגים שנעלמו. לדיווח מלא על תוצאות הלבנת האלמוגים ההמונית באוקיאנווה ראה מאמרנו: "הלבנת אלמוגים: המנצחים והמפסידים" [8].

לצערי הרב, עד היום ניכרות בשוניות אלו התוצאות הקשות של התחממות מי הים, ותידרשנה עוד שנים רבות עד שתחזורנה למצבן הקודם, אם בכלל. תחזית עגומה זו נכונה לדעתי גם לאתרי שוניות אלמוגים אחרים בעולם שנפגעו קשות וממשיכים להיפגע מתהליך ההתחממות הגלובלית. את הקשר בין אירוע הלבנת האלמוגים לנושא המאמר נראה בהמשך.

מגוון אסטרטגיות הרבייה המינית באלמוגי אבן: גורם מרכזי בהצלחתם האבולוציונית

אחד הנושאים העיקריים שאני עוסק בו כבר שנים רבות הוא המגוון הרחב והגמישות של אסטרטגיות הרבייה



השונים, וכי כל מין מתרבה בזמן ייחודי (בחודשים שונים או במועדי ירח שונים באותו החודש) [12]. דגם רבייה זה קשור לציבות היחסית של התנאים הסביבתיים במפרץ אילת במשך השנה, במיוחד בחודשי הקיץ. לשתי צורות רבייה אלו – זו באוסטרליה וזו באילת – יתרונות וחסרונות אקולוגיים. היתרונות העיקריים בדגם רביית האלמוגים באילת בהשוואה לאוסטרליה הם מניעת בזבז תוצרי המין, המתבטאת בהקטנת האפשרות להיווצרות הכלאות בין מינים שונים של אלמוגים (תוחלת החיים של ההיברידיים נמוכה) והקטנת התחרות הבין-מינית על מצע מתאים להתיישבות (שהוא אחד הגורמים המגבילים העיקריים לקיום בשונית). מנגד, אחד היתרונות בדגם רביית האלמוגים באוסטרליה הוא שהצפת גוף המים בתוצרי מין המשמשים מזון לדגים יוצרת "מרק תוצרי רבייה", המונע מהדגים התמקדות בטריפת תאי המין של מין אלמוג מסוים, ובכך מגביר את סיכויי ההישרדות של מיני האלמוגים המשתתפים באירוע ואת הצלחת ההפריה. מכיוון שבאוסטרליה ובים סוף מדובר במיני אלמוגים זהים, אשר אימצו אסטרטגיות רבייה שונות לחלוטין, אפשר להניח ששתי אסטרטגיות אלו מאפשרות את השגת מרב הצלחה הרבייתית בתנאי הסביבה שבה הם חיים, המתבטאת בהגדלת סיכוייהן של הפגיות להתיישב בשונית ובהגדלת סיכוייהם של האלמוגים הצעירים לגדול ולהגיע לבגרות מינית.

אבולוציה של קביעת הזויג (sex) – מודל "יתרון הגודל"

כוחות אבולוציוניים מורכבים ולעתים מנוגדים קובעים אם צמחים ובעלי חיים יהיו זכרים, נקבות, הרמפרודיטים או יחליפו את זוויגם במרוצת חייהם. במינים המסוגלים להחליף את זוויגם לא כל הפרטים באוכלוסייה מאמצים אסטרטגיית חיים דומה: שיעור מסוים באוכלוסייה אכן מחליף את זוויגו, ואילו אחרים נותרים בזוויגם המקורי כל חייהם. המפתח להבנת תזמון וכיווניות חילופי הזויג (מזכר לנקבה או להפך) טמון במדד "הצלחה הרבייתית" ("כשירות דארווינית" – fitness) הנקבע במרוצת חי הפרט. "שאיפתו" של כל פרט באוכלוסייה היא להגיע לערך המרבי של מדד זה בתנאי סביבה נתונים.

המתפתחות בתוך חלל הפוליפ בתהליך של הדגרה פנימית (brooding). בשנים האחרונות, עם העלייה הדרמטית במספר המחקרים העוסקים ברביית אלמוגים, התברר כי בניגוד לדעה זו, מרבית האלמוגים מתרבים דווקא על ידי שחרור תאי ביצה ותאי זרע למים (broadcasting) וההפריה נעשית בגוף המים (הפריה חיצונית). מתוך כ-400 מינים של אלמוגי אבן שדרך רבייתם ידועה כיום רובם המכריע – 84% – משחררים תאי ביצה ותאי זרע למים, כלומר הם בעלי הפריה חיצונית (63% הם הרמפרודיטים ו-21% נפרדי-זוויג), ואילו מיעוטם – 16% – הם בעלי הפריה פנימית, כלומר הם מדגרים פגיות בחלל גופם (9% מתוכם הרמפרודיטים ו-7% הם נפרדי-זוויג) [10]. התבטאות המיניות באלמוגים (אם הם חד-זוויגיים או הרמפרודיטים) היא בעלת בסיס סיסטמטי ברור והיא בדרך כלל קבועה בכל מין, סוג ומשפחה [9]. לדוגמה, מיני אלמוגים בני משפחת הפטרייתיים (רובם מזכירים בשלבי גידולם הראשוניים צורת פטרייה), שדרך רבייתם ידועה, כולם נפרדי-זוויג.

אחת התופעות המרתקות ברביית אלמוגים התגלתה בשונית המחסום הגדולה, "The Great Barrier Reef" בצפון-מזרח אוסטרליה, הידועה כתופעת הרבייה ההמונית (mass spawning). התברר כי יותר מ-100 מינים של אלמוגי אבן משחררים בו בזמן תאי מין למים בפרק זמן שנמשך בין לילה אחד לשניים, פעם אחת בשנה [11]. רבייה מתוזמנת זו מתרחשת באביב האוסטרלי, בחודשים אוקטובר או נובמבר, כשבוע לאחר הירח המלא. אחת הסברות לקיומה של תופעה זו טוענת כי האבולוציה של מנגנוני הרבייה קשורה להתאמה לתנאים סביבתיים שאינם יציבים במרבית חודשי השנה. נטען כי בתקופות הרבייה טמפרטורות המים ותנודות הגאות והשפל הן המתאימות ביותר להבטחת שרידותן של הפגיות המתפתחות, וכך נוצר חלון הזדמנויות צר לניצול מרבי של הפוטנציאל הרבייתי [11].

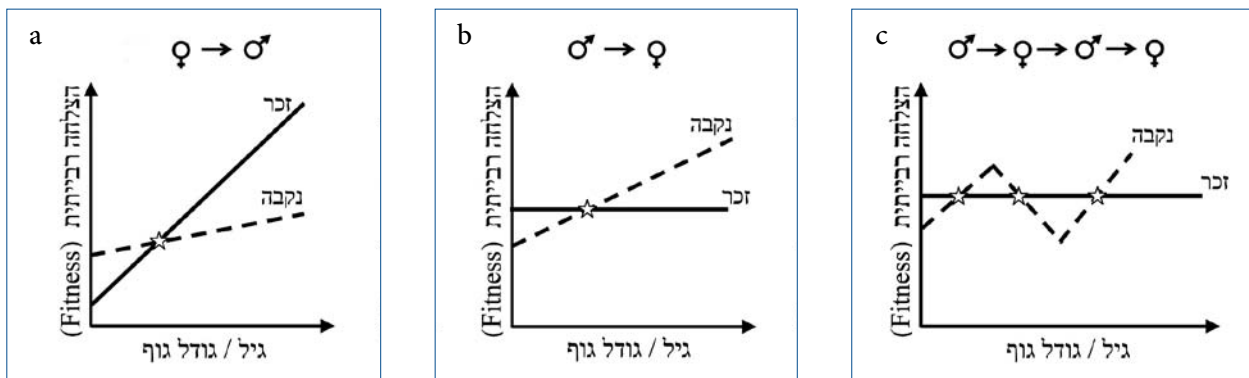
לעומת זאת במפרץ אילת דגם הרבייה הוא אחר לחלוטין אף על פי שמדובר באותם מיני אלמוגים – כאן מרבית האלמוגים מתרבים בחודשי האביב והקיץ. הרבייה עצמה אמנם מושפעת ממופע הירח, אך אינה מסתכמת באירוע בודד. כינינו דגם זה של רבייה בשם "בידוד רבייתי", שמשמעותו היא שאין חפיפה בתזמון הרבייה בין מיני האלמוגים



הזכר תעלה על זו של הנקבה) - במצב זה תעדיף הבררה הטבעית חילוף זיווג מנקבה לזכר (protogyny, תמונה 2a). לעומת זאת ההפך הוא הנכון בחילופי זיווג מנקבה לזכר (protandry, תמונה 2b). אם פוטנציאל ההצלחה הרבייתית של שני הזווגים במרוצת חייהם זהה, תעדיף הבררה הטבעית קיום של זווגים נפרדים מבלי שיתרחשו חילופי זווגים. היווצרותה של גמישות מעין זו בתהליכי הקצאת המשאבים האנרגטיים, הנדרשים לרבייה מוצלחת, מאפשרת לאורגניזמים להשיג את המרב בתרומתם הגנטית לדור הבא בתנאי הסביבה שבה הם חיים, שזוהי למעשה "שאיפתו" של כל אורגניזם והמפתח להצלחתו.

השערות אחרות הנגזרות מתאוריית "יתרון הגודל" מצביעות על קשר בין הנקודה שבה יתרחש שינוי הזיווג בקרב הפרטים לבין קצב הגידול ושיעורי התמותה באוכלוסיית הפרטים. אם לדוגמה משווים בין שתי אוכלוסיות של מינים המסוגלים לשנות את זווגם (נאמר אוכלוסיות א ו-ב) ואשר קרובים פילוגנטית (משתייכים לאותו סוג או משפחה), צפויים שינויי זיווג בתזמון מוקדם יותר בפרטים מאוכלוסייה א אם אוכלוסייה זו מאופיינת בפרטים בעלי שיעורי גידול נמוכים מאלה של אוכלוסייה ב, או שהיא סובלת משיעורי תמותה גבוהים ביחס לאוכלוסייה ב [14-13]. מערך הניסויים שביצענו במעקב אחר שתי האוכלוסיות של אלמוגי הפיטרה אפשר בחינת היפותזות אלו.

תופעת חילוף הזיווג בבעלי חיים ובצמחים היא נושא שנלמד במגוון רחב של מחקרים תאורטיים ובמחקרים אבולוציוניים-ניסויים שמהם עולה כי במרבית בעלי החיים חילוף הזיווג קורה פעם אחת בחייהם מזכר לנקבה, או להפך - מנקבה לזכר. אחת התאוריות החשובות בנושא היא ה-Sex Allocation Theory, העוסקת בדרך שבה אורגניזמים "מקצים" את משאבי האנרגיה שלהם ליצירת זכרים או נקבות [13-16]. השערת "יתרון הגודל" (Size Advantage Hypothesis), הנגזרת מהתאוריה הזאת, גורסת שבבעלי חיים או צמחים הבררה הטבעית תעדיף חילופי זיווג לאחר עלייה בגיל או בגודל בנקודה שבה ההצלחה הרבייתית שלהם תשתפר בשל החלפת הזיווג (תמונה 2 [a, b]). כיוונית חילוף הזיווג מזכר לנקבה, או להפך, נקבעת על ידי ההצלחה הרבייתית היחסית של הפרט במרוצת חייו [14]. וכך הגודל האופטימלי לעיתוי שינוי הזיווג צפוי לקרות כאשר פוטנציאל ההצלחה הרבייתית שנותר לפרט בחייו בתור "הזיווג השני" עולה על פוטנציאל הצלחתו הרבייתית אם לא יחליף את זיווגו וייוותר להיות "הזיווג הראשון" (הזיווג שבו הוא נולד). מכאן שאפשר לצפות שאם ההצלחה הרבייתית של הנקבה עולה על זו של הזכר בהיותם בגודל קטן, או בגיל צעיר יחסית, בהגיעם לגודל גוף מסוים גדול יותר (או גיל בוגר יותר) עשויה מגמה זו להתהפך (ההצלחה הרבייתית של



תמונה 2 (a, b). מודל "יתרון הגודל" לשינוי זיווג חד-כיווני על פי Charnov (1982) [14] (C), מודל "יתרון הגודל" לחילופי זיווג רב-פעמיים (חוזרים ונשנים) - multiple sex reversal (המאמר הנוכחי).

אלמוגי הפיטרה שורדים את קטסטרופת "ההלבנה ההמונית" של קיץ 1998

בעקבות אירוע ההלבנה ההמוני של אלמוגים בשונות האי אוקינאוה בקיץ 1998, אנו עורכים סקר מתמשך על מצב השונות. המחקר הנוכחי החל במסגרת סקר זה, בעקבות צלילה מקרית בקיץ 2004 באתר שונות שלא צללנו בו קודם לכן. לתדהמתי הרבה, השונות הייתה מכוסה באלפי פרטים של אלמוגים ממשפחת הפטרייתיים. בבדיקה ראשונית שערכנו באתר מצאנו כ-12 מינים שונים, המשתייכים כולם למשפחה זו. בשנות עבודתי במחקר שונות אלמוגים צללתי בעשרות רבות של שונות ברחבי העולם, אולם מעולם לא נתקלתי בשונות שקיים בה ריכוז עצום כזה של אלמוגים ממשפחה זו. פליאתי גברה עוד יותר לאור העובדה שאוכלוסיות מיני הפיטרה השונים באתר החדש נראו במצב מצוי, בניגוד למרבית מיני האלמוגים האחרים אשר נפגעו קשות ואף נכחדו באזור זה בעקבות אירוע ההלבנה ההמוני.

לכן רבה הייתה הפתעתי למראה מגוון המינים הרחב ועושר הפרטים העצום (עד 40 פרטים למ"ר) של בני משפחת הפטרייתיים שמצאנו באתר השונות החדש [8] וזאת בניגוד גמור למצבם של שאר אתרי השונות שחקרנו [19]. מובן שהשאלה המידית שעלתה היא מדוע דווקא אלמוגים אלו שרדו את אירוע ההלבנה הקטסטרופלי. אולם מאחר שבאותה העת לא הייתה המעבדה המקומית ערוכה, מבחינת מכשור ואמצעים אחרים, לביצוע מחקר פיזיולוגי מעמיק בשאלה זו, ובעיקר משום שאסטרטגיות הרבייה של משפחת אלמוגי הפיטרה כמעט שלא נחקרו עד כה [10], החלטתי להתמקד בנושא המרכזי שבו עסקתי בשנות מחקר רבות – דפוסי הרבייה באלמוגי אבן. האתר המיוחד שמצאנו אפשר את לימוד הנושא בצורה מיטבית (דגימת מספר פרטים רב הנדרש למחקר), וזאת בלי לפגוע באלמוגים עצמם. יתרון נוסף בבחירת אלמוגי הפיטרה כנושאי המחקר הוא שבניגוד למרבית מיני האלמוגים, בני משפחת הפטרייתיים אינם צמודים למצע. ואמנם העברת אלמוגי הפיטרה החוזרת ונשנית מדי שנה מהשדה למעבדה לא פגעה בהם כהוא זה. למעשה, שיעור התמותה של אלמוגי הניסוי היה אפסי והם המשיכו לגדול ולהתרבות

חילופי זוויג: דוגמאות משונות האלמוגים

מרבית המחקרים על חילופי זוויג בבעלי חיים נעשו על דגים (ברובם שוכני שונות אלמוגים), שהם הקבוצה הגדולה ביותר והיחידה מקרב בעלי החוליות שבה מתקיימת תופעה זו [17]. בחסרי חוליות ידועה תופעה זו במספר מינים לא רב של קווצי-עור, סרטנים, חלזונות ותולעים רב-זיפיות. המשותף לכל העבודות שנעשו עד היום בנושא חילופי זוויג בבעלי חיים היא העובדה שהגורם העיקרי לחילוף הזוויג הוא חברתי-התנהגותי וקיים אצל בעלי חיים בעלי תנועה חופשית.

בקבוצות פוליגמיות, שבהן זכרים גדולים הם בעלי מונופול על ההזדווגות עם נקבות רבות, מידת ההצלחה הרבייתית של הזכר תלויה בגודלו. במצב זה תעדיף הבררה הטבעית חילוף זוויג מנקבה לזכר. לדוגמה, דגי פיזית ים סוף מתחילים את חייהם כנקבות. הפיזיות חיות במים הפתוחים בקרבת השונות בלהקות צפופות הנשלטות על ידי זכר בודד, שהוא הפרט הגדול ביותר בלהקה. במקרה שהזכר השולט נטרף או נעלם, תהפוך הנקבה הגדולה ביותר בלהקה לזכר תוך כמה שבועות. לעומת זאת במצבים של מונוגמיה (זוגיות) או במצבים שבהם ההזדווגות היא אקראית (למשל באלמוגים), הצלחתה הרבייתית של הנקבה תלויה בגודלה יותר מאשר אצל הזכר, שכן העלות האנרגטית של ייצור ביצים גבוהה מזו של ייצור זרע. במצב זה עם העלייה בגודל הגוף יועדף חילוף זוויג מזכר לנקבה. לדוגמה הדג שושנון אילתי, החי בזוגות בין זרועות שושנת ים: הנקבה גדולה מן הזכר ותוקפנית ממנו כלפי דגים החודרים לנחלתה. אם הנקבה נטרפת הזכר הופך לנקבה בזמן קצר וזכר צעיר אחר יחדור לנחלה ויהפוך לבן זוגה. דוגמאות מעין אלו של חילוף זוויג המתרחש פעם אחת בחיי הפרט אופייניות לדגים. החלפת זוויג דו-כיוונית (bi-directional sex change) נדירה בדגים ונמצאה רק בעת האחרונה במין דג קברנון קטן החי בלהקות בשונות האלמוגים באוקינאוה [18]. בעקבות שינויים ב"יחסי הכוחות" בלהקה, כאשר אחת הנקבות הופכת להיות הפרט הגדול ביותר בקבוצה, היא מחליפה את זוויגה לזכר. גם זכרים מסוגלים לשנות את זוויגם אם הם מחליפים את הלהקה שבה הם חיים ומוצאים עצמם קטנים לעומת הזכר השולט.



אלה נידונות בפירוט רב במאמר שפרסמנו לאחרונה בנושא זה "חילופי זווית דו-כיווניים באלמוגי פיטרה" [19].

מספור הקבע של כל פרט באוכלוסיות הניסוי אפשר מעקב חוזר ונשנה אחר אותם פרטים בכל שנות המחקר. נוסף על המעקב אחר רביית האלמוגים נאספו מדי שנה נתוני משקל וממדי גוף (אורך, רוחב, גובה וקוטר) של כל פרט באוכלוסיות שנבדקו. נתונים אלו אפשרו את חישוב קצבי הגידול וכן את שיעורי השרידות של שני המינים.

בניסוי מעבדה הונחו האלמוגים באקווריומים נפרדים שבהם מי ים זורמים, ובכל אקווריום פרט אחד (תמונה 4). ממידע קודם על דפוסי הרבייה של אלמוגים צפינו שהמועד לרביית מיני הפיטרה יהיה בלילות שיבואו לאחר הירח המלא. המעקב אחר שחרור תוצרי הרבייה החל בשעות הערב (עם שקיעת השמש) של ליל הירח המלא ונמשך כל הלילה עד כשעתיים לאחר זריחת השמש, במשך שבועיים תמימים. חזרנו על תהליך זה בשנתיים הראשונות למחקר כדי לקבוע במדויק את מועדי תזמון הרבייה. מצאנו ששחרור הביציות ותאי הזרע (תמונה 3 [c-f]) מתרחש חמישה עד שבעה לילות לאחר הירח המלא של החודשים יולי ואוגוסט בתזמון מדויק להפליא: שחרור תוצרי הרבייה בחלק מהפרטים מתחיל בשעה 22:00 ונמשך כל הלילה, ופרטים נוספים מצטרפים במשך הלילה ומשחררים תאי מין בזמנים שונים. שחרור תוצרי הרבייה מסתיים זמן קצר לפני הזריחה. שנות המחקר הרבות והיכולת לעקוב כל שנה אחר אותם אלמוגים בדיוק אפשרו לנו לגלות את השעון הביולוגי המופלא באלמוגים אלו: מדי שנה אותם פרטים משחררים ביציות או תאי זרע באותה השעה בדיוק מדיהם. בתום שנת המחקר השנייה ציפתה לנו הפתעה גדולה כשנוכחנו שחלק מהפרטים של שני המינים של אלמוגי הניסוי החליפו את זוויתם. כלומר, חלק מהאלמוגים ששחררו בשנה הקודמת ביציות שחררו עתה תאי זרע, ולהפך.

בשנה השלישית למחקר מצאנו כי 80% מהפרטים המסומנים באוכלוסיית הפיטרה הגבשושית אשר החליפו את זוויתם שנה קודם לכן החליפו את זוויתם מחדש (הראו חילופי זווית דו-כיווניים: bi-directional sex change), מהם החליפו זווית מנקבה לזכר וחזרה לנקבה: $n < z < n$, ומהם: $z < n < z$. בתום השנה הרביעית למחקר ציפתה

מדי שנה כפי שתיעדנו בכל שנות המחקר [19]. מובן שאי אפשר לבצע מחקר מקיף מעין זה באלמוגים צמודי מצע בלי לפגוע בהם.

שעון ביולוגי מתזמן את חילופי הזווית הרב-פעמיים באלמוגי הפיטרה

ממצאי המחקר שאציג להלן היא העדות הראשונה להחלפת זווית באלמוגי אבן [19]. זוהי גם עדות ראשונה להחלפת זווית דו-כיוונית ורב-פעמית במחקר השוואתי בין שני מינים של אלמוגים: פיטרה קוצנית ופיטרה גבשושית (תמונה 3 [a, b]). לעומת אלמוגי הפיטרה הקוצנית, המחליפים את זוויתם פעם אחת במרוצת חייהם (החלפת זווית דו-כיוונית), אלמוגי הפיטרה הגבשושית מחליפים את זוויתם כמה וכמה פעמים (חילופי זווית רב-פעמיים - multiple sex reversal) במרוצת חייהם בדומה לצמחים המחליפים את זוויתם בתגובה למגבלות במשאבים סביבתיים. חשיבותם המדעית הראשונה במעלה של ממצאי מחקר זה מתעצמת, מרגשת אותי במיוחד בשל העובדה שעשרות חוקרים ברחבי העולם, כולל אנשי מעבדתי, תלמידיי ואנוכי, עוסקים בנושא מגוון דרכי הרבייה של אלמוגים כבר שנים רבות, ועד למחקר הנוכחי לא תועדה תופעת חילופי הזווית באלמוגי אבן.

דרך העבודה הייתה כרוכה בהעברת האלמוגים ממקום משכנם הטבעי בשוניית למעבדה, ובגמר הניסוי, עם תום המדידות והתצפיות על דפוסי הרבייה, בהחזרתם לשוניית לאותו מקום שממנו הם נאספו. וכך היה מדי קיץ, בחודשים יוני-אוגוסט בשנים 2004-2009. כדי לזהות את אותם הפרטים בכל שנה מחדש, סימנו כל אלמוגי בתגיות פלסטיק ממוספרות. את התגיות קשרנו לאלמוג בחוט דייגים שהושחל לנקב זעיר שנקדח בשלד האלמוג. שיטה זו לא גרמה כל נזק לאלמוג. בתוך זמן קצר כוסה הנקב בהפרשת פחמת סידן הנעשית בבניית השלד הסידיני של האלמוג. בשנה הראשונה למחקר היה מספר האלמוגים המסומנים שבדקנו קטן יחסית 10-20 פרטים לכל מין. אולם בהמשך נוכחנו שכדי לקבל תוצאות משמעותיות להסקת מסקנות מבוססות, היה עלינו להגדיל את מדגמי האוכלוסיות עד כדי 100 פרטים ויותר לכל מין. לא אכנס כאן לפרטי התוצאות;



תמונה 3. שחרור תוצרי הרבייה על ידי אלמוגי הפיטרה מתרחש ב־5–7 לילות לאחר הירח המלא של יולי–אוגוסט בתזמון מדויק להפליא. תחילת השחרור מתחילה בשעה 22:00 ומסתיימת בבוקר שלמחרת [19]. אותם אלמוגים משחררים מדי שנה את תאי המין שלהם בדיוק באותו מועד ובדיוק באותה השעה. (a) פיטרה קוצנית *Fungia repanda*. קנה מידה (קנ"מ) 2.5 ס"מ; (b) פיטרה גבשושית *Ctenactis echinata*. קנ"מ 1.5 ס"מ; (c) שחרור תאי זרע על ידי זכר הפיטרה הקוצנית. קנ"מ 3.5 ס"מ; (d) שחרור ביציות על ידי נקבת הפיטרה הגבשושית. קנ"מ 3.5 ס"מ; (e) דוגמה למערכת הניסוי בעת שחרור תוצרי הרבייה. NR = אלמוגים שאינם ברבייה. קנ"מ 10 ס"מ; (f) תקריב של ארבעה אקווריומים המדגימים את ההבדל הבולט במראה הטיפוסי של מי האקווריומים לאחר שחרור הביציות (למעלה משמאל) ותאי הזרע (למטה משמאל ולמעלה מימין). קנ"מ 5 ס"מ.



בשדה ובמעבדה כדי לענות, ולו חלקית, על שאלות אלו. החיסרון הבולט במערכת ניסויית עם אלמוגים אלו הוא העובדה שהם מתרבים רק חודשיים בשנה ובתקופות קצרות וקצובות, ולכן עלינו להמתין שנה שלמה לתוצאות ניסוינו. אזכיר פה רק שני ניסויים שבהם אנו עוסקים בימים אלו: הראשון הנו ניסוי שדה בקנה מידה גדול שעשינו בקיץ האחרון ואשר אנו ממתינים לתוצאותיו בקיץ הבא. בהסתמך על הנחת עבודה שאכן מתקיימת תקשורת כימית (באמצעות פרומונים) בין אלמוגים שכנים ובהסתמך על מודל "יתרון הגודל", הצמדנו זה לזה פרטים של אלמוגי פיטרה מאותו המין בזוגות. הזוגות שנבחרו הוצמדו באמצעות חוט דייגים חזק, המבטיח שלא ייפרדו "ל"טוב ולרע", ואף שישארו במקום הנחתם בשונית במשך שנת ניסוי שלמה, כדי שיהיה אפשר לאספם ולהביאם למעבדה בתום השנה. כל זוג הורכב מזכר גדול ומנקבה קטנה המוצמדת אליו. כ-50 זוגות כאלה הונחו בשונית באזור דליל באלמוגים, כשמרחק של שני מטרים מפריד בין הזוגות. והיה אם הנחות העבודה שלנו יתבררו כנכונות, אנו מצפים לתעד בעונת הרבייה בקיץ הבא חילופי זיווג כפולים בכל צמד: הזכר הגדול יהפוך לנקבה, והנקבה הקטנה תהפוך לזכר. צפי זה מבוסס על השיקולים האנרגטיים הכרוכים בעצם קיום הפרטים כזכר ("גדול מדי") לצד נקבה ("קטנה מדי") וכן מהעיקרון שלפיו שני הפרטים ירוויחו מהחלפת הזיווג בשל הגדלת סיכויי הצלחתם הרבייתית. על פי מודל זה זכר קטן עשוי להספיק להפריית תוצרי הרבייה של נקבה גדולה, ולעומת זאת המצב ההפוך עלול לגרום לבזבוז תוצרי מין בשל המיהול האין-סופי בים. מובן שהצפי לתוצאות ניסוי הביקורת (זכר קטן המוצמד לנקבה גדולה) הוא שכל האלמוגים בקבוצת ניסוי זו לא יחליפו את זוויגם במרוצת השנה.

ניסוי אחר, שבו התחלנו לפני כשלוש שנים, הסתמך על הנחת עבודה שעקה קיצונית (כמו שבירת האלמוג) תגרום לשינויים מהותיים בשיעור ההשקעה האנרגטית של האלמוגים ברבייה לעומת רגנרציה (התחדשות חלקים פגועים) וגדילה, והצפי שלנו הוא שמרב המשאבים יוקצו תחילה לרגנרציה. מובן שבתכנון הניסוי עמדה לנגד עינינו העובדה הידועה, שאלמוגים הם בעלי חיים בעלי כושר רגנרציה מפותח ביותר. לצורך הניסוי שברנו לשני חלקים

לנו ההפתעה הגדולה ביותר כשגילינו שחלק מהפרטים שהראו דו-כיווניות בחילופי הזיווג בשנה הקודמת, החליפו את זוויגם שוב: $z < n < z$ (!) כלומר, לפנינו מצב של חילופי זיווג חוזרים ונשנים (רב-פעמיים) - multiple sex reversal (ראה תרשים המודל המוצע כאן בתמונה 2c) - המאפשרים השגת מרב ההצלחה הרבייתית. המידע שיש לנו על אסטרטגיית רבייה מעין זו מועט ביותר. למיטב ידיעתי ידועות דוגמאות בודדות לתופעה זו בבעלי חיים. למשל, ידועה תולעת ימית רב-זיפית, קטנה, החיה בזוגות, והפרט הגדול שבבני הזוג הוא הנקבה. מאחר שהזכרים גדלים מהר יותר מהנקבות, לאחר שחל היפוך בגודל היחסי של בני הזוג שניהם מחליפים את זוויגם. תופעה זו מאפשרת לשני בני הזוג להגיע למרב הצלחתם הרבייתית [20].

ניסויי שדה: האם קיימים איתותים המאפשרים לאלמוגים "להעריך" אם "כדאי" להם להחליף את זוויגם ואף לתזמן את חילוף הזיווג?

החידוש המפתיע בתגלית שלנו אינו נובע אך מהעובדה כי התגלה אורגניזם נוסף המסוגל להחליף את זוויגו, אלא מהעובדה שזו הפעם הראשונה שגמישות זיווגית כזו נצפתה באלמוגים, אשר בניגוד למיני דגים ומספר מועט של חסרי חוליות אחרים הידועים כמחליפי זיווג, הם חסרים תנועה חופשית (קבועי-מקום) ונעדרי התנהגות חברתית. בעניין זה אחת השאלות המתבקשות היא אם קיימים איתותים (cues) המאפשרים לאלמוגים "להעריך" אם "כדאי" להם להחליף את זוויגם ואף לקבוע את תזמון חילוף הזיווג. הרי בניגוד לאורגניזמים אחרים הידועים ביכולתם להחליף את זוויגם, האלמוגים הם קבועי-מקום ונעדרי התנהגות. אלו השאלות שבהן אנו עוסקים בימים אלו. על סמך הידע המועט הקיים על האנדוקרינולוגיה של אלמוגים הנחת העבודה שלנו היא שיייתכן שתקשורת כזו נעשית באמצעות הפרשת פרומונים (חומרים כימיים המופרשים על ידי בעל חיים אחד ומעוררים תגובה פיזיולוגית או התנהגותית אצל פרט אחר מאותו המין). המידע הרב שהצטבר בחמש שנות המחקר במכלול תכונות החיים של כל פרט באוכלוסיות האלמוגים שבמעקב מקנה יתרונות חשובים בתכנון ניסויים



תמונה 4. דוגמה למערכת הניסוי: כל אקווריום הכיל פרט אחד של אלמוג פיטרה, וכל האקווריומים הונחו זה לצד זה תחת זרימה מתמדת של מי ים. לעת ערב, עם תחילת המעקב אחר שחרור תוצרי הרבייה, הופסקה זרימת המים כדי לבודד את תוצרי הרבייה של כל אלמוג. (a) פיטרה קוצנית. (b) פיטרה גבשושית. קנ"מ בשתי התמונות - 15 ס"מ [19].

שיקולי עלות-תועלת במאזן חלוקת משאבי האנרגיה: מודל ה"הגבלה במשאבי סביבה"

אצל מרבית בעלי החיים האנרגיה הנדרשת מנקבות לצורך בניית הביציות, העשירות בחומרי תשמורת, רבה בהרבה מזו הנדרשת מן הזכרים ליצירת תאי הזרע [21]. סביר להניח כי באלמוגים צעירים או קטנים מושקעת עיקר האנרגיה בגידול (עלייה במשקל ובממדים לינאריים), וזאת "כדי" לצמצם ככל האפשר את שיעורי התמותה הגבוהים בפרטים צעירים יותר מאשר בבוגרים. גם בצמחים האנרגיה שמשקיעות הנקבות ביצירת פרחים ופרות רבה מזו שמשקיעים הזכרים [22-24]. עובדות אלו מסבירות את משך הזמן השונה הנדרש בין זכרים לנקבות לבניית תוצרי הרבייה: בדומה למרבית מיני האלמוגים, תהליך יצירת הביציות (אואוגנזה) בנקבות של אלמוגי הפיטרה מקדים בכמה חודשים את מועד תחילת הבנייה של תאי הזרע (ספרמטוגנזה). אף על פי כן הבשלת תאי המין נעשית בשני הזוויגים בד בבד, ופליטתם למים מתרחשת בדיוק באותו זמן. באורגניזמים רבים לגודל הגוף של הפרט יש השפעה מכרעת ב"שיקולי" עלות-תועלת (trade off) במאזן חלוקת משאבי

שוים אלמוגי פיטרה שזוויגם היה ידוע לנו (מרביתם היו נקבות) והחזרנו אותם למקומם בשונית למשך שנה. שבירת האלמוגים גורמת להם עקה קשה בטווח הזמן המידי, אולם כעבור שנתיים-שלוש הם עוברים רגנרציה מלאה, וכל מחצית אלמוג מתפתחת לפוליפ עצמאי. תוצאות הניסוי תאמו את הנחת העבודה שלנו. כאמור, היה סביר להניח שעיקר הקצאת משאבי האלמוג תכוון בשנה הראשונה לאחר הפגיעה לרגנרציה וגידול ולא לרבייה. בנסיבות אלו קיום כזכר יהיה יתרון מאחר שהוא זול יותר אנרגטית מקיום כנקבה. ואמנם שנה לאחר הפגיעה הפסיק הרוב המכריע של חצאי האלמוגים לייצר תאי מין והמיעוט שהתרבה היה כולו זכרים. בשנה השנייה לניסוי כמעט כל אלמוגי הניסוי שחררו תאי מין אך מרביתם כזכרים ורק מיעוטם כנקבות. בשלב זה כבר השלימו האלמוגים הפגועים חלק ניכר מהחלק החסר באלמוג המקורי לפני השבירה. ראוי להדגיש שבקרב כל אלמוגי הניסוי לא נצפתה תמותה ולו של אחד. לאחר סיום שנת הניסוי השלישית אנו מצפים שבזמן הרבייה יציגו אלמוגים אלו אחוזי רבייה ויחס זוויגים בהתפלגות הדומה לנתונים מן האוכלוסייה הטבעית.



אלו, אנו מציעים מודל דומה הקובע כי הקצאת המשאבים האנרגטיים באלמוגי הפיטרה (בעלי גמישות זוויתית) תיעשה בתגובה לשינויים סביבתיים מקומיים. על פי מודל זה ישנו אלמוגים את זוויתם לזכר בתגובה לעקה בסביבתם המידית, לדוגמה בעקבות הצללה, כיסוי בחול, מחלות, פציעה או היפוך הגוף כשפה האלמוג פונה כלפי מטה בעקבות סערה וכיו"ב. לעומת זאת חילוף הזווית מזכר לנקבה ייעשה בתגובה לשיפור בתנאי הסביבה ובזמינות המשאבים.

קביעת גיל שינוי הזווית באמצעות טומוגרפיה ממוחשבת (CT)

הסימון והמעקב אחר כל פרט באוכלוסיית האלמוגים שחקרנו אפשר לנו לקבוע את קצב הגידול של כל פרט במשקל ובאורך בכל אחת משנות המחקר ולהעריך את גיל האלמוגים בהתייחס לגודלם/משקלם. דרך אחרת ומידית לקביעת גיל האלמוגים הייתה בשימוש בשיטה חדשנית באמצעות טומוגרפיה ממוחשבת (Computerized Tomography – CT), על סמך ספירת טבעות הגידול השנתיות שהתקבלו בצילום. מהמרווחים השונים בין טבעות הגידול (תמונה 5) אפשר לראות שבשנים הראשונות לחיי האלמוג קצב הגידול מהיר (מרבית האנרגיה מושקעת בגידול והאלמוג איננו מתרבה) מזה שבהמשך חייו, אז חלה האטה בקצב הגידול עם חלוקת המשאבים בין גידול לרבייה. זוהי הפעם הראשונה שנעשה שימוש בשיטה זו באלמוגים חיים. המתאם המשמעותי שהתקבל בין שתי השיטות אפשר לנו לקבוע את גילו המדויק של כל פרט באוכלוסייה על סמך משקלו או אורכו בלבד. המעקב המשולב אחר מועד ותזמון חילופי הזווית וכן קצב הגידול (במשקל ובממדים לינאריים) ושיעורי התמותה בשתי האוכלוסיות אפשרו השוואת התוצאות שקיבלנו לצפוי ממודל "יתרון הגודל".

מצאנו שפרטים באוכלוסיית הפיטרה הגבשושית מסוגלים להחליף את זוויתם בטווח גילים/משקלים בינוני (15–39 שנים; 0.7–2 ק"ג); הגיל/משקל המרבי שנצפה במין זה היה 95 שנים (5 ק"ג). בפיטרה הקוצנית טווח הגילים/משקלים לחילופי הזווית נמוך בהרבה (7–13 שנים; 0.4–0.7 ק"ג) אף על פי שהגיל/משקל המרבי שנצפה במין זה היה כ-68 שנים (4.5 ק"ג). ואמנם, כפי שהזכרתי, לעומת

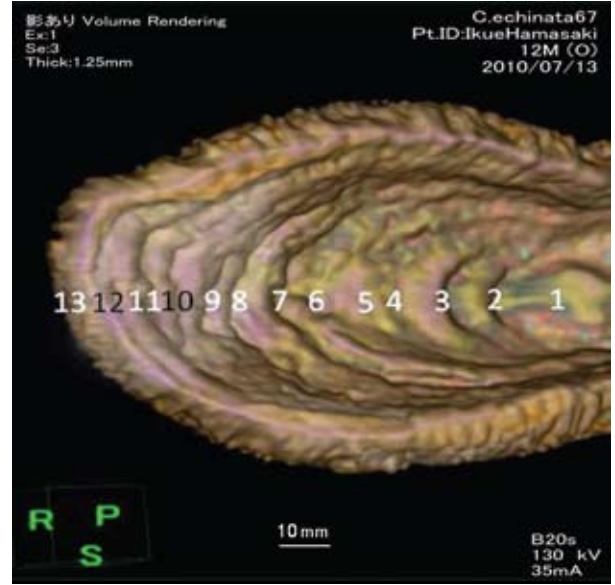
האנרגיה המושקעת בגידול לעומת רבייה. באלמוגים, כמו בהרבה אורגניזמים אחרים (צמחים עשבוניים, עצים, חסרי חוליות, דגים, דו-חיים ואף יונקים מסוימים), קיים סף גיל/גודל מינימלי שעל האלמוג להגיע אליו לפני שיתחיל ברבייה. החל מגיל/גודל מסוים מרבית האלמוגים הגדולים יחסית ישקיעו ברבייה משאבים אנרגטיים רבים יותר מאשר בגידול בהשוואה לאלמוגים קטנים/צעירים יותר בני אותו מין [21]. ואכן, באלמוגי הפיטרה שחקרנו שינויי הזווית נעשו בהתאמה לגודל/גיל הפרט.

ידוע שבהרבה צמחים דו-ביתיים הזווית נקבע בהתאמה לגודל הפרט או בהתאמה לתנאי הסביבה: פרטים גדולים יותר או פרטים הגדלים בתנאי סביבה טובים יותר הם לרוב נקבות, ולהפך. כדי לנסות ולהסביר תופעה זו נבנו מודלים שונים אשר מרביתם נגזרים מתאוריית "יתרון הגודל". מודלים אלו מנסים לחזות נסיבות לקיום יחס זווית יציב באוכלוסייה המאופיינת בפרטים המחליפים את זוויתם. הטיעון המרכזי הוא שלצמחים גדולים יותר משאבים רבים יותר, או שפוטנציאל ניצול המשאבים הסביבתיים שלהם גבוה יותר, ומכאן שהשיפור המשמעותי ביותר בהצלחה הרבייתית צפוי להתממש אצל נקבות. מודל ה"הגבלה במשאבי סביבה" שהוצג בספרו הקלאסי של א"ל צ'רנוב "תאוריית הקצאת המין" [14], גורס שכאשר העלייה בגודל הצמח מלווה גם בעלייה בזמינות המשאבים הסביבתיים, שילוב זה יביא להשגת מרב ההצלחה הרבייתית אם הצמח יהפוך לנקבה. לטענת צ'רנוב, בצמחים ההצלחה הרבייתית של הזכר דורשת פחות משאבים סביבתיים מאשר הצלחת הנקבה ותגיע לאסימפטוטה במצב שבו משאבי הסביבה יהיו בלתי מוגבלים.

בצמחים בעלי "גמישות זוויתית" מוכרת התופעה של חילופי זווית דו-כיווניים [23–24]. המאפיין צמחים אלו הוא שהם מחליפים את זוויתם מנקבה לזכר בתנאי סביבה קשים יחסית (קרקעות יבשות, תנאי צל, טמפרטורות סביבה קיצוניות, מחסור במינרלים וכיו"ב) ומחליפים את זוויתם חזרה לנקבות עם השתפרות תנאי הסביבה. לדוגמה, מחקרים שנעשו בסחלבים ממינים מסוימים הראו שכאשר הם גודלו בצל הם שינו זוויתם לזכרים, וכאשר גודלו בתנאי תאורה טובים, הם הפכו לנקבות [25]. בהסתמך על מחקרים

גוף בינוני חסרות את האנרגייה הדרושה לשם ייצור ביציות שנה אחר שנה. כך, אם פוריות הנקבה עולה בשיעור גבוה מיכולתה להשיג אנרגייה לקיום פעולות החיים (ביחס לגודל גופה), אף אם יהיה לה יתרון בהמשך קיום זיווגה כנקבה (על פי מודל "יתרון הגודל"), היא לא תוכל לעשות זאת, מאחר שלא יהיו לה המשאבים האנרגטיים המספיקים לשם כך (על פי מודל ה"הגבלה במשאבי סביבה"). כלומר, על ידי החלפת הזיווג לסירוגין, מדי שנה, המלווה כאמור בהשקעה אנרגטית נמוכה יותר בקיום זכר, יכול האלמוג בעל הגודל הבינוני לעבור "תקופת מנוחה" שבה הוא צובר אנרגייה, שתאפשר לו להמשיך ולגדול וגם לתפקד כנקבה בשנה שלאחריה, ובכך למצות את הפוטנציאל הרבייתי שלו. חילופי זיווג כאלה עשויים להימשך עד שהפרט מגיע לגודל סף גדול מספיק המאפשר לו להישאר נקבה בהמשך חייו, ובכך להגדיל את סיכויי להגיע למרב פוטנציאל הצלחתו הרבייתי. ואמנם על פי תוצאות המחקר, תשעה מתוך עשרת הפרטים המסומנים שנצפו במרוצת השנים בפיטרה הגבשושית, ואשר גילם היה מעל 35 שנים (1.8 ק"ג), נותרו נקבות, ולעומתם הפרטים הצעירים ביותר (7-15 שנים; 300-700 גר') היו כולם זכרים. עובדה מעניינת ביותר שצפינו בה הייתה שבמין הפיטרה הקוצנית כל הפרטים מעל גיל/משקל 50 שנה/2 ק"ג, בהתאמה, יצאו ממעגל הרבייה ולא הראו כל שחרור של תאי מין בכל שנות המחקר. תוצאה מפתיעה זו מרמזת על אפשרות של הזדקנות במין זה.

הרוב המכריע של אלמוגי האבן הם מינים מושבתיים הבנויים מאלפי פוליפים המתחלקים וגדלים באופן תמידי. מכאן שבהסתכלות פילוסופית אפשר לראות בהם "בני אל-מוות". נציין שידועים מיני אלמוגים המגיעים לגיל של 1000 שנה ויותר. אלמוגים אלו (כמו למשל בסוג חריהן) מסוגלים להגיע לגדלים עצומים עד לקוטר של 5-6 מ' ולגובה של 10 מ' ויותר. מובן שהחלק החי באלמוגים אלו הוא רק הרקמה הדקה שעובייה מילימטרים ספורים ה"יושבת" על פני שכבת השלד הסידיני החיצוני של האלמוג, ואשר הופרשה על ידי אותה הרקמה במרוצת השנים. במקרה של אלמוגי הפיטרה לא כך הדבר, שכן אלמוגים אלו הם פוליפים בודדים, המגיעים ברוב המקרים לגודל 10-20 ס"מ בלבד, ובמינים בודדים עשויים להגיע לקוטר מרבי של 70 ס"מ (תמונה 6).



תמונה 5. פיטרה גבשושית: סריקת האלמוג בטומוגרפיה ממוחשבת (Computerized Tomography - CT) מאפשרת זיהוי טבעות הגידול השנתיות באלמוג החי וקביעת גילו (13 שנה) בלי לפגוע בו (בתמונה נראית מחצית האלמוג).

הפיטרה הגבשושית שהציגה חילופי זיווג רב-פעמיים, הפיטרה הקוצנית הציגה חילופי זיווג חד-כיווניים בלבד. התוצאות שהצטברו בשנות המחקר הצביעו על הסכמה עם הצפוי ממודל "יתרון הגודל": בפיטרה הקוצנית חילוף הזיווג נעשה בגיל/משקל קטן יותר מאשר בפיטרה הגבשושית. נוסף על כך בפיטרה הקוצנית היו שיעורי הגידול נמוכים יותר (במשקל ובממדים לינאריים) מאלמוגי הפיטרה הגבשושית והתמותה הייתה גבוהה משמעותית. בשני המינים חילוף הזיווג הראשון היה מזכר לנקבה (protandry) כפי שצפוי ממודל "יתרון הגודל". ההתאמה בין תוצאות הניסויים שערכנו למודל "יתרון הגודל" ולמודל ה"הגבלה במשאבי הסביבה" אפשרה לנו להשוות קווי דמיון בין תכונות החיים של אלמוגי הפיטרה הגבשושית לבין תכונות החיים של צמחים המראים גמישות בקביעת זיווגם בתגובה לשינויים במשאבי הסביבה או בתגובה לעקות סביבתיות. השוואה זו עשויה להסביר את תזמון שינוי הזיווג ואת טווח הגדלים שבהם הוא מתרחש במין אלמוג זה. אנו סוברים שנקבות אלמוגי הפיטרה בגודל

רצפים של DNA המצויים בקצוות הכרומוזומים של יצורים איקריוטיים (Eukaryotes; בעלי גרעין תא), ההולכים ומתקצרים עם התחלקות התאים (מספר זוגות הבסיסים הולך וקטן), ומכאן שצפוי מתאם שלילי משמעותי בין אורך הטלומרים לגיל האורגניזם [26]. ככל שהאורגניזם יהיה מבוגר יותר, אורך הטלומרים שלו יהיה קצר יותר. ואמנם הנחה זו הוכחה כנכונה בעבודות מולקולריות רבות שנעשו במינים שונים של בעלי חיים, ובכללם האדם. על פי מודל זה, אדם מתחיל את חייו כעובר כשהכרומוזומים שבתאיו מצוידים בטלומרים ארוכים. במרוצת חייו הטלומרים הולכים ומתקצרים עד לזקנה. הטלומר הוא אפוא מעין שעון ביולוגי. אורכו ההולך ומתקצר בכל חלוקה של תאים משקף אפוא את גילו של האדם או של בעל החיים הנלמד. אולם התברר כי תאי המין הם יוצאי דופן בסכמה זו: הטלומרים בתאי הזרע אצל הזכר ובתאי הביצית אצל הנקבה נשארים תמיד באורכם המקורי [27]. בלי להיכנס לפרטי השיטות המולקולריות בניסויים שעשינו אפשר לקבוע כי תוצאותינו מראות בבירור שתהליך הזדקנות אכן מתקיים בפוליפ אלמוגי הפיטרה. מחקרנו מראה כי קיים מתאם שלילי מובהק בין גיל/גודל האלמוג לאורך הטלומרים. כך, אורך הטלומרים של תאי זרע באלמוגים בוגרים של הפיטרה הגבשושית הראו ערכים גבוהים בצורה משמעותית בהשוואה לאורך הטלומרים מרקמות אותם האלמוגים עצמם ואף מרקמות אלמוגים צעירים. עבודה ראשונית זו מאפשרת להעריך את גיל האלמוגים בלי להסב להם נזק. נוסף על כך היא בעלת חשיבות כללית למחקרים העוסקים בהזדקנות.



תמונה 6. אלמוג אבן ממשפחת הפטרייתיים בגיל של כ-60 שנה. צילם: עמרי ברונשטיין.

לכן ייתכן מאוד שבאלמוגי הפיטרה קיים מצב של הזדקנות מאחר שכל אלמוג הוא פרט/פוליפ בודד המבצע את כל פעולות החיים עד שהוא מגיע לסף מסוים שמעבר לו אין לאלמוג עוד אנרגייה לגדול ולהתרבות, ואז הוא מזדקן ומת.

חיי נצח או הזדקנות – חקר הטלומרים באלמוגים

המידע האקולוגי המפורט שהצטבר על כל פרט באוכלוסיות הפיטרה שנלמדו בחמש שנות המחקר אפשר עריכת ניסויים בשיטות מחקר בין-תחומיות. למשל, במחקר שאנו עוסקים בו בימים אלו מצאנו עדויות ראשוניות לנכונות הסברה שאלמוגי הפיטרה אכן מזדקנים. בסדרת ניסויים ראשוניים שערכנו נמדדו אורך הטלומרים (telomeres) בדגימות רקמה זעירות שנדגמו מפרטים בגדלים שונים (100 גר' ועד 4000 גר') של אלמוגי הפיטרה הגבשושית. כידוע, הטלומרים הם

תודות

ברצוני להודות מקרב לב לבני משפחתי ולכל תלמידיי, אשר הביאוני עד הלום. השנה היא שנת היובל לאקדמיה. הנני שמח מאוד וגאה להיות בין חברי האקדמיה הראשונים המייצגים את תחום האקולוגיה. זוהי עדות להכרה הגוברת בקרב קהילת המדע בארץ בחשיבות הנושאים הסביבתיים לחיינו. כולי תקווה שאוכל לתרום לחיזוק תודעה זו ולקדמה באופן מעשי.

[רשימת המקורות מובאת במלואה באתר האקדמיה].



רשימת מקורות

- 16 Warner, R.R. (1988). Sex change and the size-advantage model, *Trends Ecol. Evol.* 3: 133–136.
- 17 Munday, P. L., Buston, M. and R. R. Warner (2006). Diversity and flexibility of sex change strategies in animals. *Trends Ecol. Evol.* 21: 89–95.
- 18 Manabe, H., Ishimura, M., Shinomiya, A. and T. Sunobe (2007). Field evidence for bi-directional sex change in the polygynous gobiid fish *Trimma okinawae* Jr. *Fish Biol.* 70: 600–609.
- 19 Loya Y. and K. Sakai (2008). Bidirectional sex change in mushroom corals. *Proc Roy Soc Biol B* 275: 2335–3343.
- 20 Berglund, A. (1986). Sex change by a polychaete worm: effects of social and reproductive costs. *Ecology* 67:837–845.
- 21 Hall, V. and T. P. Hughes (1996). Reproductive strategies of modular organisms: comparative studies of reef building corals. *Ecology* 77: 950–963.
- 22 De Jong, T. J. and P. G. L. Klinkhamer (1994). Plant size and reproductive success through female and male function. *J. Ecol.* 82: 99–402.
- 23 Klinkhamer, P. G. L. and T. J. de Jong (1997). Sex and size in cosexual plants. *Trends Ecol. Evol.* 12: 260–265.
- 24 Korpelainen, H. (1998). Labile sex expression in plants. *Biol. Rev.* 73: 157–180
- 25 Zimmerman, J. K. (1991). Ecological correlates of labile sex expression in the orchid *Catasetum viridiflavum*. *Ecology*, 72: 597–608.
- 26 Blackburn, E. H. (1984). The molecular structure of centromeres and telomeres *Annu. Rev. Biochem.* 53: 163–194.
- 27 Urquidi, V., Tarin D. and S. Goodison (2000). Role of telomerase in cell senescence and oncogenesis. *Annu. Rev. Med.* 51: 65–79.
- 1 Falkowski, P. G., Dubinsky, Z., Muscatine L., and J. W. Porter (1984). Light and the bioenergetics of a symbiotic coral. *Bioscience*, 34: 705–709.
- 2 Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshwater Res.* 50: 839–866.
- 3 Carpenter K. E., et al. (2008). One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science* 321: 560–563.
- 4 Wilkinson, C. (2008). *Status of Coral Reefs of the World. In: Status of Coral Reefs of the World, Global Coral Reef Monitoring Network* (ed. Wilkinson C.) Reef and Rainforest Research Center, Townsville, Australia. 296 pp
- 5 Hoegh-Guldberg, O. (2009). Climate change and coral reefs: Trojan horse or false prophecy?, *Coral Reefs* 28: 569–575.
- 6 United Nations Environment Programme (UNEP-WCMC) (2001). *World Atlas of Coral Reefs*. <http://coral.unep.ch/atlaspr.htm>
- 7 Loya Y. (1972). Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Mar. Biol.* 13: 100–123.
- 8 Loya, Y., Sakai K., Yamazato K., Nakano Y., Sembali H., and R. van Woesik (2001). Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecol Lett* 4: 122–131.
- 9 Harrison, P. L. and Wallace C. C. (1990). Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: *Ecosystems of the world: Coral Reefs*. (ed. Dubinsky, Z.). Elsevier, Amsterdam, pp 133–207.
- 10 Baird, A. H., Guest, J. Willis B. L. (2009). Systematic and biogeographical patterns in the reproductive biology of scleractinian corals. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 551–571.
- 11 Babcock, R. C., Bull, G. D., Harrison, L., Heyward A. J., Oliver. J. K., Wallace, C. C. and B. L. Willis (1986). Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef. *Mar Biol* 90: 379–394.
- 12 Schlesinger, Y. and Y. Loya (1985). Coral community reproductive patterns: Re Sea versus the Great Barrier Reef. *Science*, 228: 1333–1335.
- 13 Ghiselin, M.T. (1969). The evolution of hermaphroditism among animals. *Q. Rev. Biol.* 44: 189–208.
- 14 Charnov, E. L. (1982). *The Theory of Sex Allocation*. Princeton Univ. Press, Princeton N.J, USA.
- 15 Polikansky, D. (1982). Sex change in plants and animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 471–495.