

עושר המינים והאבולוציה של הצמחים החד-שנתיים בחורש היס-תיכוני

אבי שמידע

תוכן

I מבוא.

II שיטות עבודה ומקומות מחקר.

III תוצאות.

3.1 מגוון הצמחים בחורש סגור לעומת חורש פתוח.

3.2 מחקר הצמחים החד-שנתיים בהר גילה.

IV דיון - השערה על האבולוציה של הצמחים החד-שנתיים היס-תיכונית באזורנו.

I מבוא

צמחים חד-שנתיים נפוצים בכדור הארץ בשלושה בתי-גידול עיקריים:

א. באזורים מדבריים.

ב. באזורים ים-תיכוניים.

ג. בבתי-גידול מופרעים - מעזבות (disturbed habitat).

הספרות האקולוגית החדשה, מדגישה את התאמתם של הצמחים החד-שנתיים לבתי-גידול מופרעים. קצב הגידול של הצמח החד-שנתי הוא מהיר, תקופת צמיחתו קצרה ביותר (6-12 שבועות) וההקצאה היחסית של משאבים לייצור צאצאים גדולה ביותר. תכונות אלה מתאימות אותו לבתי-גידול זמניים, אותם יוצר האדם עקב התערבותו בטבע. בבתי-גידול מופרעים - תוצאה של תרבות האדם - הם חדשים באבולוציה הביולוגית, ונשאלת השאלה היכן היו אותם מינים חד-שנתיים קודם לכן? אם אנו בודקים את הרכב הצמחים החד-שנתיים הפלשניים (colonizing species) המתפשטים כיום בעולם, מסתבר כי חלק הארי שבהם מוצאו מאגן היס התיכוני, שם קיים אקלים דו-עונתי ברור - חורף גשום וקיץ יבש. ואכן, את ההתאמה האקולוגית המקורית של החד-שנתיים, פירשו בעבר כהתאמה לקיום בתקופת יובש ועקה. באקלים היס-תיכוני, משלים הצמח החד-שנתי את עונת גידולו כבר בחודש מאי ואת תקופת הקיץ השחונה הוא עובר בתרדמה, בצורת זרע. באקלים המדברי עשויה תקופת היובש לארוך כמה שנים, והצמח עובר אותה כזרע, במצב של תרדמה עמוקה.

כאשר אנו בודקים את הצמחים החד-שנתיים באגן היס התיכוני* ומשווים את התוצאות לאזורי צומח אחרים בעולם מן הטיפוס היס-תיכוני, עולות השאלות הבאות:

א. מדוע מקור רוב העשבים (כך ייקראו להלן הצמחים של בתי-גידול מופרעים) החד-שנתיים הפלשניים, ברחבי העולם, הוא דווקא מאגן היס התיכוני ולא מאזורים ים-תיכוניים אחרים, כמו צ'ילי, קליפורניה או אוסטרליה?

ב. מדוע מגוון הצמחיה באגן היס התיכון עשיר כל-כך, בהשוואה לאזורים בעלי אקלים דומה ביבשות אחרות (כמו קליפורניה, אוסטרליה המערבית, דרום אפריקה וצ'ילי)?

נתונים המובאים להלן מלמדים, כי מגוון הצמחיה החד-שנתית בשטחים קטנים של 1 עד 1000 מ"ר באגן היס התיכון, עשיר פי שניים ויותר מאשר באזורים אחרים מן הטיפוס היס-תיכוני. בהשוואה לנתוני מגוון מאזורי צומח אחרים בעולם (Shmida, 1981, 1985) עולה, כי הצמחיה היס-תיכונית היא מהעשירות ביותר בעולם ברמה של מגוון החברה (diversity). הצמחים החד-שנתיים מהווים כשישים אחוז מכלל המינים בצמחיה, והם הגורם העיקרי לעושר מינים זה.

תוך הצגת התופעות הנזכרות לעיל, דן מאמר זה בשאלות הבאות:

1. באלו בתי-גידול קלים המגוון העשיר של הצמחים היס-תיכוניים החד-שנתיים?
2. איך מתקיים עושר זה מבחינה אקולוגית? דהיינו, כיצד מצליחים כל-כך הרבה מינים להתקיים יחדיו, ועד כמה קיום בצוותא זה תלוי בהפרעת האדם ובפעולותיו? מה הקשר בין עושר המינים לשלבי הסוקסציה, באיזור היס-תיכוני?
3. איך נוצר עושר מינים זה מבחינה אבולוציונית?

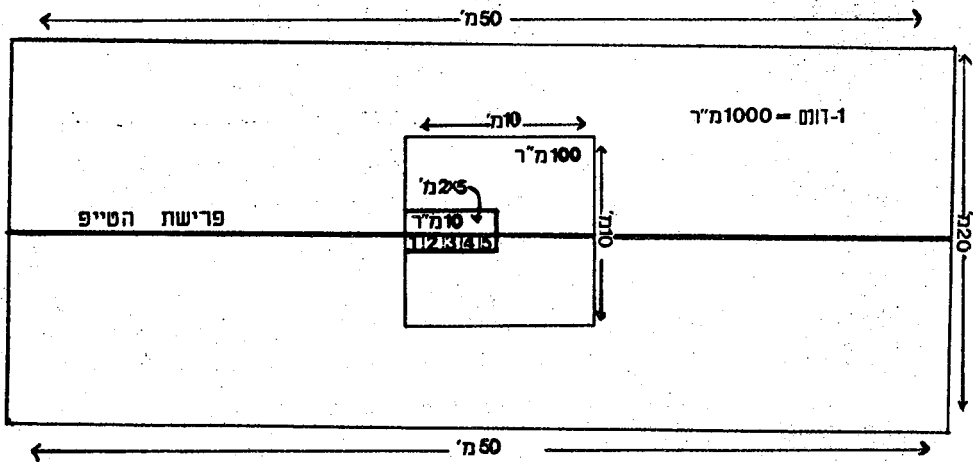
II שיטות עבודה ומקומות מחקר

חברות הצומח היס-תיכוניות נדגמו באמצעות "שיטת מגוון ויסקר" לדיגום צומח (Shmida, 1984) (איור 1). בשיטה זו רושמים את כל המינים השונים בשטח נתון של כדונם אחד (1000 מ"ר שצורתו כ-20X50 מ"ר, ראה איור 1). הרישום מתחיל בשטח קטן של מטר רבוע אחד, שעליו עורכים כעשר חזרות, ולאחר מכן מגדילים את השטח בשיטה של דיגום מקונן (Nested sampling) לשטח כן 10 מ"ר, 140 מ"ר ו-1000 מ"ר. בשיטה זו ניתן לקבל את רשימות המינים המלאות, מיחידות צומח בעלות שטחים שונים, ולחשב את קצב התוספות המינים ואת נתוני המגוון לגבי בתי-גידול שונים, בגדלי שטח מסוימים, בני-השוואה.

התוצאות בעבודה זו נאספו משני סוגים של תרשימי ויסקר:

1. תרשימים חד-פעמיים, אשר נעשו בשיא עונת האביב בכרמל, בגליל ובהרי יהודה.
2. תרשימים חוזרים כל שנה באותו מקום בדיוק. אלה נערכו באיזור גוש הר מירון, ברכס סוסן ובהר גילה, אשר בהרי יהודה.

* אגן היס התיכון - מתייחס לאיזור היס-תיכוני של העולם הישן, אשר בין אפריקה לאירופה. נדגיש, כי בעולם קיימים כ-4 אזורים גיאוגרפיים נוספים, שאקלימם יס-תיכוני. הבדיקות והתוצאות מתייחסות למחקריו של המחבר בחבל היס-תיכוני בישראל.



איור 1: תרשים סכמטי המתאר את אופן ביצוע תרשים מגוון ויסקר (Whittaker and Ellner, 1984) (diversity sample - Shmida, 1984).

חלקת מחקר הר גילה

בחלקת המחקר של הר גילה מתנהל מאז 1980 מחקר מפורט שנושאו: המנגנונים האקולוגיים, המאפשרים קיום יחדיו של הצמחיה החד-שנתית (ראה פירוט ב-Shmida and Ellner, 1984). השטח, המשתרע על כ-6 דונם, ממוקם בגובה של 910 מ', כ-6 קילומטר דרומית-מערבית לירושלים, על גבי טרסות נטושות, אשר עד שנת 1973 גידלו, ברובן, תאנים וגפנים. עד שנת 1975, היה השטח נתון לרעיית עזים חזקה. ב-1975 גודר השטח, אולם רעיה התאפשרה בו עד שנת 1980.

בחלק מהטרסות ישנה אדמת טרה רוסה עמוקה, ובחלק אחר אדמת רנדזינה רדודה. במרכז השטח מצוי איזור סלעי-טרשי ולידו מכלאת צאן נטושה. בשולי הטרסות גדלים שרידי חורש, בעיקר של אלון מצוי. עצי אלון מצוי אינם יוצרים חורש צפוף בשום מקום, והכיסוי שלהם אינו עולה בסך-הכל על 2%-3%. מחקר דינמיקת האלון המצוי מתנהל בשטח על-ידי צבי שמיר (ראה שמיר, 1986).

בשטח הטרסות אשר בחלקת מחקר הר גילה, נעשים ניסויים אקולוגיים רבים, אשר החשובים שבהם לנושא שלנו הם:

- א. קוודרטים למגוון ושפע - מאז 1980 אנו בודקים את הדימוגרפיה בכ-41 קוודרטים קבועים, ובכל אביב סופרים את מגוון המינים בהם.
- ב. כתמי שלטון - כתמי שלטון של כ-40 מינים חד-שנתיים, השולטים בשטח, תוחמו גיאוגרפית באמצעות סרטי סימון ונערך בהם מעקב רב-שנתי עוקב משנה לשנה. לגבי כל כתם נרשמו אחוזי הכיסוי של המינים השולטים והנפוצים, וכך יכולנו לעקוב אחר הדינמיקה הרב-שנתית של כתמי השלטון של החד-שנתיים -

- האם כתמים אלה קבועים במרחב או משנים את מקומם?
- ג. תצפית פנולוגית - אחת לשבועיים נערכת בשטח החלקה "תצפית רת"ם" ונרשם המצב הפנולוגי של כל המינים הפורחים ומצב העלווה של המינים הבולטים.
 - ד. קוודרטים כבנקי זרע - בחלקה סומנו כ-12 קוודרטים, בני מטר רבוע כל אחד, ובהם נספרים מדי שנה כל המינים והפרטים החד-שנתיים, אולם נמנעת הפצת זרעים בפועל על קרקעית הקוודרטים הללו. מדי אביב נקצרים כל הקוודרטים ואת אדמתם מכסים בבד, על-מנת למנוע הפצת זרעים לתוך הקוודרט. הקוודרט עומד מכוסה בבד עד בוא גשמי היורה, ואז הנביטה של השנה העוקבת כוללת צמחים שהתפתחו אך ורק מזרעים שבתוך מאגר בנק הזרע של הקוודרט. כלומר, אין תוספת של זרעים חדשים בקוודרט בנק הזרע, ואנו יכולים ללמוד על גודלו ואופיו של בנק הזרע של המינים החד-שנתיים בקרקע.
 - ה. חולד מצוי - נובופלנסקי (1984) חקר בפרוטרוט את השפעת תולדות החולדים על מגוון הצמחים החד-שנתיים. תולדות החולד נבדקו כמודל למיקרו-הפרעה בטבע, וכן נבדקה תרומתן האפשרית לקיום יחדיו (coexistence) של מיני חד-שנתיים רבים.
 - ו. נמלת הקציר - בשטח מצויים 2 מינים של נמלת הקציר (נ.ק. ים-תיכונית Messor semirufus ונ.ק. מדברית Messor ebeninus). אצלן נבדק בפרוטרוט תפריט המזון, המורכב מזרעם של מינים חד-שנתיים. כמו כן נבדקות הטריטוריות של קיני הנמלים וזמני הפעילות שלהן.

III תוצאות

3.1 מגוון הצמחיה בחורש סגור לעומת חורש פתוח

בחבל הים-תיכוני בישראל מצויים כ-1552 מיני צמחים שונים, מתוכם כ-799 הם חד-שנתיים, כלומר כ-51.5%. מספרים אלה מאפיינים, כנראה, את כלל אגן הים התיכון, כאשר הצמחים החד-שנתיים, בקנה-מידה ארצי ואזורי (ייקרא להלן מגוון מקרו - diversity) הם צורת החיים הנפוצה ביותר ומהווים מעט יותר ממחצית מיני הצמחים באקוסיסטמה.

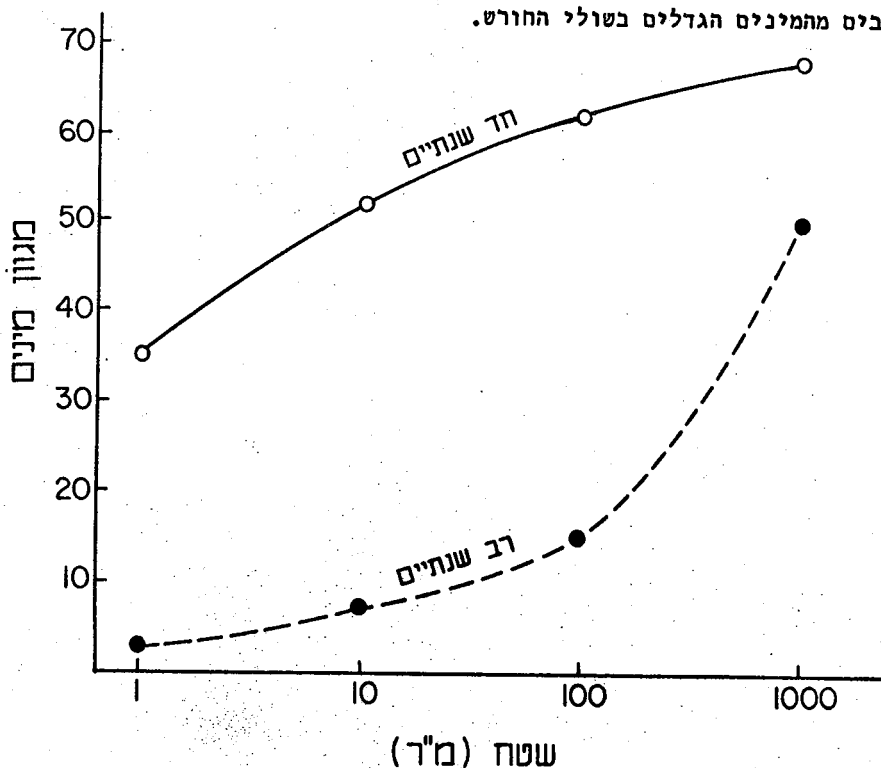
מגוון הצמחים באיזור נתון הוא מספר מיני הצמחים השונים הגדלים בו (Shmida and Wilson, 1985) ואנו נתייחס אליו כאל אומדן לעושר הצמחיה. מגוון הצמחים תלוי בגודל השטח, ולכן כאשר אנו משווים את מגוון הצמחיה בין אזורים שונים ורוצים ללמוד היכן הצמחיה עשירה יותר, עלינו להשוות את נתוני המגוון בשטחים שווי-גודל.

איור מס' 1 מראה את מגוון הצמחים החד-שנתיים בצד מגוון המינים הרב-שנתיים, בחורש פתוח, באיזור הר מירון. אנו רואים, כי בעוד אחוז החד-שנתיים גבוה מאוד בשטחים קטנים (ב-1 מ"ר - 92%, וב-10 מ"ר כ-88%) הרי הוא יורד כאשר מגדילים את השטח (כ-71% ב-100 מ"ר וכ-57% ב-1000 מ"ר). איור מס' 1 מורה גם,

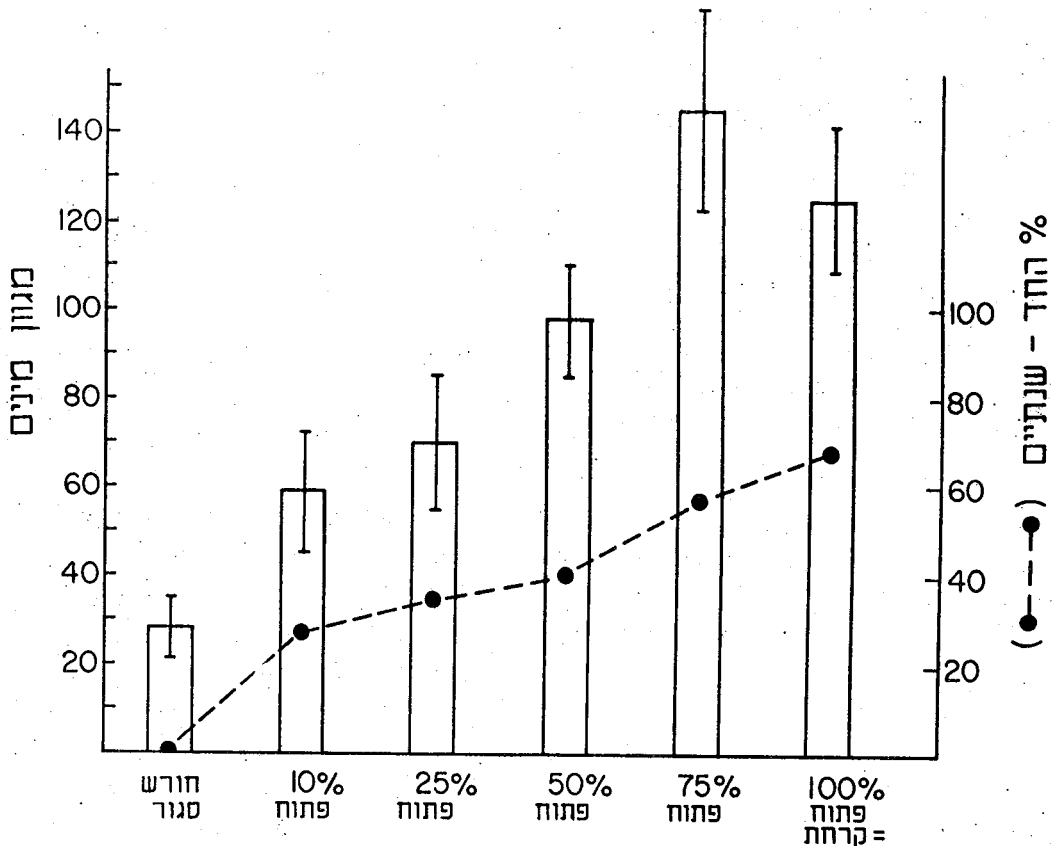
כי קצב התוספות המינים החד-שנתיים הולך ויורד עם הגדלת השטח, בהשוואה לקצב התוספות הרב-שנתיים. בסך-הכל, בשטח של דונם אחד נדגמו כ-120 מינים שונים של צמחים, ועלינו להדגיש, שלגבי שטח בגודל כזה, זהו אחד המגוונים העשירים ביותר בעולם! כלומר, מגוון הצמחים, באיזור היס-תיכוני ברמת החברה (\approx diversity) הוא מהעשירים בעולם, כאשר החד-שנתיים מהווים את צורת החיים השלטת בו. אולם, היכן גדלים הצמחים הרב-שנתיים - האם במעבה החורש, בבתות או בקרחת החורש?

איור מס' 2 מביא תוצאות של תרשימי מגוון, שנעשו באיזור הר מירון בגליל העליון ובאיזור נחל נשר עליון בכרמל, בחברת אלון מצוי. התרשימים נעשו במכוון באותה חברת צמחים, אולם באחוזים משתנים של כיסוי חורש. התוצאות מורות כי:

- מגוון הצמחים עולה באופן מרשים מחורש סגור לכיוון חורש פתוח.
- הגורם העיקרי לעליה המשמעותית במגוון, הוא קבוצת החד-שנתיים, הנעדרים לגמרי מהחורש הסגור ואשר שכיחותם עולה עם היפתח החורש.
- שיא מגוון המינים מושג בחורש פתוח מאוד, המכסה כ-20%-50% מהשטח. במצב זה, יש די שטח לחד-שנתיים, הגדלים בעיקר בקרחת יער, וכמו כן נדגמים גם רבים מהמינים הגדלים בשולי החורש.



איור 2: קצב עליית מגוון הצמחים החד-שנתית לעומת מגוון הצמחים הרב-שנתית עם הגדלת השטח בתרשים בודד, בחורש פתוח בהר מירון.



איור 3: השתנות מגוון הצמחיה בחורש אלון מצוי, מחורש סגור ועד חורש פתוח לחלוטין.

תוצאות דומות, המורות בבירור כי רוב המינים החד-שנתיים מתרכזים בקרחת חורש, בכתות פתוחות או בשטחים פתוחים, מבוערים מחורש, התקבלו אצלנו בעשרות תרשימי ויסקר, בהם דיגמנו את הצומח היס-תיכוני. לא נמצא כמעט כל חד-שנתי הגדל מתחת לשיחים ועצים, בעת שהחורש נטגר וצל תמידי שורר בין השיחים והעצים. עבודתה של רחל כהן (1985) מאששת נתונים אלה. כהן מצאה רק מין אחד, גרניון הארגמן, הגדל מתחת לעצי אלון מצוי באיזור נס-הרים וברכס הסנסן בהרי יהודה.

עושר הצמחיה החד-שנתית היס-תיכונית, מצוי בקרחת חורש ובשטחים פתוחים.

3.2 מחקר הצמחים החד-שנתיים בהר גילה

מאז 1980, אנו חוקרים את הצמחיה החד-שנתית בטרסות נטושות בהר גילה. בשטח של 7 דונם גדלים כ-362 מיני צמחים שונים, מהם כ-233 (64%) מינים חד-שנתיים. בדונם אחד (ממוצע של 3 תרשימי ויסקר הנדגמים כל שנה) גדלים כ-154 מינים, אשר כ-20% מתוכם הם צמחים חד-שנתיים. בתחילה נראו לנו, גם השטח בהר גילה

וגם תוצאות המגוון, כיוצאי דופן, אולם דיגום דומה בעשרות תרשימים באזורי יהודה ושומרון מחד גיסא וצפון הארץ מאידך גיסא, נותן תוצאות דומות. תוצאות מפתיעות אף יותר בעושר החד-שנתיים, מושגות כאשר אנו דוגמים כמטר רבוע בודד באיזור פתוח. 48 ריבועים, בני מטר רבוע כל אחד, מראים מגוון צמחים ממוצע של 37 מינים שונים, כאשר החד-שנתיים מהווים כ-92% מכלל המינים! בריבועים רבים קיים מגוון של יותר מ-40 מיני צמחים שונים, ובריבוע העשיר ביותר גדלו כ-67 מיני צמחים שונים, מהם כ-62 חד-שנתיים. בהשוואה לחברות צמחים אחרות בעולם, בקנה-מידה מיקרו של 1 מ"ר, זהו, ללא ספק, מגוון הצמחים העשיר ביותר בעולם. הוא כולל עשרות מינים של חד-שנתיים זעירים, בגודל של 20-5 ס"מ, אשר גדלים בכפיפה אחת בשטח אדמה מישורי, הנראה לכאורה הומוגני. בעבודה מפורטת (Shmida and Ellner, 1984) הצענו מנגנונים אחדים שיסבירו את קיומם האקולוגי של מינים כה רבים בצוותא, בחברת החד-שנתיים בהר גילה. המנגנונים העיקריים כוללים מודלים, העוסקים בהטרונגניות בזמן ובמרחב. אנו משערים, שחלק גדול ממגוון המינים החד-שנתיים, מתקיים בגלל והודות לקיום "הפרעות" בלתי פוסקות, הכוללות:

1. רעיה.

2. הפרעה טבעית של הפיכת האדמה וחפירות בתוכה, כזו הנגרמת על-ידי החולדנים (נובופלנסקי, 1984).

בעוד שהמגוון הכולל של הצמחיה בשטח אינו משתנה כמעט משנה לשנה (350-362 מינים שונים מופיעים מדי שנה!) הרי הרכב המינים, ומיקומם הגיאוגרפי בשטח, משתנה באופן ברור. דגימות בריבועים קבועים, לאורך חמש שנים, מורות, שחל שינוי מתמיד בהרכב המינים המופיעים בכל ריבוע וריבוע. גם מיקומם של הצמחים החד-שנתיים השולטים, משתנה עם השנים. אולם, בסך-הכל, מספר המינים הכולל נשאר די קבוע. אנו משערים, שרבים מהשינויים אשר אותם אנו דוגמים בדינמיקה הגיאוגרפית והטמפורלית (כלומר, ההבדלים בהופעת המינים בשנים שונות) קשורים לגורמים של הטרונגניות זעירה בזמן ובמרחב, המביאה לדגם של שינויים אקראיים (Shmida and Ellner, 1984).

כאשר מונעים רעיה בשטח, קורה תוך 3 שנים תהליך, שבו הדגניים החד-שנתיים משתלטים על אזורים נרחבים בשטח. בריבועים רבים יורד המגוון מ-40 מינים למ"ר ל-28 מינים למ"ר, ויש כאן עדות ברורה להשערתם של ויטקר (Whittaker, 1975) והרפר (Harper, 1969) על תלות מגוון המינים במידת ההפרעה והרעיה. אולם מספר המינים בתרשימי המגוון, בקנה-מידה של דונס, אינו יורד כאשר מונעים רעיה, והוא נשאר קבוע במשך השנים. כלומר, בעוד שבקנה-מידה מיקרו, חלים תהליכים דומים של ירידת המגוון, הרי בקנה-מידה של החברה נשמר המגוון הכולל, וזאת עקב ההטרונגניות המרחבית של השטח, אשר נובעת בעיקר מבתי-גידול סלעיים. צמחים חד-שנתיים רבים הופכים להיות יותר נדירים בשטח, אולם הם מופיעים פה ושם באתרים בודדים, ולכן נדגמים בתרשימים.

IV דיון - השערה על האבולוציה של הצמחיה החד-שנתית הים-תיכונית באזורנו

אנו מציעים כהשערת עבודה את ההנחה הבאה: חלק גדול מהצמחים החד-שנתיים בחבל הים-תיכוני באזורנו, הם מינים אשר התפתחו באבולוציה רק באלפי השנים האחרונות, תוך התאמה להשפעת תרבותו של האדם ואולי אף בגלל תרבות זו. ברצוננו להדגיש, כי בהשוואה לשאר האזורים הים-תיכוניים בעולם, באגן הים התיכון התפתחה תרבות האדם באופן אינטנסיבי מזה עשרות אלפי שנים. לאמריקה הגיע האדם רק לפני כ-15,000 שנה, והשפעתו על הנוף הצמחי לא היתה חזקה עד מאות השנים האחרונות. הטיעונים העיקריים להשערתנו הם:

1. עושר הצמחים החד-שנתיים בחבל הים-תיכוני בישראל, קיים בשטחים פתוחים ולא בחורש סגור.
 2. עושר הצמחים החד-שנתיים בחבל הים-תיכוני בישראל, ובאגן הים התיכון בכלל, עולה פי שניים ויותר על עושר צורת חיים זו באזורים אחרים בעולם, שבהם שורר אקלים ים-תיכוני (Shmida, 1981, 1985). כלומר, אין האקלים הים-תיכוני בלבד, יכול להסביר את מגוון הצמחיה החד-שנתי, העשיר, באזורנו.
 3. החלק המכריע של המינים החד-שנתיים הנדונים, הם צמחים בעלי תפוצה ים-תיכונית אופיינית, הגדלים בחלק המזרחי של אגן הים התיכון או מסביב לכל חופי אגן הים התיכון ודרום אירופה. לא נראה לנו הגיוני להניח, שמוצאם הוא מאיזור הספר או האיזור האירנו-טורני וכי עם ההתייבשות בהולוקן (לפני 10,000-12,000 שנה) הם פלשו בבת-אחת לחבל הים-תיכוני.
 4. אנו משערים, שלפחות בתקופת ההולוקן הצומח באגן הים התיכון לא השתנה באופן דרסטי. צומח זה נשלט, הן על-ידי חורשים סגורים במקומות הלחים והן על-ידי חורשים פתוחים במקומות יובשניים (שמידע, 1979). ייתכן כי תרבות האדם הביאה לידי הגדלת שטח החורשים הפתוחים, אולם אנו משערים כי לפחות באופן מצומצם, תמיד היו קיימים שטחי חורש פתוחים.
 5. מחקר אקולוגי מפורט, כגון זה הנעשה בהר גילה, מוכיח, כי המגוון העשיר של הצמחיה החד-שנתית, מצוי בהתאמה ובשיווי-משקל, הן עם ההפרעה הטבעית, והן עם התערבות תרבות האדם, המתרחשות בחבל הים-תיכוני.
 6. הצמחים החד-שנתיים הים-תיכוניים, הם הקבוצה החשובה ביותר מבין ה"עשבים" (שם זמני למושג weeds) הפולטים כיום לאזורי תרבות האדם, ביבשות שונות בעולם. כבר כיום הם שולטים באזורים נרחבים של קליפורניה, צ'ילי ואוסטרליה. כל המחקרים על אודות עשבים רעים של צדי דרכים ושדות, מדווחים על הצלחתם הרבה של המינים החד-שנתיים הים-תיכוניים, כצמחים פלשניים.
- הנקודות שהבאנו לעיל, מורות, לדעתנו, כי אחוז גבוה מבין הצמחים החד-שנתיים התפתח באלפי השנים האחרונות, בהתאמה להשפעת תרבות האדם בתקופת ההולוקן.

בד-בבד עם סיום הקרחון האחרון והמעבר לתקופת ההולוקן היובשני, יחסית, אנו מוצאים: א. התפתחות אקלים ים-תיכוני יובשני. ב. בבתי-גידול שחונים לא מתפתח חורש סגור וצומח העץ הוא פתוח (למשל: חורש אלון מצוי במפנים דרומיים בהרי יהודה או יער פארק של חרוב ואלת המסטיק). עובדה זו מאפשרת אבולוציה של מינים חד-שנתיים, המותאמים ליובש הקיץ. תהליך דומה קורה בכיסי קרקע יובשניים, בבתי-הגידול הסלעיים. רצוננו להדגיש, כי תנאים א' ו-ב' מאפשרים אבולוציה של חד-שנתיים, ללא צורך בגורם של "הפרעת האדם". ג. בתקופה האפיפלואוליתית והניאוליתית, חלו, בזה אחר זה, מהפכות גדולות בתרבות האדם: האדם החל לגדל צאן, לגדל קטניות וחיטים ולהשתמש באש, ומספר האנשים ליחידת שטח עלה באופן דרסטי. כל הגורמים הללו, מביאים לביעורם של שטחי חורש גדולים ולדיכוויים וכן להסבת שטחים פתוחים לגידולי חקלאות.

הצמחיה החד-שנתית העשירה באגן הים התיכון, צריכה לקיומה שטחי חורש פתוחים וכן קיום הפרעה מתונה ובלתי פוסקת של רעיה, תוך דריכה והפיכה של קרקע. אם נקבל הנחה זו כעובדה בדוקה, נשאלת השאלה, היכן היו כל אותם חד-שנתיים קודם למהפכת החקלאות של האדם הפרהיסטורי? ניתן להציע שתי תיאוריות, לפחות:

א. גם טרם מהפכת החקלאות היה קיים אותו מספר מיני צמחים חד-שנתיים, אשר גדל גם בקרחות החורש המצומצמות, אולם בעיקר בבתי-גידול סלעיים ויובשניים, האופייניים כל-כך לאגן הים התיכון. ואכן, נכון כי בהשוואה לאזורים אחרים מן הטיפוס הים-תיכוני, מצטיין אגן הים התיכון בשטחים סלעיים נרחבים, שחלקם גיריים, הידועים כבית-גידול הטרוגני, עשיר במגוון צמחים חד-שנתיים (Shmida, 1981).

כלומר, תיאוריה זו מניחה, כי מגוון הצמחים הים-תיכוני מצוי בשיווי-משקל עם הסובב הים-תיכוני ללא תרבות האדם, ומגוון זה לא השתנה באופן מהותי עקב התערבות האדם בצומח.

ב. תרבות האדם והתערבותו בנוף, הם הגורם העיקרי אשר הביא לעושר פנטסטי זה של הצמחים החד-שנתיים באגן הים התיכון. כלומר, חלק גדול (לפחות 50%) מהצמחים הים-תיכוניים נוצר עקב התערבות האדם בנוף הים-תיכוני, והיכן שהתערבות זו היתה יותר קדומה ואינטנסיבית (במושגי העבר) מצוי עושר גדול יותר של חד-שנתיים.

ואכן, נתונים ראשוניים שיש בידנו על מגוון הצמחים בארצות שונות מסביב לים התיכון, מרמזים על קשר בין מספר החד-שנתיים לבין ההיסטוריה התרבותית.

נראה לנו, כי האבולוציה הכוללת של החד-שנתיים נובעת מתיאוריה א' וב' גם יחד. אולם לדעתנו, רק תיאוריה ב' מטבירה מדוע דווקא אצלנו עשיר כל-כך מגוון החד-שנתיים ומדוע דווקא החד-שנתיים שלנו מצליחים כל-כך בעולם הרחב כצמחים פלשניים.

שתי ההשערות המובאות לעיל אינן בהכרח סותרות האחת את השניה. נהפוך הוא. אנו

סבורים, שקיימת השלמה בין שני גורמי המגוון היוצא דופן של החד-שנתיים. כלומר, האקלים היס-תיכוני היובשני ומציאות שטחי חורש פתוחים ופיסות סלע חשופות, היו גורם ראשוני באבולוציית החד-שנתיים. השפעת האדם הוסיפה, הכפילה והאיצה את התהליך.

בהתאם לתיאוריה ב', אנו משערים, כי חלק גדול מהצמחים החד-שנתיים שלנו נוצר בתהליכי אבולוציה, כתוצאה מהשפעת האדם על האקוסיסטמה היס-תיכונית. בהתאם לכך, הצמחים החד-שנתיים שלנו מותאמים יותר מאחרים לגידול בבתי-גידול מופרעים ולהתנחלות במקומות חדשים. גילינו וחקרנו לפחות שלושה מנגנונים אקולוגיים חשובים, אשר מופקדים על התאמת הצמחים החד-שנתיים לתנאים אלה (שמידע ואורבך, 1983; Shmida, 1986; Shmida and Ellner, 1984):

1. **פיזור נביסת הזרעים בזמן** - רבים מהצמחים החד-שנתיים הם בעלי מנגנונים לעיכוב ופיזור נביטה בזמן. אצל רבים מהם נמצא "בנק זרע" בן מספר שנים בקרקע, בחלקת המחקר בהר גילה. תכונה זו של עיכוב ופיזור הנביטה בזמן, התפתחה באופן ראשוני, כנראה, כהתאמה לאקלים היס-תיכוני הדו-עונתי, והמשיכה להתפתח באופן מודגש כהתאמה להפרעות טבעיות ומלאכותיות בלתי צפויות. תופעה זו מהווה פרה-אדפטציה מצוינת ל"עשבים" הנפוצים על-ידי האדם, לזמן ומרחב בלתי ידועים, ואז עיכוב פיזור הנביטה בזמן מאפשר להם לנבוט בתנאים אקראיים ובלתי צפויים.

2. **אמצעי הפצה מצוינים** - החד-שנתיים היס-תיכוניים ידועים באמצעי הפצה הטובים שלהם (Shmida and Ellner, 1981; Shmida and Zohary, 1950, 1962; Ellner, 1983). אם משווים את החד-שנתיים שלנו לאלה של העולם החדש, למשל, עולה כי החד-שנתיים שלנו פיתחו מנגנוני הפצה משוכללים ומגוונים יותר. אלה כוללים הן הפצה על-ידי בעלי-חיים (בעיקר אפיזואוכוריה) והן הפצה על-ידי הרוח (אנמוכוריה).

3. אנו מעלים כהשערה, כי החד-שנתיים "שלנו" מכילים, איכותית וכמותית, חומרי הגנה כימיים מרובים יותר מאשר חד-שנתיים אחרים. תכונה זו איפשרה לחד-שנתיים היס-תיכוניים לגדול בצדי דרכים ובשדות, באוכלוסיות גדולות, המוגנות הגנה כימית טובה, יחסית, בפני חרקים צמחוניים (שמידע ואהרונסון, 1984). שלוש המשפחות השולטות בצדי הדרכים, אשר צמחים שלהן גדלים בכתמי שלטון בולטים בקרחות החורש הם: המצליבים, המורכבים והסוככיים. אלה הן גם שלוש המשפחות אשר מספקות את צמחי התבלין היס-תיכוניים המפורסמים, ויש קשר בין החומרים הכימיים של התבלינים, להגנה כימית טובה בפני חרקים אוכלי עלים (ראה שמידע ואורבך, 1983; שמידע ואהרונסון, 1984). אנו משערים, כי חלק מהצמחים החד-שנתיים באזורנו, התאימו עצמם בפני לחץ רעיה גדול של בעלי-חיים אוכלי צמחים. הגנה כימית זאת העניקה להם יתרון גדול והיותה פרה-אדפטציה, מהיותם גדלים בכתמים גדולים וחשופים לאכילה כעשבים פלשניים, בנחלותיהם החדשות ביבשות נוכריות.

מלבד השאלות האקולוגיות של קיום יחדיו - איך מתקיימים כה הרבה מינים חד-שנתיים זה בצד זה ואינם "חונקים" אחד את משנהו מתוך תחרות - עולה גם השאלה של ספציאציה והכלאות: איך חיים מינים קרובים מאוד זה בצד זה ושומרים על הגומחה הגנאקולוגית שלהם? ממחקרים שנעשו עד כה, מסתבר, כי רבים מהצמחים החד-שנתיים הללו הם בעלי האבקה עצמית.

כנראה, קיום האבקה עצמית איפשר ספציאציה סימפטריית בין המינים החד-שנתיים, ומאפשר כיום שמירה על הקומפלקסים הגנטיים הקרובים של המינים הקרובים, כמעט ללא הכלאות בין המינים (ראה בפרוטרוט שמידע, 1982; Shmida, 1986). כתוצאה מכך, אנו מקבלים בין המינים החד-שנתיים (להבדיל מהמינים הרב-שנתיים, שם לא מקבלים דגם כזה) מינים קרובים מאוד סיסטמטית, הגדלים בכפיפה אחת. לדוגמה, מיני ברומית תלתן, אספסת, קחוון, נסנית, קדד, בקיה וחלבולב.

לסיכום, מחקר הצמחים החד-שנתיים מרמז לנו על תוצאה מעניינת. שעה שאנו מתארים, בדרך-כלל, את הפגיעה של תרבות האדם בצמחיה, הרי כאן לפנינו אבולוציה של מאות מינים חדשים, שהתפתחו, כנראה, כתוצאה מהתערבות האדם. אבולוציה זו נגרמה במשך זמן קצר מאוד - אלפי שנים - ונוכל לקרוא לה "אבולוציה מתפרצת" (Explosive evolution) אשר התחוללה בד-בבד עם המהפכה החקלאית של האדם הפרהיסטורי. רק מחקר מפורט בעתיד יוכל לבסס ולאמת את התיאוריה הזו, הנראית כיום קיצונית מאוד.

הבעת תודה

תודתי נתונה לחברים רבים שעבדו עמנו בחלקת המחקר בהר גילה, ובמיוחד לענת רז, מימי רון, נורית ואריאל נובופלנסקי, צבי ואירית שמיר ונועם ברשאי. כמו כן, רצוני להודות למורי, מ. זהרי, אשר לימד אותי להבדיל בין המינים החד-שנתיים הרבים ולאחוב אותם, ולדני כהן, אשר מלווה אותי בשאלות האקולוגיות ובהשערות להסברן.

ספרות

1. כהן, ר. 1985. איסטרטגיות נביטה של צמחים חד-שנתיים בחורש ים-תיכוני בהרי יהודה. עבודת מוסמך, המחלקה לבוטניקה, האוניברסיטה העברית בירושלים, תשמ"ו.
2. נובופלנסקי, א. 1984. תולדות החולדים כמודל למיקרו-הפרעה בטבע ודינמיקת התנחלות הצמחים החד-שנתיים עליהן. עבודת מוסמך, המסלול לביולוגיה סביבתית, האוניברסיטה העברית בירושלים, תשמ"ד.
3. שמידע, א. 1979. על בעיית החורש והיער של האלון המצוי בארץ ישראל. "טבע וארץ" כ"ב/2, 52-57.
4. שמידע, א. 1982. הצמחים האנדמיים בארץ ישראל. "רתם" 3, 3-47.
5. שמידע, א. וא. אהרונסון. 1983. פירות בר עסיסיים בצמחיית ישראל והתאמתם להפצה על-ידי בעלי-חיים. "רתם" 10, יחסי צמחים-בעלי-חיים, 5-44.

6. שמידע, א. ומ. אורבך. 1984. מדוע לצמחי המצליבים ריח צנון כה חריף? "לדעת" כרך י"ד, 7, 9-7.
7. שמידע, א. וא. אהרונסון. 1984. מבט אקולוגי על צמחי מזון, תבליו, רפואה, בושם ורעל. "רתם" 11, 16-56.
8. שמיר, צ. 1985. דינמיקה של התפתחות חורש אלון מצוי בהרי ירושלים: צמיחה, התחדשות ויבול בלוטים. רתם 18, עמ' 93-112.

1. Auerbach, M. and A. Shmida. 1986. Israeli Crucifers: patch size, phenology and defensive chemistry. *Am. Nat.* (in review)
חומרי הגנה כימית במצליבים. תיאוריה שולטים-היחשפות.
2. Ellner, S. and A. Shmida. 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia* 51: 133-144.
לנושא אמצעי הפצה במדבר ובאגן הים התיכון. סיכום אחוז אמצעי ההפצה.
3. Harper, J.L. 1969. The role of predation in vegetation diversity. in: G.M. Woodwell and H. Smith (eds.): *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven sym. in Biology No. 22. pp. 48-61.
4. Shmida, A. 1981. Mediterranean vegetation of Israel and California, similarities and differences. *Isr. J. Bot.* 30: 3, 105-123.
5. Shmida, A. and S. Ellner. 1983. Seed dispersal on pastoral grazers in open Mediterranean chaparral, Israel. *Isr. J. Bot.* 32: 3, 147-159.
6. Shmida, A. 1984. Whittaker's Plant Diversity Sample. *Isr. J. Bot.* 33: 41-46.
לנושא שיטת דיגום ויטקר.
7. Shmida, A. and S. Ellner. 1984. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* 58: 29-55.
לנושא מחקר הר-גילה - תיאור השטח, מודלים לקיום יחדיו, בנק זרע.
8. Shmida, A. 1985. Convergence and divergence of Mediterranean vegetation. *Bull. Soc. Bot. France*. 131: 2-4, 451-468.
ספרות על השוואת צמחיה וצומח ים-תיכוניים באזורי עולם שונים.
9. Shmida, A. and M. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeography* 12: 1-20.
לנושא תיאוריית מגוון המינים.
10. Shmida, A. 1986. Speciation patterns among annual and perennial plants demonstrated by vicarious analysis of species pairs in the flora of Israel. *Pl. Sys. Evo.* (in press).
11. Whittaker, R.H. 1975. The design and stability of plant communities. in: *Unifying concepts in ecology* (ed. Low MacConnell) Vandobben. pp. 169-181.
12. Zohary, M. 1950. Evolutionary trends in fruiting head of Compositae. *Evolution* 4: 103-109.
13. Zohary, M. 1962. *Plant-life in Palaestine*. Ronald Press, London. 285 pp.