הגיאופיטים פורחי הסתיו בישראל ושוק ההאבקה הסתווי

אבי שמידע המחלקה לאקולוגיה ואבולוציה והמרכז לרציונליות, האוניברסיטה העברית בירושלים avi.shmida@gmail.com

———————————-

תקציר: בסתיו גדלים בארץ 72 מיני צמחים המצויים בשיא הפריחה, כאשר מחציתם הם גיאופיטים**.** המים וחמרי התשמורת האגורים באברי האגירה של הגיאופיטים מאפשרים את הפריחה הסתווית גם כאשר הקרקע יבשה לחלוטין. וכאן עולה השאלה המרכזית: מהו ההיגיון בפריחה בסתיו כאשר אין כמעט חרקים זמינים להאבקה? מדוע מתפתחים פרחים ותפרחות מרשימים ואטרקטיביים כאשר "קהל היעד" עבור התצוגה המרשימה כמעט לא קיים? הפריחה הסתווית המרשימה של הגיאופיטים פורחי הסתיו מתרחשת בתנאי "שוק אבקה מצומק" ומודגמת במיני **סתוונית**.

==========

פריחת הסתיו בישראל

פריחת הסתיו של צמחי ישראל, מפתיעה תמיד ביופייה ובעצם הופעתה. הסתיו היא אולי התקופה היבשה ביותר באזורנו; חודשי הקיץ החמים והשחונים ייבשו את האדמה וגשמי החורף עדיין ממאנים לרדת. האדמה חשופה ויבשה ורק קוצים ועשבים יבשים ומצהיבים נראים בנוף. והנה דווקא בעונה זו מתרחש שיא הפריחה של כ-72 מיני צמחים שונים אשר מחציתם הם גיאופיטים (צמחי בעלי בצל ופקעת באדמה). לגיאופיטים אברי אגירה תת-אדמתיים באמצעותם הם אוגרים בחורף אביב מזון ומים כאשר העלים ירוקים. חומרי המזון הנוצרים בעלים מועברים אל אברי האגירה ונאגרים בהם כחומרי תשמורת, המאפשרים את הפריחה הסתווית גם כאשר הקרקע יבשה לחלוטין. וכאן עולה השאלה המרכזית: מהו ההיגיון בפריחה בסתיו כאשר אין כמעט חרקים זמינים להאבקה? מדוע מתפתחים פרחים ותפרחות מרשימים ואטרקטיביים כאשר "קהל היעד" עבור התצוגה המרשימה כמעט לא קיים?

מיהם פורחי הסתיו בארץ?
הגיאופיטים אינם הקבוצה האקולוגית היחידה הכוללת מינים רבים פורחי סתיו. קיימות עוד ארבע גילדות[1] אשר יש להן מוקד שכיחות גבוה מובהק של פריחה בסתיו (פולק ושמידע בהכנה, 2016):
המוזרה והמיוחדת היא קבוצה של **מטפסים** ששיא פריחתם הוא דווקא בחודשי הסתיו: **קיסוסית קוצנית, טמוס מזרחי,** מיני **האספרג** (למעט **א.ארוך-עלים**) ומיני **שרביטן**. לכולם פרחים זעירים בצבע קרם והם מואבקים על ידי חרקים זעירים (פרט לשרביטן שבעיקר הוא מואבק רוח). יודגש כי לכל המטפסים הללו יש אבר אגירה של פקעת גדולה בקרקע המאפשר להם לאגור מזון ומים בתקופת האביב.
גילדה שנייה היא קבוצת **צמחי הסלעים** ובמיוחד אלה של המצוקים: צמחים אלה שומרים את המים שנאגרו באביב בתוך כיסי קרקע "מנועי תחרות" (שמידע, 1981) ופורחים בשיאם בעונת הסתיו. נמנה לדוגמא את **כתלה חריפה, זוטה לבנה, מרור שנהבי** ותת-המין הסתווי של **רקפת מצויה**.
גילדה שלישית חשובה מאוד הם מיני משפחת ה**סלקיים** הפורחים בסתיו (ראו בכלנית על **אלניה נאה** ב"פורחים עכשיו" לחודש ספטמבר ועל **יפרוק המדבר** לחודש אוקטובר). על קבוצה זו נמנים בני-שיח, שיחים וצמחים חד-שנתיים אשר לרוב צמיחתם הוגטטיבית (ענפים ועלים) היא קיצית. הם מאופיינים במנגנון הפוטוסינתטי C_4 המותאם לתנאי חום וקרינה חזקה. בסוף תקופת גידולם הקיצית, המוטמעים מופנים ליצירת תפרחות ופרחים המואבקים ע"י רוח. לדוגמא מינים רבים בני הסוגים **מלוח, מלחית, יפרוק, חמדה, אוכם, נואית,** ו**אלניה.** מינים בסוגים אחרים של הסלקיים הם צמחי מעזבה חד-שנתיים כמו למשל מיני **כף-אווז** ו**ירבוז** השולטים בצידי הדרך של כבישי ישראל ובמקומות נטושים ופורחים לאורך הקיץ והסתיו.
הקבוצה הרביעית היא גילדת **צמחי המים**; אלה עיקר פריחתם בקיץ ואת המשך פריחתם בסתיו אפשר להסביר על ידי המשך התנאים האופטימליים של צמיחה בלחות רבה ובטמפרטורות גבוהות. בשנים שבהם בתי הגידול מתייבשים כבר בתחילת הסתיו או בשנים בהם חל גל קור חזק בסתיו נמצא סיום מהיר ודרסטי של פריחת צמחי המים. על קבוצה זו נכללים הרבה מיני דגניים וגומאיים כמו למשל **יבלית מצויה, גומא הפרקים, דוחנית התרנגולים** ו**סוף מצוי.**
מעניינת ביותר היא קבוצה קטנה של עצים ששיא פריחתם בסתיו. עליהם נמנים **אשל הפרקים**, שני מינים של **שיטה** (**ש.סלילנית** ו**ש.הנגב**) ומין יחיד של מחטני – **ארז הלבנון**. אין לדעתנו כל קשר "אקולוגי" בין מיני עצים אלה לכך שעונת פריחתם זהה. לכל אחד סיפור משלו ובמידה רבה עונת פריחתם משמרת עדיין "התאמה בעיקר למחוז מוצאם הביוגיאוגרפי" אם כי אפשר לראות בכך פרה-אדפטציה לתנאים האקולוגיים בו גדל כל מין ומין בישראל: **אשל הפרקים** פורח בשיאו באוגוסט-ספטמבר ומשמר אולי דווקא תקופת יובש קצרה של אקלים "סודני-זמבזי" בו עדיף לפרוח בעונה לא גשומה כאשר העץ אוגר מוטמעים בעונה הקודמת החמה והלחה בבית השורשים; ואכן **אשל הפרקים** גדל בטבע בערוצי ואדיות ענק וחולות בהם קיימים אופקי מים לרשותו גם בסוף הקיץ והוא כמעט היחידי המגיע אליהם בשורשיו.
הסיפור של **שיטה סלילנית** דומה לזה של האשל: היא גדלה ושולטת באפיקי ואדיות גדולים המאפשרים לה לשמור את הלחות עד עונת הסתיו. אין לנו הסבר ברור מדוע שיטה סלילנית פורחת בתקופה זו. ייתכן וזוהי אסטרטגיה שנועדה להפריד את תקופת הפריחה מ**שיטה סוככנית** הקרובה לה הפורחת בעיקר ביוני, אך זהו הסבר קלוש. כאשר מדע הביוגיאוגרפיה לא מצביע על קשר הגיוני בין גורם סביבתי להופעת התכונה וההתנהגות, מקובל לפרש זאת כתכונה לא אדפטיבית שרידית שנשמרה מתנאי סובב קדומים.
נסיים בפריחת **ארז הלבנון**– כל מיני הארז בעולם פורחים בסתיו בחודש אוקטובר. **ארז** הוא הסוג המחטני היחיד בכל אירופה, מערב אסיה ואגן הים-התיכון הפורח בסתיו ועל כן ניצבת תכונה זו בדיסוננס עם מקצב הפריחה של כל שאר המחטניים. מעניין כי ככל שנלך מזרחה לכיוון אזור ההימלאיה וסין, גדל אחוז העצים שיש להם גם פריחה סתווית. כך הוא **ארז ההימלאיה**, וכך נוהגים רבים ממיני האלונים האסיאתיים וגם חלק ממיני האורנים. מקובל על חוקרי הבוטניקה (זהרי ,1956) כי **ארז הלבנון** הוא מין ארקטו-טרציארי [2] רליקט (שרידי) באגן הים-התיכון מתקופה שכנראה היו באזור גשמי קיץ ואולי אף אקלים מונסוני. רמז לדגם פריחת הארז מופיע כמעט כל שנה בפריחה המשנית הסתווית של **כליל החורש**, **אלון מצוי** ועצי חורש ים-תיכוניים אחרים שלהם פריחה משנית סתווית (שמידע ,2014).

בציבור התבססו שני שמות עממיים יפים לצמחים מקבוצת הגיאופיטים הפורחים בעונת הסתיו והחורף המוקדם – "מבשרי הגשם" (דפני, אבישי ושמידע, 1975) או "מבשרי סתיו". תקופה זו כוללת כ-2-3 חודשים מתחילת בחודש ספטמבר ועד אמצע נובמבר. בתקופה זו

מספר אירועי הגשם מועט ולרוב גם עוצמתם קטנה ובדרך כלל לא מתרחשת נביטה כללית של הצמחים החד-שנתיים בעקבותיהם. לעומת זאת, במחצית השנייה של נובמבר ובמחצית הראשונה של דצמבר הסבירות לירידת כמות משמעותית של משקעים (מעל 10 מ"מ) היא כמעט ודאית. זהו הזמן שבו נובטים הצמחים החד-שנתיים, מתחיל גם הלבלוב של העשבים הרב-שנתיים ופני השטח מקבלים אז בהדרגה את הגוון הירוק.

בהתאם לכך נוכל לחלק את הצמחים הפורחים בתקופת הסתיו מחודש ספטמבר ועד חודש דצמבר לשתי קבוצות: הקבוצה הראשונה היא **מבשרי הגשם**, הפורחים בסוף חודש אוגוסט, בספטמבר ובתחילת אוקטובר (לעתים הפריחה מתחילה כבר בסוף אוגוסט), לרוב ללא עלים וללא תלות בירידת גשם. על קבוצה זו נמנים – מיני **חבצלת**, **חצב מצוי**, **חצב גלוני**, **בן-חצב סתווני** ו**בן-חצב מדברי**, **סתוונית הקליפות**, **סתוונית בכירה**, **סתוונית ירושלים**, **סתוונית התשבץ**, וכל מיני **האחילוף** (למעט א.זעיר). הקבוצה השניה היא **מבשרי החורף** הפורחים יותר מאוחר ,החל מסוף אוקטובר, בנובמבר ובתחילת דצמבר. גשם של 10 מ"מ ויותר אשר יורד מנובמבר והלאה (לעתים כבר בסוף אוקטובר), מעורר את הנביטה והלבלוב. המדרונות מוריקים והגיאופיטים הפורחים בתקופה זו פורחים בד בבד עם הוצאת עלים. נמנים עליהם מינים נוספים של סתוונית – **סתוונית היורה**, **סתוונית הנגב**, מיני **כרכום – (כ.חורפי, גיירדו, נאה, השבכה וחרמוני)**, **כדן סגול, כדן קטן-פרחים**, **נרקיס סתווי, נרקיס מצוי** (בגבעות ובהרים) **חלמונית גדולה** ו**איריס הסרגל**. הפריחה של מינים אלה עוקבת את הגשמים המוקדמים ו"מבשרת" את גשמי הברכה שעתידים לרדת בעיצומו של החורף הקרב. כמה ממיני הגיאופיטים הללו נמצאים בעמדת ביניים בין שתי הקבוצות "מבשרי הגשם" ו"מבשרי החורף": לדוגמה **חלמונית גדולה**; מין נהדר זה פורח ללא עלים בעיקר בחודשי אוקטובר נובמבר אולם בראש החרמון הוא מתחיל לפרוח כבר בספטמבר. ככל שתחילת הפריחה של האוכלוסיות השונות של החלמונית מתאחרת, כן נמצא חפיפה בין הפריחה ליציאת העלווה. מועד הפריחה של פורחי הסתיו לא תלוי בגשמים היורדים בעונה אך מועד הצצת העלים תלוי במידה רבה. בכל מיני הגיאופיטים הפורחים בסתיו הופעת העלווה מקדימה אם הקדימו גשמי היורה וכמותם גדולה.

המורים וחוקרי הטבע **יהושע מרגולין** ו**אליעזר שמאלי** שפעלו לפני קום המדינה ובשנות המדינה הראשונות הם שטבעו את המונחים **מבשרי הסתיו** ו**מבשרי הגשמים** לצמחים הפורחים לפני עונת הגשמים ו**בני היורה** לצמחים הפורחים בעקבות הגשמים הראשונים – גשמי היורה. בקרוב נפרסם בכלנית סקירה רחבה יותר על חלוקת צמחי הארץ לקבוצות לפי עונות הפריחה, בעקבות כתבי חלוצי ידע הטבע של הארץ ולאור תפיסות הרווחות עתה.





מבשרי גשם – פורחים באוגוסט, ספטמבר ותחילת אוקטובר, ללא עלים.
מימין- סתוונית ירושלים. צילם: עוז גולן ©; במרכז – סתוונית הקליפות. צילם: ליאור אלמגור ©;
משמאל – בן-חצב מדברי. צילם: עוז גולן ©

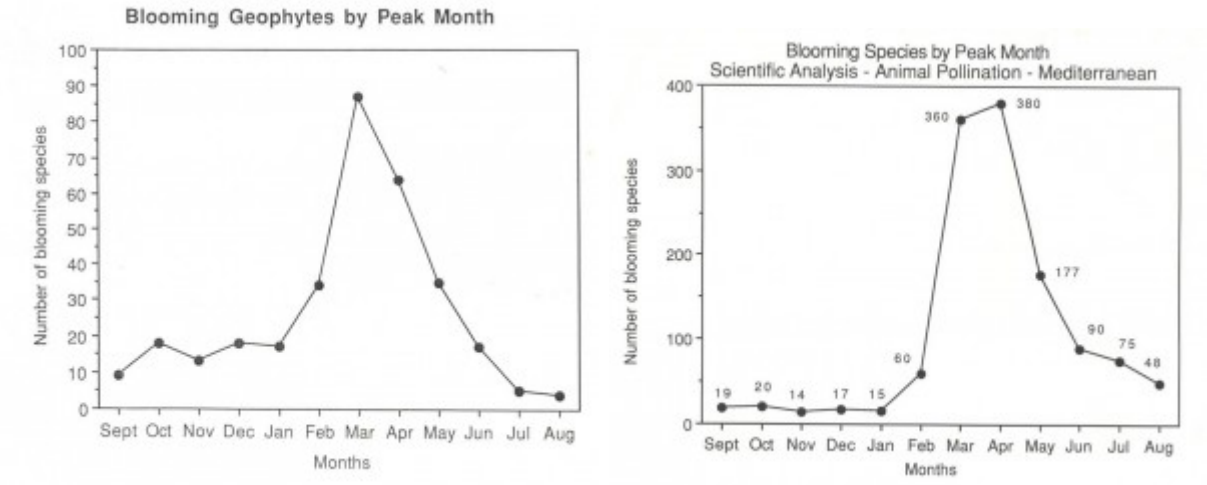




מבשרי חורף – פורחים אחרי רדת גשמים משמעותיים, החל מסוף אוקטובר, בנובמבר ובדצמבר. הפריחה מלווה בעלים.

מימין- כרכום חורפי; במרכז – סתוונית היורה; משמאל – נרקיס סתווי. צילם: גדי פולק ©

רוב הצמחים בארצנו פורחים באביב, עת האדמה עוד לחה והטמפרטורות עולות ומאפשרות לשפע של חרקים להגיח לפעילות (איור 1). חלק מאותם חרקים ובעיקר קבוצות הדבורים והזבובים הם המאביקים העיקריים של פרחי ארצנו. בעונת האביב "שוק האבקה" בו ה"מוכרים" הם הפרחים וה"קונים" הם המאביקים, הוא שוק תחרותי ביותר שכן מאות מינים פורחים בו-זמנית באותה עת. תחרות קשה מתנהלת בין מיני הפרחים על חסדי המאביקים. תחרות זו יוצרת לחץ סלקציה לטובת הצעת גמול מזון מושך ולהבלטת הפרחים. בשוק האבקה האביבי, הגמול שמציעים הפרחים למבקרים הוא לרוב כמויות צוף גדולות. הבלטת הפרחים מתבטאת בפרחי ראווה גדולים בעלי עלי כותרת צבעוניים או בתפרחות צבעוניות וצפופות. הראווה היא למעשה הפרסומת בשוק האביבי המיועדת ליידע אודות הגמול הצפוי למאביק המבקר בפרח. איור 2 מציג את הקשר בין גודל הפרח לבין עונת הפריחה; איור 3 מציג את הקשר בין גודל הפרח לבין צורת החיים של הצמח ואיור 4 מתאר את היחס ההפוך בין גובה הצמח לגודל הפרח בצמחיית ישראל .

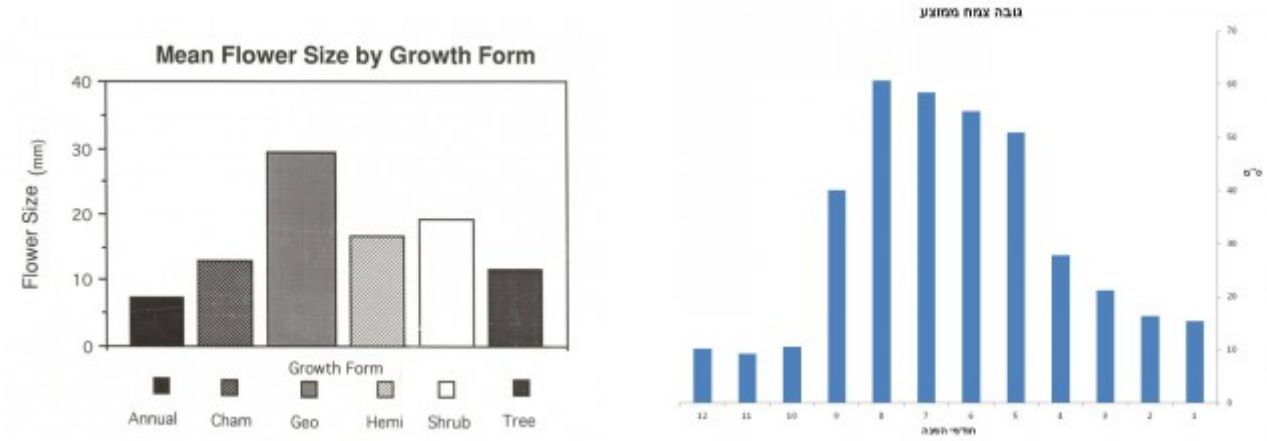


איור 1. A (מימין) מספר מיני הצמחים הפורחים כל חודש באזור הים תיכוני (רק הצמחים מואבקי בעלי-חיים).

1. B (משמאל) מספר מיני הגיאופיטים הפורחים כל חודש באזור הים תיכוני מתוך:

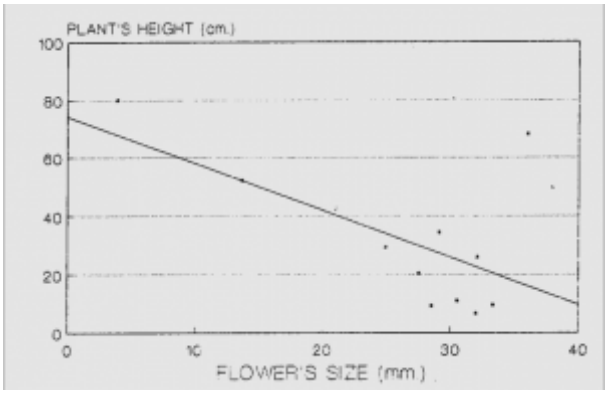
Shmida, A., and A. Dafni, 1990. Blooming strategies, flower size and advertising in the "Lily-group" geophytes in Israel. Herbertia, 45: 111-123

להגדלה לחצו על התמונות



איור 2 (מימין). גובה ממוצע של מיני הצמחים הפורחים בחודשי השנה השונים בפלורה של ישראל. חודשי אוקטובר-דצמבר מצטיינים בגובה נמוך המיוחד. הגובה הגדול בחודש ספטמבר (40 ס"מ) נגרם בעיקר בשל גובהו של עמוד הפריחה של החצב המצוי.

איור 3 (משמאל). גודל הממוצע של הפרח בצורות החיים השונות בפלורה של ישראל. נראה בברור כי לגיאופיטים יש את הפרחים הגדולים ביותר.
להגדלה לחצו על התמונות



איור 4. הקשר שבין גודל הפרח לגובה הצמח והתפרחת שלו בגיאופיטים פורחי הסתיו בישראל.
נראה בברור שככל שעמוד הפריחה יותר גבוה כך גודל הפרח קטן. דוקא הגיאופיטים הצמודים לקרקע הם בעלי פרח "ענק" בהשוואה לשאר פרחי הצמחייה של ישראל.

שוק ההאבקה בסתיו שונה וחוקי המשחק בו שונים מאשר באביב: בסתיו הפריחה דלה ומספר המאביקים מועט ושוק ההאבקה הוא "שוק מצומק" לפי הגדרות מתחום הכלכלה. היתרון של הסטת פריחה לסתיו, כאשר השוק מצומק, הוא בהתחמקות מהשוק התחרותי האביבי. לגיאופיטים ישנה יכולת לפרוח בעונה חריגה על בסיס ניצול חומרי התשמורת האגורים באיבר התת-קרקעי – בצל, פקעת או קנה שורש. אותם גיאופיטים פורחי הסתיו המועטים, נהנים מהעדר תחרות משמעותית על מאביקים בעונה דלת פריחה, אך מצד שני חייבים "ללכוד" את תשומת הלב של החרקים המועטים הפועלים בעונה זו של השנה. הם נקטו באסטרטגיה אחרת: הם התרחקו בעיתוי הפריחה משוק האביב התחרותי ועברו לפרוח בעונה שאין בה כמעט מיני פרחים נוספים, אך גם מספר המאביקים בה דל ביותר. הכלכלנים קוראים לשוק כזה "שוק מצומק" וחוקי המשחק בו שונים משוק האביב.

בנסיבות המיוחדות של שוק ההאבקה בסתיו, התפתחו בגיאופיטים הפורחים בסתיו שתי אסטרטגיות שונות של פרסום: בסתיו , נמצא שתי קבוצות של גיאופיטים פורחים השונים מאוד באסטרטגית הפרסום שלהם (דפני, אבישי ושמידע, 1976). אסטרטגיה אחת מודגמת ב**בן-חצב סתווני**: למין זה פרח קטן והתפרחת כולה אינה בולטת. הפרח הצנוע של הבן-חצב מאשש את התיאוריה כי בשוק מצומק אין כמעט צורך להשקיע בפרסומת; אם הנך היחידי בשטח, ואינך צריך להתחרות על תשומת ליבן של הדבורים ועדיף לבנות פרח קטן בהשקעת משאבים מועטה. אולם להפתעתנו קבוצה גדולה של פורחי הסתיו נוקטים דווקא באסטרטגיה הפוכה. עליהם נמנית קבוצה גדולה של פורחי סתיו, ובראשם **חלמונית גדולה**

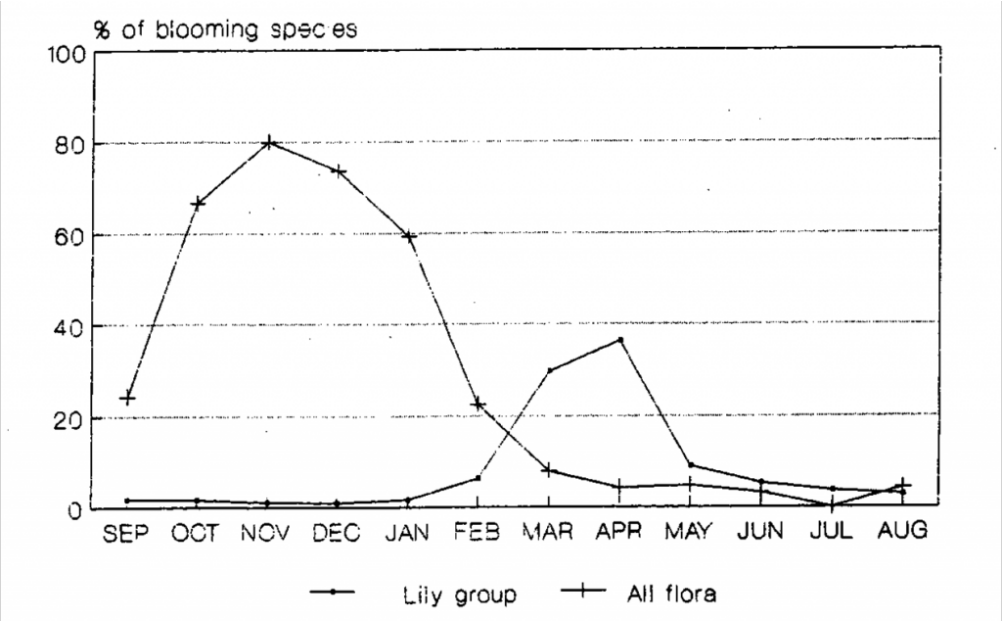
ומיני **סתוונית** ו**כרכום** שהם בעלי פרחים גדולים מאוד וצבעוניים (ראו תמונות). למה הצמח "מבזבז" ומקצה משאבים על פרסומת כה גדולה כאשר אין לו מתחרים ?! את התשובה ננסה להבהיר באמצעות דוגמא ממדבריות נוואדה לפי התנהגות אנושית של מטיילים: המטייל במדבר נוודה מחפש בערב מלון ללון בו. מסביב הכל חשוך ורק לאחר 150 ק"מ של נסיעה, נראה באופק שלט צבעוני; נסיעה של עוד 70 ק"מ מביאה למוטל עלוב שעל גגו שלט צבעוני ענק ומרצד. למוטל זה אין כל מתחרים באזור, ולכן מדוע מוצב שלט כה גדול תוך השקעה כה יקרה? השלט הצבעוני של המוטל הוא שווה הערך של הכותרת הצבעונית הענקית של החלמונית ואילו המטייל המחפש נואשות מקום ללון בו הוא אנלוגי למאביק התר אחר גמול. השלט הבולט הוא פרסומת שנועדה להצביע על מיקום ואיננו פרסומת בתנאי תחרות שבהם יש שפע של הצעות דומות. ואכן פרחיהם של הסתוונית, הכרכום והחלמונית מתנהגים באנלוגיה לדוגמה זו. בין הפרחים יש מרחקים גדולים והם צמודים לקרקע וללא פרסומת הולמת קשה לאתרם. לכן בשוק מצומק, בו השחקנים מפוזרים במרחקים גדולים זה מזה, כדאי להשקיע בפרסומת של מיקום, גם בתנאים של מעט תחרות. העובדה שהפרחים של **סתוונית**, **חלמונית** ו**כרכום** צמודים לקרקע, גם היא מאפיינת את הנסיבות של עונת הסתיו: בעונה זו "לא כדאי" להשקיע בצימוח המרים את הפרחים גבוה מעל פני הקרקע שכן האדמה חשופה מעלווה ירוקה והפרח בולט למרחקים גם כשהוא נמוך !). יוצא דופן היא תפרחת ה**חצב** ה**מצוי** המתנשא על עמוד של מטר ויותר. הפרחים בתפרחת קטנים אך מרובים ובכל יום פורחת רצועה של 40 פרחים חדשים. **חצב מצוי** מושך מאביקים הזוכים לגמול אנרגטי נמוך (בעיקר דבורים קטנות וצרעות) ואין לנו הסבר אדפטיבי לגובהו מבחינת שוק הפריחה הסתווי. מאידך משמש עמוד הפריחה היבש כמנוף המטיל את הזרעים למרחק ומפיץ אותם למרחק של כמה מטרים מצמח האם.





מימין ובמרכז: פרחי ראווה צמודים לקרקע. **חלמונית גדולה** – צילם אבנר אברהם ©;
כרכום נאה – צילם איתן שפירא ©
משמאל: **חצב מצוי**, מתנשא לגובה. צילם: גדי פולק ©

ומדוע דווקא הגיאופיטים [3] שולטים בפריחה הסתווית? האקלים באזורנו הוא ים-תיכוני אופייני בעל חורף-אביב גשומים יחסית וקיץ וסתיו חמים ושחונים. על כן רוב מיני הצמחים באזור פורחים בחורף או באביב, בהמשך לצימוח הוגטטיבי. הגיאופיטים אוגרים מוטמעים ומים בחורף ובאביב, הנשמרים באיבר האגירה התת-קרקעי שלהם. מאגר מזון זה מאפשר לרבים מהם ולפרוח בעונת הסתיו כאשר כלל המינים המצויים בפריחה הוא מזערי: בעוד שבכל אחד מהחודשים פברואר- מאי נמנו בישראל למעלה מ- 1000 מינים פורחים, הרי שבקיץ ובחורף רק כ-200 מיני צמחים פורחים בכל חודש. בסתיו שיעורי הפריחה החודשיים מגיעים למינימום ומספר המינים הפורחים בכל חודש נע בין 30 ל-50. ובתוכם הגיאופיטים (איור 5) מהווים את הרוב – 85% (ללא הפריחה המטפטפת של צמחי המעזבות וצמחי המים).



איור 5. אחוז מיני הצמחים הפורחים כל חודש. בגרף הכללי (נקודות) ניתן אחוז המינים הפורח בחודש מסוים מכלל הפלורה בישראל (לדוגמא 38% מכלל צמחיית ישראל פורחת בחודש אפריל). בגרף בעל סימוני "X" מתואר אחוז מיני הגיאופיטים הפורח בכל חודש מכלל המינים הפורחים באותו חודש (לדוגמא- בחודש נובמבר 80% מכלל הצמחים הפורחים הם גיאופיטים).

ומדוע התופעה של פורחי סתיו שהם דווקא גיאופיטים כה שכיחה בישראל בפרט ובאגן הים-התיכון בכלל? ברוב שאר האזורים בעולם (פרט למדבריות) ישנם גשמי קיץ ומגוון פריחה עשיר ממשיך מעונת האביב דרך עונת הקיץ ועד עונת הסתיו. באירופה ואסיה למשל, הסתיו לא פחות גשום מהקיץ אך מאידך הוא פחות חם ועל כן מידת היובשניות שלו פחותה לעומת הקיץ. לא כן באקלים הים-תיכוני חסר המשקעים בקיץ. יובש הקרקע הקיצוני מביא למינימום פריחה בסתיו בחלקים הדרומיים של אגן הים-התיכון, כמו למשל בישראל, בדרום יוון, בדרום איטליה ובמיוחד בדרום ספרד. בצפון אגן הים-התיכון כמו למשל בדרום צרפת, יוגוסלביה וצפון איטליה יורדים גשמי קיץ והפריחה של עשבוניים רב-שנתיים נמשכת כל הקיץ אל תוך הסתיו ועל כן אין יתרון אקולוגי לפריחה של גיאופיט בסתיו.

ומה לגבי אזורים אחרים בעלי אקלים ים-תיכוני כמו למשל קליפורניה, צ'ילי ואוסטרליה המערבית? העובדה היא שמספר מיני הגיאופיטים פורחי הסתיו בהם זעום ביותר. בקליפורניה לדוגמא נמצא רק מין גיאופיט אחד הפורח בסתיו (Shmida, 1981). בכל האזורים הללו**,** מעט גשמי קיץ היורדים שם בחבל הים-תיכוני אינם מקנים יתרון לפריחת גיאופיטים ואנו משערים כי זאת הסיבה למיעוט או לחוסר מוחלט של פריחת גיאופיטים בסתיו באזורים אלה בעולם.

האבקה במיני סתוונית כדוגמה להתאמת גיאופיטים פורחי סתיו לשוק אבקה מצומק

סתוונית כשמה כן היא – פורחת בסתיו. בתקופה שבה רוב מיני הצמחים העשבוניים עדיין בתרדמה, עולים פרחי הסתוונית מתוך פקעות הטמונות בקרקע. את המזון המשמש לפריחה מכין הצמח מבעוד מועד בחורף ובאביב הקודמים וטומן אותו בפקעת.

בארץ תשעה מיני **סתוונית** שונים וכולם פרט לאחד (**סתוונית הנגב**) פורחים בסתיו. חלק מהמינים פורח ללא עלים, כדוגמת **סתוונית הקליפות**, **סתוונית ירושלים** ו**סתוונית התשבץ** ואילו חלק אחר מהמינים פורח במקביל להוצאת העלים כמו **סתוונית הנגב** ו**סתוונית היורה**. המינים שפורחים עם עלים תלויים בגשמי הסתיו והחורף הראשונים – הפריחה והעלווה מופיעים רק לאחר פרק גשם המוריד משקעים מעל 8 מ"מ לפחות. פריחתה של **סתוונית היורה** אכן מבשרת את החורף המתקרב ואת סופות הגשם הגדולות. פרחי ה**סתוונית** אינם נישאים על עמוד פרח או תפרחת והם פורחים ממש בגובה פני הקרקע. הפרח דמוי קערה הבנויה משש אונות צרות. אלה הם עלי הכותרת אשר ליתר דיוק מכונים עלי עטיף, כאשר אין בפרח הבחנה בין עלי גביע ועלי כותרת. זהו פרח אופייני למשפחת השושניים (במובן הקלאסי בטרם הוגדרו המשפחות שהיו כלולות בעבר בשושניים). המספר היסודי של אברי הפרח בקבוצה זו הוא 3, כאשר 6 עלי העטיף ערוכים בשני דורים, 6 אבקנים בשני דורים ו-3 עליים המאוחים בשחלה ויוצרים 3 מגורות, אך עמוד העלי הוא אחד. **סתוונית** כלולה כיום במשפחת הסתוניתיים Colchicacae שאחד ממאפייניה הוא שלושה עמודי עלי הנושאים בראשם צלקת זעירה. צינור הפרח של ה**סתוונית** מתארך לתוך האדמה כך שבסיס העטיף והשחלה ממוקמים ממש בראש הפקעת הטמונה כשני סנטימטר בעומק הקרקע. זירי האבקנים, הם העמודים הארוכים אשר האבקה בראשם, מחוברים לבסיס עלי העטיף. המיוחד ל**סתוונית** הם ששת הצופנים של הפרח – אלה בנויים בצורת תפיחות צהובות וממוקמים במרזב אשר בין בסיס האבקן לכותרת. בעוד שלרוב הפרחים בעולם יש מיכל צוף יחיד בכל פרח והדבורה המגיעה לצוף לוגמת את כל הצוף בבת אחת, הרי שב**סתוונית**, ששת הצופנים מרוחקים זה מזה וקל לזהותם באמצעות כתם הצבע הצהבהב בבסיס האבקן והכותרת (ראו בתמונות שלהלן).



מימין: **סתוונית אדומית**. שימו לב למיקום הצופנים – נקודות כהות בבסיס האבקנים.
צילמה: מיכל מונוסוב ©
משמאל: **סתוונית טוביה**. הכתמים הם הצופנים.

הפרחים גדולים, ורודים ומושכים את העין למרחוק. לדבורים ולזבובים הם נראים ככוכבים ירוקים – כחולים על רקע האדמה החשופה, שכן הדבורה איננה רואה אדום, וגם לא את ורוד ה**סתוונית** שאינו מכיל מרכיב סגול. הפרח איננו מחזיר אור אולטרה-סגול ועל כן הוא נראה לדבורה כעין פנסים גדולים הבולטים על הרקע הכהה של הקרקע החשופה.
פרחים בגודל פרחי ה**סתוונית** מציעים בשוק ההאבקה האביבי צוף רב למאביקים,. אלא ש**סתוונית** מציעה למבקרים בששת צופני הפרח כמויות זעירות מאד של צוף. וכאן נשאלת השאלה: מהו ההיגיון ביצירת פרח כה גדול המציע גמול כה מועט? זוהי אכן דוגמה מובהקת לכך ששוק ההאבקה בסתיו שונה מאוד משוק האבקה באביב. בניגוד לאביב שאז הדבורים השולטות ב"שוק" הן מיני מדרונית (*Anthophora*) ומחושית (*Eucera*), הרי שבתקופת הסתיו המאביקים המועטים המשחרים לצוף ואבקה בסתיו הם בעיקר דבורים קטנטנות וזבובים. אלה נמשכים לפרחי ה**סתוונית** ואוספים בהם בין אם אבקה מהמאבק שבראש האבקן ובין אם צוף, המצריך ירידה לבסיס האבקן בכדי ללקק את הצופנים. פרח ה**סתוונית** הגדול נדרש על מנת להקל על איתור הגמול, מועט ככל שיהיה, בתנאים של פריחה דלילה ומפוזרת, כלומר זו פרסומת של מיקום.



מימין: זבוב מבקר בפרח של **סתוונית טוביה**. צילם: עוז גולן ©
משמאל: נמלים בפרח של **סתוונית טוביה**, הצופנים מצוייצים. צילם: עוז גולן ©

האבקה בסתוונית היורה ובסתוונית ירושלים

הפרח הגדול של **סתוונית היורה** *Colchicum steveni* שקוטרו 3-4 ס"מ**,** מציג פרסומת ראווה צעקנית אשר מאחוריה שירותים גרועים של מתן גמול, שכן בשוק הסתיו כמעט אין לסתוונית מיני פרחים מתחרים. ניתן לדמות את הסתוונית למסעדה בודדת בלבד במדבר הבונה בראשה שלט חוצות ענק. אך המבקר בה נכווה משירותים לקויים או ממחירים מרקיעי שחקים משום שאין אופציה אחרת.
ומדוע פורחות הסתוניות בפני הקרקע ואינן מעלות את פרחיהן על עמוד גבוה כדוגמת החצב? יש לזכור כי גבעול תפרחת גבוה הוא מבנה מכני יקר ובנייתו מצריכה משאבים אשר "כדאי" לחסוך בהם ככל שניתן. באביב המצב שונה שכן אז הקמה של הצמחים העשבוניים גבוהה ובכדי לפרסם את הפרחים יש יתרון להצבת הפרחים בעמדה גבוהה מעל הקמה על מנת שייראו ויבלטו. בסתיו הקרקע חשופה ואין טעם להשקיע במיקום שלט הפרסומת (=הכותרת הצבעונית) בגובה.
רוב המאביקים הם חרקים קטנים – דבורים צעירות וזבובים היורדים אל בסיס הפרח ומלקקים את הצוף המופרש בבסיס האבקנים. כאשר הפרח סגור המאביקים נוגעים מבלי משים בגושי אבקה ובצלקות וכך חלה האבקה, אך כאשר הפרחים פתוחים – המאביקים מגיעים מהצד וכמעט אינם תורמים להאבקת הצמח. רק נקבות הדבורים נוחתות על המאבק בראש זירי האבקנים ואוספות את האבקה המשמשת להזנת צאצאיהן. אלה הן דבורים זעירות שכל גודלן 2-5 מ"מ. חלקן דבורים יחידאיות כאשר כל דבורה משמשת בו כפועלת וגם כמלכה. היא חופרת קן באדמה ולשם היא אוספת את הצוף והאבקה, לשה אותם ללחם דבורים ומביאה אותו לתא שחפרה בצידי מחילות הקן התת-אדמתי. מילוי התא אורך יומיים לערך ומצריך מאות מסעות של איסוף מזון. כאשר התא מלא אבקה וצוף

נקבה מטילה בראשו ביצה וחופרת בקרקע לתא הטלה חדש. הזכרים אשר הפרו את הנקבות עם צאתן לעולם, אינם עוזרים כהוא זה במלאכת איסוף האבקה וגידול הצאצאים.
תופעה מיוחדת אשר גילינו ב**סתוונית היורה** היא הופעת פרחים זכריים בסוף תקופת הפריחה של כל צמח. כרגיל פרח הסתוונית הוא דו-מיני, כלומר מכיל גם אבקנים (אברי הזכר) וגם עליים (אברי הנקבה). מצאנו כי בסתוניות שבהן מספר הפרחים גדול משלושה, הפרחים המופיעים אחרונים הנם זכריים בלבד – אין בהם כלל עמודי עלי והם קטנים בהשוואה לפרחים המוקדמים יותר הדו-מיניים. התופעה מעניינת, כי ספירת פרחי הזכר והנקבה באוכלוסיות בסוף עונת הפריחה מראה כי כמעט אין פרחים דו-מיניים המכילים אברי נקבה הזמינים להפריה. ואם כך, מהו הטעם בהופעת פרחים זכריים?
מסתבר שתופעת הופעת פרחי זכר בצמחים בעלי פרחים דו-מיניים בסוף עונת הפריחה איננה כל כך נדירה בצמחים. בארץ נצפתה התופעה גם בפרחי הסוגים – **צלף** ו**זהבית**, וכן גם ב**סתוונית הקליפות**. ההסבר המקובל לתופעה, אשר איננו מספק אותנו, הוא כי **סתוונית** בתנאי עקה או סתוניות בעלות פקעות קטנות מעוטות מזון נוטות לפתח פרחי זכר בלבד. עובדה זו תומכת בהשערה כי ה**סתוונית** מקצה בשלב החיים המוקדם את עיקר משאבי המזון להשקעה בפירות הנוצרים מפרחים דו-מיניים ואם עדיין נותרים לקראת סוף עונת הפריחה משאבים בלתי צפויים ובלתי מתוכננים – עדיף לייצר בהם זכרים שאינם מחייבים אותה להשקעה גדולה בפרי בעתיד. יתכן ובשנים "טובות" בכל זאת יימצאו בסוף עונת הפריחה פרטים של סתוניות בעלי פרחים דו-מיניים ואז הפרטים שיצרו רק פרחי זכר יצאו נשכרים. תופעה זו של מעבר לפאזה זכרית בתנאי עקה, נפוצה גם בעולם הצמחים וגם בעולם החי (אלמוגים למשל). ההסבר האבולוציוני הקיים כיום מסביר את היתרון לפרט אך איננו מצב של שיווי-משקל.

האבקה בסתוונית הקליפות

באמצע חודש ספטמבר, בזמן שהפריחה בארץ ובנגב נמצאת בשיא השפל שלה, פורחת בהר הנגב סתוונית הקליפות *Colchicum tunicatum*. זהו המין הראשון לפריחה מבין כל סתוניות ארצנו. הוא פורח ללא עלים וללא תלות בגשם. הפריחה מתחילה בהר הנגב הגבוה בתחילת ספטמבר ומתקדמת מטה ברום הטופוגרפי בדומה לפריחת סתוונית ירושלים וסתוונית התשבץ. קראנו לתופעה בשם "היפוך פריחה" כיוון שהיא מנוגדת למגמת סדר הפריחה האביבי שבו הפריחה מקדימה ברום נמוך ומאחרת ברום גבוה.
פרחי סתוונית הקליפות לבנבנים ואינם מושכים את העין. הפרח דמוי כוכב משושה בעל שש

אונות עטוף צורות שבמרכזן שישה אבקנים הנושאים בראשם אבקה צהבהבה. בבסיס האבקנים מצויה רקמה צהבהבה, אלה הם הצופנים המפרישים כמויות צוף מועטות ביותר. בשלוש שנות מחקר בהן מדדנו צוף במאות פרחים, לא הצלחנו למדוד בפרח אחד כמות צוף מעל מיקרוליטר אחד.
מיהם המאביקים המבקרים בפרחי סתוונית הקליפות? בתצפיות שערכנו בספטמבר בשדה סתווניות במרכז מישור הרוחות שליד בית הספר לקצינים מצפון למצפה רמון, התברר שהפרחים מבוקרים במידה מועטה ביותר. חיכינו שעות על גבי שעות לבוא המאביקים האלמוניים. התוצאות לא היו מלבבות ולאחר ימים של צפייה מתברר כי מעטים מאד היו המבקרים – זבובים קטנים, דבורים זעירות והרבה הרבה שעות ללא מבקרים כלל. נמלים קטנות מטפסות על צוואר הכותרת ומלקקות את הצוף. לעומת הדבורים והזבובים הנחשבים מאביקים "לגיטימיים", אנו קוראים לנמלים "שודדות" כיוון שאינן תורמים להאבקת הפרחים – רק לעיתים נדירות ניתן להוכיח כי אותה נמלה עוברת מפרח לפרח ובהיסח דעת מעבירה על גופה אבקתו של פרח אחד לצלקת של הפרח השני. גם פרפרי לילה לא מבקרים בפרחים. רק פעם בודדת זכינו לראות בשחר של בוקר חמים את רפרף הדבקה בודק מספר סתווניות וממהר לעזוב לכיוון גינות בית הספר לקצינים.
בדומה לסתוונית היורה, גם בסתוונית הקליפות מופיעים פרחים זכריים בסוף עונת הפריחה. בפרחים האחרונים המאוחרים של הצמח אין כלל אברי מין נקביים (העלי) והפרח בעל אבקנים (אברי זכר) בלבד. הפרח הזכרי קטן יותר מהפרח ההרמפרודיטי.הרגיל. תופעה זו קיימת כאמור גם בסתוונית היורה וכתבנו עליה עם אמוץ דפני בספרות המדעית הלועזית. כתבה בעברית תפורסם בקרוב בכלנית.
בהר הנגב שכיח לראות בעונה זו נבירות של עשרות גומות בקרקע. גומות אלה הן חפירותיו של הדורבן הניזון מבצלים ופקעות של גיאופיטים (גוטרמן, 1983). לא ברור איך הדורבן מזהה את מיקום הבצל כיוון שעל הקרקע לא נשאר זכר לפריחה ולעלווה של השנה הקודמת.

האבקת סתוונית ירושלים וסתוונית התשבץ

בחודש אוקטובר, בתקופה שרוב הצמחים עדיין נתונים בתרדמה עמוקה, פורחות בהרי ארצנו סתווניות בעלות פרחים גדולים וורודים.
סתוונית ירושלים (*Colchicum hierosolymitanum*) פורחת בקרקעות סחף בעמקי ההרים בגליל ובהרי יהודה. בגולן מחליפה אותה **סתוונית התשבץ (***Colchicum*

feinbruniae) אשר לה ציורי עורקים סגולים, שתי וערב המרשתים את הכותרת הורודה. שני המינים פורחים ללא עלים כאשר הקרקע יבשה וחשופה. על רקע האדמה החומה-שחורה בולטים הפרחים כאגודות כוכבים ורודות. הפרחים אינם נישאים על עמוד תפרחת אלא בוקעים מתוך האדמה. צינור הפרח ממשיך עמוק לתוך האדמה לאורך יותר מ 15 ס"מ עד לפקעת. השחלה ממוקמת בראש הפקעת עמוק בתוך האדמה. אם לוקחים בחשבון את אורך צינור הפרח התת-אדמתי ומוסיפים את גודל הפרח, לסתוונית הפרח הגדול ביותר בישראל – גודלו לא פחות מ- 21 ס"מ והוא ארוך בהרבה מאירוס הגולן והשושן הצחור שאורך פרחיהם מגיעים "רק" ל- 16 ס"מ.



מימין – **סתוונית ירושלים**. צילם: עוז גולן ©; משמאל – **סתוונית התשבץ**. צילם: גדי פולק ©

מבנה הפרח זהה במדויק לזה של **סתוונית היורה** שאצלה תוארו לעיל נפלאות הבניה המשושה של פרח ממשפחת השושניים ואת הייחוד במיקום הצופנים בבסיס עמודי האבקנים. ב**סתוונית ירושלים** הן האבקנים והן הצופנים צהובים ואילו ב**סתוונית התשבץ** הם בצבע ירוק-סגול כהה. **סתוונית ירושלים** קבלה את שם המין על שם ירושלים כיון ושמה נמצא ותואר מין זה לראשונה. כל המטייל בין מטעי הזיתים של עמק המצלבה, אזור בית צפאפה ומטעי זיתים ברחבי השומרון הגבוה יופתע משפע הסתוניות הפורחות באמצע חודש אוקטובר ללא תלות בגשם. בעונה זו **סתוונית ירושלים** היא הצמח היחידי הפורח בעל פרחים גדולים והיא מושכת אליה כל מאביק פוטנציאלי. אך אותו זמן רק מאביקים זעירים פעילים ומבקרים בפרחים. הדבורים הבינוניות והגדולות פעילות בעיקר באביב כיון שרק אז מצויים פרחים גדולים בעלי כמויות גדולות של צוף. בצפון הארץ ובגולן מבקרת ב**סתוונית התשבץ** מין דבורה בינונית בשם **אנדרנה** שגודלה כ- 13 מ"מ. גופה עטוי שערות שחורות ולכן קראנו לה בשם "אנדרנה שחרחרה". היא עוברת בקביעות בין פרחי הסתוונית ומחפשת בהן צוף (אבקה היא אוספת במכוון בכרכומים). כמות הצוף מועטה ומלאכתה

קשה ועליה לסוב במעגל ולבדוק את כל ששת הצופנים הנפרדים של פרח הסתוונית. יש לפנינו אנלוגיה מופלאה לשוק כלכלי מצומק "לא תחרותי" בו שולט מונופוליסט – כיון שהסתוונית שולטת כמעט יחידה בשטח באותה עת. באוקטובר היא מציעה כמויות זעירות של צוף ובשישה מקומות שונים בתוך הפרח. הדבורים מחויבות להאריך את שהותן בפרח לחפש ולבדוק כל צופן וצופן ותוך כדי כך הן "מתלכלכות" באבקה שנפלה מראש המאבקים אל בסיס הפרח. הפרסומת הראוותנית של **ס.ירושלים** ו**ס.התשבץ** היא דוגמה נוספת של פירסומת המורה על המיקום למרחוק, בתנאים של שוק חסר תחרות.
כמו ב**סתוונית הקליפות**, גם בשני מיני הסתוונית הללו קיים היפוך פריחה. כך נמצא שבצפון הארץ מקדימות הסתוניות בראשי ההרים לפרוח לפני אלה של המעונות הנמוכים. הסתוניות והגיאופיטים מבשרי הגשם פורחים בעקבות התקצרות אורך היום וירידת הטמפרטורה. מכיוון שהטמפרטורה מקדימה לרדת בסתיו במקומות הגבוהים ורק לאחר מכן היא יורדת גם במקומות הנמוכים, מקדימה שם הפריחה את המעונות הנמוכים. לכן בתילי צפון הגולן הפריחה מתרחשת כבר בתחילת אוקטובר בעוד שאוכלוסיות הסתוניות של צומת גולני ואזור ראש-פינה קצרין פורחות רק במחצית נובמבר. באביב מהלך הפריחה השכיח בארץ מתקדם מהרום הנמוך אל הגבוה: אוכלוסיות בסיס ההרים הן הראשונות לפרוח, הפריחה מאחרת עם העלייה בגובה כאשר בראשי ההרים האוכלוסיות פורחות אחרונות. אצל הגיאופיטים פורחי הסתיו קיים תהליך הפוך – אוכלוסיות ראשי ההרים הן דווקא הראשונות לפרוח והפריחה ממתקדמת ברום כלפי מטה.

ספרות:

גוטרמן י 1983 השפעות פעילות הדורבנים על אוכלוסיות הגיאופיטים וההמיקרפטופיטים רתם , 10: 92-104.
דפני א שמידע א ואבישי מ 1975 הפריחה של מבשרי הגשם בצמחיית א"י. "טבע וארץ", י"ז: 6, 269-281.
זהרי מ 1955 גיאובוטניקה. הוצאת ספריית פועלים.
שמידע א ופרגמן-ספיר א 1988 אסטרטגית הפריחה ואקולוגית האבקה בצמחי משפחות השושנתיים בישראל. כתב-יד.
שמידע א 1981 צורות החיים של צמחי הסלעים בחבל הים-תיכוני בארץ. רתם 2: 4-10.
שמידע א 2014 צמחים בעונות השנה – עצים הפורחים בסתיו מחוץ לעונתם הרגילה. כלנית 1 https://www.kalanit.org.il/?p=153

Shmida A 1981 Mediterranean vegetation of Israel and California, similarities and differences. Israel. J. Botany. 30(3): 105-123.
Shmida A and Dafni A 1990 Blooming strategies, flower size and advertising in the "Lily-group" geophytes in Israel. Herbertia, 45: 111-123.

הערות

[1] גילדה היא קבוצה אקולוגית של יצורים חיים החיים בתנאים אקולוגיים דומים, מנצלים משאבים משותפים או בעלי התנהגות דומה

[2] ארקטו-טרציארי – טקסון שמקורו מצמחייה ששלטה באזורי צפון כדור הארץ בתקופת השלישון (טרציאר) – איאוקן, אוליגוקן ומיוקן.

[3] גיאופיטים – צמחים בעלי אבר אגירה בקרקע – בצל, פקעת וקנה שורש מעובה.

תמונה בעמוד השער של כלנית: **סתוונית ירושלים**. צילם: עוז גולן ©



==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

ציטוט: שמידע א 2015 הגיאופיטים פורחי הסתיו בישראל ושוק ההאבקה הסתווי, כתב-עת "כלנית" מספר 2.
https://www.kalanit.org.il/geophytes-autumn-blossom-in-israel

==========

עוד על פריחה בצמחיית ישראל

עצים הפורחים בסתיו מחוץ לעונתם הרגילה

ניתוח דגמי פריחה בגלבוע

על סתוונית הקליפות בפורחים עכשיו
