על קבוצת הסביון האביבי Senecio vernalis בישראל וסביבתה

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

———————————————-

תקציר: חמישה מינים של סביון גדלים בישראל ובסביבתה, כולם חד-שנתיים. **שניים מביניהם** מקדימים לפרוח ושולטים במשטחי ראווה צהובים: סביון אביבי בחבל הגשום וסביון הערבות במדבר. קבוצת מינים זו מדגימה עקרונות מרכזיים בביולוגית הרבייה של צמחים על יסודות גנטיים, מולקולאריים, אקולוגיים, אבולוציוניים וביוגיאוגרפיים.
==========

1. **הקדמה**

בעקבות שיתוף פעולה עם חוקר גרמני מאוניברסיטת זלצבורג באוסטריה (Peter Comes, פיטר קומס) שמחנו ללמוד כי קבוצה של חוקרים מאנגליה וגרמניה עובדים מזה שנים רבות על קבוצה טקסונומיה של סביונים חד-שנתיים [1] אשר מרכז תפוצתם באגן הים-התיכון (Comes And Abbott, 2001 ; Comes and Abbott, 1999 וראה שם ספרות נוספת). עבודותיהם שופכות אור רב על האקולוגיה, הביולוגיה והאבולוציה של הביוטה הים-תיכונית בפליסטוקן, במיוחד בהקשר לקשר בין ההיסטוריה בהולוקן באירופה לבין האבולוציה וההתפשטות של עשבים רעים. את כל המידע המוגש בכתב היד זה שאבנו מעמיתנו פיטר קומס ואנו מודים לו על התרומה החשובה במחקר האקולוגי-אבולוציוני של הלבנט. פיטר עשה את עבודת הדוקטורט שלו אצל הבוטנאי ריצרד אבוט (Abbott el al., 2013) מאוניברסיטת סן-אנדריוס בסקוטלנד ואת עבודת השדה ערך בישראל על אוכלוסיות **סביון אביבי** שלנו. תחום התמחותו הוא גנטיקה ואבולוציה של צמחים תוך שימוש באנליזות של רצפי DNA.

2. על מיני הסביון בישראל

על פי הפלורה פלסטינה גדלים בארצנו חמישה מינים חד-שנתיים של **סביון**: **ס.אביבי**, **ס.יפו**, **ס.הערבות**, **ס.צהוב** ו**ס.פשוט** (Feinbrun-Dothan, 1978). בנוסף להם נמצא בהרי דרום סיני **סביון הוגר** שהיה ידוע עד לאחרונה מהרי הוגר במרכז הסהרה (Danin et al., 1986). מין נוסף של סביון גדל ברום החרמון והוא רב-שנתי – **סביון ההרים** [2].

פיטר קומס בדק במספר מחקרים מקיפים את מיני הסביון בארצנו תוך שימוש בשיטות מולקולריות מתקדמות האומדות את הקרבה הגנטית בין הטקסונים השונים. כתוצאה ממחקריו עולים מספר דגמים אקו-אבולציוניים צפויים ומפתיעים כאחד.

א. סביון יפו *Senecio joppensis*

זהו סביון חד-שנתי בעל עלים בשרניים, אנדמי למישור החוף מאזור ביירות בלבנון ועד רצועת עזה. מבחינה מורפולוגית קל להבדילו (לדעת פיטר קומס) מ**סביון הערבות** ומ**סביון אביבי** לא רק בזכות עליו הבשרניים אלא גם בשל קרקפותיו הגדולות ובמספר הפרחים הלשוניים הרב של הקרקפת (ב**ס.יפו** שכיח המספר 21 לעומת 13 ב**ס. אביבי** וב**ס. הערבות**).

והנה, מתברר כתוצאה מהמחקר על הדמיון הגנטי-מולקולרי בין מיני סביון חד-שנתיים (Comes and Abbott,1999 a,b), כי **סביון יפו** אינו אלא זן של **סביון הערבות** *Senecio glaucus*. כלומר רצפי ה-DNA של **סביון יפו** נמצאו דומים מאוד לזה של **ס. הערבות**.



סביון יפו בחולות פלמחים. שימו לב לעלים הבשרניים . צילם: גדי פולק ©

ב. סביון אביבי *Senecio vernalis*

מחקרו של פיטר קומס קובע כי המין הנפוץ בכל החבל הים-תיכוני – **סביון אביבי**, הוא מין עצמאי שאינו קרוב ביותר ל**ס. יפו** ול**ס.הערבות**. זהו מין סביון הנפוץ רק במזרח הים-התיכון: בבלקן, תורכיה סוריה לבנון ירדן וישראל. המין היחידי הקרוב לו מבחינה גנטית בקבוצה הוא דווקא **סביון פשוט** *Senecio vulgaris* הנדיר בארצנו אך הוא מין הסביון החד-שנתי השכיח באירופה כ"עשב רע" (Weed) . במערב הים-התיכון (איטליה, צרפת וספרד) גדלים בבית הגידול של הסביון האביבי מינים אחרים של סביונים חד-

שנתיים אשר קרובים דווקא ל**סביון הערבות** ולא ל**סביון אביבי**.
המפתיע הוא כי למרכז אירופה פלש כעשב רע דווקא **סביון אביבי** ולא הסביונים החד-שנתיים הגדלים באיטליה ובצרפת. סיפור הפלישה התרחש רק במאתיים השנה האחרונות ותועד בעשביות אירופה: לפני כמאתיים שנה מוצאים את ה**סביון** ה**אביבי** מופיע לפתע באזור אסטוניה ופרוסיה (ייבוש מהעיר קניגסברג בפרוסיה המזרחית משנת 1794). לאחר מכן במאה התשע-עשרה, נאסף ה**סביון** ה**אביבי** ממזרח לברלין ורק במאה השנים אחרונות הוא פולש למערב אירופה. זו דוגמא טובה ליכולת "הפלשנית" המצוינת של הצמחים החד-שנתיים שלנו בני האזור הים-תיכוני. **סביון אביבי, אספסת מצויה, ברומית הגגות** וצמחים ים-תיכוניים חד-שנתיים רבים נוספים, הפכו במשך 150 השנה האחרונות לצמחים פלשנים קוסמופוליטיים אגרסיביים ביותר. עד היום התכונות האקולוגיות שנתנו להם יתרון כצמחים מתנחלים (קולוניזטורים) אינן ברורות: המשותפות לכולם הן צמיחה מהירה, יכולת האבקה עצמית והקצאה אנרגטית רבה לרביה. מצד שני יש להם אמצעי הפצה שונים לחלוטין: בעוד ש**אספסת** הפצה אפיזואוכורית בעזרת פרוות יונקים, ל**ברומית** יש יכולת התברגות לסדקי קרקע ואילו ל**סביון** הפצה מצוינת בעזרת הרוח.
פיטר קומס, ריצ'רד אבוט ועמיתיהם בדקו את הדמיון הגנטי בין אוכלוסיית **סביון אביבי** בישראל ומרכז אירופה (Comes And Abbott, 1999; 2001). מתברר כי קיימת שונות רבה בתוך ובין האוכלוסיות השונות. כלומר, ניתן להניח, שבמשך כמאתיים שנה חלה אבולוציה "מתפרצת" בסביון אביבי; תוך כדי פלישתו לאירופה המזרחית והמרכזית, האוכלוסיות עברו סלקציה והתמיינות לאקוטיפים שונים המותאמים למעונות ובתי-הגידול השונים. שונות זו ניכרת ברצפי ה-DNA ובמדדים אקופיזיולוגיים (משך חיים, שושנת עלים, נביטה וכד') שנבדקו תוך השוואת אוכלוסיות ממקומות שונים.



סביון אביבי: הפרחים הלשוניים

בהיקף הקרקפת הם רק נקביים ונפתחים ראשונים. במין זה לא תתכן האבקה עצמית כי קימת אי סבילות עצמית. צילם: עוז גולן ©



סביון אביבי : כל פרחי התפרחת כולל הפרחים ההיקפיים הלשוניים מייצרים זרעונים בעלי ציצית הנישאת למרחקים. צלמה : טניה מליצנסקי ©



סביון אביבי ; דבורת בר מבקרת בפרחים הצינוריים ואוספת גם צוף וגם אבקה. צילם: עוז גולן ©



פרח צינורי של **סביון אביבי**. נראית הצלקת המתפשקת ועליה גרגרי אבקה. צילם: עוז גולן ©



סביון אביבי "אלבינו". צילם: עוז גולן ©

ג. סביון הערבות *Senecio glaucus*

זהו המין הנפוץ בישראל באזורי המדבר – בנגב ובבקעת הירדן. הוא עולה בבקעה צפונה עד יריחו, כאשר צפונה משם מחליף אותו **סביון אביבי**. פיטר קומס מצא אוכלוסייה בודדת של **סביון הערבות** בבית-שאן בצידי דרך בתוך אזור גיאוגרפי אשר בו שולט **סביון אביבי**.

סביון הערבות נפוץ בכל מדבריות סהרה וערב עד מרוקו וסהרה הספרדית במערב. בחוף האוקיאנוס האטלנטי נוצרו ממנו, שני מינים אנדמיים למרוקו. האחד – **סביון "הספרידיום"** (*Senecio hesperidium*) הוא כנראה תוצאה של היברידיזציה בין **סביון צהוב** ל**סביון הערבות**. המין השני – ס. "מאסאיקוס" (*Senecio massaicus*) מאופיין על ידי מספר כרומוזומים טטרפלואידי (4n), בעוד שכל שאר מיני הסביון

בקבוצה הם דיפלואידים (2n).



סביון הערבות: על אף דמיונו החזותי לסביון אביבי ס.הערבות הוא מין "טוב" ונפרד גנטית. צילם: עוז גולן ©



סביון הערבות שולט בפריחה האביבית בכל רחבי המדבר בערוצי ואדיות, בצידי דרך וגם במדרונות אבניים. צילם: עוז גולן ©



משטחי פריחה עצומים של **סביון הערבות** בנגב המערבי בשנת ברכה.
צילם: עוז גולן ©

ד. ניתוח מולקולרי-גנטי

מבחינה מולקולרית-גנטית ניתן להבחין בתוך קומפלקס **סביון הערבות** בארץ-ישראל, סיני ומצרים בשלושה טיפוסים גנטיים שונים: "טיפוס יפו" השווה לצורה המורפולוגית של **סביון יפו**, "טיפוס הנגב" הנפוץ אצלנו בכל הנגב ומדבר-יהודה ו"טיפוס מצרי" הנפוץ בכל סיני וצפון מצרים. מעניין כי פיטר קומס מצא את הטיפוס המצרי בישראל בצומת טללים ליד משאבי שדה בנגב הצפוני. לא ניתן להבדיל מורפולוגית בין טיפוס הנגב לטיפוס המצרי אלא על פי רצפי ה-DNA. אפשר לשער כי הטיפוס המצרי חדר לאורך הדרך הראשית מצפון סיני לבאר שבע דרך ניצנה במאה האחרונה, ואולי אחרי מלחמת ששת-הימים בעקבות התנועה הערה בכביש ניצנה – סיני.

3. צורות מעבר בין סביון יפו, סביון הערבות, וסביון אביבי

חובבי הטבע בארץ מתקשים במקומות רבים להבדיל בין שלושת מיני הסביון הנזכרים לעיל. גם כל הבוטנאים הישראלים מצביעים על אוכלוסיות מעבר רבות בין שלושת המינים כאשר ישנם אזורים, כמו בחגורת הספר או במישור החוף הדרומי שבהם קשה מאד להבדיל בין **סביון אביבי** ל**סביון הערבות** ונצפים שם הרבה פרטים שתכונותיהם נראות כסימני ביניים בין שני המינים. אך דעת המומחה פיטר קומס שונה: לדעתו שני המינים הללו "טובים", היינו נבדלים מורפולוגית היטב זה מזה ללא אוכלוסיות מעבר. פיטר קומס מכיר רק "חגורות היברידיות" (אזורי מעבר עם צורות ביניים) מועטות בלבד; רק באזור יריחו – עין פשחה התקשה פיטר התקשה להבדיל בין **סביון הערבות** ל**סביון אביבי**.
דומה המצב לגבי מציאת בני כלאים בין **סביון יפו** לבין **סביון אביבי**. בעוד שחובבי הצמחים וכותב שורות אלה בתוכם מכירים באזור מישור החוף הקרוב לחוף הים צמחי סביון המראים תכונות ביניים בין **סביון אביבי** ל**סביון יפו**, פיטר חושב שאין בטבע צורות כלאים: ובכלל **סביון יפו** קרוב יותר ל**סביון הערבות**.

4. האקולוגיה המשותפת לסביון אביבי, סביון יפו וסביון הערבות

שלושת המינים הם צמחים נפוצים מאוד בישראל הצובעים את השטחים הפתוחים בארץ במשטחים צהובים עצומים. שלושתם הם צמחים שולטים המצליחים במיוחד בצידי דרך ומקומות מופרעים בהם התחרות קטנה והם מנצלים את יכולת ההפצה המצוינת שלהם.

נקרא לשלושת המינים הללו "קבוצת סביון אביבי" שכן הם קרובים זה לזה בתכונותיהם האקולוגיות; מהבחינה האקולוגית ניתן לראות בהם מינים אלופטריים המחליפים זה את זה באזור גיאוגרפי שונה.
במחקריו של פיטר קומס התגלה כי לכל שלושת הסביונים אותם מאפיינים מבחינה אקוגנטית-מורפולוגית:

1. כולם בעלי מנגנון האבקה זרה ואי-התאם עצמי.
2. לכולם 13 פרחים לשוניים גדולים ואטרקטיביים בהיקף התפרחת. פרחים אלה הם נקביים בלבד ונפתחים בקרקפת בתחילת הפריחה שלה.
3. כולם בעלי מנה גנטית דיפלואידית (2n).
4. לכולם ישנם זנים בעלי הטרוקרפיה – כלומר הפרחים הלשוניים בהיקף התפרחת יוצרים זרעים חסרי ציצית אשר הם כנראה כבדים יותר ונביטתם מעוכבת, לעומת זרעי המרכז של הפרחים הצינוריים שהם קטנים וקלים יותר, בעלי ציצית ונישאים למרחק רב מצמח האם.

יש לפנינו סינדרום של תכונות משותפות המאפיין צמחים הגדלים באוכלוסיות צפופות וגדולות: השקעה במשיכת מאביקים בעזרת העטרה של הפרחים הלשוניים בקרקפת, המביאה למידה רבה של האבקה זרה וגוררת בעקבותיה התפתחות מנגנון אי-התאם עצמי. באופן זה קטן הסיכוי ל"עול גנטי" עקב נחיתות שארים (, inbreeding depression Thompson, 2005). זאת לעומת **סביון פשוט** שהוא בעל האבקה עצמית וחסר מנגנון אי-התאם עצמי. מין זה הוא בעל מספר מועט של פרחים לשוניים אשר לעומת קבוצת הסביון האביבי גודל לשון הכותרת שלהם קטן בהרבה. כלומר יש לפנינו בצמח חד-שנתי שתי אסטרטגיות שונות: אחת, דוגמת ה**סביון** ה**אביבי** ו**סביון הערבות**: אימוץ רביה מינית זרה והשקעה רבה יחסית באטרקטיביות (כותרת גדולה). במקרה זה האבקה זרה מקיימת באוכלוסיה אחוז גבוה של הטרוזיגוטיות אשר במצב גנטי דיפלואידי מחפה על המוטציות הפגומות ומסלקת אותן בעזרת רקומבינציה ו"תהליך קונדרצ'וב" [3]. דגם זה של מינים בעלי כותרת גדולה ואטרקטיבית בעלי האבקה זרה אובליגטורית בצד מינים בעלי כותרת קטנה שהם בעלי האבקה עצמית, ידוע גם במשפחות צמחים אחרות כמו במשפחת הפשתיים, הקטניות, הלועניתיים והנוריתיים. במשפחת המצליבים הראו קונין ושמידע כי שתי האסטרטגיות השונות של אטרקטיביות קשורות לדגם צפיפות האוכלוסיות: בעוד שהמינים בעלי האבקה עצמית גדלים בצפיפות דלה או כבודדים, הרי המינים בעלי האבקה זרה אובליגטורית גדלים במשטחים צפופים המושכים מאביקים רבים (,Kunin and Shmida 1997). זכותם הגדולה של פיטר קומס, ריצ'רד אבוט ושותפיהם הייתה כי הם הצליחו לתאר את המנגנונים הגנטיים העומדים מאחורי תכונות מורפולוגיות ואקולוגיות אלה.
לסינדרום זה של קשר בין גודל פרח, שיטת הזיווג וצפיפות האוכלוסיה מתווספת במשפחת

המורכבים תכונה נוספת – **הטרוקרפיה** – כלומר הופעה של שני טיפוסי זרעים שונים בצורה ובמבנה באותה קרקפת. זהרי (Zohary, 1937; 1962) היה הראשון שחקר את התופעה מבחינה סיסטמטית וביוגיאוגרפית; הוא מצא כי צמחים הטרוקרפיים שכיחים בשיעור גבוה בצורת החיים החד-שנתית ובפלורה של המדבר והאזור הים-תיכוני (Ellner and Shmida 1981).

משפחת המורכבים ידועה בתכונת מבנה התפרחת הצפוף שלה, הנקראת קרקפת, ובמנגנון ההפצה של הזרע שלה; ברוב צמחי המורכבים כל פרח מייצר זרע הנקרא זרעון [4] הנושא בראשו ציצית שערות דמוית נוצה הנושאת את הזרעון למרחקים. מתברר כי במינים רבים של בני משפחת המורכבים, ובמיוחד כאלה שהם קצרי-חיים וגדלים באקלים דו-עונתי בעל תקופת יובש -זרעי ההיקף של התפרחת חסרי ציצית או הם בעלי ציצית מנוונת למספר קשקשים כמו למשל בסוגים **דרדר**, **קורטם** ו**מוצית**. תופעה זו של זרעי היקף חסרי-ציצית קיימת גם בבת-משפחת הצינוריים ("קבוצת הסביון") וגם בבת-משפחת הלשוניים ("קבוצת הניסנית"); כלומר לא משנה אם פרחי ההיקף הם לשוניים או צינוריים. במקרה כזה שבו קיימת הטרוקרפיה בתוך הקרקפת, תמיד זרעי ההיקף הם גדולים וכבדים יותר מזרעי המרכז ונובטים מאוחר יותר, כלומר יש בהם מנגנון של עיכוב נביטה (Shmida, 1985).

בדרך כלל ניתנת תשומת לב בפרחי המורכבים רק לזרעי המרכז בעלי הציצית ומזניחים את ההסתכלות בזרעי ההיקף חסרי הציצית. האם בקבוצת ה**סביון** ה**אביבי** בישראל קיימת הטרוקרפיה? מסתבר שלא; כל פרחי ההיקף הלשוניים מייצרים זרעים בעלי ציצית מפותחת שצורתה זהה במדויק לציציות של זרעי המרכז; עדיין לא נמצאו פרטים של **סביון אביבי**, **ס.הערבות** או **ס.יפו** שהם בעלי זרעי היקף חסרי ציצית או חסרי פרחי היקף לשוניים. שכן, ידוע במיני סביון אחרים, כמו למשל ב**סביון פשוט** ו**ס.צהוב** (ראה להלן), כי באותו מין קיימים זנים בעלי פרחי-היקף לשוניים וכאלה חסרי פרחי היקף לשוניים. במקרה כזה לזן חסר הפרחים הלשוניים יש קרקפת זרעים הומוקרפית – כלומר כל הזרעים זהים ובעלי ציצית בעוד שלזן בעל הפרחים הלשוניים קרקפת הטרוקרפית. מצב כזה של ערבוב זן הטרוקרפי וזן הומוקרפי מתקיים בסוג **מררית** ללא קשר לטיפוס הפרח, לשוני או צינורי; כל פרחי קרקפת ה**מררית** הם לשוניים (Ellner & Shmida, 1984).

ישאל הקורא ובצדק: הרי אסטרטגית ההטרוקרפיה היא הטובה ביותר והצמח נהנה משני העולמות (Ellner & Shmida, 1984; Motro, 1982); מדוע אם כן **סביון אביבי** וקרוביו האקולוגיים **ס.יפו** ו**ס.הערבות** לא נוקטים באסטרטגיה זו? התשובה האקולוגית-מדעית מתאימה רק לבתי-גידול מופרעים, שם אכן מתנחלות מרבית אוכלוסיות הסביונים: בבית-גידול מופרע ההצלחה מובטחת רק בשנה הראשונה כאשר האתר פנוי; מהשנה השניה

ואילך יגיעו לשם זרעים יותר גדולים של צמחים אחרים שיצליחו יותר בתחרות. לכן "כדאי" לצמח מתנחל ליצור רק זרעים בעלי ציצית שיתפסו וינצחו רק במעונות מופרעים חדשים. אם "אתר האם" של הצמח מתקיים ולא משתנה במשך מספר שנים ואתרים חדשים מעוטי תחרות נדירים במרחב הקרוב, אזי כדאי לנקוט באסטרטגית הפצה מעורבת באמצעות הטרוקרפיה, שבה חלק מהמשאבים של צמח האם מושקע בצאצאים גדולים וכבדים יחסית וחלק בצאצאים קלים וזעירים בעלי יכולת הפצה למרחק. כך נוהגים רבים מצמחי המדבר החד-שנתיים כמו **מוצנית קטנת-פרחים, מררית כחולת-הזרעון**, **ניסנית ערבית, תמריר מרוקני** ו**לוניאה שרועה** (Ellner & Shmida, 1981).

5. סביון צהוב *Senecio glaucus*

זהו מין חד-שנתי של **סביון** בעל תפוצה סהרו-סודנית. הוא נפוץ בחלקים החמים של המדבר הסהרו-ערבי, מחצי-האי ערב דרך מצרים ולוב ועד החוף האטלנטי. בארץ גדל **סביון צהוב** בעיקר לאורך הבקע ובמעונות הנגב החמים בואדיות המתנקזים לערבה. במבט חיצוני **סביון צהוב** נראה שונה מאוד מקבוצת **סביון אביבי**: לצמח פרחים לשוניים קצרים ביותר ועליו שלמים, בשרניים וסגולים בתחתיתם. אולם מחקר הדמיון הגנטי מגלה ש**סביון צהוב** הוא מין קרוב ל**סביון הערבות**.

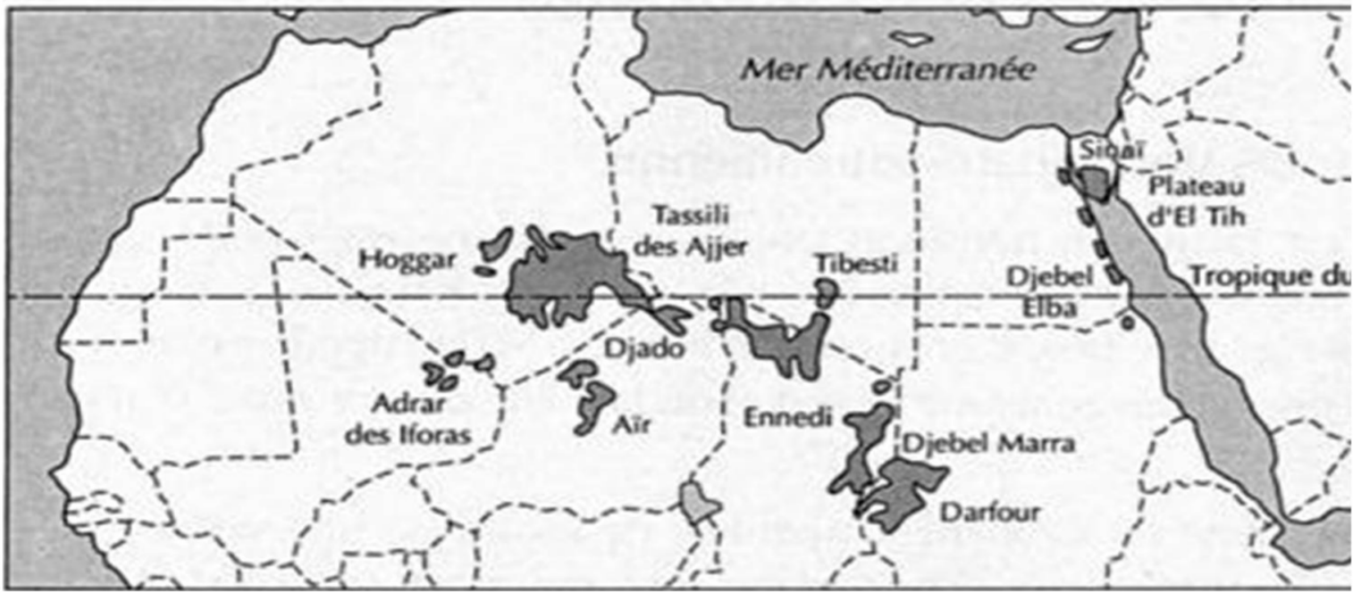
ל**סביון צהוב** שני תת-מינים: תת-מין "קצר-פרחים" (*S.glaucus.ssp. breviflorus*) ותת מין "אופייני" (*S. glaucus ssp. glaucus*). תת-מין קצר-פרחים הוא הנפוץ בישראל ואופיינית לו קרקפת שבהיקפה פרחים לשוניים קצרים. פרחים לשוניים אלה מייצרים זרעי היקף חסרי ציצית (כלומר תת-מין זה מאופיין בהטרוקרפיה). התת-מין השני – האופייני – נמצא עד כה בישראל רק פעם אחת בעין-גדי וכמו כן נאסף מספר פעמים במזרח סיני. לתת מין האופייני אין בכלל פרחים לשוניים בהיקף, ובהתאמה יש לו רק סוג אחד של זרעונים בקרקפת (כלומר הקרקפת הומוקרפית).

חסר ידע מהשדה על התפוצה של שני תת-המינים של **סביון צהוב**: האם הם מעורבבים באותן אוכלוסיות? האם הטיפוס האופייני משתלט באוכלוסיות קטנות ומבודדות (כפי שצפוי תיאורטית אם הוא מואבק עצמית)? ייתכן מאד שהעובדה שכמעט לא נמצא עד כה הטיפוס האופייני בארץ, מעידה כי חובבי הצמחים מזניחים חיפוש והסתכלות בצמחים שאינם אטרקטיביים או נדירים ואינם מודעים די הצורך לתופעות בוטניות עקרוניות בצמחים נפוצים שאינם בהכרח מרשימים למראה. לכן אנו קוראים לכל חובבי הצמחים והמדבר הסקרנים לחפש את הסביון הצהוב "המצטנע", להתבונן בפרחיו ולברר את דגם התפוצה של שני תתי-המינים: האם הטיפוס ההטרוקרפי גדל בבית-גידול שונה (במדרון למשל) לעומת

הטיפוס ההומוקרפי אשר אולי שכיח יותר באפיקי הואדיות? ואולי קיים מפל גיאוגרפי בשכיחות של שני הטיפוסים כפי שנחקר ב**מררית דמשקאית**, שם נמצאה מגמה של התגברות ההומוקרפיה לכוון המדבר הקיצוני, תופעה הסותרת את התיאוריה הבסיסית של שכיחות רבה יותר של הטרוקרפיה כלפי המדבר (ראה Ellner & Shmida, 1983).

6. סביון הוגר *Senecio hoggarensis*

זהו מין נדיר ביותר אשר תואר לראשונה למדע מהרי הוגר במרכז הסהרה. בשנות השבעים של המאה הקודמת מצא אותו אבינועם דנין בהרי דרום סיני. הקיטוע הגיאוגרפי הגדול של אלפי קילומטרים בין שני רכסי הרים מבודדים אלה מפליא. מאז נמצא **סביון הוגר** ברוב ההרים הגבוהים של הסהרה ושוליה הדרומיים וגם בהרי מדיין בערב (Collenette, 1997; Lebrun, 2001) (מפה 1).



מפה 1. מפת התפוצה של **סביון הוגר**. מין זה מאפיין את קבוצת התפוצה של צמחים בהרי אפריקה בתוך מדבר סהרה. הצמח נמצא גם בהרי דרום-מזרח מצרים. השטחים האפורים המציינים את תחום התפוצה מוגזמים; התפוצה הנדירה-נקודתית בפסגות דרום-סיני מעל 2000 הביאה את מחבר המפה (Lebrun, 2001) לסמן שטח גדול בדרום סיני.

סביון הוגר דומה באופן כללי ל**סביון צהוב**, אולם יש לו פרחים לשוניים צרים ארוכים ובצבע ורוד-לילך. עליו בעלי אונות ואילו אלה של **סביון צהוב** פשוטים. **סביון הוגר** הוא מין הקספלואידי (6n) בעל מטען גנטי משולש לעומת שאר המינים בקבוצה שהם דיפלואידיים. בחקר המבנה הגנטי מולקולרי שלו, גילה פיטר קומס רצפי DNA התואמים מצד אחד ל**סביון צהוב** ומצד שני ל**סביון הערבות**. בהתאם לכך משער קומס כי זהו מין צעיר שנגזר

מהכלאה והכפלת הכרומוזומים (אנ-אאופליאידיה) בין **סביון צהוב** ל**סביון הערבות,** שני מיני הסביון הגדלים גם כיום באזור. **סביון הוגר** נוצר על ידי כך שבזמן ההכלאה תרם **סביון הערבות** ל**סביון הוגר** את קטע הגן האחראי על פרחי ההיקף הלשוניים ואילו שאר חלקי התפרחת נתרמו מ**סביון צהוב**.
איך ניתן להסביר את קיטוע התפוצה הגדול של **סביון הוגר** בין הרי סיני להרי הוגר מרחק של כ – 2700 ק"מ? אפשר להציע שלוש היפותיזות:

1) **סביון הוגר** נוצר פעמיים במקביל באופן עצמאי, פעם בהרי סיני ופעם בהרי הוגר. לספקנים החושבים כי הסיכוי להיווצרות מין חדש פעמיים באותה הדרך של היברידיזציה המוליכה לפוליפלואידיה, הוא זעום ביותר, מומלץ לקרוא את המחקר המאלף על היווצרותו הרב פעמית של **סביון קמברניס** (S. cambrensis) באיים הבריטיים (Comes and Abbott, 2013).
2) **סביון הוגר** נוצר פעם אחת (כנראה בהרי-הוגר, שם תואר לראשונה למדע) ומשם הוא נדד על ידי הפצה ארוכת-טווח להרי סיני והצליח להתנחל שם באתרים שבהם התנאים האקולוגיים דומים. על פי מודל זה, גם התפוצה של **סביון הוגר** בהרי מדיין יכולה להיות מוסברת של ידי הפצה ארוכת-טווח.
3) **סביון הוגר** הינו רליקט (שריד) פלייסטוקני מתקופה יותר לחה, אז היתה הצמחייה הרליקטית של הרי הוגר בסהרה, הרי מדיין והרי דרום סיני בקשר גיאוגרפי רציף. עם התייבשות האקלים, שרד **סביון הוגר** רק בראשי ההרים, בדומה למינים רליקטים רבים אחרים הגדלים שם כיום (Danin, 1999 Quezel, 1978; Stebbins, 1942).

המבנה הגנטי של **סביון הוגר** מרמז כי ניתן לדחות את ההשערה השלישית, שכן במשך הזמן מאז הניתוק הגיאוגרפי והבידוד יכלו להתפתח אוכלוסיות מקומיות בעלות הרכב גנטי ייחודי וככל הנראה קיים גם כיום דמיון רב בין האוכלוסיות המבודדות הללו וכולן הקספלואידיות. רק מחקר גנטי-מולקולרי מפורט יצליח לאשש או לדחות אחת משתי ההשערות האלטרנטיביות שלעיל.

מידע נוסף וחדש אודות **סביון הוגר** התקבל בזכות דפנה כרמלי ודודיק ריבנר אשר אספו בדרום סיני זרעי **סביון הוגר** והנביטו אותו בגינת קיבוץ סמר. מתברר כי ל**סביון הוגר** מאוכלוסיית הרי-דרום סיני יש יכולת האבקה עצמית ולרוב יש לו 8 פרחים לשוניים ורודים בתפרחת כאשר ביניהם יש רווח גדול. הפרח דומה ל**סביון צהוב** אך הפרחים הלשוניים ורודים, ואילו העלים דומים מאוד לעלי **סביון הערבות**.



סביון הוגר: הפרחים הלשוניים ורודים. נאסף בהרי דרום סיני נזרע בקיבוץ סמר וצולם שם. צילמה: דפנה כרמלי ©



סביון הוגר: קרקפת פירות של זרעונים בעלי ציצית. נאסף בהרי דרום סיני נזרע בקיבוץ סמר וצולם שם. צילמה: דפנה כרמלי ©



סביון הוגר: העלים דומים מאוד לעלים של סביון הערבות. צילמה: דפנה כרמלי ©

7. סביון פשוט *Senecio vulgaris*

זהו מין של סביון חד-שנתי הנפוץ בכל רחבי אירופה, אסיה וצפון המזרח-התיכון. הוא ידוע כעשב רע אובליגטורי הגדל בצידי דרכים, אשפתות, גינות ושולי שדות. פיטר קומס חקר את הסביון הפשוט בארץ וקבע כי כל הפרטים שנאספו משתייכים ל"זן הפשוט" (S. vulgaris var.vulgaris). לזן זה אופייניות באירופה שתי צורות: צורה עם פרחים לשוניים וצורה חסרת פרחים לשוניים בהיקף התפרחת. על פי פיטר קומס, בישראל נמצאה עד כה רק הצורה בעלת הפרחים הלשוניים , אתגר לחובבי הצמחים למצוא גם את הצורה חסרת הפרחים הלשוניים.

סביון פשוט נבדל מ**סביון אביבי** בכך שמספר הפרחים הלשוניים בקרקפת מועט והם קצרים מאוד. בשדה קל להבחין בו באמצעות קוצר הפרחים הלשוניים והרווחים ביניהם. זהו מין חד-שנתי בעל התאם עצמי וקרקפות זרעים הומוקרפיות, כלומר לכל הזרעים יש ציצית. במחקר באירופה הוכח כי רוב הזרעים שקרקפת מייצרת הם תוצאה של האבקה עצמית (99% ויותר) על אף שניתן לראות בפרחים מאביקים, בעיקר זבובים.

בסיור שערך פיטר קומס בישראל ב – 1990 הוא מצא בירושלים ובצפון הגולן צמחי כלאיים (היברידיים) בין **סביון פשוט** ו**סביון אביבי**, העונים לשם **סביון הלווינגיי** (*S. X helwingii*). פרטי כלאיים אלה אינם פוריים. אנו קוראים לחובבי הצמחים למצוא צמחי כלאים נוספים.

סביון פשוט נדיר כיום בארץ וגדל בעיקר באזור צפון הגולן, צפון מזרח הגליל ואיזור ירושלים. בעשבייה מצויים גם יבושים אחדים מאזור השרון, תל-אביב, חיפה, ג'ת והכנרת. פרטים מזדמנים ניתן למצוא בגינות ברחבי החבל הים-תיכוני. אוכלוסיות גדולות בבתי-גידול טבעיים מצויות כנראה רק בצפון הגולן מעל גובה של 900 מ', למשל ביער אודם. זאת בהתאמה לאופיו הצפוני של **סביון פשוט** המגיע באזור ירושלים לגבול תפוצתו הדרומי.

החוקר ריצרד אבוט, המנחה של פיטר קומס בעבודת הדוקטורט, חקר באנגליה את היחסים בין הצורה (המורפ) של **סביון פשוט** בעלת פרחים לשוניים לבין הצורה חסרת פרחים לשוניים. (Comes & Abbott, 1998; Marshall & Abbott, 1984; Abbott 1992, 2013). התברר כי בתחילת המאה השמונה-עשרה עדיין הייתה בבריטניה רק הצורה הצינורית חסרת הפרחים הלשוניים. אולם בשנת 1832 חדר לבריטניה מין סביון רב-שנתי מאירופה (ס. סקואלידוס, *S. squalidus*; זהו המין היחידי הרב-שנתי בקבוצה הגדל בהרים) אשר הכלאותיו עם **סביון פשוט** מהזן הצינורי הניבו **סביון פשוט** בעל פרחים לשוניים. אבוט ושותפיו מצאו במדויק את המנגנון הגנטי המפקח על תכונת הופעת הפרחים הלשוניים: זהו לוקוס בודד בעל שני אללים. מסתבר כי באוכלוסיות פולימורפיות (כלומר כאלה שבהן שני הטיפוסים מעורבים) לצורה הלשונית של **סביון פשוט** יש אחוז האבקה

זרה יותר גבוה מאשר לצורה הצינורית. זאת בהתאמה לכך שהזבובים המאביקים את הסביון הפשוט ערכו יותר ביקורים בפרטים של הצורה הלשונית מאשר בצורה הצינורית (Abbott and Irwin, 1988). מחקרים נוספים הראו כי הצורה הלשונית מייצרת יותר זרעים לפרט [5] בכמות המספיקה מבחינה להביא להשתלטות של הצורה הלשונית באוכלוסייה מעורבת. מעניין לחקור מדוע באנגליה הצורה הלשונית איננה משתלטת בתנאים טבעיים? כנראה שלצורה הצינורית יתרון בתנאי גשם וסופה שאז המאביקים לא פעילים. בישראל, כאמור, גדל רק הזן בעל פרחי היקף לשוניים; יתכן שתנאי האקלים החמים והמוארים יותר מביאה להשתלטות זן זה באוכלוסיות שלנו [6].

8. מה ניתן ללמוד על אסטרטגיות-החיים ועל הביולוגיה הרפרודוקטיבית מתוך קבוצת "הסביון האביבי"?

קבוצת הסביונים מציגה דוגמא יפה לסינדרום התאמה להאבקה זרה מול האבקה עצמית. למינים בעלי האבקה זרה יש רצועה של פרחי היקף לשוניים גדולים המגדילים מאוד את שטח התצוגה בהשוואה למינים חסרי פרחים לשוניים. החוקר הסקוטי אבוט (Abbott and Irwin, 1988) הראה כי הזן בעל פרחי היקף של **סביון פשוט** מקבל יותר ביקורים מאשר הזן חסר פרחי ההיקף. התכונה של הופעת פרחי היקף לשוניים נשלטת על ידי אלל של גן אחד (Comes and Abbott 1999, 2001) ובהתאם לכך קל לטפל בה באופן ניסויי ולכן כנראה קל להיפטר ממנו או לקבלו מחדש באוכלוסיות טבעיות.

המעניין הוא כי התכונה של פרחי ההיקף הלשוניים מופיעה במיני הסביון השונים (בארץ: **סביון אביבי** לעומת קרובו ה**סביון הפשוט**; **סביון צהוב תת-מין קצר פרחים** לעומת התת-מין **האופייני**) בצימוד להופעת מנגנון אי-התאם עצמי והטרוקרפיה בקרקפות. קל להסביר את הצימוד בשתי התכונות הראשונות: תוספת פרחים לשוניים מגדילה את האטרקטיביות של הקרקפת, ובכך מביאה להאבקה זרה רבה. בתנאים של האבקה זרה נוצרת שונות גדולה בתכונות ובטיב הצאצאים. במחקרים רבים מצאו כי לחלק גדול של הצאצאים חיונית נמוכה. אם לצמח תהיה האבקה עצמית הדבר ייביא להומוזיגוטיזציה של הגנים בכורמוזומים ההומולוגיים. ומכאן – להשתלטות של האללים הפגומים בגנים רבים עקב "נחיתות שאירים"- Inbreeding depression.על כן היתה סלקציה אבולוציונית בסביונים בעלי האבקה זרה להתפתחות מנגנון גנטי לאי-התאם עצמי. במקביל לכך הייתה סלקציה לטובת הפניית משאבים להגדלת הפרחים הלשוניים וכנראה גם לייצור כמות גדולה יותר של צוף.

לעומת זאת, אין לנו הסבר אדפטיבי מדוע האבקה זרה והופעת פרחים לשוניים קשורה

להטרוקרפיה. ביתר דיוק – מדוע דווקא הפרחים הלשוניים הם המפתחים זרעונים חסרי ציצית, אשר לרוב כבדים יותר ובעלי עיכוב נביטה בהשוואה לזרעוני המרכז. תופעה זו ידועה מסוגים רבים אחרים במשפחת המורכבים (לדוגמא בסוגים **קחוון**, **מוצנית**, **כוכב**): זרעוני ההיקף של הפרחים הלשוניים ההיקפיים כבדים הרבה יותר, חסרי ציצית ונביטתם מעוכבת. בדרך כלל הם הזרעונים הנופלים קרוב לצמח האם ובמדבר מקובל כי זהו המיקרו בית-גידול המועדף. ואולם, זרעי היקף אלה הם תוצאה של האבקה זרה, שכן הפרחים הלשוניים הם רק נקביים. במקרה זה הזרעים תוצרי פרחי ההיקף אינם זהים בתכונותיהם לצמח האם ומניבים רק מחצית הכשירות הדרווינסטית לצמח האם, שכן מחצית הגנום שלהם בא דרך גרגר-האבקה מצמח אחר.במקרה זה, על פי ההיגיון האקולוגי, עדיף דווקא להפיץ באתר צמח האם זרעים שמקורם מהאבקה עצמית, הזהים לפרט ההורה! שאלה זו עדיין ממתינה להסבר ולפתרון.

9. על מציאת עקרות זכרית בסביון אביבי

תופעה מפתיעה וחשובה שמצא פיטר קומס, היא אוכלוסייה בעלת עקרות-זכרית אשר נמצאה בהר-הזיתים בירושלים בצידי הדרך העולה לקברי הנביאים. שישה מתוך 66 הפרטים שנבדקו (9.1%), נמצאו בעלי עקרות זכרית כלומר כל פרחיהם הצינוריים היו נקביים בלבד. פיטר קומס הוכיח בעזרת מערכת הכלאות מבוקרת כי התכונה של עקרות זכרית בסביון נשלטת ע"י תורשה ציטופלסמטית של גן בודד. הוא משער כי התופעה שכיחה באוכלוסיות **סביון אביבי** בארץ על אף שמבחינה תיאורטית נצפה להופעת עקרות זכרית דווקא במינים הרמפרודיטים בעלי התאם-עצמי (Charlesworth, 1981; Damgaard C. and RJ Abbott, 1995).

אנו קוראים לחובבי הטבע ובעלי העין החדה לנסות ולגלות עוד אוכלוסיות סביון אביבי בעלי עקרות זכרית.

10. כמה פרחים לשוניים יש בקרקפת של מיני הסביון?

ברוב המקרים, כאשר התנאים הם אופטימליים, מספר הפרחים הלשוניים בהיקף הקרקפת הוא 13. בצמחים קטנים ובמצב גרוע ("פרטי רעב") מתפתחים לרוב רק 8 פרחים לשוניים. המספרים 13 ו-8 עונים ל**סדרת מספרי פיבונצ'י** המקיימת את הערכים: 1,2,3,5,8,13,21... וכן הלאה, כאשר כל איבר חדש הוא סכום של הערך הקודם. האם סדרת פיבונצ'י מתממשת בטבע ובאה לידי ביטוי גם בקרקפות הסביון? בפועל מוצאים בטבע לעתים קרקפות עם 11,6 ו-12 פרחים לשוניים אך כאשר בודקים בשדה **סביון**

אביבי ו**סביון הערבות** מוצאים כי ברוב הקרקפות היפות והסימטריות יש 13 פרחים לשוניים ואילו בקרקפות קטנות או א-סימטריות יש בדרך כלל רק 8. אין בידינו כרגע נתונים מובהקים לגבי **סביון יפו**, **סביון פשוט** ו**סביון הוגר**. האם הכלל אמנם תקף לכל מיני הסביון? ומהי המשמעות הביולוגית-אקולוגית של מימושה של סדרת פיבונצ'י בתפרחות הסביון?

גם בסוגיה זאת מוזמנים חובבי הטבע לפקוח עין חדה ולאשש או להפריך את ההכללה המעניינת הקושרת ביולוגיה עם מתמטיקה...



סביון הערבות. פארק סיירת שקד. המספרים השכיחים של פרחים לשוניים הם 8, 13 אך יש גם מספרים נוספים. צילם: גדי פולק ©



סביון אביבי: קרקפות רגילות בצד קרקפות אלבינו. שימו לב למספר הפרחים הלשוניים בקרקפת. צילם: נעם עביצל. ©

ספרות:

Abbott RD Albach D Ansell S Arntzen JW et al. 2013 Hybridization and speciation, Journal of Evolutionary Biology 26 (2): 229-246.
Abbott RJ 1992 Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa.Trends in Ecology & Evolution 7 (12): 401-405.
Abbott RJ and Irwin JA 1988 Pollinator movements and the polymorphism for outcrossing rate at the ray floret locus in Groundsel, Senecio vulgaris L Heredity 60 (2), 295-29.
Auerbach M and Shmida A 1985 Harmony among endemic littoral plants and adjacent floras in Israel. J. of Biogeography 12: 175-187.
Charlesworth D 1981 Allocation of resorurces to male and female functions in hermaphrodites. Biol.J.of the Linnean Soc. 15: 57 – 74.
Collenette IS 1997 Wildflowers of Saudi Arabia. National Commission for Wildlife, Conservation and Development, Riyadh. Kingdom of Arabia.
Comes HP And Abbott RJ 1998 The relative importance of historical events and gene flow on the population structure of a Mediterranean ragwort, Senecio gallicus (Asteraceae). Evolution 52: 355-367.
Comes HP And Abbott RJ 1999a. Reticulate evolution in the Mediterranean species complex of Senecio sect. Senecio: Uniting phylogenetic and population-level approaches. Pp. 171-198 in Hollingsworth PM Bateman RM and Gornall RJ (eds.) Molecular systematics and plant evolution. Taylor and Francis, London, U.K.
Comes HP And Abbott RJ 1999b. Population genetic structure and gene flow across arid versus mesi environments: a comparative study of two parapatric Senecio species from the Near East. Evolution 53: 36.
Comes HP And Abbott RJ 2001 Molecular phylogeography, reticulate evolution, and lineage sorting in Mediterranean Senecio sect. Senecio (Asteraceae). Evolution 55: 1943-1962.
Danin A 1999 Desert Rocks as Plant Refugia in the Near East. Bot.Rev. 65(2): 93–170.

Danin A Shmida A and Liston A 1986 Contribution to the flora of Sinai. III. Checklist of the species collected and recorded by the Jerusalem them. Willdenovia 15, 255-322.
Damgaard C and Abbott RJ 1995 Positive correlations between selfing rate and pollen-ovule ratio within plant populations. Evolution, 214-217.
Ellner S and Shmida A 1981 Why are adaptations for long range seed dispersal rare in desert plants? Oecologia 51: 133-144.
Feinbrun-Dothan N 1986 Flora Palaestina. Parts 4. Israel Academy of Sciences, Jerusalem.
Kunin B and Shmida A 1997 Plant reproductive traits as a function of local density, regional and global abundance. Conservation Biology 11 (1): 183-192.
Lebrun JP 2001 Introduction à la flore d'Afrique. Ibis Press, Geneve.
Marshall DF Abbott RJ 1984 Polymorphism for outcrossing frequency at the ray floret locus in Senecio vulgaris L. II: Confirmation. Heredity 52, 331-336.
Motro U 1982 Optimal rates of dispersal. II. Diploid populations. Theor. Popul. Biol. 21: 412-429.
Quezel P 1978 Analysis of the flora of the Mediterranean and the Saharan Africa. Annales of the Missouri Botanical Garden, 65: 479-534.
Shmida A and Ellner S 1984 Seed dispersal on pastoral grazers in open Mediterranean chaparral, Israel. Isr. J. Bot. 32(3): 147-159.
Shmida A 1985 Why do some Compositae have a deciduous Pappus ? Ann. Miss. Bot. Gardens 72: 184 186.
Stebbins GL 1942 The genetic approach to problems of rare and endemic species. Madrono 6: 241-272.
Thompson JD 2005 Plant Evolution in the Mediterranean. Oxford University Press.
Zohary M 1937 Die verbreitungsokologischen Verhaltnisse der Pflanzen Palestinas. Beih Bot Zbl A56, 1-165.
Zohary M 1962 Plant life of Palestine. Ronald Press, London.

הערות

[1] למעשה רוב מיני הקבוצה הם חד-שנתיים אך חלק הפכו באופן פקולטטיבי לבין-שנתיים ומין יחיד הגדל בהרים הוא רב-שנתי מעוצה בבסיסו אך קצר-חיים (חי 2-5 שנים).

[2] הסוג סביון הוא סוג ענק בן 1250 מינים הנפוצים בכל היבשות ורובם רב-שנתיים. הסוג הוא פוליפילטי כלומר אל הצורה המורפולוגית בעלת התכונות הזהות של פרח, תפרחת וזרעון – התפתחה באבולוציה מספר פעמים באופן בלתי תלוי. המאמר מתמקד במינים החד-שנתיים בלבד.

[3] תהליך קונדרצ'וב – הוא הסלקציה המתרחשת תוך כדי רקומבינציה הומולוגית בחלוקת ההפחתה (מיוזה), בה המוטציות הפגומות מתרכזות בצאצאים מסויימים ומסולקות מהאוכלוסיה. צמח סביון הנוקט באסטרטגיה של האבקה זרה יסבול מפגיעה קשה בכשירותו אם ישבור את תכונת אי-סבילות עצמית שלו ויתחיל לעשות גם רביה עצמית. במצב זה של האבקה עצמית לאחר דורות רבים של האבקה זרה, יתקיים תהליך של הומוזיגוטיזציה, גנים פגומים רבים יווצרו בשני הכרומוזומים ההומולוגיים ופרט כזה יסבול מתמותה של רוב צאצאיו לעומת פרט הנוקט בהאבקה זרה בלבד.

[4] **זרעון** הוא הפרי היבש של פרח משפחת המורכבים. הזרעון מורכב מזרע בודד שקליפתו מעורה ובלתי ניתנת להפרדה מדפנות השחלה שבה הוא נוצר. כיון שבמשפחת המורכבים השחלה תחתית, מחוברים למעטה קליפת הזרעון גם חלקים מרקמת מצעית הפרח. מבחינה פורמלית זרע היא ביצית שהופרתה על ידי גרגר אבקה (שניהם הפלואידיים) היוצר עובר דיפלואידי המבשיל והופך לזרע ללא שיתוף של רקמות השחלה או רקמות אחרות של צמח האם. לכן זרעון המורכבים זרעון המורכבים הוא בהגדרתו הפורמלית "פרי מדומה" המכיל גם את רקמות השחלה וגם חלק מרקמות מצעית הפרח.

[5] לא בגלל כלל "נחיתות שאירים", כלומר בצורה חסרת הלשוניים לא נמצא תמותה ואי חיוניות זרעים עקב פגמים שנגרמו בגלל הומוזיגוטיזציה של גנים פגומים בעקבות תהליך האבקה עצמית.

[6] בפלורה של ישראל (Feinbrun-Dothan 1986) קיימת הערה שגויה האומרת כי הזן הלשוני "נדיר בישראל" לעומת הזן הצינורי. פיטר קומס מציין כי מצא בישראל רק את הזן הלשוני.

==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

ציטוט: שמידע, א. 2015. על קבוצת הסביון האביבי בישראל ובסביבתה, כתב-עת "כלנית"

מספר 2.

https://www.kalanit.org.il/senecio-leucanthemifolius-in-israel

==========