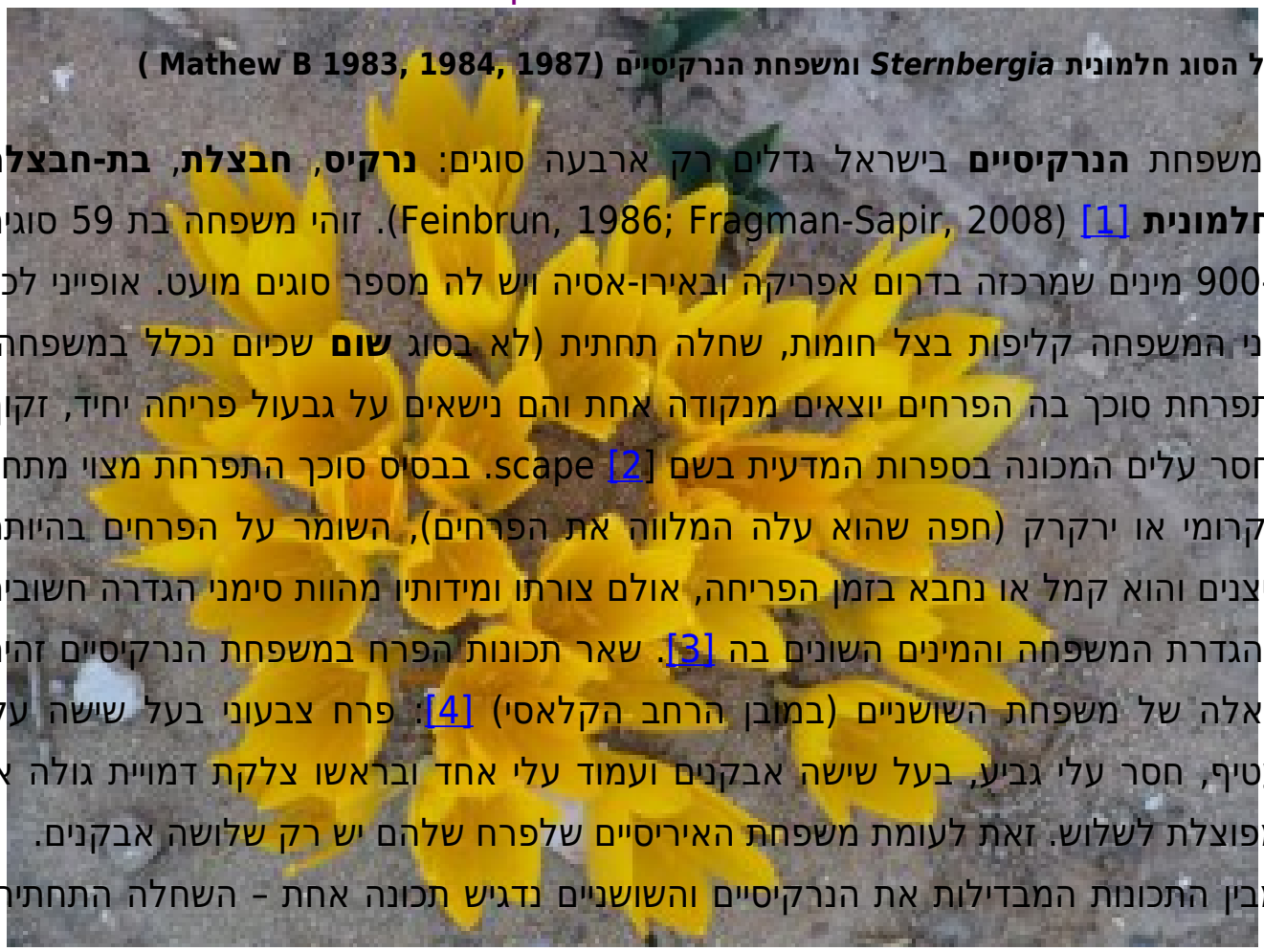
הסוג חלמונית Sternbergia בעולם ובישראל – סיסטמטיקה, ביוגיאוגרפיה ואקולוגיה

אבי שמידע, המחלקה לאבולוציה, אקולוגיה והתנהגות והמרכז לרציונליות, האוניברסיטה העברית ירושלים avi.shmida@gmail.com
אורי פרגמן–ספיר, הגן הבוטני האוניברסיטאי – ירושלים ofragman@013.net

———————————–

תקציר: החלמונית *Sternbergia* , פרח המקשט את נופי הארץ בסתיו, מרתקת אותנו בכל פעם מחדש. רבות נכתב על החלמונית הגדולה בארץ, על תפוצתה, ההאבקה שלה ועל שימור האוכלוסיות שלה כערכי טבע ייחודיים. במאמר זה ברצוננו לצאת מגבולות הארץ ולהכיר את הסוג חלמונית כולו מספרד ועד למרכז אסיה ולהבין את הקשרים שלו עם הסוגים הקרובים אליו, כמו גם תהליכים אבולוציוניים שחלו בין מיני החלמונית.
==========

חלמונית גדולה. צילם: אורי פרגמן-ספיר ©



על הסוג חלמונית *Sternbergia* ומשפחת הנרקיסיים (Mathew B 1983, 1984, 1987)

במשפחת **הנרקיסיים** בישראל גדלים רק ארבעה סוגים: **נרקיס**, **חבצלת**, **בת-חבצלת** ו**חלמונית** [1] (Feinbrun, 1986; Fragman-Sapir, 2008). זוהי משפחה בת 59 סוגים ו-900 מינים שמרכזה בדרום אפריקה ובאירו-אסיה ויש לה מספר סוגים מועט. אופייני לכל בני המשפחה קליפות בצל חומות, שחלה תחתית (לא בסוג **שום** שכיום נכלל במשפחה) ותפרחת סוכך בה הפרחים יוצאים מנקודה אחת והם נישאים על גבעול פריחה יחיד, זקוף וחסר עלים המכונה בספרות המדעית בשם scape [2]. בבסיס סוכך התפרחת מצוי מתחל קרומי או ירקרק (חפה שהוא עלה המלווה את הפרחים), השומר על הפרחים בהיותם ניצנים והוא קמל או נחבא בזמן הפריחה, אולם צורתו ומידותיו מהוות סימני הגדרה חשובים להגדרת המשפחה והמינים השונים בה [3]. שאר תכונות הפרח במשפחת הנרקיסיים זהים לאלה של משפחת השושניים (במובן הרחב הקלאסי) [4]: פרח צבעוני בעל שישה עלי עטיף, חסר עלי גביע, בעל שישה אבקנים ועמוד עלי אחד ובראשו צלקת דמויית גולה או מפוצלת לשלוש. זאת לעומת משפחת האיריסיים שלפרח שלהם יש רק שלושה אבקנים. מבין התכונות המבדילות את הנרקיסיים והשושניים נדגיש תכונה אחת – השחלה התחתית.

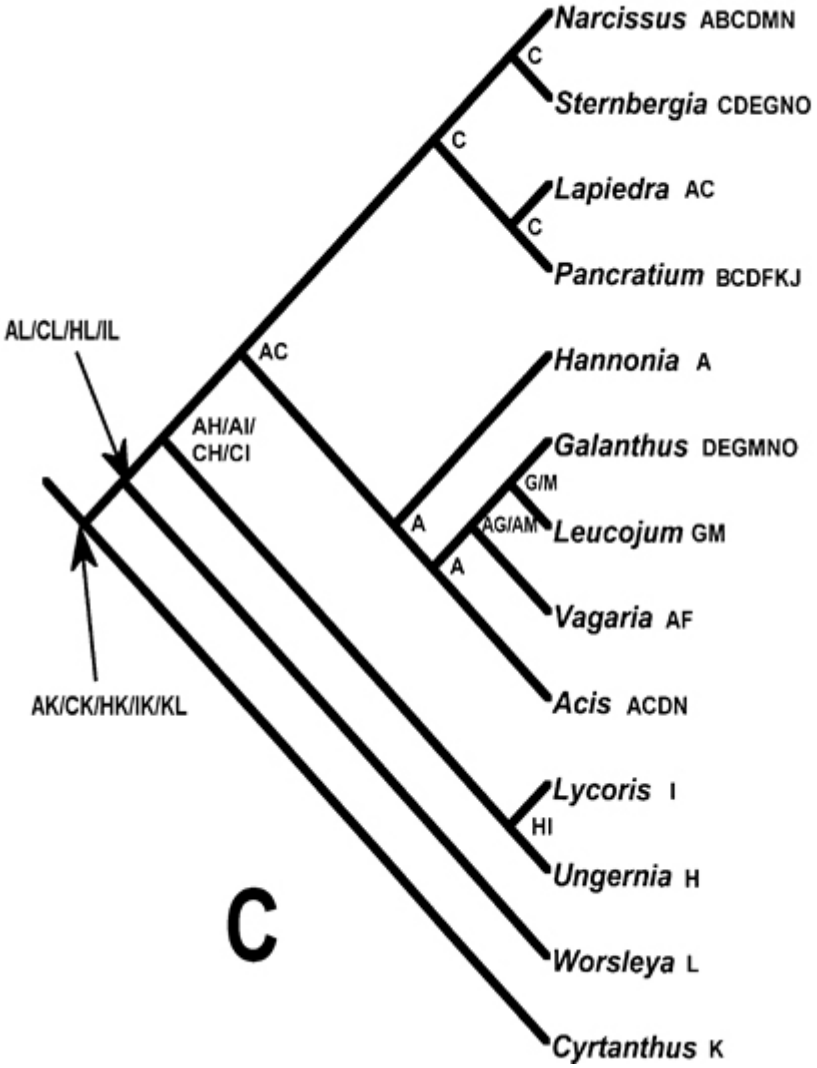
זו מותאמת לשמור ולהגן על הזרעים המתפתחים; מקובל לראות בקיום שחלה תחתית שלב מתקדם באבולוציה של משפחות הצמחים לעומת שחלה עילית הקיימת ברוב צמחים בעלי זרע. אולם ממחקרים גנטיים-מולקולאריים שנעשו בשנים האחרונות על מוצא וקרבה בין הסוגים בעלי שחלה תחתית במשפחת הנרקיסיים, עולה כי השחלה התחתית התפתחה באופן נפרד ועצמאי בסוגים שונים של החד-פסיגיים ואין קרבה פילוגנטית וסיסטמטית ביניהם. מאידך מתברר כי שלושת סוגי הנרקיסיים החשובים הגדלים באגן הים-התיכון – **נרקיס, חלמונית וחבצלת** הם קבוצה בעלת קרבה גנטית ומוצא משותף ([5] clade) פילוגנטי אחד. בקבוצה זו הקרבה המורפולוגית דומה לקרבה הגנטית כפי שמראות אנליזות הדנ"א. (Gage et al. 2011, Meerow et al 2006); מתברר כי הסוג **חלמונית** קרוב מאוד לסוג **נרקיס** בעוד ש**חבצלת** מופרדת לתת-קבוצה אחרת במשפחת הנרקיסיים, אך קרובה.

מחקרים פילוגנטיים מולקולריים מורים כי משפחת הנרקיסיים מיוצגת באגן הים-התיכון ובאירופה על ידי שלוש קבוצות (clades) (תרשים 1):

א. **קבוצת הנרקיס,** כוללת את הסוגים **נרקיס** ו**חלמונית**.

ב. **קבוצת החבצלת,** כוללת את הסוגים- **חבצלת** (*Pancratium*), **בת-חבצלת** (*Vagaria*) ואת הסוגים *Lapiedra* ו- *Hannonia*. השניים האחרונים אנדמיים לצפון-אפריקה ולספרד וקרובים מאוד לסוג **בת-חבצלת**; הפרח שלהם דומה מאוד לזה של **בת-חבצלת** אך חסר צינור עטיף ואונות העטיף מופרדות עד הבסיס. מגוון גדול זה של שתי קבוצות בני משפחת הנרקיסיים בחצי האי האיברי וברכסי האטלס (קבוצת הנרקיס וקבוצת החבצלת) מעיד על יסוד עתיק של צמחי בצל באזור שמהם התפתחו כנראה מינים סתוויים היסטרנתיים (הפורחים לפני הופעת העלים) ותת-קרקעיים (שחלה תת-קרקעית) בני סוג החלמונית וקרובי החבצלת.

ג. קבוצת **פתיתי-שלג** (*Galanthus*) כוללת שלושה סוגים הררים פורחים בלבן: **פתיתי-שלג** (*Galanthus*), **פעמוני-שלג** (*Leucojum*) ו- *Acis*, סוג סתווי ועדין-פרחים שהופרד מפעמוני-שלג.



תרשים 1.עץ פילוגנטי של סוגי צמחים של משפחת הנרקיסיים הגדלים באגן הים התיכון וקרוביהם (על פי – Cage et al., 2011)

מעניין כי כל בני משפחת הנרקיסיים הם רעילים במיוחד וכמעט ואינם נאכלים על ידי דורבנים. גם בארץ כמעט ולא נראית אכילת בצלים של סוגי הנרקיסיים (כולל מיני שום) ע"י דורבנים. אם רואים פגיעה בבצלים, זוהי בדרך כלל טעימה או כרסום בלבד, כלומר גם אם הם נחפרים, בדרך כלל אינם נאכלים לאחר טעימה אחת. עדות לכך רואים בגן הבוטני האוניברסיטאי בגבעת רם, ירושלים, שם מתקיימת אוכלוסיה צפופה של **חלמונית גדולה** ושל דורבנים. הדורבנים אינם נוגעים בחלמונית, אולם אוכלים בתאווה פקעות ובצלים של סתוניות, איריסים, יקינתון ולופיים. אולם בהר-הנגב ובאתרי החלמוניות בצפון ישראל, רואים הרבה נבירות של דורבנים ושרידי קליפות חיצוניות שמהם נאכלו הבצלים. לעומת הדורבן, החולד אינו בוחל בבצלי החלמונית (עתי יופה, מידע בע"פ).

ממחקרים אודות קירבה גנטית מולקולרית וגם בעקבות מציאת החלמונית הצחורה בדרום טורקיה מתברר שיש ב**חלמונית** תכונות מעבר ל**נרקיס**. הסוג **חלמונית** נוצר באבולוציה

מהסוג **נרקיס** תוך כדי השתנות של התכונות הבאות: הפרח "איבד" את העטרה, "שינה" את צורת המסמר או הגלגל שלו לפרח פעמון או פרח דמוי גביע; כל מיני החלמונית, למעט מין אחד, הם בעלי צבע צהוב-לימון חזק, ועמוד התפרחת העל-אדמתי הנושא את הפרחים מתקצר עד מאוד או נעלם אל מתחת לאדמה. מאידך, ברוב המינים התפתח פרי הלקט גדול בעל זרעים כבדים הנושאים גופיף שומני בראשם הנקרא בעברית **עטי** (**אריל** aril או **אלאיוזום** elaiosome). תופעת תוספת עטי לזרעים במשפחות הצמחים שכיחה למדי באירופה. אולם מתברר כי יש להבדיל בין עטי מורפולוגי אשר אינו מושך את הנמלים באופן פונקציונלי ואינו משמש כמזון – לבין עטי פעיל בעל רקמה שומנית הנאכלת על ידי הנמלים. מסתבר כי באזור הים-תיכוני ובאירופה מצויים סוגים רבים בהם יש עטי מורפולוגי מנוון ובסוגים אלה (דוגמת **דרדר, גדילן, ארנין**) כל הזרע נאכל על ידי הנמלים ולא רק העטי. הופעת עטי בזרעים יבשים הנפוצים בהבשלתם על פני הקרקע שכיחה מאוד ביבשת אוסטרליה; לא פחות מ-30% מהפלורה שם מכילה זרעים בעלי עטי פעיל.

בהשוואה מורפולוגית בין מיני ה**חלמונית** השונים יחד עם הידע על הקירבה הגנטית, נוכל לשחזר את האבולוציה של קבוצת ה**חלמונית** מטקסון קרוב לסוג **נרקיס** בעל פריחה חורפית, עלווה סיננתית (ביחד עם הפריחה): מפרח לבן מדיף ריח הנישא מעל הקרקע על גבעול ירוק – לטקסון בעל פריחה סתווית, עלווה היסטרנתית או סוב-היסטרנתית, ופרח צהוב דמוי פעמון גדול היושב ממש בפני הקרקע בעקבות התקצרות דרסטית של גבעול התפרחת (דפני וחוב', 1975). מגמה אבולוציונית זו קיימת גם בסוגים אחרים של גיאופיטים חד-פסיגיים השייכים למשפחות שונות: במשפחת הסתווניתיים בסוגים **בצלציה** ו**סתוונית**, במשפחת האיריסיים בסוגים **רומוליאה** ו**כרכום**. לא בכדי קרויה ה**חלמונית** בשפות עממיות "כרכום צהוב"; הפרח מתואר לרוב כפרח דמוי כרכום בעל בסיס דמוי גביע הנפתח לפעמון או שופר.

נדגים את המגמה האבולוציות להקדמת הפריחה אל הסתיו בפני הקרקע, עם פרח גדול דמוי שופר (דמוי כרכום) ועלווה סיננתית במיני ה**חלמונית**: מתוך שבעת מיני ה**חלמונית**, שניים, **חלמונית אביבית וחלמונית צחורה** (*Sternbergia* , *Strenbergia vernalis* *candida*) פורחים על גבעול ירוק שגובהו כ-15 ס"מ מעל פני האדמה. לשניהם פרח בעל צינור עטיף קצרצר ואוגן פתוח לרווחה עם עלי עטיף המופרדים אחד ממשנהו. שני המינים פורחים בחודשי ינואר-פברואר ועלוותם סיננתית (העלים והפרחים מופיעים באותו מועד). כל התכונות הללו נחשבות לדגם הקדום של צמח "נרקיסי" אשר גדל בסובב הררי ממוזג בעל אקלים דו-עונתי בעל קיץ גשום. לאיבר האגירה יש יתרון בהופעת עלווה חורפית בחודשי ינואר- פברואר. דוגמאות רבות לכך יש בגיאופיטים בני סוגים אחרים בצמחיית

ארצנו הפורחים בחורש הים-תיכוני הררי: **זמזומית מצויה, כדן סגול, יקינתון מזרחי, איריס הסרגל, רומוליאה סגלולית** ו**נרקיס מצוי**.





מימין – **חלמונית אביבית.** צילם: H. Rehder ©

במרכז – **חלמונית צחורה** בגן הבוטני בגבעת רם. צילם: אורי פרגמן-ספיר ©

משמאל – **חלמונית צחורה** בגני קיו, לונדון, צילם: אורי פרגמן-ספיר ©

להגדלה – לחצו על התמונות

חלמונית צחורה (*Strenbergia candida*) התגלתה בדרום טורקיה רק בשנת 1976 ותוארה לראשונה למדע בשנת 1981. היא אנדמית לאזור מצומצם בדרום מערב הרי הטאורוס בדרום טורקיה, שם היא גדלה בשולי יער ארזים ברום 1100 מטר בטרשי גיר. ברוב שאר הסימנים דומה המין ל**חלמונית אביבית** אך הפרחים שלה לבנים וריחניים ובכך דומים לפרחי הנרקיס. הפרח בודד וניצב בראש גבעול ירוק, ממש כמו פרח ה**נרקיס** אך חסר עטרה, קוטרו 4-5 ס"מ, מדיף ריח מתקתק בלילה ובעל אבקנים בולטים. זהו המין היחידי של **חלמונית** בעל צבע לבן בעל ריח מתקתק בלילה. יחד עם גבעול הפריחה הגבוה והעלווה הסיננתית נוכל לראות בו טקסון מעבר בין הסוג **נרקיס** לסוג **חלמונית**. בדומה למינים שרידיים אחרים, ההרים הטרשיים של דרום טורקיה והאי כרתים משמשים להם מקלט גיאולוגי.

נוכל להציע את סיפור האבולוציה של החלמוניות כדלהלן: במקור התפתחה מהסוג נרקיס **חלמונית צחורה** בעלת פרח גלגלי לבן חסר עטרה ופתוח הפורח בחורף עם עלווה ועל גבעול מורם. ממנה התפתחה **חלמונית אביבית** שבה השתנה צבע הפרח לצהוב. מין זה גדל היום מטורקיה צפונה ומזרחה עד הקווקז ופרס במעונות הרריים שטופי שמש וגשומים בקיץ. ממנה התפתחה **חלמונית צהובה** הדומה לה בסיננתיות העלווה ובגבעול המורם, אך הכותרת לובשת צורה שופרית-פעמונית והיא פורחת בסתיו. זהו מין רחב תפוצה הגדל בכל דרום אירופה וממשיך את תפוצתו מזרחה עד אוזבקיסטן. למין זה זנים רבים שחלק מהם תואר בתור מינים אנדמיים לכרתים, טורקיה ויוון (**חלמונית גרויטר** ו**חלמונית סיצילית**).

זהו גם המין היחידי שתורבת לגינון. נציין כי ב**חלמונית צהובה** ישנן אוכלוסיות בהם הפרחים מקדימים את הפריחה (עלווה סוב-סיננתית) לעומת אוכלוסיות בהן העלווה מופיעה ביחד עם הפריחה (עלווה סיננתית).

מ**חלמונית צהובה** התפתחה כנראה **חלמונית גדולה** תוך כדי הפרדת תקופת הפריחה מתקופת הצצת העלווה ובהתקצרות גבעול התפרחת והטמנתו מתחת לפני האדמה. הפריחה במין זה מקדימה תמיד את מועד הצצת העלווה ואין היא תלויה במועדי הגשם וברטיבות הקרקע. תכונה פנולוגית חשובה זו אופיינית לגיאופיטים סתוויים נוספים (חלק מהמינים בסוגים **בן-חצב, סתוונית, כרכום, חצב, אחילוף** ועוד). החוקר Amico (ראה סיכום אצל Feinbrun and Stearn, 1958) היה הראשון שגילה את המנגנון הסביבתי המפריד בין הגורם האקלימי המביא להוצאת העלווה לעומת זה המביא לפריחה. הוא בדק זאת ב**חלמונית צהובה** וגילה כי ניתן לגרום לבצלים להוציא עלווה כבר בחודש יוני בהשפעת רטיבות אך לא ניתן לגרום לפריחה ללא תקופת יובש בהם ישהו הבצלים (כנראה שלאורך יום ולירידת הטמפרטורה תפקיד קרדינלי בתהליך). במקביל לסלקציה להפרדת הופעת העלווה והפרחים חלה, התקצרות של גבעול הפריחה והטמנת הפרי מתחת לפני האדמה, תכונות האופייניות ל**חלמונית גדולה**. ההיגיון בכך הוא שכאשר הפריחה מתרחשת בסתיו היבש בעת שהאדמה גלויה מעשבוניים, אפשר לחסוך בהקצאת משאבים ליצירת גבעול המרים את הפרח מעל פני הקרקע. כמו כן, הטמנת הפרי המתפתח מתחת פני הקרקע עד סוף החורף מהווה יתרון כהגנה מפגעי החורף וכנגד בעלי-חיים צמחוניים אוכלי פירות וזרעים. ב**חלמונית גדולה** גבעול התפרחת באורך 3-5 ס"מ נשאר טמון כולו באדמה. כלומר: ניצן הפרח לא מתפתח בראש הבצל אלא בראש גבעול תפרחת תת-קרקעי; רק בסוף החורף הוא גדל ועם הבשלת הפרי הוא עולה אל פני הקרקע ומפיץ את הזרעים.

צעד אחרון אבולוציוני עשתה **חלמונית זעירה**. זהו מין סוב-היסטרנתי הפורח לפני וללא תלות בהופעת העלים בסתיו. אך בהשוואה ל**חלמונית גדולה**, כל איבריו קטנים ובמיוחד הפרח (אורכו 2-3 ס"מ). כאשר הפרח סגור הוא נראה כמו צינור ארוך אך בימי שמש, הפרח נפתח ככוכב ונגלות בו אונות עטיף צרות מופרדות כמעט לכל אורכן. למין זה ישנם פרחים קליסטוגמיים שאינם בוקעים את הקרקע ואינם נפתחים; בתוך הפרח מתבצעת האבקה עצמית ורק בתחילת האביב מציצים הפירות מעל פני האדמה (Ruskas, 2007; בקרמן ופרגמן-ספיר, 2008). כנראה שזוהי התאמה לנדירות המאביקים בסתיו ולכך ש"שירותי ההאבקה" בעונה זו גרועים. זוהי גם התאמה לתנאי סביבה גרועים לצמח ולמאביק הקיימים במרחבי אגן הים התיכון ובאזורים הממוזגים מזרחה ממנו בעונת הסתיו.

בהתאמה ליכולתה של **חלמונית זעירה** לעשות האבקה עצמית ולגדל פרחים קליסטוגמיים – נמצא כי תפוצתה העולמית היא הרחבה ביותר: מין זה גדל בנוסף לאגן הים-התיכון והמזרח התיכון גם בצפון אפריקה, חודר למרכז אירופה וממשיך מזרחה לחצי האי קרים, הקווקז ועד לאזרביג'ן. מין קרוב ל**ח. זעירה** היא **חלמונית נאה** (*S. pulchella*) הגדל בטורקיה ובצפון סוריה ועל פי הספרות העלים במין זה מופיעים בזמן הפריחה. יתכן שניתן לשרטט את המסלול האבולוציוני של **חלמונית זעירה** באופן הבא: קודם נוצרה **חלמונית נאה** מ**חלמונית צהובה** על ידי הקטנת הפרח ומעבר להאבקה עצמית, וממנה התפתח המין ההיסטרנתי **חלמונית זעירה**. אולם אין בידנו מידע ביולוגי מפורט על האקולוגיה של **חלמונית נאה**.



מימין – **חלמונית זעירה**, כחל. צילם: אורי פרגמן-ספיר ©

משמאל – **כרכום בעל פרחים צהובים פורח יחד עם העלים**, גני קיו באנגליה. צילם: אורי פרגמן-ספיר ©

להגדלה – לחצו על התמונות

כיוון אחר אותו ניתן להציע באבולוציה של החלמונית מהנרקיס קשור ב**נרקיס קווניל**ס *Narcissus cavanillesii* הנפוץ באזור גיברלטר שבדרום ספרד ודרומה משם לאורך חופי האוקיינוס האטלנטי במרוקו. נרקיס זה מראה תכונות מעבר ל**חלמונית**: הוא פורח בסתיו (נובמבר) ללא עלים, בעל פרח פעמוני, ללא עטרה או בעל שרידי עטרה בצורת קשקשים (Blanchard, 1990). מין זה נחשב לקרוב **לנרקיס סתווי** איתו הוא גם מכליא באופן ספונטני בטבע.





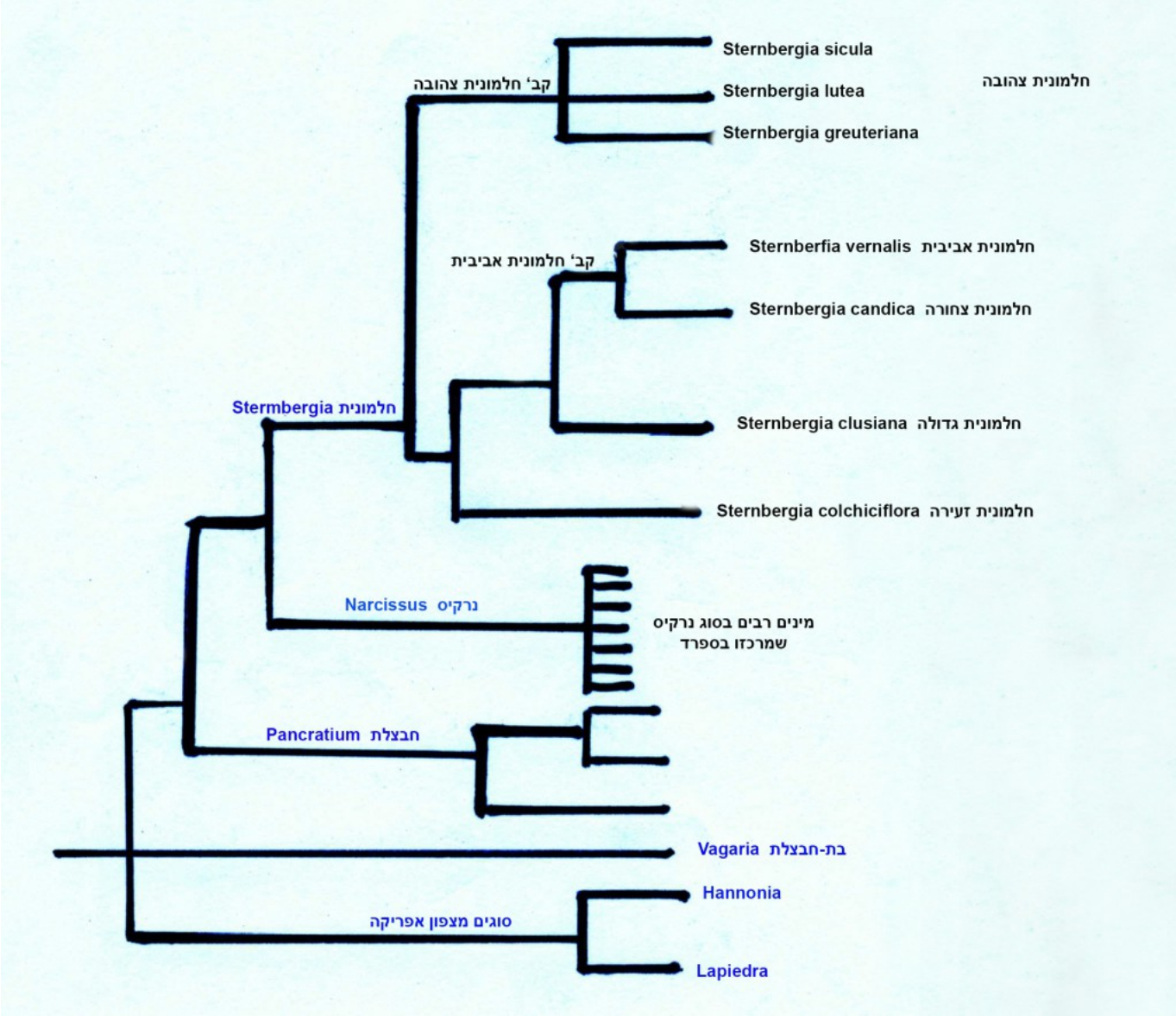
מימין – **נרקיס קווניל**ס, ראו את העטרה המנוונת במרכז הפרח, צולם בגן הבוטני בגבעת רם, אורי פרגמן-ספיר ©

משמאל- **נרקיס קווניל**ס. צילם: אורון פרי ©

להגדלה – לחצו על התמונות

תרשים 2 מראה עץ פילוגנטי של מיני הסוג **חלמונית** וסוגים קרובים אליו במשפחת הנרקיסיים הגדלים באגן הים-התיכון ובאירופה (Gage et al., 2011). האנליזה בוצעה על סמך קירבה של רצפי דנ"א פלסמידים וקטע ITS בגנום של פרטים ממינים של חלמונית וסוגים קרובים. ככלל, הקירבה הגנטית שפי שנמדדה בין המינים מאשרת את הקירבה המורפולוגית הקלסית. ברור כי למיני הסוג **חלמונית** מוצא פילוגנטי יחיד והסוג **נרקיס** הוא הסוג הקרוב ביותר אליו. עם זאת,האנליזה לא הראתה שקבוצת **חלמונית אביבית** היא הקדומה ביותר והקרובה לסוג **נרקיס** (לפי המהלך שתיארנו לעיל). באנליזה הגנטית דווקא **חלמונית גדולה** יצאה כקרובה לקבוצת **ח. אביבית**.

הסוגים **נרקיס** ו**חלמונית** שייכים ל- clade, אשר מבין סוגי הנרקיסיים הוא הכי קרוב לקבוצת החבצלת (Meerow, 2006). מרכזה של קבוצת ה**חבצלת** הוא בקשת הרי האטלס – ספרד ומשם כנראה היא התמיינה והתפשטה לשאר אגן הים-התיכון. דגם דומה מראה קבוצת ה**נרקיס**; המינים הקדומים והמגוון המרבי מצוי בספרד משם התפשט הסוג לכל אירו-אסיה והתמיין לסוג **חלמונית**, אשר יצרה מרכז התמיינות במזרח הים-התיכון המותאם לסובב הררי טרשי ולפריחה בסתיו יובשני.



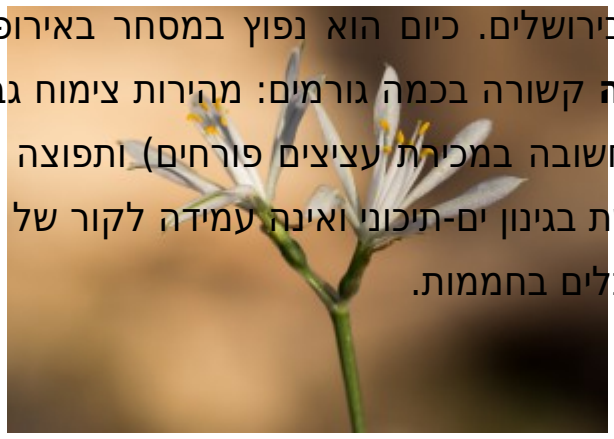
תרשים 2. עץ פילוגנטי של מיני חלמונית וסוגים קרובים. מעובד על פי Cage et al 2011



מימין – לפיידרת מרטינז ***Lapiedra martinezii***, סוג ממערב הים התיכון, קרוב לבת-חבצלת, צילם – **© Rafa Diez Dominguez**
משמאל – הנוניה מערבית ***Hannonia hesperidum***, מרוקו, צילם – **© Ferran J. Lloret i Sabaté**

על מיני החלמונית בעולם ובישראל

כל מי שמנסה ללמוד את כל מיני ה**חלמונית** יוצא מבולבל; בספרות מתוארים לא פחות מ-32 מינים שונים של חלמוניות ויש אי התאמה בין שמות המינים בלטינית של מינים שונים בארצות שונות ובמחקרים שונים. אנו נשתדל לסכם את החומר באופן פשוט ולהנגישו לקורא: לשיטתנו, הסוג **חלמונית** כולל 7 מינים ותפוצתו משתרעת מספרד ומרוקו במערב ועד אוזבקיסטן במרכז אסיה במזרח. רוב המינים גדלים סביב אגן-הים התיכון ובסהר הפורה, כאשר המדינה העשירה ביותר במיני ה**חלמונית** היא טורקיה, שבה גדלים כל שבעת המינים. לשני מינים בסוג ישנה תפוצה נרחבת ממערב הים-התיכון ועד אוזבקיסטן כולל הקווקז: אלה הם **חלמונית צהובה** ו**חלמונית זעירה**. מעניין כי תפוצת **חלמונית גדולה** מצומצמת להרי הסהר הפורה מהזגרוס בפרס ועד הנגב ואדום בירדן (ממש עד גבול סעודיה); לעומת **חלמונית זעירה** ו**חלמונית צהובה**, תפוצתה לא נמשכת למרכז אסיה ולא למערב טורקיה ויוון. נזכיר כי למרות שניסו לגדל כמה מיני **חלמונית** בתרבות, הצליחו לתרבת רק מין אחד שאותו מגדלים בגינות – **חלמונית צהובה**. מין זה הובא לארץ על ידי נזירים וגדל עד היום במספר מנזרים בירושלים. כיום הוא נפוץ במסחר באירופה. הסיבה להצלחת התירבות של **חלמונית צהובה** קשורה בכמה גורמים: מהירות צימוח גבוהה, פרח גדול למדי, פריחה עם עלווה (תכונה חשובה במכירת עציצים פורחים) ותפוצה רחבה (קל להשיג חומר). **חלמונית צהובה** משמשת בגינון ים-תיכוני ואינה עמידה לקור של מרכז וצפון אירופה, שם מגדלים אותה בעיקר במיכלים בחממות.





חלמונית צהובה. שימו לב לשחלה הצמודה לפרח מעל לפני הקרקע, צולם בגן הבוטני בגבעת רם, אורי פרגמן-ספיר ©

טבלה 1 מציגה רשימה של שבעה מיני **חלמונית**, תכונותיהן העיקריות ואזורי תפוצתם. בעוד שבספרות המדעיות מחלקים אותן לשתי קבוצות סיסטמטיות: פורחות אביב לעומת פורחות סתיו – אנו נחלק את מיני החלמונית, לארבע קבוצות :

א. קבוצת חלמונית אביבית : **ח. צחורה** ו**ח. אביבית**

ב. קבוצת חלמונית צהובה : **ח. צהובה** ו**ח. שוברט**

ג. קבוצת חלמונית גדולה : **ח. גדולה**

ד. קבוצת חלמונית זעירה : **ח. זעירה** ו**ח. נאה**

לשאלה, כמה מיני חלמונית שונים גדלים כיום בעולם (טבלאות1, 2) יש תשובות שונות. כאמור, בספרות תוארו בעבר יותר משלושים מינים שונים. "עושר" זה נובע מההתעניינות הרבה של חוקרים וחובבי גיאופיטים ומכך שקל מאוד לאסוף בצלים שלהם ולגדלם בתרבות. התכונות המתגלות בצמחים בתנאי תרבות ובחממות, שונות מאלה הנצפות בתנאי שדה וזו עוד סיבה לשונות, לבלבול ולסתירות הקיימים בספרות הסיסטמטית על הסוג. בשנים האחרונות הרבה צורות שתוארו כמינים עצמאיים אוחדו, במיוחד תחת הטקסונים **חלמונית צהובה** ו**חלמונית גדולה**. על כן עדיף לדעתנו לייצג את המגוון של הסוג חלמונית על ידי שבעה מינים עצמאיים בלבד ומאידך לתאר צורות תת-מיניות כזנים, או תת-מינים מיוחדים ולאפיין את בית-גידולם והאקולוגיה שלהם.

טבלה 1. מיני החלמונית בעולם (על פי Gage et al., 2011)

הקבוצה ושם המין בעברית	מעמד טקסונומי	גדל בארץ	גודל פרח בס"מ	אורך צינור הפרח	עונת פריחה (חודשים)	היסטרנתי או סיננתי	גבעול תפרחת על-אדמתי	עטי בזרע
קב. חלמונית אביבית								
חלמונית צחורה		לא	4.7	0.6	2-1	סיננתי	על-אדמתי	יש
חלמונית אביבית		לא	4.3	0.5	3-1	סיננתי	על-אדמתי	יש
קב. חלמונית צהובה								
חלמונית צהובה	רב-שמות (צורות), כולל ח. סיצילית, הנחשבת לתת-מין של ח. צהובה, וח. גרויטר שגם אוחדה תחת ח. צהובה	בתרבות	5	1.2	11-10	סוב- סיננתי עד סיננתי	על-אדמתי	אין
חלמונית שוברט		לא	3		11-10	סיננתי	על-אדמתי	אין
קב. חלמונית גדולה								
חלמונית גדולה	רב שמות (צורות)	כן	5.7	2.5	12-10	היסטרנתי	אין	יש
קב. חלמונית זעירה								
חלמונית זעירה	רב שמות (צורות)	כן	2.4	1.7	12-10	סוב-היסטרנתי	אין	יש
חלמונית נאה		לא	2.6	1.7	11-10	סיננתי	אין	יש



חלמונית שוברט. צילם: אורון פרי ©

טבלה 2 .השמות המדעיים של מיני החלמונית ותפוצתם הגיאוגרפית

הקבוצה ושם המין בעברית	שם מדעי	תפוצה והערות
קב. חלמונית אביבית		
חלמונית צחורה	*Strenbergia candida*	אנדמי נקודתי לדר' מע' טורקיה. פרח לבן, ריחני בלילה.
חלמונית אביבית	*Strenbergia vernalis (= fischeriana)*	טורקיה, אירן, קווקז ומז' עד אוזבקיסטן
קב. חלמונית צהובה		
חלמונית צהובה	*Sternbergia lutea (inc. S. sicula, S. greuteriana)*	מספרד עד אוזבקיסטן. בספרד מובר מימי הביניים. כולל ח. גרויטר מכרתים וח. סיצילית מסיציליה ויוון.
חלמונית שוברט	*Sternbergia schubertii*	אנדמי נקודתי לטורקיה, מוכר כיום רק מאתר אחד באזור איזמיר
קב. חלמונית גדולה		
חלמונית גדולה	*Sternbergia clusiana*	הסהר הפורה עד מדיין, אין בסעודיה
קב. חלמונית זעירה		
חלמונית זעירה	*Sternbergia colchiciflora*	מרוקו, אגן הים-התיכון, הונגריה, קווקז ואירן
חלמונית נאה	*Sternbergia pulchella*	אנדמי לטורקיה וסוריה

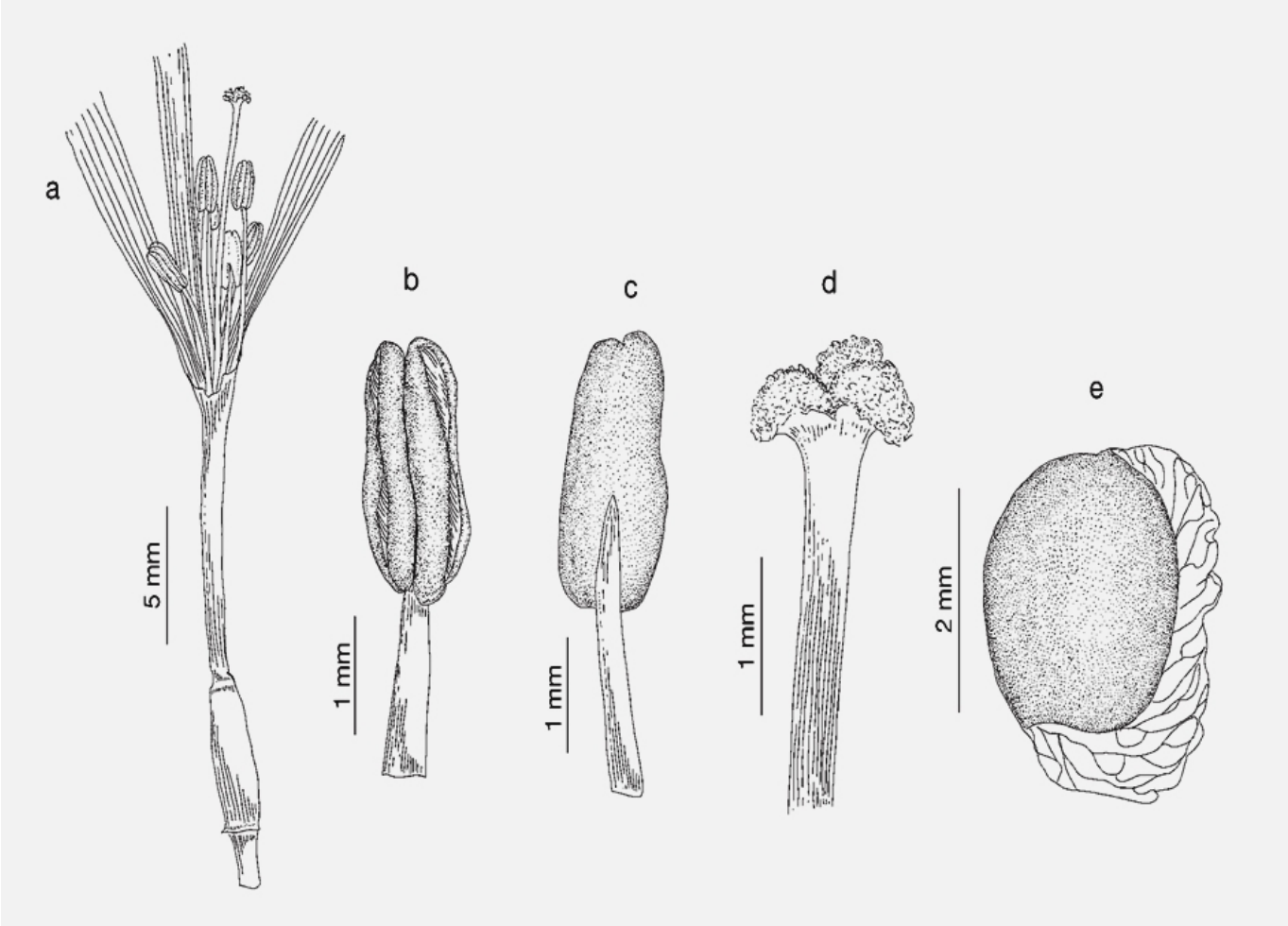
בשני המינים של קבוצת ח. זעירה (**ח. זעירה** ו**ח. נאה**) אנו מוצאים פרח קטן בהשוואה לשאר המינים. הפרח בעל אונות עטיף צרות מ-5 מ"מ והוא נפתח ביום שמש בצורת כוכב גלגלי השונה מאוד מהצורה המוארכת של גביע-שופר האופיינית ל**חלמונית צהובה** ו**חלמונית גדולה**. שני המינים פורחים בסתיו, אחד סיננתי והשני סוב-היסטרנתי. **חלמונית זעירה** הוא בעל התפוצה הגיאוגרפית הרחבה ביותר בסוג. יתכן שנדירות המאביקים בעונת

הסתיו גרמו במין זה ללחצי סלקציה לעבור להאבקה עצמית פקולטטיבית: על כן אנו רואים הקטנה דרסטית באיבר הפרסומת (העטיף) ובגודל המאבקים. זהו המין היחידי שיש בו קלייסטוגמיה (ראו מחקרו של Amico המצוטט אצל פינברון וסטרן (Feinbrun and Stearn, 1958) ו-Ruskas (2007), שקרא על התופעה ב- Journal of the Russian Botanical Society, 1926, כאשר חלק מפרחי האוכלוסייה כלל לא נפתחים ומבשילים פרי מתחת לפני האדמה תוך כדי האבקה עצמית. התופעה נצפתה גם באוכלוסיות **חלמונית זעירה** בארץ (בקרמן ופרגמן-ספיר, 2008). Gage (2011) סבור כי קרוב לוודאי שהמין **חלמונית מינואית** (*S. minoica*) אשר תואר מהאי כרתים, אינה אלא צורה קליסטוגמית "מעוותת" של **חלמונית צהובה**.

ההבדל באטרקטיביות הויזואלית בין **ח. זעירה** לשאר המינים איננו מתבטא רק בגודל הפרח ורוחב עלי העטיף, אלא גם בדגם הכתמיות של תפוצת הצמחים באוכלוסיה: בעוד שהצמחים בקבוצת **חלמונית צהובה** ו**חלמונית גדולה** גדלים בכתמים ובצפיפות גדולה, הרי של**חלמונית זעירה** אופייני דגם תפוצה בודד ומרוחק, ברמות שונות של המרחב: בדרך כלל הפרטים מפוזרים מבודדים כאשר ביניהם ישנם מרחקים גדולים של מטרים עד עשרות מטרים (מעל 2.4 מטר בממוצע במחניים). בכל גוש פורח בדרך כלל רק בצל בודד. זאת בהבדל בולט לעומת דגם הפיזור של **חלמונית גדולה** שבו כתמי הפריחה צפופים והמרחק הממוצע בין כל צמח או גוש פורח הוא 47 ס"מ[6] ובכל גוש פריחה נספרו בממוצע 1.4 בצלים פורחים. הזכרנו כי ברוב המינים של חלמונית הזרע מלווה בעטי, למעט קבוצת חלמונית צהובה[7]. ולפי הספרות לשני המינים יש עטי בזרע, המשמש פיתיון לנמלים המפיצות את הזרעים למרחקים קצרים. נמלים, ובמיוחד נמלת הקציר בישראל, אוספות את הזרעים בעלי העטי, מכניסות אותם לקינים אך אוכלות רק את הרקמה השומנית וזורקות את הזרעים מסביב לפתחי הקינים. כלומר לפחות בזרעי החלמונית הזרעים כנראה רעילים או אינם טעימים לנמלים והרקמה השומנית משמשת כגמול מזון מועדף.

בפועל, ב**חלמונית גדולה** רואים את נמלת הקציר מלקטת במכוון זרעים וגוררת אותם למרחק מטרים מצמח האם אך לעומת זאת לא הצלחנו לתעד הפצה כזו ב**ח. זעירה** שלה זרעים קטנים מאד ועטי זעיר. אפשר לשער, כי ההתפצלות המועטה של הבצל וזרעים זעירים הם הגורמים לדגם תפוצה מרוחק ובודד ב**חלמונית זעירה** לעומת ההופעה הצפופה ב**חלמונית גדולה** המשלבת הפצה של זרעים כבדים בעלי עטי מפותח יחד עם ריבוי וגטטיבי חזק של התפצלות בצלים. דגם כתמי דומה לזה של **חלמונית גדולה** קיים גם במינים של **איריסי ההיכל**: מצד אחד דגם הפיזור שלהם הוא בעל קיטוע בולט ברמה גיאוגרפית של קילומטרים ומצד שני קיימת צפיפות גדולה ברמת האוכלוסייה במרחקים של מטרים עד

עשרות מטרים. גם באיריסי ההיכל נמצאה רביה וגטטיבית חזקה, זרעים גדולים ועטי מפותח. כלומר, ניתן אולי להסביר את צפיפות אתרי החלמונית הגדולה ואיריסי ההיכל, בקיום אסטרטגיה של הפצה לטווח קרוב באמצעות הפצה על ידי נמלים ודרך רביה וגטטיבית. עם זאת, לא נמצא עדיין המנגנון המביא להפצת זרעים לטווח רחוק בין אתרי הגידול של החלמוניות והאיריסים. נראה כי אירועי ההתנחלות למרחקים הם נדירים מאד, אבל ברגע שהם קורים מתבססת אוכלוסיה באופן מקומי המגדילה את עצמה בדרך וגטטיבית ודרך הפצת זרעים לטווח קרוב. הסבר חלופי לקיטוע הגיאוגרפי הגדול בין כתמי **חלמונית גדולה** הוא בהיות האתרים הקיימים שרידים של תפוצה רציפה שהייתה בעבר בתנאי אקלים שונה מזה השורר כיום. דגם התפוצה הנוכחי ובתי-הגידול בהם נפוצים כיום אתרי החלמוניות, מרמז כי אפשרות זו איננה סבירה.



חלמונית זעירה. a,b,c-אבקנים; d - עמוד עלי וצלקות; e - זרע. מתוך: Morales and Castillo, 2004. את הזרע מקיפה רקמה שומנית צמיגה בצבע בהיר, הוא העטי.




חלמונית גדולה. זרעים המוקפים בעטי, הר מירון. צילם: אורי פרגמן-ספיר ©

ספרות:

בקרמן ש ופרגמן-ספיר א 2008 החלמונית הזעירה פורחת מתחת לקרקע! עולם הפרח ינואר 2008: 62-63.

דפני א שמידע א ואבישי מ 1975 הפריחה של מבשרי הגשם בצמחיית א"י. "טבע וארץ", י"ז: 6, 269-281.

———————————

Blanchard J 1990 Narcissus – A Guide to Wild Daffodils. Apline Garden Society. Surrey. pp. 38-39.

Dafni A Shmida A and Avishai M 1981 Leafless autumnal flowering geophytes in the Mediterranean region – phytogeographical, ecological and evolutionary aspects. Plant Systematics and Evolution 137: 181–193.

Davis AP McGough HN Mathew B and Grey-Wilson C 1999 CITES bulb checklist. Kew: Royal Botanic Gardens.

Fragman-Sapir O and Shmida A 1996 Diversity and Adaptation of Wild Geophytes along an Aridity Gradient in Israel. In Acta Horticulturae, Proceedings of the Seventh International Symposium on Flower Bulbs, 430, 2: 795-802.

Fragman-Sapir O 2008 Amaryllids of Israel – Overview, Conservation and Cultivation. Herbertia 62, pp. 59-75.

Feinbrun N and Stearn WT 1958 A revision of Sternbergia in Palestine. Bull. Res. Counc. Israel, Sec.D, Botany 6D, 3: 167-173.

Feinbrun-Dothan N 1986 Flora Palaestina. Vol. 4. The Israel Academy of

Sciences and Humanities, Jerusalem. pp 103-110.
Gage E and Wilkin P 2008 A morphometric study of species delimitation in Sternbergia lutea (Amaryllidaceae) and its allies S. sicula And S. greuteriana. Botanical Journal of the Linnean Society 158: 460–469.
Gage E Wilkin P Chase M and Hawkins J 2011 Phylogenetic systematics of Sternbergia (Amaryllidaceae) based on plastid and ITS sequence data. Botanical Journal of the Linnean Society, vol 166 (2): 149-162.
Mathew B 1983 A Review of the Genus Sternbergia. The Plantsman 5: 1–16.
Mathew B 1984 Sternbergia. In: Davis PH (ed.), Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh University Press, Edinburgh. Vol.8 pp: 360–364.
Mathew B 1987 The smaller Bulbs. Batsford Ltd. London.
Meerow AW Franciso-Ortega J Kuhn DN and Schnell RJ 2006 Phylogenetic relations and biogeography within the Eurasian clade of Amaryllidaceae based on plastid ndhF and nr DNA ITS sequences: lineage sorting in a reticulate area? Systematic Botany 31: 42–60.
Ruskas J 2007 Buried Treasures. Timber Press, Portland.
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] סוג חמישי, כחלית, שהיה בעבר במשפחה, ממוקם כיום במשפחה עצמאית מיוחדת משפחת הכחליתיים – Ixioliriaceae. בשנים האחרונות הסיסטמטיקה המולקולארית כוללת גם את כל הסוג שום במשפחת הנרקיסים אך אנו מעדיפים למקם את הסוג שום במשפחה עצמאית, משפחת השומיים. כמו כן מקובל להפריד את המין חבצלת קטנת-פרחים לסוג נפרד (Fragman-Sapir, 2008) *Vagaria*, אנו מציעים לכנותו בת-חבצלת. הסוג כולל שני מינים בלבד, האחד בת-תבצלת זיתנית הגדלה בהרי האטלס בצפון אפריקה והשני בת-חבצלת קטנת-פרחים הגדלה במזרח התיכון רק בלבנט (ישראל,ירדן, סיני ולבנון).
[2] גבעול תפרחת זה איננו נושא עלים ולכן אין הוא הומולוגי לגבעול תפרחת אשכול רגילה כמו זו במשפחת השושניים (במובן הרחב) בה ישנם לרוב עלים או חפים לאורך הגבעול ובין הפרחים.
[3] גם לסוג שום מבנה תפרחת זהה לזה של סוגי משפחת הנרקיסיים (תפרחת סוכך, חפה בבסיס התפרחת ועמוד תפרחת חסר עלים) ולכן יש הממקמים אותו בתוך משפחת הנרקיסיים. אולם לרוב מיני השום יש תרכובות "ריח שום" מיוחדות (למעט קבוצת שום מזרחי) ועל כן במאמר זה הסוג שום מופרד למשפחת השומיים ולא נכלל בנרקיסיים.
[4] נהוג היום לחלק את משפחת השושניים במובן הרחב הקלאסי למספר משפחות, אך אנו לא נעשה כן מטעמי נוחות קהל הקוראים.
[5] Clade – קבוצה טקסונומית שכוללת את כל צאצאיו של אב קדמון משותף
[6] המדידות נערכו באוכלוסיית מחניים ובאוכלוסיית בית-צפפה בשנת 1988, בכל אתר נבדקו 100 גושים.
[7] במאמר של Feinbrun and Stearn משנת 1958 ישנם נתונים סותרים. אנו הלכנו בעקבות Cage (2011) אשר בדק ביסודיות תכונה זו.

==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

ציטוט: שמידע א ופרגמן-ספיר א 2015 הסוג חלמונית בעולם ובישראל – סיסטמטיקה, ביוגיאוגרפיה ואקולוגיה, כתב-עת "כלנית" מספר 2.
https://www.kalanit.org.il/sternbergia-in-israel-and-world

==========

עוד בכלנית על חלמוניות

חודש חשוון – חלמונית זעירה

הגיאופיטים פורחי הסתיו בישראל ושוק ההאבקה הסתווי

אתר חדש של חלמוניות – נחל שילה עילי
