

הצומח הים-תיכוני בקליפורניה ובישראל –

דמיון ושוני

אבי שמידע

מוקדש לזכרו של רוברט ה. וויטקר, מדען דגול ואדם אמיץ

אחד המחקרים האחרונים בהם עסק ד"ר וויטקר במסירות וביסודיות שאפיינו אותו הוקדש למערכות אקולוגיות ים-תיכוניות בעולם. מאמר זה נכתב בהשראת ההתלהבות והמסירות של ד"ר וויטקר בתקופה בה היה המחבר עמית מחקר באוניברסיטת קורנל. עבודת השדה בקליפורניה למאמר זה נעשתה במשותף על-ידי המחבר ועל-ידי ד"ר וויטקר.

ה ק ד מ ה

אקלים ים-תיכוני בעל קיץ חם ויבש וחורף קריר ורטוב (Trewartha 1954, Flohn 1969, Walter, 1973) קיים לפחות בחמישה אזורים רחוקים זה מזה בעולם: האזור הים-תיכוני עצמו, בין אירופה לאפריקה, חוף האוקיינוס השקט בצפון אמריקה, מאורגון לצפון בחה קליפורניה (Baja California); אזור הכף בדרום אפריקה, איזורי חוף מסויימים בדרום אוסטרליה ובמערבה; וחלקו המרכזי של חוף צ'ילה.

ריבן (Raven, 1971) סיכם את תכונות הצומח באזורים אלה כדלקמן: "חברות הצמחים של חמשת האיזורים... דומות מאוד בפיסיוגנומיה (physiognomy) שלהן ובמורפולוגיה והפיסיולוגיה של הצמחים המרכיבים אותן... הן נשלטות על ידי עצים יובשניים, נמוכים וירוקי-עד, בעלי גזעים קצרים ועבים וענפים מפותלים וקשיחים, המתפשטים לעתים קרובות". מאז עבודתו הראשונית של שימפר (Schimper, 1903) הדגישו רוב העבודות העוסקות בצומח הים-תיכוני את תופעות ההתכנסות (convergence) הבאה לידי ביטוי בדמיון של הצומח בכל האזורים הללו (Specht 1969, Naveh, 1967, Cody and Mooney, 1978; Ashman 1973a).

רוברט וויטקר (Robert Whittaker) חקר ביסודיות את הדוגמאות של חצי הכדור הדרומי עד למותו בטרם עת (Whittaker et al., 1979; Naveh and Whittaker, 1980). במאמר זה אשווה את הצומח הים-תיכוני בקליפורניה ובישראל בלבד, כשהגדרת האיזורים

הים-תיכוניים היא בהתאם לריבן (Raven, 1971) ולזהרי (Zohary, 1973). את מאמר הסקירה הזה אתחיל בהשוואת האקלים והצמחיה שבשני האיזורים, שלאחריה אביא השוואה בין טיפוסים הצומח העיקריים המצויים בהם, כולל מטורל (Matorral), פריגנה (phrygana), יער פארק (woodland) וחגורות הרריות (montane belts) (ראה הגדרות ודיון במשמעות המונחים בהמשך).

יודגשו ההבדלים והגורמים המשותפים. למרות שהנתונים נאספו בישראל, נראה לי שהתוצאות נכונות לגבי כל אגן הים-התיכון.

ש י ט ו ת

המסקנות המובאות במאמר זה מבוססות על מחקרי שדה שנעשו בדרום קליפורניה ובישראל בין השנים 1977 ו-1980 על ידי המחבר וד"ר רוברט וויטקר. דוגמאות נלקחו לאורך מפלים קלימטולוגיים מטיפוסי צומח שונים בכל אחת מהאקוסיסטמות הים-תיכוניות. בכל אתר דגימה סומנו חלקות בנות דונם אחד (50 מ' × 20 מ') וכל הדיגום נעשה בחלקות אלה. השטח של דונם אחד נבחר כגדול מספיק לייצג היטב את הצומח, אבל לא גדול מדי לדיגום יעיל של כל סוגי הצמחים הוסקולריים. הדוגמאות נאספו בשיא פריחת האביב. הערכות חזותיות ישירות לכיסוי הקרקע על ידי הצמח שימשו כמדד לחשיבותו היחסית של הסוג. נוכחות הצמח ומידת הכיסוי שלו נרשמו בצורה מפורטת בעשרה ריבועים זהים (1 מ' × 1 מ') לאורך קו החוצה את המימד הקצר של המלבן. הערכות נעשו לאחוזי הסלעים והאבנים, לכיסוי הכללי על-ידי כל הצמחים ולכיסוי הקרקע על-ידי כל הסוגים הרב-שנתיים.

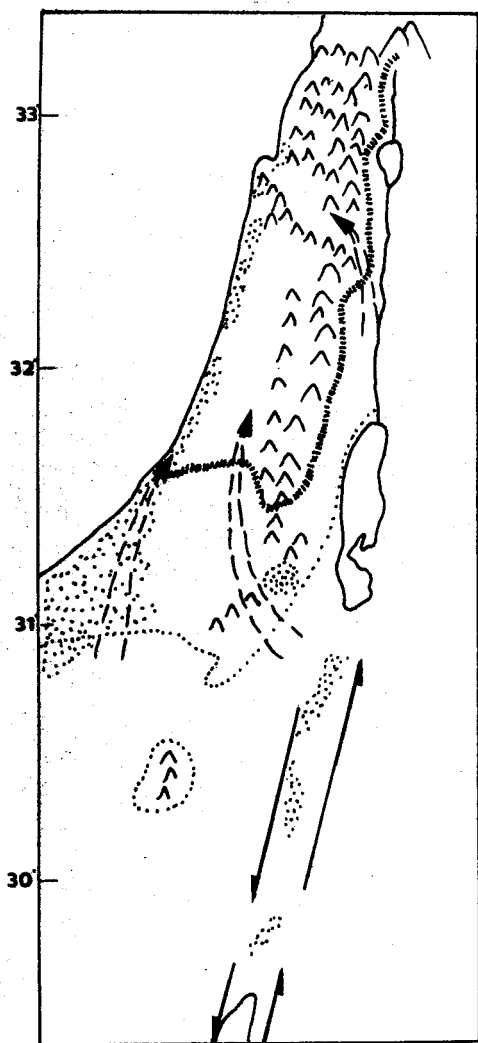
לגבי כל אחד מהמינים שנדגמו נרשמו הפרמטרים הבאים: מספר פרטים, הערכת הכיסוי, צורת הגידול ופנולוגיה (phenology). אנליזות מפורטות של המינים השונים במחקר זה פורסמו או שנמצאות עכשיו בתהליך סיכום (Shmida and Whittaker, 1979; 1981b; Whittaker and Shmida, 1980).

למרות שהמחקר שלנו כעולם הישן בוצע רק בישראל, הוא משקף מגמה הנצפית במדינות אחרות באגן הים-התיכון, ביחוד בחלקה של יוון, טורקיה ולבנון (תצפיות המחבר בתורכיה, צרפת וספרד).

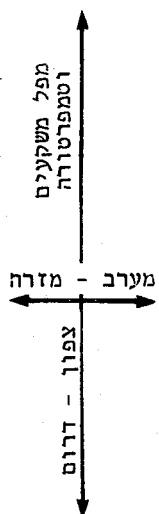
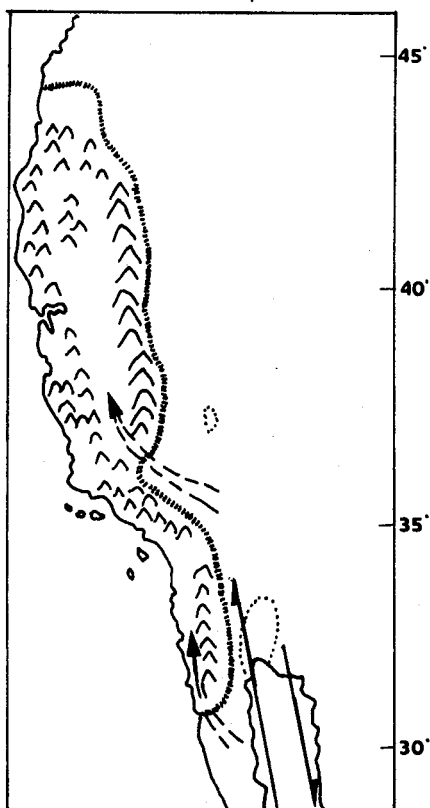
השוואה בין הסובב של ישראל וקליפורניה

בקנה-מידה גדול לשני האיזורים טופוגרפיה דומה (איור מס' 1): חוף המשתרע מצפון לדרום, רצועת חוף (colline foothill) המוליכה לרכסי הרים ההולכים מצפון לדרום עם מורדות מזרחיים תלולים הגובלים במדבר ועמק שבר (rift valley). מקרו-גדלינטים אקלימיים, גם הם דומים: גריאנט מתון ויחסית ארוך מצפון לדרום של

ישראל



קליפורניה



- מדבר אמיתי
- ~~~~~ גבול האזור
- ==> חדירה מדברית
- ==> העתקי הבקע
- ^^^ רכסי הרים
- חולות

איור 1: השוואה סביבתית בין ארץ-ישראל וקליפורניה

משקעים (יורד כלפי דרום) ושל טמפרטורה (אלה כלפי דרום); גרדיאנט אורוגרפי ממזרח למערב של משקעים, טמפרטורה ויבשתיות. בישראל המפל מוטה כלפי חלקה החם והיבש יותר של הסקלה, אך הם מתרחשים לאורך מרחקים קצרים יותר, ולפיכך הם תלולים יותר מהמפלים בקליפורניה (אטלס ישראל, 1970).

ישנם גם הבדלים משמעותיים בין שני האיזורים: אין בישראל עמק מרכזי בו שורר אקלים יבש למחצה; רכס הסירה-נבדה הוא הרבה יותר גבוה מרכס הגליל - יהודה; רוב רצועת החוף בישראל היא מישור פליסטוקן בגובה מועט מעל פני הים עם איזורים חוליים ניכרים בדרום, הפתוחים לפלישת אלמנטים מדבריים, בעוד שהחגורה המקבילה בקליפורניה כוללת גבעות מטמורפיות (metamorphic) והרים (Avnimelech, 1962; Horowitz, 1974). מבחינה גיאולוגית רוב הסלעים בישראל הם סלעי גיר שבלייתם מביאה באופן טיפוסי ליצירת קרקע סלעית של טרה-רוסה (Zinke, 1973); (Jenning, 1968). לעומת זאת, אבן הגיר נדירה בקליפורניה, והקרקעות הן, בדרך כלל, פחות סלעיות ויותר עמוקות. מבחינה אקלימית אין בישראל משקעי-קיץ כלל, בעוד שסוגי צמחים רבים בקליפורניה מקבלים לפחות 10 אחוזים מכמות המשקעים השנתית במשך הקיץ (Baily, 1966; Baker, 1944; Major, 1977).

יתר על כן, בחוף קליפורניה יש לעתים קרובות ערפל בקיץ, ובעמק המרכזי יש לעתים קרובות ערפל בחורף, המורידים אפקטיבית בשני המקרים את ההתאדות ואת משרעת הטמפרטורה השנתית (Montoz and Lahey, 1975; Major, 1977).

השוואה פלוריסטית

למרות שהחזות (פיזיוגנומיה) של סוגי הצומח השונים הנשלטים על ידי עשבים, שיחים או עצים דומים בשני המחוזות הים-תיכוניים, הצמחיה היא שונה למדי אפילו ברמת המשפחה. במטורל (חורש) הנשלט על ידי שיחים למשל, יש רק מין אחד משותף: לבנה רפואי (*Styrax officinalis*). יותר מ-400 טקסונים (מינים או סוגים) שהובאו לקליפורניה מאזורים אחרים, ים-תיכוניים בעיקרם, נקלטו והם נפוצים מאוד בקליפורניה. אבל חוץ מאלה ההבדלים הפילוגנטיים בצמחית האיזורים הם גדולים מאוד, כי אפילו לרוב הסוגים המשותפים יש מוצא עצמאי (Raven, 1971). למשל רוב האלונים ירוקי-העד המשותפים אינם קרובים מבחינה סיסטמטית (Miller, Tucker, Zohary), אבישי - מידע בע"פ).

התפלגות צורות החיים (לפי Raunkiaer) בשתי הצמחיות הים-תיכוניות מראים גם הבדלים גדולים (טבלה מס' 1). בקליפורניה קטן באופן ניכר אחוז החד-שנתיים והגיאופיטים, אך יש אחוז גדול יותר של בני שיח, שיחים ועצים. הגיוון הרב של רב-שנתיים באגן התיכון הוא, לדעתי, תגובה אבולוציונית לשני לחצים: אקלים

טבלה מס' 1: הרכב צורות החיים בצמחיות הים-תיכוניות של ישראל וקליפורניה
קטגוריות צורות החיים מבוטאות על Raunkiaer (1934)

צורת החיים	ישראל		קליפורניה		% מכלל הספקטרום העולמי
	מס' מינים	אחוז	מס' מינים	אחוז	
חד שנתיים	823	53.1	178	43.8	13
גרים	-	-	107	29.3	
חד-שנתיים פקולטטיביים	52	3.3	12	2.9	
דו-שנתיים ובין-שנתיים	75	4.8	4	1.0	
גיאופיטים	114	7.3	10	2.5	3
עשבוניים רב-שנתיים (המיקרופטופיטים)	307	19.7	89	21.9	26
בני שיח	104	6.7	38	9.4	9
שיחים (0.5-2 מ')	41	2.6	41	9.8	15
עצים (מעל 2 מ')	45	2.9	33	8.2	28
עצים 2-4 מ'	15	1.0	21	5.3	
עצים 4-8 מ'	24	2.5	1	0.2	
עצים מעל 8 מ'	6	0.4	11	2.7	
מטפסים	23	1.5	7	1.7	
טפילים	22	1.4	2	0.5	

בעל שני מופעים דרמטיים (חורפים קרים וקיצים יבשים לחלוטין), והפרעות מצד בני-אדם לפחות 100,000 שנה. בקליפורניה האקלים הים-תיכוני אינו דו-מופעי בצורה מוחלטת, ואוכלוסיות אדם היו צנועות עד למאות השנים האחרונות (אין שרידים אנתרופולוגיים עתיקים מ-10,000 שנה). אין זה מפתיע שחד-שנתיים של העולם הישן הם אגרסיביים כאשר הם מובאים למערה של צפון אמריקה, משום שהם מוכנסים לאיזור התאמה ריק למדי (Robbins, 1940; Stebbins, 1965; Raven and Axelrod, 1978).

ה צ ו מ ח

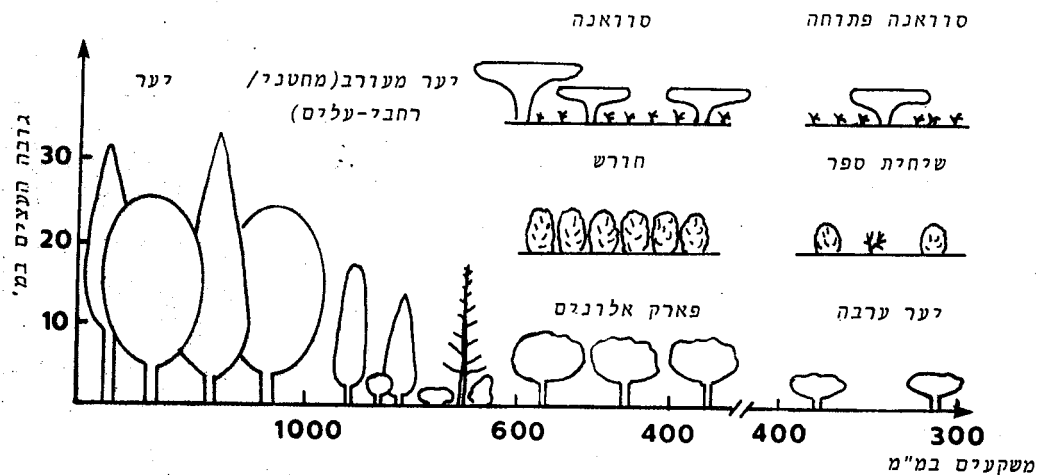
מטורל (Matorral)

הגדרת מונחים

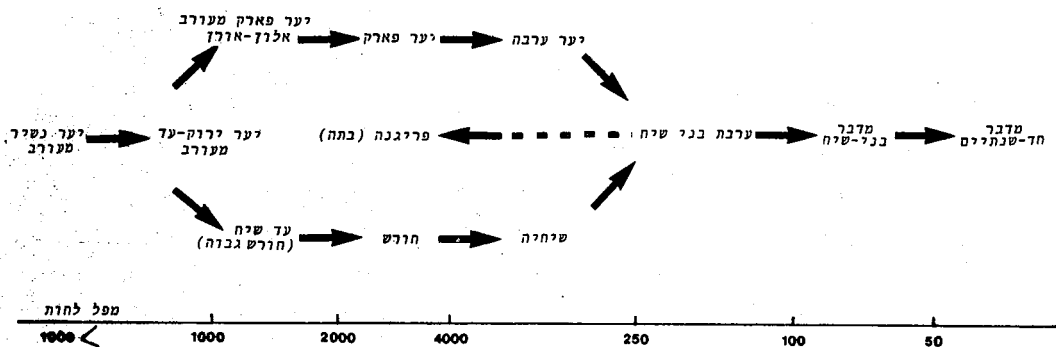
באיזורים טרופיים, סוב-טרופיים וממוזגים, כאשר כמות המשקעים השנתית היא 300-600 מ"מ, תופסים את מקום היערות יער פארק או מטורל. אם היער נפתח לעצים עם מערכת שורשים ונוף רחבים, אך עדיין עם גזע בודד, התוצאה היא יער פארק (woodland); אם כיסוי הנוף יורד מתחת ל-30%, התוצאה היא יער ערבה (steppe-forest). לעומת זאת, אם היער נעשה נמוך יותר (2-8 מ') אבל כיסוי הנוף נשאר 100% ולעצים מספר גזעים, התוצאה היא מטורל. אם נוף השיחים נפתח ולשכבת הקרקע פולשים עשבים ערבתיים, הצומח הנוצר הוא מטורל שוליים.

הספרות, הן על ישראל והן קליפורניה, עשירה בשמות נרדפים למונחים שהוגדרו למעלה. בקליפורניה המושגים המקובלים הם צ'פרל (chaparral) למטורל, צ'פרל מדברי (desert chaparral) למטורל שוליים. יער ערבה הוא המקביל ליער פארק של אורן-ערער (pingon-juniper woodland) בקליפורניה. למטורל הרבה שמות נרדפים באגן הים התיכון: גריגה, (Quezel 1976, Turril, 1930, Taktajan, 1941), מטורל (Polunin and Smytheis, 1973) חורש (Zohary, 1962), פריגנה (phrygana) (Polunin, 1980), בתה (Eig, 1936) ומקי (Maquis) (Zohary, 1973). אני אשתמש במונח מקי לציון המטורל בישראל, ואשמור את המונח פריגנה (בתה או בתה-ספר) לציון סוג צומח אחר, נמוך יותר ובעל עלים רכים.

בישראל יער הפארק הוא יער פארק של חרוב-אלה או של אלון, ויער הערבה נשלט ע"י אלה או ערער. אני אגדיר מדבריות כאזורים בהם כמות המשקעים השנתית פחותה מ-150 מ"מ, מדבריות למחצה כולל מטורל שוליים יוגדרו אזורים המקבלים כמות משקעים שנתית של (400) 150-300 מ"מ.



תאור סכמטי של השתנות צורות הצומח באזורים ים-תיכוניים כתלות במשקעים



פיסיוגנומיה ועושר בעצים

הצ'פרל של קליפורניה כמו המקי בישראל נשלטים על-ידי שיחים ועל-ידי עצים ננסיים בעלי גזעים רבים שגובהם 1.5 עד 4 מטרים, ולהם עלים גלדניים ירוקי-עד; למרות זאת הארכיטקטורה של נופי העצים שונה למדי. גובה הצ'פרל הוא בדרך כלל 1.5 עד 2 מטרים עם נוף סגור (כיסוי של למעלה מ-80%); זהו בעיקרי צומח חד-שכבתי ממנו נעדרים אלמנטים עשבוניים מתחת לנוף ירוק-העד. גובה נוף המקי הוא בדרך כלל 4 עד 5 מטרים, ובו פתחים רבים, כך שהכיסוי הממוצע הוא מתחת ל-40%. בכמה מקומות הפתחים הם תוצאה של רעיה ושל כריתה, אך במקומות אחרים הם לא נובעים מפעילות חיות או בני-אדם. המקי הפתוח היה דומיננטי בחלקים נרחבים של ישראל במשך אלפי שנים, והמעבר למטורל סגור הוא איטי ביותר. לדעתי פתחים אלה הם גורם חשוב לעושר בחד-שנתיים.

המקי בישראל עני מאוד בטקסה עצים בהשוואה לצ'פרל. באופן טיפוסי הוא נשלט על-ידי מין אחד של אלון ירוק-עד, אלון מצוי (*Quercus calliprinos*) (המינים הויקריים שלו - *Q. coccifera*, *Q. aucheri*, *Q. rotundifolia*) מחליפים זה את זה לאורך צפון הים-התיכון לעבר ספרד). אלמנטים עצים אחרים תורמים באופן טיפוסי פחות מ-5% של הכיסוי, והם מוגבלים לאיזורים מסויימים, כמו הקטלב (*Arbutus*) לחור ולגיר, והער (*Laurus*) לדולומיט קרסטי. הצ'פרל בקליפורניה מראה באופן טיפוסי שליטה מעורבת על-ידי מינים המשתייכים לפחות לחמישה סוגים: אלון (*Quercus*), קנותרוס (*Ceanothus*), אשחר (*Rhamnus*), אדנוסטומה (*Adenostoma*), ארקטוסטפילוס (*Aretostaphylos*) (Hanes 1977, Cooper 1922). בכל זאת ניתן למצוא חלקות רק של אדנוסטומה באתרים חמים, יובשניים, תלולים, סלעיים או כאלה הנשרפים לעתים קרובות. מתוך הדיגום שלי נראה כי המספר הממוצע של טקסה עצים לדונם בצ'פרל של דרום קליפורניה הוא 12 לעומת 5 בישראל. בכל האיזורים הים-תיכוניים של ישראל יש רק 40 מיני עצים במטורל, בעוד שבשטח דומה בדרום קליפורניה דגמנו 143 אלמנטים שונים של צ'פרל. הדבר מצביע על כך שלא רק עושר החברה גבוה בקליפורניה מאשר בישראל, אלא גם העושר האיזורי גבוה יותר בקליפורניה (Shmida and Whittaker, 1981b).

אלמנטים נשירים

ירוקי-העד שולטים בצומח, אבל מבחינה פלוריסטית הם מהווים בישראל רק 65% מהמינים שבמקי. בצ'פרל ירוק-עד מהווים 95% ממיני העצים (להוציא אלמנטים של צמחיית גדות). כפי שנרחיב על כך מאוחר יותר, קליפורניה בדרך כלל עניה במינים נשירים, ביחוד בחגורות ההרריות. רוב האלמנטים הנשירים הם נשירי חורף. יתכן (בישראל) שהם מצביעים על חדירה של יסודות אירנו-טורניים (ערבתיים)

ותוצאה של תקופת קרח בעבר הלא רחוק (Shmida, 1978; Zohary, 1973). אלמנטים הנשירים בקיץ בלבד נעדרים מקליפורניה ונדירים בישראל (רק שלושה מינים: חלבוב השיח, חלבוב מגובשש וצחנן מבאיש. בכל זאת, כמה שיחים הם לעתים נשירי קיץ ולהם גבעולים ירוקים. זוהי תסמונת הרוותם (retamoid syndrome) (Zohary, 1962; Shmida and Whittaker, 1981) פרפריניים: קידה, רתמה, רותם, אחירותם ואולקס. קוצניות קשורה לעתים קרובות בתסמונת זו. בקליפורניה *Pickeringia montana* מראה תסמונת זו. זהו פלאורליקט מונוטיפי המראה קרבה בולטת לקידה השעירה של אגן הים התיכון. כנראה קבוצת ה-*Ceanothus leucodermis* בקליפורניה מתפתחת לקראת סינדרום זה. תסמונת הרתמה מפותחת ביותר באלמנטים מדבריים, ולפיכך היא יותר שכיחה בצ'פרל המדברי בקליפורניה (*Baccharis sarstroides*, *Eriogonum trichopex*, *Gutierrezia sarothrae*).

השכבה העשבונית

השכבה העשבונית שמתחת לצ'פרל היא מאוד דלילה ועניה במינים (Hanes, 1977; Shmida and Whittaker, 1981). אללופתיה (allelopathy) ביחוד כלפי *Adenostoma* (McPherson and Muller, 1969) מוצגת לעתים קרובות כגורם לכך. אין כל עדות בספרות הישראלית או בתצפיות שלי שאללופתיה עשויה להוות גורם משפיע במקי. בדרך כלל, העושר במינים יותר גדול בשולי נופן של השיחים, אבל אפילו מתחת לנוף ניתן למצוא מספר גיאופיטים ועשבים המיקריפטופיטים במצב טוב (Naveh and Whittaker, 1980; Barbour et al. 1981).

הסתגלות לאש

האפשרות ללבלוב מגדם לאחר הסרת הצמרת משותפת למקי ולצ'פרל, אבל צמחים בעלי שורש מעובה דמוי חבית (ליגנוטוברים lignotubers) נעדרים מבין המינים בישראל. הליגנוטובריים נחשבים כעתיקים וכפרימיטיביים מבחינה פילוגנטית (Nobs, 1963), ויתכן שהתפתחו כתגובה על גורם אחר מאשר אש (מידע בע"פ, Axelrod), אולם העובדה היא שכיום יש להם הסתגלות חזקה לאש. (serotiny) היא גם צורת הסתגלות לאש בקליפורניה, אבל לא בישראל. מספר אורנים וברושים בעלי איצטרובלים סגורים בקליפורניה קשורים בצמחית הצ'פרל (Vogl et al. 1977). עדות המאובנים לכמה אורנים בעלי איצטרובלים סגורים מגיעה עד לתקופת המיוקן (Axelrod, 1967). איצטרובלים הזקוקים לחום לפתיחתם ונביטת זרעיהם (serotinous cones) (למשל הזרעים של *Ceanothus integerrimus*) גם הם שכיחים בצ'פרל כמו במטורל באוסטרליה הקרוי mallee (Moore and Perry, 1970). מחטניים בעלי איצטרובלים סגורים או טקסה עם serotinous diaspores אינם מצויים

בישראל. למרות שלכמה מיני אורנים באגן הים התיכון יש איצטרובלים הנשארים מחוברים לעץ במשך תקופה מסויימת, כולם נפתחים לגמרי בנמי הקיץ ואינם סרוטיניים (serotinous) למרות התייחסות מסויימת הפוכה לכך בספרות (Naveh, 1973); (Axelrod, 1975). לפיכך נראה שיש הבדל גדול במידת ההסתגלות לאש בשני סוגי המטורל. יתכן שהמקי בו אין אקלים, שבו יש הרבה סופות ברקים בימים יבשים, היוצר שריפות והטיפולו לצי'פרל, לא נעשה מותאם לאש.

קוצניות

בהשוואה לצי'פרל, במקי ישנם פחות מיני אלמנטים עצים קוצניים, אבל הרבה יותר המיקרופטופיטים וחד-שנתיים קוצניים (טבלה מס' 2). לכ-10.3% מתוך צמחיית הנוף בצי'פרל יש עלים קוצניים (למשל למינים של שזיף, אלון, אשחר ו-Ceanothus) ול-12.8% יש גבעולים קוצניים (וכל אלה הם נשירים). בישראל ל-32% של האלמנטים העציים בצמחיה של המקי יש גבעולים קוצניים, בעוד שרק ל-2% יש עלים קוצניים. יתכן שקוצניות היא צורת הסתגלות ליובש או לרעיה (Shmida and Whittaker, 1981). יתכן שאין הדבר מקרי שהעשבים הרעים/פולשים שהוכנסו לקליפורניה מאגן הים התיכון הם בעלי קוצים: אולקס - Ulex europaeus, דרדר אביבי aenranrea solstitialis גדילן מצוי Silybum marianum. קוצן Cirsium vulgare וקרדה Carduus pycnocephalus. סביר הדבר שמינים חד-שנתיים והמיקרופטופיטים של סוגים ישראליים אחרים בעלי קוצים, כמו למשל קיפודן, חוחן וברקן יגיעו לקליפורניה וייעשו נפוצים שם.

לפטופיליה (Leptophylly)

לפטופילים (עלים גלדניים, קטנים ורמויי מחט) שכיחים בצומח של "בתות אברשים" (heath) הגדל על אדמות דלות באזורים שונים בעולם. התכונה נקשרת לעתים קרובות למשפחת האברשיים Ericaceae.

מינים לפטופיליים נעדרים מהמקי בישראל. מבחינה פלוריסטית הם אינם שכיחים בצי'פרל של קליפורניה, אך מבחינת הצומח הם עשויים לשלוט בשטחים רבים. שני מינים כאלה הם A. sparsifolium, Adenostoma fasciculatum מהורדניים Rosacea. ערכם ההסתגלותי של הלפטופילים אינו ברור, היות שנראה שהעלה היובשני הרחב מותאם אופטימלית לאקלים המטורל (Mooney et al. 1974, Miller and). עלי ה-Adenostoma מכילים שרפים וטרפנים רבים המתלקחים על נקלה (Countryman and Philpot, 1970), ויתכן שהכוח הברירני לטובתם היה שכיחות השריפות.

טבלה מס' 2: השוואת הקוצניות בצמחיות הים-תיכוניות של קליפורניה וישראל

צורת חיים	עלים קוצניים	קוצני + גבעולי אשון	סה"כ מינים קוצניים	סה"כ המינים				
	1	1	1	2				
	מס'	%	מס'	%				
י ש ר א ל								
חד-שנתיים	20	4.4	-	20	4.4	23.3	451	
עשבוני רב-שנתי	32	18.9	2	1.2	20.1	39.5	169	
בני-שיח	1	1.4	3	4.0	5.4	4.7	74	
שיחים נמוכים	-	-	3	23	23	3.5	13	
שיחים	1	4	19	76	80	23.3	25	
עצים	-	-	5	15.2	15.2	16.6	33	
סה"כ	54	7.1%	32	4.2%	11.2%	100%	765	
קליפורניה								
חד-שנתיים	-	-	-	-	-	-	166	
עשבוני רב-שנתי	3	2.7	-	-	2.7	12.5	110	
בני-שיח	3	7.9	-	-	7.9	12.5	38	
שיחים נמוכים	2	10.5	3	15.8	26.3	20.8	19	
שיחים	4	12.1	5	15.1	27.2	37.5	33	
עצים	2	7.6	2	7.6	15.2	16.6	26	
סה"כ	14	3.6%	10	2.6%	6.1%	100%	392	

1 % - אחוז המינים הקוצניים יחסית לסה"כ המינים בצורת החיים הנדונה.

2 % - אחוז המינים הקוצניים יחסית לסה"כ הצמחים הקוצניים שנבדקו.

צומח הפריגנה נשלט על-ידי בני-שיח מעוצים בגובה 20-70 ס"מ המצמיחים מידי שנה ענפים חדשים שלפחות חלק מהם מתים (כלומר, הניצנים אינם בקצה הענפים) (Orshan, 1964, 1972). כיסוי הנוף יכול להיות ניכר כמו במטורל, אבל הביומסה הכללית פחותה בהרבה (Mooney, 1977). העלים נוטים להיות רכים, בעלי ריח חריף ולהפיץ טרפנים נדיפים. עלי החורף מוחלפים באופן קבוע בקיץ בעלים קטנים יותר יובשניים. כמה מינים מסוגלים להשיר את עליהם בעקבות בצורת. הפריגנה תופסת אתרים יותר יבשים מהמטורל. שמות נרדפים לצורת צומח זו בקליפורניה כוללים coastal sagebush (Jensen, 1947), צ'פרל רך soft chaparral (Whittaker, 1954, 1961, 1975) ופריגנה חופית - coast sage scrub (Mooney, 1977).

בין השמות הנרדפים בעולם הישן מצויים בתה (Eig, 1946; Zohary, 1973) מטורל נמוך low matorral (Polunin and Smythies, 1973) ופריגנה (Morgaris, 1976; Polunin, 1980).

אני אתיחס לדוגמא מקליפורניה כפריגנה חופית coastal sage bush ולדוגמא מישראל כפריגנה ישראלית.

בקליפורניה מפוזרת הפריגנה החופית בעיקר דרומית להרי סנטה מוניק (Raven, 1977; Jensen, 1947; Mooney, 1977).

המינים השולטים העיקריים כוללים את לענת קליפורניה Artemisia californica ואת מיני המרוה Salvia mellifera ו-S. leucophylla, כאשר מתקדמים אל איזורי הדרום והמזרח היבשים יותר, מתווספים יותר ויותר אלמנטים מדבריים (למשל Mammillaria dioica, Viguiera deltoidea, Simmondsia chinensis, Mirabilis bigelovii, Franseria dunosa, Sphaeralcea ambigua, Trixis californica, הפריגנה החופית תופסת רק כ-2% של שטחה של קליפורניה, כלומר כרבע מהשטח התפוס על-ידי הצ'פרל).

בישראל הפריגנה יחסית נפוצה יותר. היא מכסה יותר מ-40% מכל שטחי הגבעות וההר, ו-75% באיזורים מסוימים כמו ביהודה ושומרון. סוגים דומיננטיים כוללים סירה, לוטם, צתרה, שמשון, לוטמית, קורנית, מרוה ושברק. ליד המדבר הפריגנה נפתחת ונעשית בעיקר עשבונית, עם תוספת של הרבה גיאופיטים מדבריים. לטיפול זה של הפריגנה נהוג לקרוא "כתת-ספר" (Zohary, 1973). סביר להניח שהפריגנה הישראלית תופסת עכשיו יותר שטח משבעבר בגלל פעילות האדם. זהרי (1960) ונאוה (1973) מניחים שזהו שלב התפתחותי (successional stage) שבא בעקבות ניוון של החורש. בכל תחומי אגן הים-התיכון נוצרת פריגנה בעקבות כריתה ורעיה כבדה

במטורל (1967, 1961, Litav; Zohary, 1973).

בדרום קליפורניה הדבר יכול לבוא בעקבות שריפות תכופות בצ'פרל (Cooper, 1922; Wells, 1962). דנין (1970) הניח שמקור הפריגנה היה בגבול הים-התיכון, ועם הריסת המקי על-ידי הציויליזציה התפשטה הפריגנה. יתכן שתהליך זה אך התחיל בקליפורניה.

סיכום של צורות החיים בפריגנה החופית, בפריגנה הישראלית, בצ'פרל ובמקי מובא בטבלה מס' 3. ישנה הקבלה קרובה באחוזי צמחיית הפריגנה בכל קטגוריה של צורות חיים, עם מספר יוצאים מן הכלל:

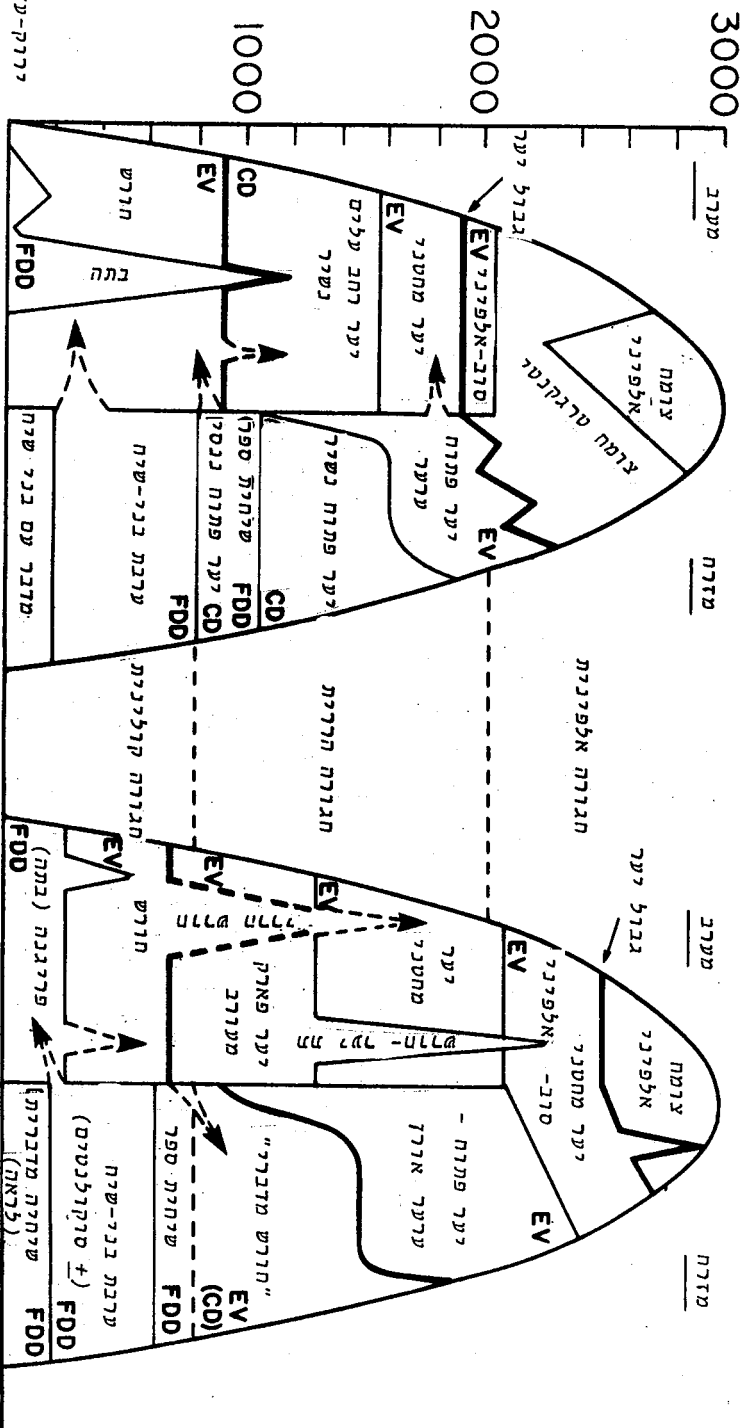
1. חד-שנתיים יותר שכיחים בפריגנה הישראלית מאשר בקליפורניה. הבדל זה ניכר אפילו אם אנו מוציאים מהרשימה את המינים שהוכנסו לקליפורניה (15.8%) ושבאו מאגן הים-התיכון.
2. בפריגנה הישראלית יש יותר גיאופיטים אבל פחות המיקריפטופיטים בהשוואה לפריגנה של קליפורניה.
3. קטוסים וסוקולנטים לא מצויים בישראל, בעוד שבקליפורניה הם מצויים בפריגנה באופן קבוע.
4. באופן כללי מינים מעוצים יותר מצויים בקליפורניה מאשר בישראל, וההפך נכון לגבי מינים עשבוניים.

חגורות גובה

באיור מס' 2 בניתי תחלי צומח עבור "הר ממוצע" אבסטרקטי בדרום קליפורניה ובמזרח הים-התיכון. החתך בקליפורניה התבסס על תצפיות שדה בשטחים נרחבים של הרי Sierra Nevada ו-Transverse Mountains; החתך של מזרח הים-התיכון מתבסס על הרי הטאורוס והרים אחרים בלבנון (Shmida, 1977). להלן כמה מהבדלים הבולטים לעין: קו העצים גבוה הרבה יותר בקליפורניה, אפילו לאחר קיזוז הדיאגרמה לאותו קו רוחב של 35:2400 מטר לעומת 1900 מ'. מתחת לקו העצים המחטניים שולטים ברצועת גובה הרבה יותר רחבה בקליפורניה מאשר במזרח הים-התיכון. בחגורה ההררית העליונה הסוגים הדומיננטיים דומים בשני ההרים (Abies וערער Juniperus), אבל החגורות ההרריות הנמוכות יותר שונות למדי: יער מחטניים הנשלט על-ידי אורן מעל ליער מעבר מעורב של ירוקי-עד בקליפורניה, לעומת יער של נשירים בעלי-עלים רחבים במזרח הים-התיכון. הסוגים במזרח הים-התיכון כוללים אלון Quercus, Ostrya, Carpinus, Fagus, טיליה Tilia ואדר Acer.

טבלה 3: השוואה של הרכב צורות החיים בתצורות המטורל והפריגנה בישראל ובקליפורניה

190 מינים קליפורניה	356 מינים ישראל	112 מינים קליפורניה	201 מינים ישראל	
48.9	60.5	33.6	48.1	חד-שתיים
15.8	-	6.2	-	גרים
1.6	4.8	0.9	1.5	דו-שתיים
3.2	8.0	3.7	7.4	ובין-שתיים
				גיאופיטים
17.3	10.1	19.3	24.5	עשבוניים רב-
16.3	15.3	9.1	11.5	שתיים
6.8		20.3		שיחים (2-5 מ')
3.7	0.3	11.0	4.5	עצים
2.6	0.3	9.2	2.5	2-4 מ' גובה
-	-	9.0	2.0	4-8 מ' גובה
1.1	-	9.0	-	מעל 8 מ' גובה
1.6	0.3	2.7	2.0	מטפסים
0.5	0.7	-	0.5	פרזיטים
100%	100%	100%	100%	
6.2	0.5	4.2		סוקולנטיים
28.4	16.6	56.6	18.5	עצבים
72.6	83.4	43.1	81.5	



777-77

CD נשק-777

נשר מרתנה FDD

הר מזרח ים-תכונני

הר בדדום קליפרנדה

רום מעל פני הים (מ')

הבדל נוסף הוא השפעת הצ'פרל בחגורות ההריות בקליפורניה. בצ'פרל הררי זה ניתן למצוא רבים מהמינים המצויים בצ'פרל בגובה נמוך יותר, אבל באופן טיפוסי המינים שונים. Adenostoma חסרה שם (Hanes, 1977). המקי, לעומת זאת, לא מראה שום חדירה מעל 1,000 מ' (Zohary, 1960, 1973).

סוגי צומח אחרים

צומח גדות ונחלים דומה למדי בשני האיזורים. בשניהם הם מייצגים שלוחות מהיער הנשיר הממוזג. זוגות המינים הם רבים: דולב מזרחי Platanus orientalis ו-P. racemosa מילה טורית Fraxinus syriaca ו-F. velutina; Alnus glutinosa; ו-Juglans regia; A. rhombifolia ו-J. californica צפצפת הפרת Populus ו-Aesculus hippocastanum; P. fremontii ו-A. californica. כמה מהם (Aesculus ודולב Platanus) מייצגים רליקטים ארקטו-טריציאריים (Arcto-Tertiary) המצליחים להתקיים בתנאים סובטרופיים דומים (Zohary, 1973; Takhtajan 1978).

הצומח באתרים של גבעות סלעיות בקליפורניה אינו מוכר היטב. בישראל, היכן שאתרים כאלה שכיחים, הם ידועים כמקומות בהם גדלים טקסה וחברות אנדמיות, באופן טיפוסי שיחים נמוכים ובני-שיח ננסיים (Runemark, 1971; Davis, 1951).

חגורת המעבר (ecotone) אל איזור הים-התיכון אל האיזור המדברי מראה כמה נקודות דמיון וכמה הבדלים. ערערים (ערער רם Juniperus excelsa וערער קליפורני J. californicus) יוצרים יער פארק פתוח וננסי, אבל מיני העצים הנלווים אליהם שונים: אלונים נשירים באגן הים-התיכון אבל אורני פיניון (pinyon pines) בקליפורניה (Vasek and Thorne, 1977; Zohary, 1973).

בישראל המחטניים לא מצטרפים לאלונים או לעצים רחבי-עלים אחרים כדי ליצור יער פארק של אלון-אורן או יערות מעורבים ירוקי-עד כפי שהם עושים בקליפורניה (Whittaker, 1960; Sawejer et al. 1977; Griffin, 1977), שם צומח זה מאוד שכיח באזור הגבעות. בישראל האורן הטבעי (אורן ירושלים מוגבל לגיר או לחוואר ויוצר יערות סגורים. במקומות אחרים באגן הים-התיכון ההפרדה בין אלון לאורן נמשכת (Braun-Blanquet, 1932) אפילו ניתן להם מעמד של סדרות צומח נפרדות: Quercetum calliprini; Pinetum halepensis.

חגורת המעבר בין המטורל ליער פארק בשני האיזורים היא כנראה תוצאה של הפרעה: שריפות בקליפורניה ורעיה בישראל. היחסים המקרו-אקלימיים בין שני טיפוסי הצומח אינם ברורים. נראה שיערות הפארק בישראל נמצאים באתרים מעט יותר יבשים

ההפך כנראה נכון לגבי קליפורניה (Zohary and Orshan, 1956; Aloni and Orshan, 1971) מאשר המקי, אבל (Whittaker, Haller, personal communication) הצ'פרל מותאם לשריפה של כל הנוף שבעקבותיה יש התחדשות מהירה המביאה לשלבים בוגרים מבחינה מינית תוך שנתיים-שלוש (Biswell, 1974). נראה שיער הפארק מותאם לשריפות קרקע המשאירות את העצים כמעט ללא פגיעה. כאשר יער הפארק נהרס, ההתאוששות היא איטית. במזרח התיכון היו מקרים רבים בהיסטוריה של הריסה נרחבת של יערות פארק (Schumacher, 1889, Paz, 1980), שאף אחד מהם לא התאושש. לעומת זאת מקי מנוון שהוגן מרעיה בישראל במשך למעלה מ-30 שנה הראה התאוששות דרמטית (Shmida, 1980).

מסקנות וסיכום

1. הצ'פרל בקליפורניה עשיר הרבה יותר באלמנטים עצים בהשוואה למקי בישראל.
2. צורות החיים של חד-שנתיים, גיאופיטים ועשבוניים קוצניים יותר עשירות בישראל מאשר בקליפורניה.
3. המגוון הרב של החד-שנתיים בישראל הוא הגורם העיקרי לעושר הצמחיה. זוהי הסיבה לשונות אלפא (alpha diversity) הגבוהה ביותר בעולם בנרשמה כאן (Shmida and Whittaker, 1981).
4. אלמנטים עצים נשירים נפוצים יותר בישראל מאשר בקליפורניה. תופעה זו משתקפת בדומיננטיות של אלמנטים נשירים בחגורה ההררית ובאחוז הגבוה שלהם בחגורה הקולינית.
5. בממוצע, קו העצים במזרח התיכון הוא 1900 מטר, בעוד שבקליפורניה הוא 2400 מטר.
6. התאמה לשריפות על ידי serotinous diaspores ועל-ידי Barls אופיינית לקליפורניה וכמעט שאיננה בנמצא בישראל.
7. באופן כללי, בהשוואה לקליפורניה המקי בישראל גבוה יותר בקומתו, יש לו נוף פתוח יותר, והאלמנטים השולטים שלו עשויים להתפתח למצב של יער שיא (climax forest). הצ'פרל בקליפורניה קומתו נמוכה יותר, הנוף שלו יותר שלם וכמעט שאף פעם אינו מתפתח למצב של יער. בקליפורניה יוצר הצ'פרל בהרבה חברות את שכבת תת-היער ליער השיא.
8. צומח של פריגנה נפוץ הרבה יותר בכל האיזור הים-תיכוני בישראל מאשר בקליפורניה. משערים שההבדל משקף הבדל בעוצמת הציביליזציה האנושית השני האזורים.

עדויות רבות הובאו במאמר זה כחיזוק למסגרת הכללית של הנחותינו:

- א. בקליפורניה שורר זה זמן רב אקלים ממוזג, סובטרופי ופסאודו-ים-תיכוני, עם גשמי מערכות חזית בחורף ולחות, ערפל וסופות רעמים בקיץ. לעומת זאת באגן הים-התיכון בכלל ובמזרח התיכון בפרט שורר אקלים ים-תיכוני קיצוני, בו כמעט ואין

גשמים בקיץ. הצמחיה באזורים אלה סבלה קשות מקרחונים בפליסטוקן, והרבה אלמנטים עציים ארקטו-שלישוניים (Arctotertiary) ומדרו-תטיים (Madro-Tethyan) נכחדו כתוצאה מקטסטרופות אלה. דבר זה מסביר מדוע צמחיית אגן הים-התיכון מדולדלת יחסית לצמחיית קליפורניה.

ב. אגן הים-התיכון בכלל והמזרח התיכון בפרט סבלו מהשפעה הרסנית נרחבת מאז תחילת הציביליזציה האנושית (לפני לפחות 120,000 שנה) (Butzer, 1971; Bar-Josef, 1973; Ashman, 1973; Naveh & Dan, 1975) לעומת זאת, טיפוסי צורות חיים וחבורות צמחים להם יש יתרון במעונות פתוחים ומופרעים, הגדילו את אוכלוסיותיהם בצורה עצומה ועברו תהליך של "התפוצצות אבולוציונית" אדירה מאז הפלייסטוקן העליון.

אנו יכולים לשער ששיא הצומח באקלים הים-תיכוני עם כמות מינימלית של גשמי קיץ וימי ערפל הוא יער פארק ולא מטורל. המטורל כפי שהוא כיום בהרי אריזונה ומקסיקו הוא בראש ובראשונה תת-יער הררי של שיחים יובשניים רחבי-עלים (תצפיות שלנו, Axelrod, 1975). זהו צומח שיא על קרקעות עניות יותר ועל מדרונות סלעיים או שלב שלפני השיא (pre-climax) של יער מנוון או יער פארק ירוק עד מעורב. דבר זה יכול להסביר את התפוצה הנרחבת של הצ'פרל בכל רכסי ההרים של קליפורניה, בהם קליפורניה, אריזונה וצפון מקסיקו. בכל רכסים אלה הוא מייצג תת-יער או שכבת צמרות שניה ביער של אורנים או ביער פארק. במדרונות סלעיים או בקרקעות עניות ורדודות זהו טיפוס הצומח הדומיננטי. תצורות אלה מקבלות את גשמי החזית של החורף ואת גשמי ההסעה (convictional rains) של הקיץ (McDonald, 1956). היערות המעורבים ירוקי-העד נחזים על ידי Axelrod (1958) ועל-ידי Whittaker (1961) כמרכז הגיוון של תצורות הצומח בזמן האחרון בקליפורניה.

אנו משערים שהאלמנטים היובשניים רחבי-העלים של המטורל מותאמים בעיקר לתנאי תת-היער הסוב-טרופי (של יער). בהולכם בדרך אבולוציונית זו הם תועלו (במובן שניתן לכך על ידי Waddington, 1975) לאסטרטגיה של שיח יובשני ירוק-עד (מאריך ימים). ירוקי-עד כאלה אופייניים להרבה מקרים של תת-יער ביחוד בתנאים סוב-טרופיים (למשל Ilex, Buxus קיסוסית Smilax, Rhododendron Taxus, Ruscus עצבונית). יער כזה עדיין קיים במחוז הפונטי של טורקיה, שם ביער נשיר לח מאוד, הבחנו בכמה אלמנטים אופייניים של מקי כשיחים של תת-היער (למשל ער אציל Laurus nobilis הדס מצוי Myrtus communis ואלון מצוי Quercus calliprinos). נראה כי על ידי השקעת אנרגיה רבה בעלה רב-שנתי רחב (Solbrig and Orrians '1977) הדרך האבולוציונית של אלמנט הצ'פרל תועלה לעבר אסטרטגיה קיצונית של עלים יובשניים רחבים המותאמים לאקלים יובשני.

בתקופת הפליסטוקן המאוחרת כאשר תהליך יצירת המדבריות התרחש בקוי ברוחב הסוב-
טרופיים (Butzer, 1975; Beard, 1971; Bar Yosef, 1975) יובש התפשט בכל
איזורי הים-התיכון. באותה עת נכחדו הרבה אלמנטי שיא של יער לח. תת היער
ירוק הער של שיחים יובשניים ניצל, והתפתח לחברת המטורל של היום. בגלל הציויליזציה
האנושית שניוונה את היערות ירוקי-העד המעורבים ואת יער הפארק (Shmida, 1980)
(Walter, 1956) תהליך זה היה יותר חזק באגן הים התיכון מאשר בקליפורניה.
תהליכים כאלה הואצו במידה רבה במזרח התיכון "ערש הציויליזציה", שם נערך מחקר
זה.

הבעת תודה

הנני מודה לד"ר ישעיהו טלמון על הכנת הנוסח העברי למאמר זה.

- Aloni, R. and Orshan, G. 1971. The vegetation of the Lower Galilee, Israel. Is. J. Botany.
- Aschman, H. 1973. Distribution and Peculiarity of Mediterranean Ecosystems pp. 11-19 in F. Di Castri and H.A. Mooney (eds.) - Mediterranean type ecosystems. Springer-Verlag.
- Atlas of Israel, 1970. Surveys of Is. Min. of Labour, Jerusalem and Elsevier Pub. Co. Amsterdam.
- Avnimelech, M. 1962. The main trends in the Pleistocene-Holocene history of the Israelien Coastal Plain. Quaternaria 4: 479-495.
- Axelrod, D.I. 1967. Evolution of the California Closed-Cone Pine-Forest. pp. 93-150 in R.N. Philbrick (ed.) Biology of the California Islands. Santa Barbara Bot. Garden, California.
- Axelrod, D.I. 1975. Evolution and Biogeography of the Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. Ann. Missouri Bot. Garden, 62: 284-334.
- Baily, H.P. 1966. The climate of southern California. Calif. Nat. History Guide 17. Univ. Calif. Press. Berkeley. 87 p.
- Baker, F.S. 1944. Mountain climates of the western United States. Eco. Mon. 14: 223-154.
- Barbour, M. Shmida, A. and Johnson, A. 1981. Comparison of coastal dune scrub in Israel and California: physiognomy, species diversity, associations. J. Biogeog. (Submitted).
- Biswell, H.H. 1974. Effects of Fire on Chaparral. pp. 321-365. in: Kozlowski, T.T. and C.E. Ahlgren (eds.) Fire and Ecosystems. Academic Press, N.Y.
- Braun-Blanquet, J. 1932. Plant sociology. 439 pp. McGraw Hill.
- Cody, M.L. and Mooney, H.A. 1978. Convergence and Dissimilarities of Mediterranean Ecosystems. Ann. Rec. Eco. Sys. 9. 265-321.
- Cooper, W.S. 1922. The Broad-Sclerophyll Vegetation of California. Carnegie Inst. Washington.

- Countryman, C.M. and Philpot, C.W. 1970. Physical Characteristics of Chanise as a Wildland Fuel. Pac. Southwest Forest and Range Exp. Sta. Berkeley, California.
- Danin, A. 1970. A phytosociological-ecological study of the Northern Negev of Israel. Ph.D. thesis. Dept. of Botany, Hebrew Univ. Jerusalem.
- Davis, P.H. 1951. Cliff vegetation in the eastern Mediterranean. J. of Ecol. 39: 63-93.
- Eig, A. 1946. Synopsis of the phytosociological units of Palestine. Pal. J. Bot. Jerusalem series 3: 183-246.
- Flohn, H. 1969. Climate and Weather. 252 p. World Univ. Lib. Weidenfield and Nicolson.
- Griffin, J.R. 1977. Oak Woodland. pp. 383-416 in M. Barbour and J. Major (eds.) Terrestrial Vegetation of California, John Wiley.
- Hanes, H. 1977. Chaparral. pp. 417-469. in M. Barbour and J. Major (eds.) Terrestrial Vegetation of California, John Wiley.
- Horowitz, A. 1974. The late Cenozoic stratigraphy and paleogeography of Israel. Study Pub. of Tel-Aviv Univ. Tel-Aviv.
- Jenny, H. 1946. Arrangement of soil series and type according to functions of forming factors. Soil science 61: 375-391.
- Jensen, H.A. 1974. A system for classifying vegetation in California. Calif. Fish and Game. No. 33, No. 4, 199-266.
- Litav, M. 1961. Studies on the phytosociology and ecology of the batha community in the Judean hills. ph.D. thesis. Hebrew Univ. Jerusalem (In Hebrew, English summary).
- Litav, M. 1967. Micro-environmental factors and species interrelationships in three Batha associations in the foothill region of the Judean hills. Israel J. Bot. 16: 79-99.
- Major, J. 1977. California climate in relation to vegetation. pp. 11-72. in M. Barbour and J. Major (eds.) Terrestrial vegetation of California. John Wiley & Sons, N.Y.

- Margolis, N.S. 1976. Structure and dynamics in a Phryganic (East Mediterranean) Ecosystem. *J. of Biogeography* 3: 249-259.
- Marotz, G.A. and J.E. Lahery. 1975. Some stratus-fog statistics in contrasting coastal plant communities of California. *J. of Biogeography* 2: 289-295.
- McPherson, J.K. and Muller, C.H. 1969. Allelopathic effects of *Adenostoma fasciculatum*, "Chamise", in the California chaparral. *Eco. Mon.* 39: 177-198.
- Miller, P. and Mooney, H. 1974. The origin and structure of American arid ecosystems. The producers: interactions between environment, form and function. pp. 201-209. in: *Proc. First Int. Congr. of Ecology*. The Hague, Netherlands.
- Mooney, H., Pearson, D. and Kummerow, J. 1974. Plant development in Mediterranean climate. pp. 255-267 in Lieth (ed.) *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer-Verlag, N.Y.
- Mooney, H. 1977. Southern coastal scrub. pp. 471-489 in M. Barbour and J. Major (eds.) *Terrestrial vegetation of California*. John Wiley & Sons, N.Y.
- Moore, R.M. and Perry, R.A. 1970. Vegetation. pp. 59-74. in: Moore, R.M. (ed.) *Australian Grassland*. Aus. Nat. Univ. Press, Canberra.
- Naveh, Z. 1967. Mediterranean ecosystems and vegetation types in California and Israel. *Ecology* 48: 445-459.
- Naveh, Z. and Dan, J. 1973. The human degradation of Mediterranean landscape in Israel. pp. 378-390 in Castri Di, F. and H. Mooney (eds.) *Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag.
- Naveh, Z. and Whittaker, R.H. 1979. Measurement and relationship of plant species diversity in Mediterranean shrublands and woodlands. pp. 219-239 in: J.F. Grassle, G.P. Patlil, W. Smith and C. Tillie (eds.) *Ecological Diversity in theory and practice*. Int. Cooperative Pub. House. Fairland, Maryland.
- Naveh, Z. and Whittaker, R.H. 1980. Structure and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other mediterranean

areas. Vegetatio 41: 171-190.

- Nobs, N.A. 1963. Experimental studies in species relationships in Ceanothus. Carnegie Inst. Wash. Pub. 623: 1-94.
- Orshan, G. 1964. Seasonal dimorphism of desert and Mediterranean chamaephytes and its significance as a factor in their water economy. In: The water relation of plants. Blackwell's Scien. Publ. 206-222.
- Orshan, G. 1972. Morphological and physiological plasticity in relation to drought. pp. 245-254 in McKell, C.M. et al. (eds.) Wildland Shrubs - their Biology and Utilization. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. INT-1.
- Paz, U. 1980. The arboreal vegetation of Israel in the Ottoman period. Teva Va'arets 22,2: 48-51 (In Hebrew).
- Polunin, P. 1980. Flowers of Greece and the Balkans. 474 pp. Oxford U.P.
- Polunin, O. and Smythies, B.E. 1973. Flowers of south-west Europe. 385 p. Oxford Press.
- Quezel, P. 1976. Les Forets du pourtour Mediterranean. Note technique du MAB. 2: 35-76, UNESCO.
- Raven, P.H. 1971. The relationships between Mediterranean floras. pp. 119-134 in Davis, P.H., Harper, P.C. and Hedge, T.C. (eds.) Plant Life of South-West Asia. Bot. Society of Edinburgh.
- Raven, P. 1977. The Californian flora. pp. 108-137. in: M. Barbour and J. Major (eds.) The Terrestrial of California, John Wiley & Sons.
- Raven, P.H. and Axelrod, D.I. 1978. Origin and relationships of the California flora. Univ. of California Publ. in Bot. Vol. 72. Univ. of Calif. Press.
- Robbins, W.W. 1940. Alien plants growing without cultivation in California. Calif. Agric. Exp. Sta. 677, 128 pp.
- Runemark, J. 1971. Distribution pattern in the Aegean. p. 3-14. in: Davis, P.H., Harper, P.C. and Hedge, T.C. (eds.) Plant life of south-west Asia. Bot. Soc. of Edinburgh.
- Sawyer, J.O., Thornburgh, D.A. and Griffin, J.R. 1977. Mixed evergreen forest. pp. 359-380. in: M. Barbour and J. Major (eds.). Terrestrial

- vegetation of California. John Wiley & Sons, N.Y.
- Schumacher, G. 1888. *The Jaulen*. P.E. London. 304 pp.
- Schimper, A.F.W. 1903. *Plant geography upon a physiological basis*. 1143 p. Oxford Univ. Press.
- Shmida, A. 1977. A quantitative analysis of the *Tragacanthic* vegetation of Mt. Hermon and its relation to environmental factors. Ph.D. Thesis, The Hebrew University, Jerusalem (English summary).
- Shmida, A. 1978. Remarks on the Paleo-Climate of Sinai: based on the distribution patterns of relict plants. in: *Prehistoric investigation in Gebel Maghara, Northern Sinai*. eds.: O. Bar-Yosef and L. Phillips. Kedem. No. 6. Jerusalem. pp. 36-52.
- Shmida, A. and Whittaker, R.H. 1981. Spiny Plants: An adaptation to arid climate? *Oecologia* (in press).
- Shmida, A., and Whittaker, R.H. 1981a. Pattern and Biological microsite effects in two shrub communities, Southern California. *Ecology* (in press).
- Shmida, A. 1980. The Kermes oak in the Land of Israel. *Israel Land and Nature* 6, 1, 9-1.
- Specht, R.L. 1969. A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristics of mediterranean type climates in France, California, and Southern Australia, I. Structure, morphology and succession. *Aust. J. Bot.* 17: 277-292.
- Stebbins, G.L. 1965. Colonizing species of native California flora. in: Baker, H.G. and Stebbins, G.L. (eds.) *The genetics of colonizing species*. Academic Press.
- Takhtajan, A.L. 1941. *Phytogeographical Survey of Armenia SSR*. p. 4.
- Takhtajan, A.L. 1978. *The phytogeography regions of the world*. Russian Academy of Science. Leningrad (in Russian) 176 pp.
- Trewartha, G.T. 1954. *An introduction to Climate*. McGraw-Hill, N.Y. 391 pp.
- Turrill, W.B. 1930. *The plant life of the Balkan peninsula. A phytogeographical study*. Oxford U.P. 490 pp.

- Vasek, F.C. and Thorne, R.T. 1977. Transmontane coniferous vegetation. p. 797-838. in: M. Barbour and J. Major (eds.) Terrestrial Vegetation of California. John Wiley & Sons, N.Y.
- Vogl, J.O., Thornburgh, D.A. and Griffin, J.R. 1972. The closed-cone pines and cypresses. pp. 295-358. in: Barbour, M. and J. Major (eds.) Terrestrial Vegetation of California, John Wiley & Sons, N.Y.
- Wells, P.S. 1969. The relation between mode of reproduction and extent of speciation in woody genera of California chaparral. *Evo.* 23: 264-267.
- Whittaker, R.H. 1954. The ecology of serpentine soils. IV. The vegetation response to serpentine soils. *Eco.* 35: 275-288.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30: 279-338.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2nd Ed. 384 pp. MacMillan.
- Whittaker, R.H., W.A. Niering and M.D. Crisp. 1979. Structure, pattern and diversity of a mallee community in New South Wales. *Vegetatio*, 39: 65-76.
- Zinke, P.L. 1973. Analogies between the soil and vegetation types of Italy, Greece and California, pp. 61-80. in: Casteri Di F. and H. Mooney (eds.) *Mediterranean type Ecosystems*. Springer-Verlag, N.Y.
- Zohary, M. 1962. *Plant Life of Palestine - Isear and Joedan*. The Ronald Press, N.Y. 262 pp.
- Zohary, M. 1960. The maquis of *Quercus calliprinos* in Israel and Jordan. *Bull. Res. Council of Israel* 9D: 51-72.
- Zohary, M. 1973. *Geobotanical Foundation of the Middle-East*. Gustav-Fischer Verlag. 737 pp.
- Zohary, M. and Orshan, G. 1965. The maquis of *Ceratonia siliqua* in Israel. *Vegetatio* 8: 285-297.
- Shmida, A. and Whittaker R.H. 1981b. Growth forms and diversity trends between the mediterranean and the desert in Israel and California (Manuscript).