



האוניברסיטה העברית בירושלים
המחלקה לבוטניקה

החברה להגנת הטבע



ביוגיאוגרפיה של צומח המדבריות

אבי שמידע

נוסח עברי: הגר לשנר

עורך: גד פולק

החוברת מבוססת על המאמר:

Shmida, A. 1985. Biogeography of the Desert Flora. in: Evenari, M., Noy-Meir, I. and Goodall, D. (eds). Ecosystems of the World, vol 12. Hot Deserts and Arid Shrublands. Elsevier Scientific Pub. Amsterdam.

רתם

כתב עת לנושאי שדה בוטניים בארץ ישראל

מס' 27, סיון תשמ"ח, יוני 1988

עורכים: גד פולק ואבי שמידע

מערכת: עזריה אלון, אמוץ דפני, יעקב כח, מרדכי כסלו

שער קדמי

מדבר למחצה ליד לאס-וגאס בדרום נוואדה, ארה"ב.
הצומח הוא מדברי למחצה ומאופיין על ידי עושר רב של צורות חיים: קקטוסים (צמחים בשרניים ממשפחת הצבריים - Cactaceae), צמחי שושנת ממשפחת האגבילים (Agavaceae), בני שיח וצמחים חד-שנתיים. צומח זה שולט במדבריות סונורה ומואבי במערב ארה"ב, שבהם כמות המשקעים עולה על 200 מ"מ בשנה. הגשמים יורדים בחורף ולעתים גם בקיץ. ברקע נראים הרי צ'רלסטון המזדקרים מעל לאס וגאס. מופיע בהם חיגור אופייני להרים במדבר:

1. צומח מדברי - במישורים.
 2. יער ערבה של ערערים.
 3. יער מחטני יובשני.
 4. חגורה סוב-אלפינית. בגבול היער גדלים אורנים.
- מרבדי הפריחה הורודים הנראים בתמונה הם של מין צמח חד-שנתי מהסוג *Encelia* (משפ' Hydrophyllaceae).
צילם: אבי שמידע.

שער אחורי

אהל מגושם *Mesembryanthemum nodiflorum*

צמח חד-שנתי בשרני בעל תפוצה מדברית נרחבת הכוללת את הסהרה, חצי האי ערב, מדבריות המזרח התיכון וערבות ספרד. תפוצתו מתפשטת עד דרום-אפריקה.
מוצא הסוג והמשפחה כולה (חיידיים - Aizoaceae) בדרום אפריקה. המשפחה מונה 2,700 מינים שמרכז תפוצתם אף הוא בדרום אפריקה.
אהל מגושם הינו דוגמה לצמח סוקולנטי בעל מסלול פוטוסנתטי CAM. בתנאים טובים הוא צמח C₃ ואז צמיחתו מהירה. בסוף עונת הגידול ובתנאי יובש הוא מתפקד כצמח CAM.
צילם: אבי שמידע.

הפקה: סברינה קורנבליט

הבאה לדפוס: שלמה מלמד

סמינר. א. ביוגיאוגרפיה א' קורס חקרו 1988 רתם ד

עמוד

תוכן העניינים

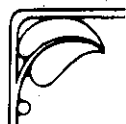
1. מבוא
2. הגדרתן של אקוסיסטמות מדבריות
3. טיפוס הצומח של מדבר ומדבר למחצה
4. הסיבות לצחיחות והשלכותיהן על תולדות הצמחייה המדברית וגורמי הסביבה
5. מדבריות חצי הכדור הצפוני – השוואה
6. מדבריות חצי הכדור הדרומי – השוואה
7. כללים ביוגיאוגרפיים הקשורים באזורים צחיחים ובצמחיית מדבר
8. נוחות בית הגידול
9. מגוון
10. חוקים אקווגיאוגרפיים
11. חוקים אקואבולוציוניים
12. צמחיית המדבר
13. אזורים פיטוגיאוגרפיים (פלוריסטיים) עיקריים של האזורים הצחיחים
14. מקומה של צמחיית המדבר ברצף הטרופיי-ממוזג העולמי
15. הפלורה המדברית
16. המשפחות העיקריות השולטות במדבריות
17. משפחות עם סוגים משותפים למדבריות שונים
18. מינים משותפים לאזורי מדבר שונים
19. הסוגים השולטים בצמחייה צחיחנית
20. דמיון פלוריסטי בין אזורי מדבר
21. טקסונים רליקטים ואנדמיים במדבריות
22. ההיפותזה של מעגל ההתפתחות של הטקסון, היחס שלה לבתיגידול חוליים-מלוחים
23. ופלורה חופית צחיחה
24. גישה אינטגרטיבית
25. מבוא
26. היסטוריה גיאולוגית של סביבות צחיחות
27. שאלת עתידותה של צמחיית המדבר

60

71

83

רשימת הספרות



ב"רתם" מתפרסמים מאמרים מקוריים על ביולוגיה של צמחי הארץ, תפוצה, טקסונומיה, אקולוגיה, פיטוגיאוגרפיה, פולקלור ושימושים.

מחברים המעוניינים לפרסם את מאמריהם ב"רתם" יפנו למרכז רת"ם בב"ס שדה הר גילה, או למחלקת ההוצאה לאור של החברה להגנת הטבע, רח' השפלה 4, תל-אביב (עבור עלון "רתם").



"רתם" מופיע 4 פעמים בשנה. ניתן לרכוש את העלון בחנויות החברה להגנת הטבע, כמו כן נשלח העלון למנויים, על בסיס שנתי. פרטים נוספים ניתן לקבל במרכז רת"ם, ב"ס שדה הר גילה, ד.נ. צפון יהודה 90907.



רת"ם - רשת תצפיות ומידע לצמחי ארץ ישראל



רת"ם הוא מרכז מידע בוטני שהוקם בשנת תש"מ (1979) על-ידי החברה להגנת הטבע והמחלקה לבוטניקה באוניברסיטה העברית בירושלים. מרכז רת"ם נמצא בבניין שדה הר גילה. המטרות העיקריות של רת"ם הן:

1. איסוף מידע על צמחי הארץ - תפוצה ופנוולוגיה (מועד פריחה, הבשלת פירות וזרעים וכד').
 2. מתן מידע בוטני לגורמי שמירת הטבע בארץ במגמה להגן על מיני צמחים נדירים ועל בת-גידול מיוחדים.
 3. הגברת המודעות והקשר לצמחיות הארץ בקרב ציבור חובבי הטבע בישראל.
- רת"ם פועל באמצעות נציגים בבתי-ספר וצופים אחרים הפזורים בכל רחבי הארץ. הצופים רושמים את הנתונים בכרטיסי תצפית באמצעות מחשב, והנתונים, לאחר עיבודם, עומדים לרשות כל הזקוק להם והמעוניין בהם. אחת לחודש מתקיימת השתלמות בת יומיים, בכל פעם בבית-ספר אחר. השתלמויות כוללות סיורים מקיפים ומפורטים בשטח ללימוד הצמחיה והצומח המקומיים והרצאות רקע כלליות. בהשתלמויות משתתפים נציגי רת"ם בבתי-ספר שדה, בוטנאים וחובבים מכל רחבי הארץ.
- המעוניינים להצטרף לפעילות רת"ם יפנו אל מרכז רת"ם, בניין שדה הר גילה ד.נ. צפון יהודה 90907.

פעילויות ופרויקטים המבוצעים על-ידי רת"ם

1. ריכוז התצפיות על צמחי ארץ ישראל, קליטתן, אירגוןן ואיסוף המידע שנאסף.
2. פרויקט המינים הנדירים - רישום כל המינים הנדירים והמינים שבסכנת הכחדה בארץ ישראל. קיטלוגם על-פי העשבייה, הכנת רשימות כלליות ואזוריות של המינים הנדירים וחילופש צמחים נדירים על-פי הרשימות.
3. חלקות מעקב - חלקות הממוקמות ליד בתי-ספר שדה, שבהן מתבצע דיגום רב-שנתי צמחי ארץ ישראל. האוסף מצוי בבניין שדה הר גילה.
4. אוסף תצוגה ולימוד - הקמת אוספי קוצים, שלדי צמחים יבשים ויחידות תפוצה של צמחי ארץ ישראל. האוסף מצוי בבניין שדה הר גילה.
5. עלון "רתם" - כתב עת לנושאי שדה בוטניים בארץ ישראל.
6. הדרכות בוטניות למדריכי החברה.
7. טיולי פריחה לחברי החברה להגנת הטבע, בשיתוף עם מחלקת הטיולים.

ד"ר אבי שמידע - מנהל רת"ם

אילנה אלמוג - מזכירת רת"ם

עופר כהן - הדרכה ותקשורת עם נציגי רת"ם, סקרי צומח

ד"ר גד פולק - עלון "רתם"

ביוגיאוגרפיה של צומח המדבריות

ח' כ"ב תש"ח

1. מבוא

עקרון חשוב בביוגיאוגרפיה היא הקונברגנציה (דמיון בתכונות, שאינו נובע מקרבה גנטית) של תצורות הצומח (Formations) וצורות החיים (Life-forms) כתגובה לאקלים בלבשות שונות. עקרון זה, שפותח בעבודותיהם המצוינות של גיאובוטנאים דנים וגרמנים, שימש נושא למחקר חדש במסגרת התוכנית הביולוגית הבין-לאומית (International Biological Program) בארצות-הברית, שנערך על-ידי Orians ו-Solbrig (1977), ו-Mooney ו-Gody (1978) ואחרים. מחקרים רבים אחרים מצביעים על הקשר בין גורמים סביבתיים לבין התאמות של צורות חיים שונות באזורים צחיחים (Schimper, 1903; Brown, 1968; Evenari et al., 1971; Went, 1971; Walter, 1977; Lange et al., 1975; Petrov, 1976; Orians and Solbrig, 1977).

ככלל, עבודות אלו מדגישות את ההתאמות הדומות של צמחים ובעלי-חיים במדבריות שונים, אך מתעלמות מההבדלים הקיימים ביניהם.

הקונברגנציה בתגובה לאקלים תתבטא בכך, שבתנאי סביבה דומים, יש לצפות להתאמות דומות ולצורות הסתגלות דומות (כגון צורות חיים, תכונות אקופיזיולוגיות ותכונות אקומורפולוגיות), למרות המוצא הסיסטמטי-פילוגנטי השונה (משפחות שונות, סדרות שונות וכו').

במאמר זה אשווה בין הצמחיות של אזורים צחיחים, המנותקים זה מזה מבחינה גיאוגרפית, כדי להראות את הדומה והשונה בין אותן תצורות צומח וצורות חיים. בהמשך יצטרפו יחד תופעות ביולוגיות, תכונות הסביבה וההיסטוריה הגיאולוגית של האזורים השונים, כדי לחשוף את התהליך האבולוציוני של האזורים המדבריים בעולם. כמו כן יוסברו תמנגנונים שיצרו את התכונות המיוחדות של כל מדבר ומדבר.

2. הגדרתן של אקוסיסטמות מדבריות

מדבר למחצה (semidesert)⁽¹⁾ - אזורים שכמות הגשם בהם היא בין 150 מ"מ ל-300-400 מ"מ בממוצע רב-שנתי.

מדבר אמיתי (true desert) - אזורים שכמות הגשם בהם היא מתחת ל-120 מ"מ בשנה.

מדבר קיצוני (extreme desert) - אזורים שבהם יורדים פחות מ-70 מ"מ גשם בשנה.

¹ ההגדרות מתאימות במיוחד לאזורים שבהם הגשמים הם גשמי חורף. במדבריות עם גשמי קיץ, או גשמים היורדים בשתי עונות, התחומים זזים מעלה או מטה.

המושג "אקוסיסטמה צחיחה" מתייחס למדבר אמיתי ולמדבר קיצוני גם יחד, בעוד שהמושג "אקוסיסטמה צחיחה למחצה" מתייחס לאזורים חצי מדבריים בלבד.

מטרת ההגדרות הללו להימנע מהמספר העצום של הגדרות הקיימות למדבריות, כפי שאפשר למצוא בספרות (לסקירה ממצה, ראה - Goodall and Perry, 1979, וכן McGinnies, 1979). נקל להגדיר אזורי אקלים על-פי המשקעים שלהם, ולגבי כמה מדבריות אלה הם הנתונים היחידים שנמדדו. Le Houerou (1970) קבע, שנתוני המשקעים האלו מתאימים דינים ודומים למדדים מסובכים יותר, כגון אלו של Thornthwait (1948) או של Koppen (1954).

תחומים אלו מתאימים גם לגבולות הגיאוכוטוניים-גיאומורפולוגיים: צומח עצי אינו גדל על-פי רוב באזורים באזורים שבהם כמות המשקעים השנתית היא פחות מ-400 מ"מ (Shmida, 1981). גבול זה הוא גם הקו ההידרולוגי של חלחול שנתי אל מי התהום. גבולות אלו מתאימים לתיאורם של המדבריות כאזורים בלא צומח עצי (Zohary, 1973). האיזוהיטה² של 120 מ"מ היא, בדרך-כלל, הגבול בין צומח ערבותי (מדברי למחצה) לצומח מדברי. בשטח מתאפלין גבול זה על-ידי ההבדל בצפיפותם של בני השיח. באזורים ערבותיים הכיסוי של צמחים מעוצים הוא 10%-50%, ואילו במדבר הכיסוי הרב-שנתי הוא פחות מ-10%.

האיזוהיטה של 70 מ"מ מתאימה באופן כללי לגבול בין צומח שטח לצומח ערוצים (Shmida, 1972) [להגדרת "צומח פזור" לעומת "צומח ערוצי" ראה Monod (1954) Zohary (1973)]. יש לציין, שגורמים קרקעיים מקומיים משנים את הגבול הזה במידה ניכרת (Danin et al., 1975). באזורים שבהם הגשמים הם גשמי חורף, לא תתאפשר חקלאות של מי נגר בכמויות של פחות מ-70 מ"מ גשם בשנה (מ. אבן-ארי, בע"פ, 1981).

הגבולות המובאים כאן, בין שלוש דרגות הצחיחות, תואמים יפה את ההגדרות של Meigs לאזורי אקלים צחיחים וצחיחים למחצה. לפיכך, המפה (איור 1. ראה גם McGinnies et al., 1968) מציגה אותן דרגות צחיחות, שהן חיוניות להבנת הדמיון והשוני באבולוציה ובהתאמות של צמחי מדבר באזורים שונים בעולם.

טיפוסי הצומח של מדבר ומדבר למחצה

כאשר משווים אקוסיסטמות מיבשות שונות, נגרם בלבול רב בגלל חוסר עקביות במינוח, ובגלל התייחסות שונה למושגים, כגון ערבה, מדבר, סוואנה וכו'. כדי למנוע בלבול כזה - המונחים שאשתמש בהם יוגדרו להלן (Shmida, 1981). מרבית תצורות הצומח מזהות בעיקר באמצעות צורת החיים הגבוהה ביותר בשטח (Whittaker, 1975 a). הצגה גרפית של תצורות הצומח מובאת באיורים 2 ו-3.

2 איזוהיטה - הקו המחבר את כל המקומות בעלי כמות משקעים זהה.

ערבה - (ערבת שיחים) תצורה הנשלטת על-ידי בני שיח, המכסים יותר מ-10% מהשטח (על-פי רוב 10%-30%). עשבים רב-שנתיים, או קקטוסים, גדלים בין בני השיח, אבל אינם שולטים.

מדבר אמיתי (true desert) - תצורה שבה כיסוי הצומח הרב-שנתי קטן מ-10%. בדרך-כלל שולטים בתצורה בני שיח או שיחים מעטים. בעונה הגשומה מכסה את השטח שפע של חד-שנתיים. הכיסוי הכללי, גם בשנים טובות, הוא פחות מ-50%.

מדבר ערוצי (Contractile desert) - תצורה שבה הצומח הרב-שנתי מתרכז בערוצים בלבד. בשנים טובות, כאשר המשקעים מרובים יחסית, יגדל צומח חד-שנתי גם על המדרונות ובמישורי החמדה שבין הערוצים.

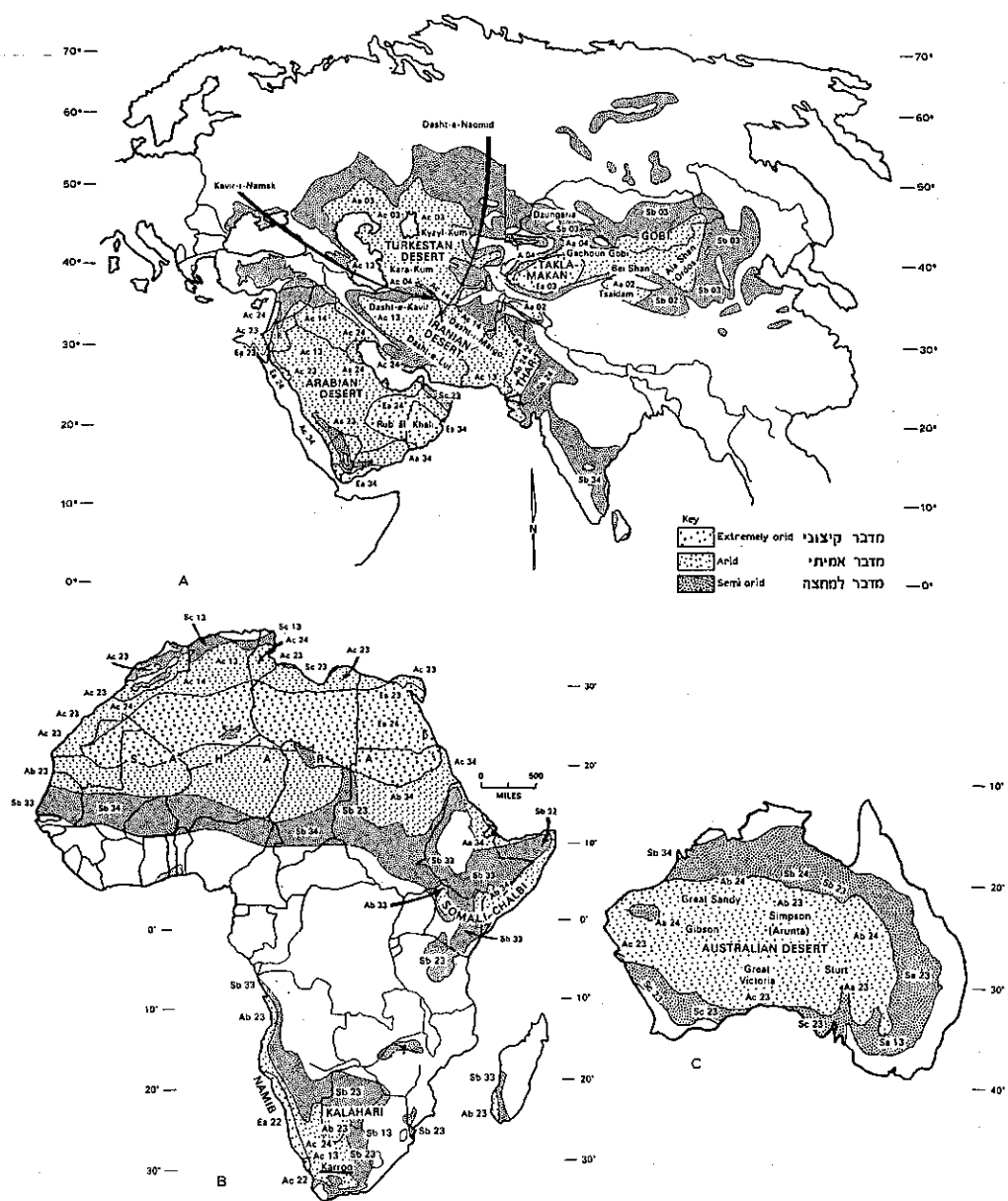
ערבת עשב (Grassland) - צומח חצי מדברי, הנשלט על-ידי דגניים רב-שנתיים. ערבת העשב כוללת את אזורי "הכרים הדוקרניים"³ של דגניים, שבספר המדבר האוסטרלי.

צומח עצי (עצים ושיחים שגובהם יותר מ-1 מ') נעדר על-פי רוב מכל שלוש התצורות האחרונות. עצים אינם יכולים לגדול במשטרי המים של תצורות אלו. אמנם עצים ושיחים גדלים אפילו במדבריות קיצוניים, אך הם מוגבלים שם לערוצי ואדיות. כאשר מוצאים את העצים בשורות לאורך קרקעית הערוץ, נקראת צורה זו לעתים "יער שדרה"⁴ (Zohary, 1973).

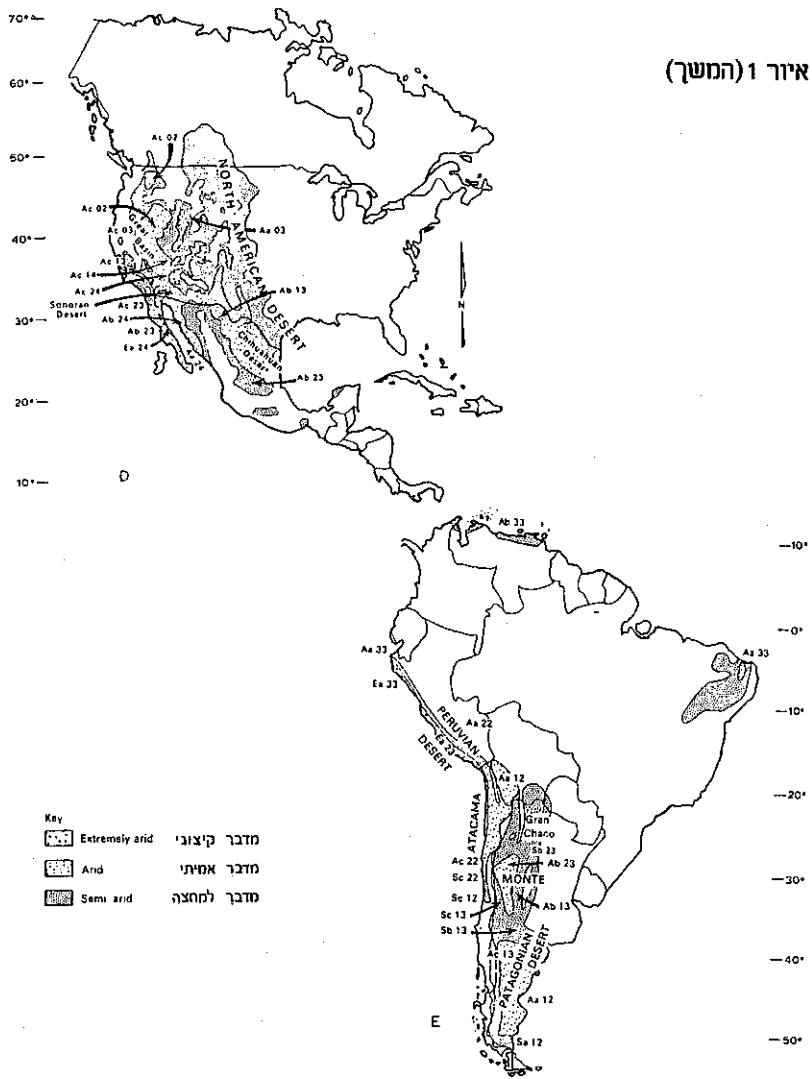
שיחיה⁵ - תצורה הנשלטת על-ידי שיחים (גבוהים מ-0.5 מ' ונמוכים מ-2 מ'), המכסים יותר מ-30% מהשטח. לעתים השיחים דלילים יותר, בצפיפות של 3%-30% כיסוי, ואז נגדיר צורה זו כ"בתת שיחים פתוחה" (=צאפראל מדברי; Barbour and Major 1977). השיחים יכולים להיות ירוקי-עד או נשירים. אם מרבית השיחים הם רחבי עלים וירוקי-עד, התצורה תיקרא "חורש ים-תיכוני" [Mallee, Maquis, Mattoral, Chaparral וכו']. ראה - (Shmida (1981); di Castri et. al. (1981)). אם השיחים הם צרי עלים וירוקי-עד, תיקרא התצורה "שיחית אברש" (Specht, 1979). אם השיחים הם נשירי קיץ (נשירי יובש), או נשירים חלקית בקיץ, תהיה התצורה בעלת שמות רבים, שאינם מוגדרים היטב⁶. כאשר השיחים הם נשירי קור, יהיה שמה של התצורה - Shibeliek (Turrill, 1929).

יער פארק - תצורה עציית פתוחה עם עצים (ולעתים עם שיחים) שגובהם עולה על 2 מ', והכיסוי של השטח הוא 20%-80%. יערות פארק לימצאו על פי-רוב באזורים ממוזגים, והם מורכבים בעיקר מעצים נשירי קור (כדוגמת אלון) או מחטניים. אם יער הפארק דליל מאוד, עם פחות מ-20% כיסוי, הוא ייקרא "יער פארק פתוח".

Tussock	3
Gallery Forest	4
Shrubland	5
Thicket, Scrub וכו'.	6



איור 1.
 סיווג הסביבות הצחיחות למדבר למחצה, מדבר אמיתי ומדבר קיצוני (Meigs, 1953),
 ותפוצתן באזורים הצחיחים בעולם.



באורים לאיור 1:

החלוקה על-פי Meigs: E = צחיח ביותר; A = צחיח; S = צחיח למחצה; a = אין עונת גשמים עיקרית; b = גשמי קיץ; c = גשמי חורף. הסלפיה הראשונה מליצגת את הטמפרטורה הממוצעת של החודש הקר ביותר בשנה; הסלפיה השנייה מליצגת את הטמפרטורה הממוצעת של החודש החם ביותר בשנה: $0 = < 0^{\circ}\text{C}$; $1 = 1-10^{\circ}\text{C}$; $2 = 10-20^{\circ}\text{C}$; $3 = 20-30^{\circ}\text{C}$; $4 = > 30^{\circ}\text{C}$.

תצורה זו נקראת לעתים "יער ערבה"⁷ באסיה (Zohary, 1973; Walter, 1973) או "סוואנה" - בקליפורניה (Griffin, 1977).

סוואנה - תצורה עצית פתוחה של האזורים הטרופיים, שבה העצים קוצניים, על-פי רוב, ובעלי עלים קטנים מאוד. כמו כן אופיינית כאן נשירה חלקית של עלי העצים בעונת היובש. בדרך-כלל יש שכבת עשבים מתחת לעצים (בייחוד באפריקה), אבל לא תמיד (לדוגמה - מדבר סונורה באמריקה). בעולם החדש נהוגים שמות נוספים לתצורה זו.

סוקולנטים⁸ מהווים צורת היים חשובה מאוד באזורים צחיחים. כאשר הם שולטים בתצורת הצומח, יש, לדעתנו, להוסיף את התואר "סוקולנטי" למונח הנקוט - לדוגמה: בתת השיחים **הסוקולנטית של קליפורניה**, או **הסוואנה הסוקולנטית של מדבר סונורה** (Mooney, 1977; Whittaker, 1975a).

קיימות חברות צומח רבות באזורים צחיחים למחצה אשר אף לא אחת מהגדרות הנ"ל מתאימה להן. בהרבה תחכים מוצאים מעבר רציף מצורת צומח אחת למשנה, וצורות צומח אחרות שולטות בנוף (לדוגמה: קקטוסים, סוקולנטים או צמחי שושנת).

3. הסיבות לצחיחות והשלכותיהן על תולדות הצמחייה המדברית וגורמי הסביבה

אקלימים צחיחים הם תוצאה של שילוב בין גורמים גיאוגרפיים עולמיים לבין גורמים מקומיים (Logan, 1968; Flohn, 1969). הגורמים העולמיים קשורים בתנועת אוויר אטמוספירית עולמית, ולכן השפעתם זהה באזורים בעלי רוחב גיאוגרפי זהה. הגורמים המקומיים משתנים מאזור לאזור, והתפתחותם במהלך ההיסטוריה של כדור הארץ גרמה לשינויים מקומיים באקלים.

אזורי המדבריות הגדולים של העולם נוצרו בעיקר מצידורף הגורמים הבאים:

1. אנטלי ציקלונים סוב טרופיים.⁹

2. השפעת הרים ביצירת "צל גשם".

3. ריחוק רב של אזורי יבשה גדולים מהאוקיינוסים.

(Logan, 1968; Flohn, 1969; McGinnies, 1979).

התוצאה התיאורטית ביבשת אידאלית (איור 4) היא לשון מדברית, החודרת לפנים היבשת מחופה המערבי. עם הכניסה לתוך היבשת חלה סטייה מקו המשווה לכיוון הקטבים, לאזורים קרירים יותר. סטייה זו היא תוצאה של צל גשם וההתרחקות מהאוקיינוס

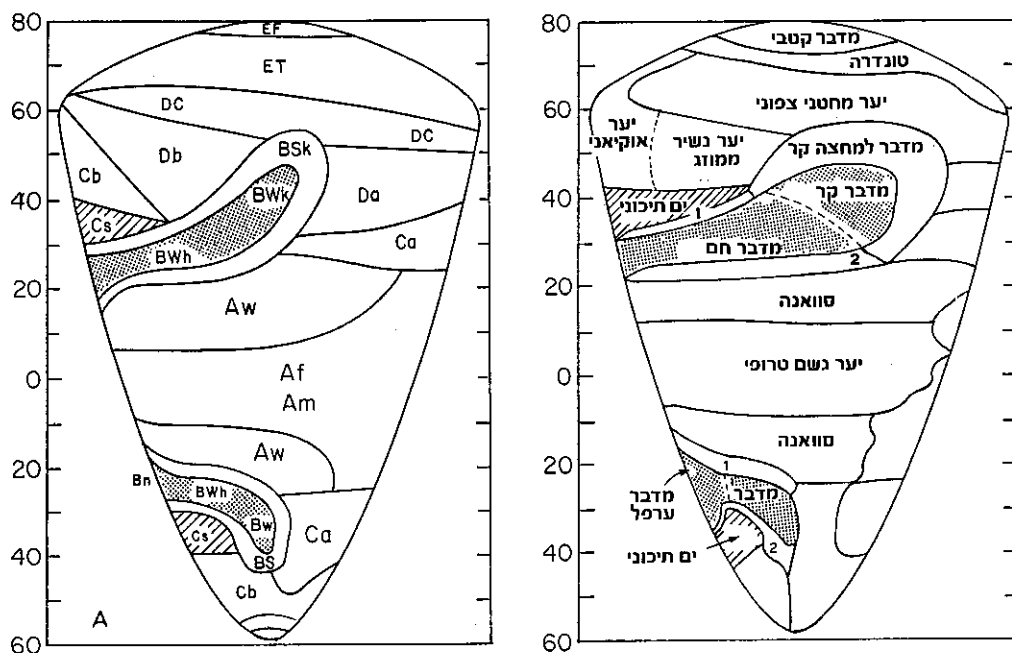
7 Steppe Forest

8 סוקולנט הוא צמח האוגר כמות גדולה של מים באבריו העל-אדמתיים (צמח בשרני).

9 אזורי לחץ אטמוספרי גבוה בתחומי רוחב גיאוגרפי 15° - 30° .

הלחץ הגבוה גורם למיעוט גשמים.

(Axelrod 1958; Walter, 1973. Landsberg, 1974; Trewartha, 1954) לבו של אזור המדבריות החמים הוא בין קווי הרוחב 20° - 25° , צפון ודרום כאחד. השוליים הצחיחים למחצה הם בין קווי הרוחב 15° ו- 30° (איורים 3 ו-4). תחום זה חופף באופן גס את אזור האנטיציקלון הסובטרופי, החוסם את חדירתו של אוויר לח לאזור. האנטיציקלונים הסובטרופיים תואמים את מיקומם הגיאוגרפי של מדבר טאר (הודו), מדבר נמיב (דרום אפריקה), מדבר אטאקאמה (צ'ילי ופרו), המדבר האוסטרלי והקצה הדרומי של מדבריות צפון אמריקה. הם גם חופפים ב-100% את מקומו של הגדול והקיצוני במדבריות העולם - המדבר הסהרו-ערבי. הם אינם תואמים את מקומם של מדבריות מרכז אסיה ומדבר פטגוניה, שהם מדבריות קרים. מרכזם של מדבריות אלו הוא סביב קו הרוחב 43° (West, 1983). גם מרבית מדבריות צפון אמריקה נמצאים מחוץ לתחום האנטיציקלונים הסובטרופיים, והם תוצאה של צל גשם מקומי (Logan, 1968).



איור 4. התרשים התיאורטי של Troll, המתאר את אזורי האקלים בעולם מעל יבשת אידיאלית. תרשים זה מפשט את הקשר בין הפיזיוגרפיה של היבשה לזרמי האוויר העיקריים בעולם. A. טיפוס אקלים B. טיפוס צומח (1=ים-תיכוני חצי מדברי; 2=סוואנה חצי מדברית). סיווג האקלימים על-פי Köppen: Af = טרופי, לח; Am = יער גשם; Aw = טרופי עם עונה יבשה; BS = צחיח למחצה או ערבה; BW = צחיח או מדבר; CS = סובטרופי עם קיץ יבש (ים-תיכוני); Ca = סובטרופי לח (קיץ חמים); Cb = ימי (קיץ קריר); Da = יבשתי לח (קיץ חמים); Db = יבשתי לח (קיץ קריר); Dd, Dc = סובארקטי; ET = טונדרה; EF = קרח עד.

מדבריות חצי הכדור הצפוני - השוואה

המכניזם האקלימי העולמי, הגורם ליצירת המדבריות הגדולים, ידוע היטב (Trewartha, 1954; Logan, 1968; McGinnies et al., 1968). סהרה, המדבר העצום המשתרע בצפון אפריקה, נוצר על-ידי אזור הלחץ הגבוה הסובטרופלי. באסיה, מלבד המדבריות הסובטרופיים (מדבריות ערב, דרום איראן ומערב הודו), יש גוש עצום של מדבריות קרים, פנים-יבשתיים. מדבריות אלו נוצרו בעיקר בשל הצירוף של מיקום גיאוגרפי מרוחק מאוד מאוקיינוסים (המקור העולמי לאוויר לח, דהיינו, גשם), וצל גשם של הרים. אזור הלחץ הגבוה הסיבירי (Floh, 1969), שמקומו מעל מרכז אסיה, חוסם כניסת אוויר לח לפנים היבשת בחורף, ושרשרת הרים גבוהות (בעיקר ההימליה) מונעות כניסת אוויר לח של המונסונים מדרום בקיץ.

עיקר המבנה הגיאוגרפי של אסיה, המחוברת בצדה המערבי לאפריקה ולאירופה, כמעט ולא השתנה מאז העידן השלישוני (Flint and Skinner, 1974). לכן אפשר להניח, שהגורמים המקומיים - שטח יבשתי ענק - מהווים גורם קבוע ביצירת המדבר המרכז-אסייתי.

על-פי הספרות (Logan, 1968; Landsberg, 1974), מדבריות צפון אמריקה הם תוצר של שני גורמים עיקריים:

הראשון - הגורמים העולמיים היוצרים את המדבריות הסובטרופיים. השני - שרשרת הרים מקומיות, היוצרות צל גשם באגן הגדול (סלירה-נבדה והרי הרוקיס), במדבר סונורה (הרי חצי האי קליפורניה וסלירה-מדרה המערבי), ובמדבר צ'יוואווה (סלירה-מדרה המערבי והמזרחי). מרבית האזורים הקרויים כפי האמריקנים "מדבר" הם, למעשה, מדבריות למחצה. את צחיחות האזורים הללו ניתן להסביר בהתחממות של גושי האוויר, שעברו את הרכסים אגב ירידתם אל האגנים הנמוכים. המדבריות האזוריים האמיתיים של צפון אמריקה הם "עמק המוות" והאזור שבצפון של מפרץ קליפורניה (מדבר יומה). שני האזורים מושפעים חזק מצל הגשם. מכיוון שהגורם הראשי ליצירת מדבריות צפון אמריקה הוא צל גשם של הרים (Logan, 1968; Axelrod, 1973), שאלת ההבדלים בין המדבריות הסובטרופיים של העולם הישן לבין מדבריות העולם החדש מסובכת ביותר: לא רק שאין מדבריות ממש - אלא מדבריות למחצה בלבד - בעולם החדש, אלא שהם אף נוצרים עקב מיקומים בצל הגשם של הרים. רכסי הרים אלו הם צעירים ביותר הסיירה נבדה ורכס חצי האי קליפורניה נוצרו בפליוקן-פלייסטוקן (Logan, 1968; Elders et al., 1972); Flint, 1974; Axelrod, 1977) וכן בהתאם לנתונים שבידינו, אקלימים מדבריים בצפון אמריקה הם חדשים בקנה מידה גיאולוגי (Axelrod, 1979).

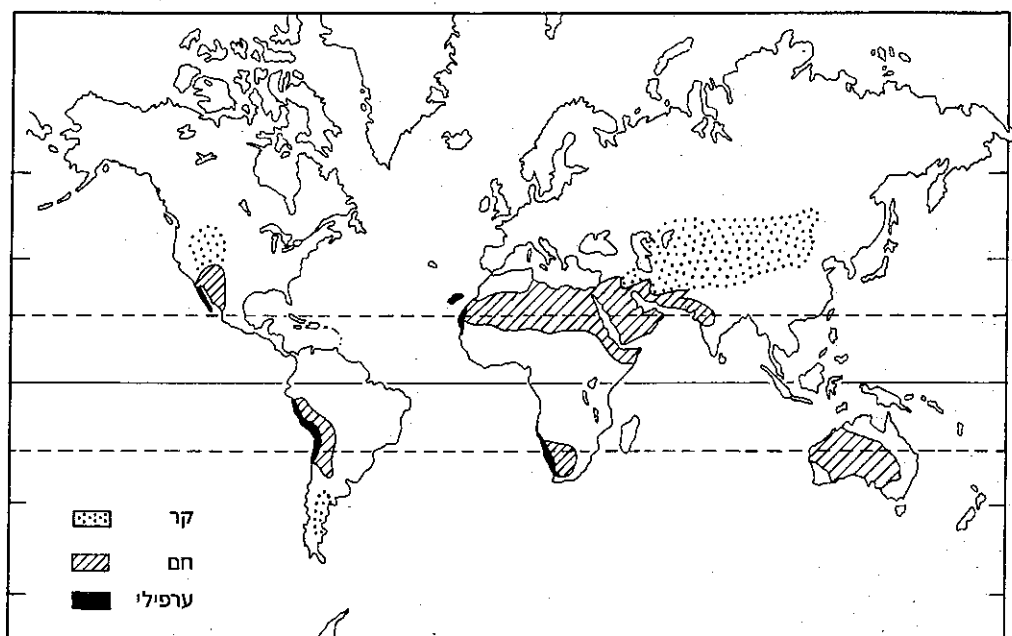
היעדרם של מדבריות סובטרופיים בעולם החדש מוסברת על-ידי ההבדלים בגיאוגרפיה של צפון אמריקה ואירואסיה, באזורי הרוחב הסובטרופיים. היבשת הצפון אמריקנית צרה ביותר בקווי רוחב אלו. לכן השפעת היבשת מועטה ביצירת גושי אוויר יציבים וקבועים. מאידך, מבנה זה מאפשר למונסונים לעבור את היבשת ממזרח למערב ולהגיע לחוף הפסיפי. בתנאים כאלו יכולים רכסי הרים ליצור "צחיחות של צל גשם" עד כדי

יצירת מדבר למחצה, אך לא אזורים נרחבים של מדבר אמיתי. האזור הסובטרופי של העולם החדש מצוי בתנאים גיאוגרפיים-אקלימיים אלו מאז המילוקן לפחות. מאפיין זה חשוב ביותר בבואנו לבדוק את האבולוציות השונות של צמחיית המדבריות בעולם החדש.

מדבריות חצי הכדור הדרומי - השוואה

מדבריות חצי הכדור הדרומי קטנים בהרבה מאלו של חצי הכדור הצפוני (ראה טבלה 1 ואיור 5), כיון ששטח היבשת בחצי הכדור הדרומי קטן משל הצפוני. דבר זה נכון במיוחד בדרום אמריקה ובדרום אפריקה, שהן צרות מאוד בתחום הרוחב הסובטרופי ולכן מאפשרות זרימת אוויר אטמוספירית דומה לזו של צפון אמריקה. בדרום אמריקה יוצרים הרי האנדים מחסום בפני הציקלונים המערביים ברוחבים הממוצעים. דבר זה משפיע על מדבריות פטגוניה ומונטה. המדבר הפטגוני הוא מדבר רום חופי, ואפשר באופן שטחי להשוותו למדבריות הרמות של מרכז אסיה (West, 1983). ההבדל ביניהם הוא, שמדבר פטגוניה הוא מדבר חופי בצל הגשם של האנדים, בעוד שמדבריות מרכז אסיה נוצרו בראש וראשונה כתוצאה מהריחוק מאוקיינוסים (מדבריות פנים-יבשתיים).

האזורים המדבריים בחופים המערביים של דרום אפריקה ודרום אמריקה הם יוצאי דופן. אלו הם מדבריות ערפל, שנוצרו כתוצאה מזרמי האוקיינוס הקרים שבקרבת החוף. תנאים דומים בחצי הכדור הצפוני שוררים רק במדבר של חצי האי הקליפורני (שהוא חלק



איור 5.
סיווג המדבריות למדבר קר, מדבר חם ומדבר ערפילי.

טבלה 1.
 השטח (במקלילי קמ"ר) והאחוז של מדבר למחצה, מדבר אמיתי ומדבר קיצוני, באזורים
 מדבריים שונים של העולם (על-פי Meigs, 1953).

מחצית היבשה	סה"כ		מדבריים קיצוניים + אמיתיים		מדבריים למחצה		מדבריים אמיתיים		מדבריים קיצוניים		
	%	שטח	%	שטח	%	שטח	%	שטח	%	שטח	
38	35	17.94	43	11.86	24	6.08	34	7.30	78	4.56	אפריקה
28	32	16.48	33	8.96	30	7.52	36	7.91	18	1.06	אסיה
1	2	1.02	1	0.17	3	0.84	1	0.17	0	0	אירופה
10	11	5.81	5	1.31	18	4.50	6	1.28	0.5	0.03	צפון אמריקה
8	8	4.39	5	1.39	14	3.50	6	1.21	3	0.17	דרום אמריקה
49	12	6.38	14	3.86	11	2.52	18	3.87	0	0	אוסטרליה
	70	33.42	88	20.72	62	13.60	86	15.38	97	5.62	העולם הישן
	30	10.20	12	2.70	38	8.00	14	2.49	3	0.20	העולם החדש

מאזור סונורה), שבו זרם החוף הקליפורני הקר יוצר מדבר ערפל קר למדי ויוצא דופן. לדגם זה של מדבר ערפל יש השלכות חשובות על התיאוריה של התפתחות קטוסים ודומיהם.

המדבריות האוסטרליים הם בעיקר מדבריות למחצה, על-פי ההגדרות המקובלות כיום. הם נוצרו מהציקלונים הסובטרופיים ומהווים את אזור המדבריות הגדול ביותר בחצי הכדור הדרומי. חשוב לציין, שהמדבריות האוסטרליים לא נוצרו כתוצאה מצל גשם של הרים. טבלה 2 מסכמת את התרומה של כל גורם סביבתי ביצירת כל אזור צחיח ואת דרגת הצחיחות באזור.

4. כללים ביוגיאוגרפיים הקשורים באזורים צחיחים ובצמחיית מדבר

בחלק זה נסכם את החוקים הביוגיאוגרפיים, המסבירים את תפוצתם של צמחים בסביבה צחיחה. כללים אלו פותחו בעיקר על-ידי האסכולה הגיאובוטנית של הגרמנים (Walter, 1971, 1973; 1963; ובע"פ; Ellenberg, 1964; Schimper, 1903), על-ידי האסכולה של ירושלים (Zohary, 1973; ובע"פ; Evenari et al., 1971) ובהאסכולה של ויטאקר (Whittaker, 1956, 1960, 1975a; ובע"פ). אנו מזכירים אותם בתחילת המבוא, כדי שהקורא יהיה מודע לאותן עובדות (מחקרים, נתונים וכו') ותופעות אשר אינן עולות בקנה אחד עם ה"מוסכמות" וה"דברים הידועים לכל אחד". כדי לפשט את ההכללות, נתייחס אל גראדיינט הצחיחות כאל גראדיינט המשקעים (איור 2), אף שברור כי ביצירת הגראדיינט מעורבים גורמים נוספים לבד מכמות המשקעים (כגון טמפרטורה, עונתיות, יכולת חיזור המשקעים וגורמי קרקע).

נוחות בית-הגידול¹⁰ (Terborgh, 1973)

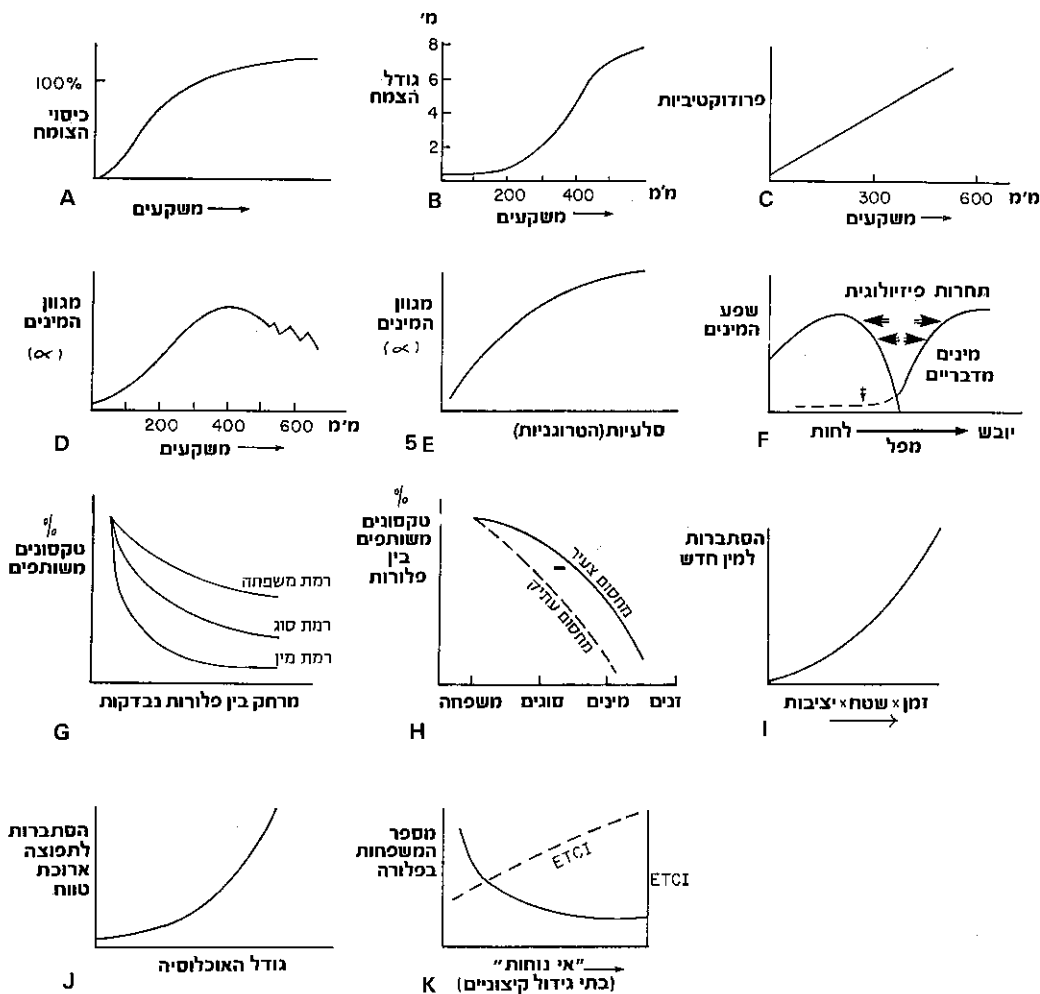
(1) קיים מתאם חיובי בין כיסוי הצומח לכמות המשקעים (Shmida, 1972, 1981; Beatley, 1976) (איור 6A). חוק זה, בצירוף חוק מס' 2 (להלן) מודגם באיור 2. ככל שעוברים מאזור היערות אל המדבר הקיצוני, נעשית הצמחייה דלילה יותר ויותר, פתוחה ונמוכה (Ellenberg, 1963; Walter, 1971).

(2) קיים מתאם חיובי בין גובה הצמחים לכמות המשקעים (איור 2, איור 6B). (Shmida, 1972; Beatley, 1974, 1976) חוק זה תופס הן לגבי מינים מסוימים במקומות שונים בגראדיינט הצחיחות, והן בקרב טקסונים וחברות שונות. ככל שבודקים רמות חלוקה גבוהות יותר (טקסונומיות ואקולוגיות) נעשה חוק זה פחות מדויק ויותר משתנה.

¹⁰ Favorability

(McGinnies et al., 1968; Zohary, 1973; Petrov, 1976 гтгтгт)

[illegible]



→ חדירה לבתי גידול יבשים

אינדקס הצימוד האקוטקסונומי = $\frac{\text{מספר המינים}}{\text{מספר המשפחות}}$ ETCI

איור 6.

הצגה סכמתית של חוקים ביוגיאוגרפיים, ההכרחיים ללימוד צומח וצמחייה מדבריים:

- הקשר בין צומח לכמות משקעים (העדפה).
- הקשר בין גודל הצמח לכמות המשקעים.
- הקשר בין פרודוקטיביות לכמות המשקעים (מתאם Walter).
- הקשר בין מגוון המינים לכמות המשקעים (חוק Whittaker).
- הקשר בין מידת הסלעיות (הטרופיות) למגוון המינים.
- "ההיפותזה של אבן-ארי" אודות הלחצים האסימטריים בתפוצה של צמחי מדבר לעומת צמחים "לחים".
- הקשר בין הדמיון הפלוריסטי למרחק הגיאוגרפי. ככל שהטקסון גבוה יותר, כן תגדל הזיקה הפלוריסטית על פני מרחק גיאוגרפי נתון.
- ההסתברות ליצירת טקסונים חדשים כפונקציה של מכפלת זמן x שטח x יציבות.
- "מתאם Simpson" בין ההסתברות להפצה למרחק רב לבין גודל האוכלוסייה של טקסון והתייחסותו לאופטימום האקלימי-גיאולוגי של הטקסון.
- ההיפותזה האקוטקסונומית - מבאה את מידת הצימוד בין קבוצות אקולוגיות לבין קבוצות טקסונומיות.

(3) חוקים מס' 1 ו-2 מצטרפים ל"מתאם ולטר" (איור 6C): פרודוקטיביות עומדת ביחס ישר וחיובי לכמות המשקעים (Walter, 1971).

מגוון

(4) "חוק ויטאקר" (איור 6D) (Shmida, 1984): מגוון מיני הצמחים (בקנה מידה עולמי), מתייחס לכמות המשקעים בגרף בעל שיא אחד באמצעו. את עושר המינים המקסימלי בחברות צמחים (α -diversity; Whittaker, 1977) נמצא באזורים חצי מדבריים שבין אקוסיסטמות מדבריות ליערות.

(5) הטרוגניות בקרקע, במיוחד סלעית, מגדילה את מגוון המינים (איור 6E) (Shmida and Wilson, 1985). הסלעים מחלקים את בית-הגידול ליותר מיקרו-נישות ומשפרים את תנאי הלחות בקרקע (Shmida and Whittaker, 1984b). הגורם השני מתייחס להיפותזה האקוגיאוגרפית של בויקו (1947, הכלל השמיני); ביחד הם מסבירים מדוע בתי-גידול סלעיים באזורים הצחיחים עשירים יותר במינים מאשר סביבתם הקרובה ומאכלסים יותר אלמנטים לחים.

(6) לגבי צמחים, בתי-גידול יציבים (מנקודת מבט אקולוגית) יש פחות מינים מאשר בתי-גידול שאינם יציבים (Whittaker, 1975b; Shmida and Whittaker, 1984a). חוק זה מתייחס במיוחד לבתי-גידול מופרעים באזורים צחיחים וצחיחים למחצה (למשל אזורי מרעה) (Naveh and Whittaker, 1980) ובתי-גידול של נגר עילי במדבריות.

חוקים אקוגיאוגרפיים

(7) "ההיפותזה של אבן-ארי" (איור 6F; Evenari et al., 1971): אלמנטים עצילים של אזורים לחים אינם מתפשטים לתוך מדבריות, בגלל מגבלות אקופיזיולוגיות-סביבתיות. אלמנטים מדבריים אינם מתפשטים אל אקוסיסטמות לחות יותר, בגלל כושר תחרות ירוד יחסית לזה של מינים מאקלים לח.

(8) "החוק האקוגיאוגרפי של בויקו" (Boyko, 1947; Dansereau, 1957): אם אלמנטים לחים יחדרו למדבר, הם יגדלו בתי-גידול לחים, במיוחד סלעים, נאות מדבר, תעלות מים, אזורי הצפה בשטפונות, ואדיות ומפנים צפוניים. אם אלמנט מדברי יחדור לאזור לא מדברי, הוא יגדל בבית-גידול דל יותר מהסביבה, במיוחד קירטון, חרסיות וחוליות.

"מתאם בויקו" משלים את "ההיפותזה של אבן-ארי" ומנסה להסביר את דגם התפוצה של אותם מינים הנמצאים הן באזור מדברי והן באזור שאינו מדברי (לדוגמה: באזור המדברי והים-תיכוני בקליפורניה ובישראל; ראה: Shmida and Whittaker, 1984b). הטבלה של ויטאקר, המצרפת רום ולחות¹¹ (Whittaker, 1956, 1960, 1975a; Whittaker and Niering, 1964) מראה כלל זה בצורה טובה, לגבי חברות.

¹¹ "eco-altitudinal-moisture chart"

9) דמיון פלוריסטי בין פלורות שונות (המבוטא על-ידי מקדם ג'אקארד)¹² עומד ביחס הפוך למרחק ביניהן. השינוי בגרף (איור 6G, 6H) הוא חד מאוד ביחס למרחקים קצרים (עד בערך 1000 ק"מ) ואז מתמתן והולך, ככל שהמרחקים גדלים.

חוקים אקאבולוציוניים

10) בקנה-מידה גדול, הסיכוי שאסטרטגיה אקולוגית חדשה, בצירוף רמה טקסונומית גבוהה (HTC)¹³, תופיע, תלוי ביחסי גומלין בין זמן לשטח (גודל האזור). (איור 6I (Shmida and Whittaker, 1979). מכאן נובע, שהסבירות להופעת HTC חדשה - למשל משפחות חדשות עם התאמות אקופיזיולוגיות מיוחדות (כגון סוקולנטיות, צמחי CAM, עמידות למלח וכו') - גבוהה יותר במדבריות נרחבים, עם היסטוריה גיאולוגית יציבה, מאשר במדבריות קטנים עם תנודות אקלימיות-היסטוריות. רעיון זה מתאים להיפותזה של דרלינגטון (1957, 1959) וטרבורג (1973). השערה זו תידון בהמשך.

11) "חוק סימפסון" (איור 6J): ההסתברות לתפוצה ארוכת טווח (LDD)¹⁴ של מינים מתקיימת כאשר למינים הללו יש אוכלוסיות גדולות מאוד (Simpson, 1952; Darlington, 1957) סימפסון מניח, שמרבית המקרים של LDD קרו בתנאי אקלים אופטימליים, כאשר האוכלוסיות של טקסון מסוים שלטו באזורי יבשה נרחבים. חוק זה מתייחס גם לעובדה, ש-LDD מעבר לאוקיינוסים או רכסי הרים הוא מכניזם חשוב, המסביר תפוצה מקוטעת של טקסונים רבים כיום.

12) ההיפותזה של צימוד אקולוגי-טקסונומי (ETC)¹⁵: ככל שתנאי הסביבה קשים יותר לצמחים, וככל שהתסמונת האקופיזיולוגית המתפתחת מורכבת יותר, כך תגדל החפיפה בין קבוצות סיסטמטיות לאקולוגיות (איור 6K). כלל זה תופס בבירור בסביבות קיצוניות, כגון מלחות או מדבריות חול, שבהם מספר מועט של משפחות שולט בכל העולם (למשל סלקים, עופריתיים ופרנקניים).

13) ההיפותזה של סטבינס: המגמה האבולוציונית העיקרית בהתפתחות צורות החיים של מכוסי הזרע היא מעצים, לשיחים, לבני שיח, לעשבים רב-שנתיים ולחד-שנתיים (Stebbins, 1974). יש מעבר כמעט בלתי הפיך מעצים לבני שיח, אף שקיימות דוגמאות מעטות בכיוון ההפוך - שנמצאו באיים (Carlquist, 1966, 1974). סטבינס הראה את האפשרות למעבר הפוך - מעשבוניים לבני שיח (Stebbins, 1972, 1974). בהמשך נראה שאפשר לייחס הרבה מהקשרים הפלוריסטיים בין מדבריות ביבשות שונות לתהליך ההפוך - מעשבים לבני שיח.

12 "Jaccard coefficient"

13 "Higher Taxonomic Categories" משפחה - סדרה וכו'.

14 Long Distance Dispersal

15 Ecological-Taxonomical Coupling

14) "ההיפותזה של וילסון" על מחזור הטקסון: אף שקיים קשר בין טקסונים גבוהים (כגון משפחה, או סוג) לבין צורות חיים או צורות צמיחה (עצים, שיחים, חד-שנתיים וכו'), צריך לזכור כי קיימת אפשרות, שברמה של סוג (או טקסון גבוה יותר) יהיה שינוי בצורת החיים או בצורת הצמיחה, במהלך האבולוציה.

שינויים באסטרטגיה אקולוגית יכולים, כמובן, לקרות באדפטציה לבית-גידול. ככל ששני בתי-גידול דומים יותר, כן גדלה ההסתברות לשינוי באסטרטגיה של טקסונים ולהתפשטות לבית-גידול סמוך (Shmida and Cohen, 1988). תופעה זו חשובה מאוד בתהליך של מעבר צמחים בין מדבר לבין חופי ים. צירוף בין היכולת למעבר בין בתי-גידול והיכולת לשנות אסטרטגיה וצורת חיים, מביא לתהליך העיקרי של מעבר וקשר בין צמחיית מדבריות ביבשות שונות, ברמה של אותם מינים או מינים ויקאריים¹⁶ (ראה איור 12) המכניזם של חוק זה הונהג כהיפותזה בעבודתו הראשונה של וילסון (1961).

ככלל, כאשר משווים בין צמחיות מלבשות שונות, מצפים למצוא קונברגנציה בתכונות אקומורפולוגיות ואקופיזיולוגיות בבתי-גידול דומים. לשוני מהותי בצורות החיים אפשר ליחס את ההסברים הבאים:

1) שני האזורים שאנו משווים שונים זה מזה באקלימם או בקרקעם כיום. עובדה זו נחשפה לאחרונה במקרים אחדים שעניינם קונברגנציה של "צומח ים-תיכוני" [Kruger, 1979] לגבי דרום אפריקה; Whittaker et al. (1979), לגבי אוסטרליה; Shmida (1981), לגבי קליפורניה וישראל; Orshan et al. (1983), לגבי צ'ילי].

2) לשני האזורים יש היסטוריה שונה, אחריה ניתן לעקוב רק באמצעות מחקר פליאוקולוגי.

3) גם אם שני האזורים הנחקרים זהים באקלימם הנוכחי ובאקלימם בעבר, יכול להיות שאסטרטגיות הגידול באזורים הסובבים כל אחד משני האזורים תהיינה שונות. כך, באמצעות השפעה של הכמות הגדולה על האבולוציה (Shmida and Cohen, 1983; Shmida and Ellner, 1985) עובר הצומח של שני האזורים בנתיבים אבולוציוניים שונים (תיעול, על-פי ודינגטון, 1975), שמביא לשני פתרונות שונים בהתפתחות צורות החיים תחת לחצים סלקטיביים דומים (McArthur, 1972). מכניזם היפותטי כזה עומד ביסוד ההנחה, בקנה-מידה קטן יותר, של אקולוגיה מתמטית (Maynard-Smith, 1976; Levin, 1980).

¹⁶ מינים דומים וקרובים מאד שמחליפים זה את זה בבתי-גידול שכנים, שונים.

5. צמחיית המדבר

אזורים פיטוגיאוגרפיים (פלוריסטיים) עיקריים של האזורים הצחיחים

בכל היבשות, להוציא אירופה, קיימים אזורי מדבר.

קל לסווג צמחיות בהתאם לגבולותיהן ביבשות שבהן הגבולות מוגדרים היטב, כגון צפון אמריקה, דרום אמריקה וכו'. התמונה נעשית הרבה פחות ברורה בחלקו הצפוני של העולם הישן, שבו המדבר הצפון אפריקאי מתחבר ישירות למדבר הערבי, הגובל במדבר האיראני, שהוא עצמו מתמשך לתוך מדבריות מרכז אסיה. ברצף העצום הזה קיים גם מעבר רציף ממדבר טרופי חם למדבר קר. האזורים הפיטוגיאוגרפיים של מדבריות העולם הישן מוגדרים באמצעות השוני הפלוריסטי ביניהם ולא באמצעות הגבולות הגיאוגרפיים.

לפי אנגלר ודרודה (1896), גוד (1964), ולטר (1973) וטכטג'אן (1978), ניתן לחלק את צמחיית העולם ל-6 ממלכות פלוריסטיות - הולארקטית, פליאוטרופית, ניאוטרופית, אוסטרלית, ממלכת הכף והממלכה האנטארקטית.

מלבד המדבר האוסטרלי והמדבר המרכז אסיאני, שאר מדבריות העולם הישן ממוקמים במעבר מממלכה אחת לשנייה (איור 7). מיקום גיאוגרפי זה משתקף גם בהרכב הפלוריסטי של האלמנטים המדבריים, המשותפים לאזורים הפלוריסטיים. במדבריות דרום אפריקה יש אלמנטים המשותפים הן לממלכת הכף והן לממלכה הפליאוטרופית. באזור הסהרו-ערבי יש אלמנטים מהממלכות הפליאוטרופית וההולארקטית. במדבריות צפון אמריקה יש אלמנטים מהממלכות ההולארקטית והניאוטרופית.

הממלכות העיקריות מתחלקות לאזורים פיטוגיאוגרפיים, בסדר הירארכי, על-פי השוני הפלוריסטי ביניהם ועל-ידי הטקסונים הגבוהים האנדמיים שלהם. על-פי גוד (1964), יש רק שלושה אזורים פיטוגיאוגרפיים המוגדרים בעיקר באמצעות הצמחייה המדברית שלהם - אזור מרכז אוסטרליה; אזור מרכז ומערב אסיה [האזור האיראנו-טוראני (Eig, 1931/1932; Zohary, 1973)] והאזור האפריקני-הודי [האזור הסהרו-סינדי לפי איג (1931/1932)].

טבלה 3 ואיור 7 מסכמים את הקשרים הפלוריסטיים העיקריים בין צמחיות המדבר לבין המשפחות העיקריות שלהן. את המדבריות השונים ניתן לחלק לאזורים הפיטוגיאוגרפיים המדבריים הבאים (איור 7):

1. האזור האוסטרלי (AU)
2. האזור הדרום אפריקאי (SAF)
3. האזור המונטה-פסגוני (P-M)
4. האזור הדרום אמריקני - צ'ילי ופרו (A)
5. אזור סונורה (SON)
6. אזור הלענות - האגן הגדול של צפון אמריקה (GB)
7. האזור האיראנו-טוראני (IT)

טבלה 3.
המשפחות העיקריות והשולטות (באותו זמן) של מספר מדבריות בעולם. (* מסמל משפחה מדברית. משפחה בעלת זיקה לאזור מסוים נרשמה בהדגש של קו. משפחה בלעדית לאזור מסוים מופיעה באותיות עבות.)

מספריות (AU) 630 (63 מאינסורדוקציה)	דרום אפריקה 740 (S.A.F.)	אירנד סודאני 623 (I.T.)	המזרח התיכון 608 (M.E.) (3 מאינסורדוקציה)	סהר SA 674	הסבר החדר 592 (H.B.) (63 מאינסורדוקציה)	אפריקה (A.M.) 632 (26 מאינסורדוקציה)	כל העולם 22,5000 מניס
מורכבים	מורכבים	דוגמים	מורכבים	דוגמים	דוגמים	מורכבים	מורכבים
23.2	20.2	13.8	14.0	11.1	15.0	19.3	11.1
אפריקאים	הינדיים	מורכבים	דוגמים	מורכבים	מורכבים	דוגמים	מורכבים
11.6	15.0	11.6	8.2	11.0	14.0	7.0	7.8
דוגמים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
11.4	8.3	10.4	7.4	10.7	6.4	6.1	7.6
פרסניים	דוגמים	אפריקאים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	דוגמים
9.2	6.4	7.9	7.4	3.2	5.6	4.9	4.0
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
5.0	5.6	7.5	5.6	3.4	4.6	4.6	3.3
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
3.2	5.2	4.6	5.4	2.8	3.2	4.1	2.6
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
3.2	4.0	4.3	4.8	2.6	2.7	4.0	2.0
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
2.4	3.3	3.0	3.8	2.3	3.4	3.1	1.8
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
2.2	2.9	2.7	3.0	2.1	2.4	2.8	1.8
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
1.9	2.7	2.4	3.0	1.8	2.3	2.4	0.7
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
1.8	2.3	1.8	1.8	1.7	1.4	1.3	1.0
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
1.6	2.0	2.6	2.6	1.4	1.4	1.0	0.1
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
1.6	1.5	2.4	2.4	1.4	1.4	0.1	1.5
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים
1.4	1.5	2.4	2.4	1.4	1.4	0.1	0.7
מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים	מורכבים

8. האזור הסודאנו-דקאני (SD)

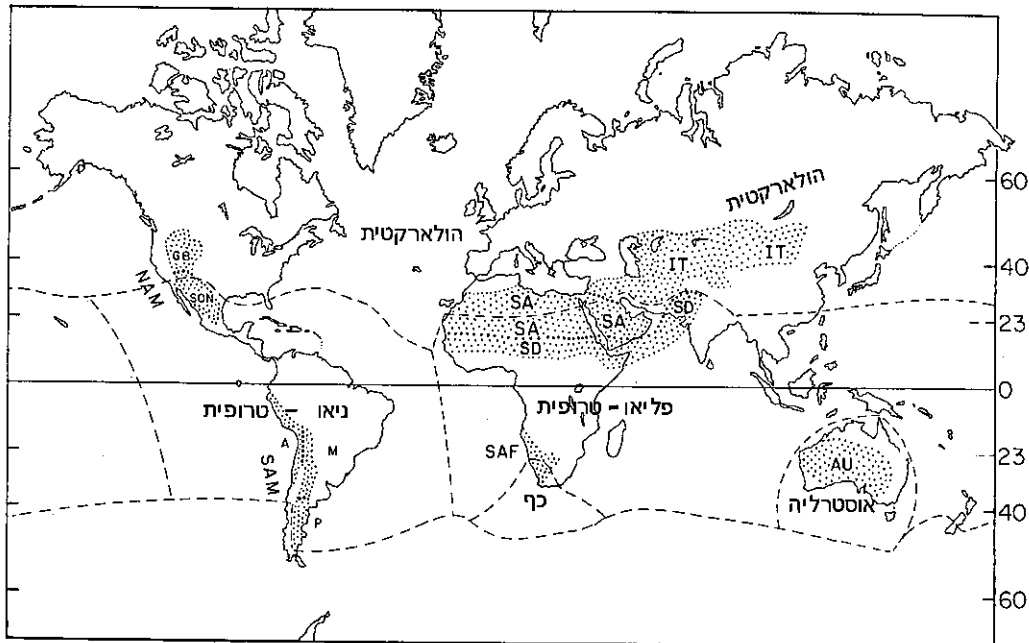
9. האזור הסהרו-ערבי (SA)

מרבית האזורים הפיטוגיאוגרפיים האלה תוארו בעבר (Burbridge, Rikli, 1943-1948; (1960; Lowe and Brown, 1973; Zohary, 1973; Takhtajan, 1978; McMahon, 1979 יש לשים לב לכמה נקודות:

בחלקו הצפוני של העולם הישן מקובל להגדיר שלושה אזורים פיטוגיאוגרפיים עיקריים (Grisebach, 1884; Eig, 1931/1932; Rikli, 1943-1948; Walter, 1971; Petrov, 1976; Weger, 1978).

1. האזור האיראנו-טוראני, הכולל את כל מדבריות מרכז אסיה ואיראן (Walter, 1973, עמ' 183).

2. המדבר הסהרו-ערבי, הכולל את המדבריות הקיצוניים של סהרה וערב.



איור 7.

האזורים הפיטוגיאוגרפיים הצחיחים של העולם. הקו השבור מייצג את גבולות 6 ממלכות הצמחייה של העולם (Engler and Drude, 1896; Walter, 1971). האיור מרגיש כי מרבית האזורים הפיטוגיאוגרפיים המדבריים נמצאים באזור המעבר בין הממלכות הממוזגות לטרופיות.

מקרא: AU = האזור האוסטרלי (Burbridge, 1960; Takhtajan, 1978); SAF = האזור הדרום אפריקני; SAM = האזור הדרום אמריקאי (P = פטגוניה, A = אטקאמה, M = מונטה); NAM = האזור הצפון אמריקאי [SON = אזור סונורה, GB = אזור האגן הגדול (אזור הלענה)]; IT = האזור האיראנו-טוראני; SA = האזור הסהרו-ערבי; SD = האזור הסודאנו-דקאני.

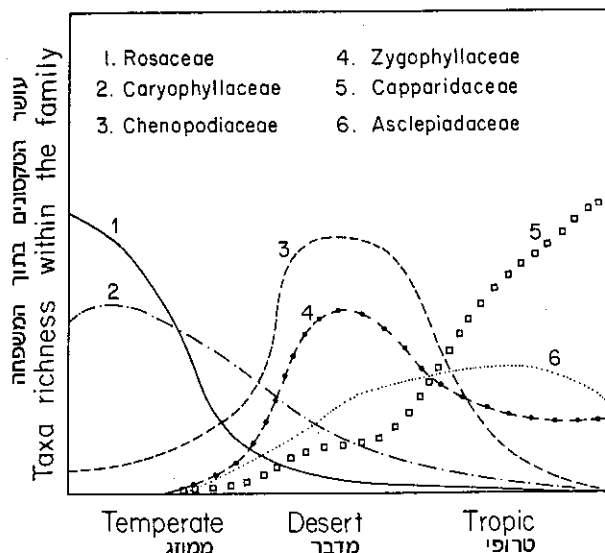
3. אזור הסאהל יחד עם המדבר ההודי (מדבר טאר), שנכלל על-ידי איג (1931/1932) באזור הסהרו-סינדי והועבר על-ידי זהרי (1973) לאזור הסודאני [האזור הסודאני-זמבזי על-פי הגדרתם של ברט (1971) וורגר (1973)]. האזור השלישי כולל את צמחית הסוואנה שמדרום לסהרה ובמדבר ההודי. בצפון אמריקה הופרדה צמחית המדבר הקר (צמחית הלענה) מצמחית המדבר החם. "צמחית הלענה" של מדבר האגן הגדול (Gronquist et al., 1972; McMahon and Wagner, 1985). שייכת לממלכה ההולארקטית, ויש לה קשר פילוגנטי קרוב לאזור האיראנו-טוראני. מאידך, הצמחיה של מדבריות סונורה וצ'הואווה מיוחדת להם ובעלת זיקה טרופית (Shreve, 1942). מבחינה פלוריסטית, מדבר מוג'אבי מהווה מעבר בין "צמחית הלענה" [הצמחיה של האגן הגדול, כפי שהוגדרה על-ידי (Shreve, 1942) וכן (Gronquist et al., 1972)], לבין הצמחיה הסונורית. כמעט ואין בו טקסונים מקומיים שהם פעילים כיום (מבחינה אבולוציונית). מאידך, עשיר מדבר מוג'אבי בטקסונים פליאואנדמיים נלווים, שנותרו בו מתקופות עתיקות (Raven and Axelrod, 1978).

מקומה של צמחית המדבר ברצף הטרופי-ממוזג העולמי

חמישה מאזורי המדבריות (אוסטרליה, דרום אפריקה, דרום אמריקה, צפון אמריקה וצפון אפריקה) ממוקמים בין אזורי האקלים היס-תיכוני לאקלים הטרופי-יובשני. על-פי רוב ישנו גראדיינט כללי מצפון לדרום (או ממערב למזרח) של העלמות הדרגתית של גשמי חורף והופעה והתגברות של גשמי קיץ (איור 5). כאשר המדבר גדול מאוד, יש אזור מדברי קיצוני באמצעו וכמעט אין חפיפה בין אזורי גשמי החורף לאזורי גשמי הקיץ (לדוגמה - מדבר סהרה). אם מרכז האזור המדברי אינו כה צחיח, תהיה חפיפה בין הציקלונים הסובטרופיים לסופות הגשם הטרופיות, כך שהמדבר יקבל הן גשמי קיץ והן גשמי חורף (לדוגמה - חלקים מאוסטרליה, דרום אפריקה ומדבר סונורה).

יש גם גראדיינט כללי של טמפרטורה בחצי הכדור הצפוני - מטמפרטורות גבוהות בדרום לטמפרטורות נמוכות יותר בצפון. גראדיינט זה הוא רציף.

יש התאמה טובה של הצמחיה לגראדיינט האמור (איור 2): אלמנטים ממוזגים נעלמים בהדרגה כלפי דרום ומוחלפים באלמנטים טרופיים. לדוגמה, אלמנטים נשירים של היער הממוזג [כגון *Fraxinus* (מילה), *Populus* (צפצפה) וכו'] נעלמים בהדרגה כלפי דרום, ואילו עצים קוצניים, זעירי-עלים¹⁷, חודרים כלפי צפון [לדוגמה - *Acacia* (שיטה), *Balanites* (זקום), *Bursera*, *Commiphora* (מור), *Prosopis* (לינבוט) וכו']. דגם זה בולט במיוחד במדבר הסהרו-ערבי - (איור 8): ככל שנפנה דרומה נעלמות בהדרגה משפחות ממוזגות, כגון *Apiaceae* (סוככיים), *Brassicaceae* (מצליבים), *Linaceae* (פשתיים), *Ranunculaceae* (נוריתיים) ו-*Rosaceae* (ורדניים), ואילו



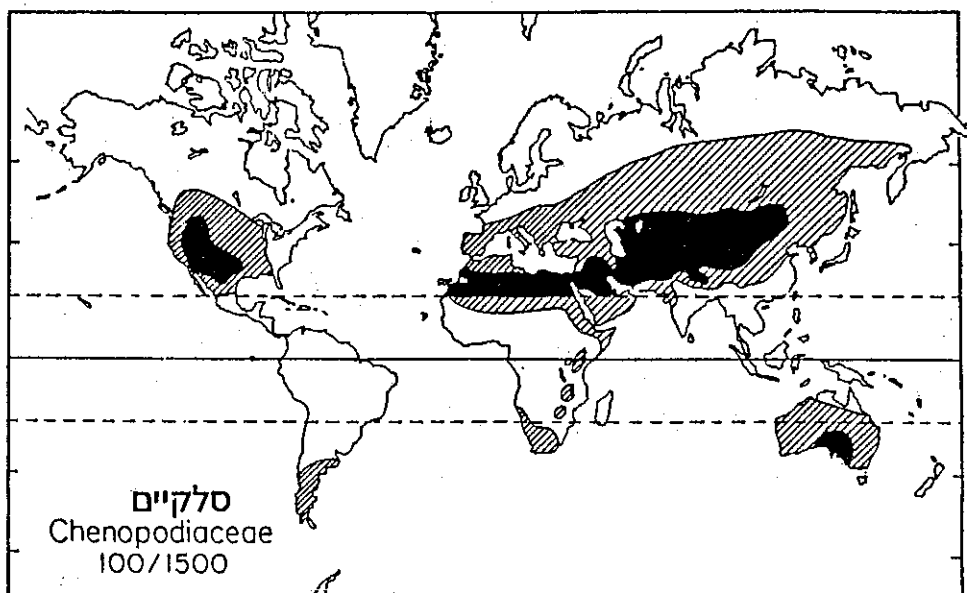
1. ורדיים
2. צמרניים
3. סלקיים
4. זוגניים
5. צלניים
6. אסקליים

איור 8.
מספר המינים של משפחות מילצגות לאורך הרצף הגיאוגרפי מאקלים ממוזג/ים-תיכוני דרך מדבר סובטרופי ועד לאקלים טרופי (על-פי Ozenda, 1977).

משפחות טרופיות, כגון Asclepiadaceae (אסקליים), Cucubritaceae (דלועיים) ו-Euphorbiaceae (חלבוביים) מופיעות בהדרגה ואף מתגברות. ישנן שתי משפחות בלבד, שמספר המינים שלהן גדול במדבר יותר מאשר באזורים הפחות צחיחים: Chenopodiaceae (סלקיים) ו-Zygophyllaceae (זוגניים) (איורים 9 ו-10).

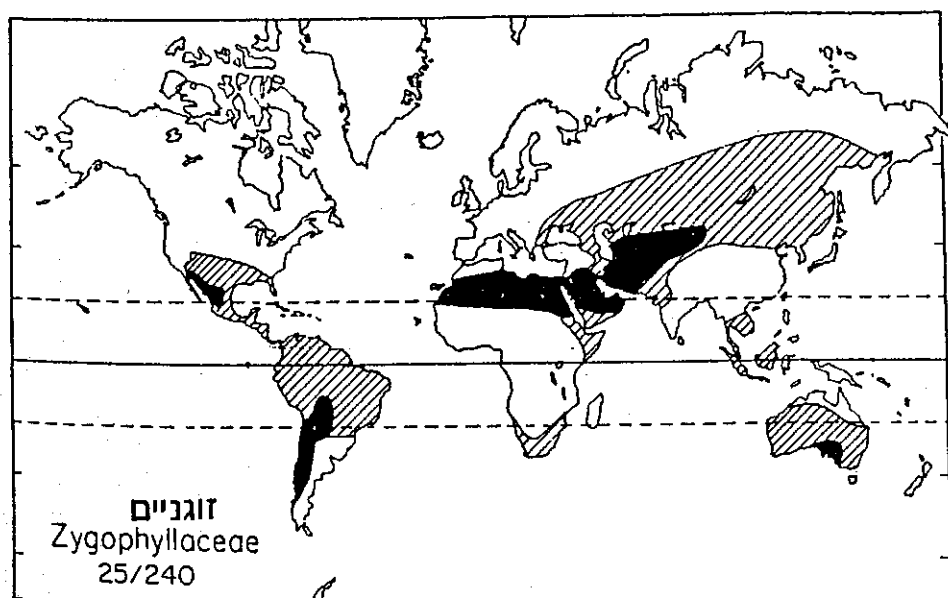
יש מידה רבה של דמיון בין טיפוס הצומח המחליפים אחד את השני לאורך הגראדינט מאקלים ים-תיכוני לאקלים מדברי קיצוני (Grisebach, 1884; Schimper, 1903; Walter, 1971): מחורש צפוף בצד הממוזג של הגראדינט, הופך הצומח בהדרגה לפתוח יותר, נמוך ופזור (איור 2). הנטייה הכללית היא (Dansereau, 1957, p.113; Whittaker, 1975a, p. 85) מחורש או יער אל שיחיה פתוחה, או יער פארק, ומכאן אל מדבר למחצה, שבו בני שיח נשירים שולטים או לפחות בולטים - ואל מדבר. כלפי האקלים הטרופי מוחלפים טיפוס צומח אלו על-ידי סוואנה פתוחה, לעתים קרובות עם עצים נמוכים, קוצניים וקטני עלים, או על-ידי סבך קוצני צפוף.

רצף סכמטי זה נכון בעיקר לגבי אזורי הסהרה, דרום אפריקה, דרום אמריקה וצפון אמריקה. הוא אינו נכון לגבי אוסטרליה, שבה חברות עצים ירוקי-עד שולטות בשני קצות הרצף (Moore and Perry, 1970; Beard, 1977; Williams, 1982). באסיה מוחלפת הסוואנה נשירת-היובש של החלק הדרומי (מדבר טאר) ביער ערבה נשיר-קור (shibeliek=) בצד הצפוני (המדבר האיראנו-טוראני), ולא בחורש ירוק-עד.



איור 9.

מפת תפוצה של משפחת הסלקיים (100 סוגים, 1500 מינים). המשפחה רחבת התפוצה ביותר והאופיינית ביותר לבת-גידול מלוחים ומדבריות ברחבי העולם. אחת משתי המשפחות היחידות, שמרכזי התפוצה (הכתמים השחורים) שלהן במדבר.



איור 10.

מפת תפוצה של משפחת הזוגניים (25 סוגים, 240 מינים). אחת מהמשפחות המדבריות הקוסמופוליטיות האופייניות. זוהי המשפחה השנייה שמרכז התפוצה שלה (כתמים שחורים) באזורים הצחיחים.

במהלך המאה האחרונה הוקדשה תשומת לב מרובה לבעיה של קונברגנציה ביולוגית באזורים צחיחים (ראה - Gody and Mooney, 1978; 1977; Goodall and Perry, 1979 - Orians and Solbrig, אולם מחקרים מעטים ביותר ניתחו את הקשרים הפלוריסטיים והדמיון הקיימים בין אזורי מדבר (Iljin, 1958; Zohary, 1973, p. 327; Popov, 1927; Takhtajan, 1969). באמצעות השוואה בין צמחיות של מדבריות אפשר להגדיר שתי קבוצות פלוריסטיות (טבלאות 4 ו-5):

- 1) קבוצה של טקסונים (משפחות וסוגים), שתפוצתם משתרעת על יותר מאזור מדברי אחד. טקסונים אלו ייקראו "אלמנטים מדבריים משותפים".
- 2) קבוצה של טקסונים הנמצאים באזור מדברי עיקרי אחד (אנדמיים). טקסונים אלו ייקראו "אלמנטים מדבריים מקומיים". מקורם של אותם "אלמנטים מדבריים מקומיים" הוא לרוב ממאגר פלוריסטי לא צחיח, מהאזורים שבקרבת המדבר.

המשפחות העיקריות השולטות במדבריות

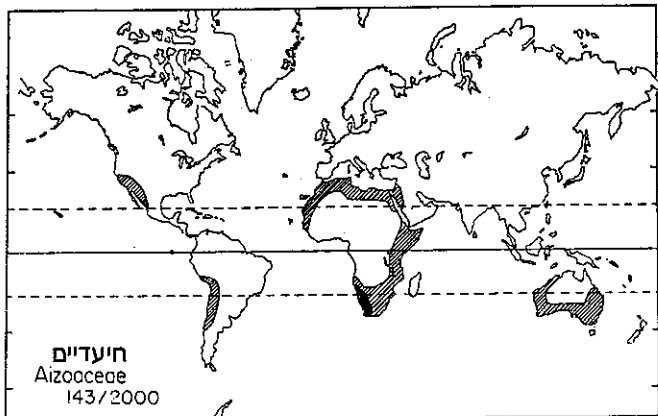
טבלה 3 מביאה סיכום של עשר המשפחות השולטות באזורי מדבר שונים. שלוש המשפחות הנפוצות ביותר בעולם (מורכבים, פרפרניים ודגניים) הן בין המשפחות השולטות במדבר (המשפחה הגדולה היחידה שאינה שולטת במדבר היא סחלביים). אך בעוד שלפרפרניים ולדגניים יש אלמנטים מדבריים משותפים במדבריות שביבשות שונות, הרי שלמורכבים כמעט אין אלמנטים מדבריים משותפים (למעט לענה וסביון).

מתוך טבלה 3 ראו להדגיש את הנקודות הבאות:

- 1) הסלקיים היא המשפחה החשובה ביותר בצמחיית מדבר (איור 9). מבחינת הכיסוי זוהי המשפחה הנפוצה ביותר באזור האיראנו-טוראני, וכן היא חשובה למדי בסהרה ובמדבריות צפון אמריקה, אוסטרליה ודרום אמריקה. לעומת זאת היא מיוצגת בצורה דלה במדבר טאר ובדרום אפריקה. דגם תפוצה זה הוא חשוב מאוד, בבואנו לדון בהשלכות החתאמה האקולוגית ובהיסטוריה האבולוציונית של משפחה זו.
- 2) המצליבים, הציפורניים ובאופן חלקי גם הארכוביתיים, נפוצים במדבריות של הממלכה ההולארקטית. המצליבים נפוצים ביותר בסהרה, והציפורניים נפוצים יותר במדבריות מרכז אסיה (איראנו-טוראן). שתי משפחות אלו כוללות עשבוניים רבים, השולטים באזורים הממוזגים, ולכן ריבוי של מינים מתוכן במדבריות סמוכים הוא "הגיבוי". לארכוביתיים יש דגם תפוצה מיוחד. בין שני מרכזים - אחד באסיה [בעיקר הסוג Calligonum (שבטוט); Robery and Vautier, 1964] והשני בצפון אמריקה (Eriogonum). (Reveal, 1978; Eriogonum)

¹⁸ Eremaean Flora = קבוצת המינים שעיקר תפוצתם מדברית. מין או סוג כזה ייקראו אלמנט מדברי.

3) שתי משפחות נפוצות משותפות לסהרה ולדרום אפריקה - החיעדיים (איור 11) והשושניים. עובדה זו, וכך סוגים משותפים רבים (ראה טבלאות 6 ו-7), רומזים בבירור על קשר הדדי בין שני המדבריות הללו, השוכנים באותה יבשת (Werger, 1973).



איור 11.

מפת תפוצה של משפחת החיעדיים (143 סוגים, 2000 מינים). מרכזת של המשפחה במדבריות דרום אפריקה ומשם התפשטה למדבריות חמים באזורים אחרים בעולם, בעזרת המנגנון של המעגל האבולוציוני של הטקסון (ETC): יש למשפחה טקסונים משותפים בחופי יבשות אחרות, ומאלו התפתחו המינים אשר חדרו למדבריות שבפנים אותן יבשות.

4) באוסטרליה יש צמחייה מקומית מיוחדת (Raven and Axelrod, 1972; Beard, 1977) דבר זה משתקף גם בצמחיית המדבר האוסטרלי - הקזואריניים (איור 12), ההדסים וסוגים ממשפחת הפרוטאיים (Hakea, Grevillea) מיוחדים לאוסטרליה. בכמה סוגים משותפים ממשפחת הפרוטאיים מראה המדבר האוסטרלי קשר אל היסוד ה"מדברי-צחיחני" של דרום אפריקה, ובכמה סוגים משותפים מהספינדיים (Dodonea, Heterodendron) ומהרגלתיים (כגון Calandrinia), הוא מראה קשר לאמריקה.

טבלה 4. (ראה בעמודים הבאים).

רשימת הסוגים המדבריים המשותפים ליותר מיבשה אחת.

צורות חיים: An = חד-שנתי; AP = בין-שנתי; Ch = בין-שיח; Chn = בן שיח ננסי; Csf = רב-שנתי זוחל; G = גיאופיט; H = המיקרופיט; Sh = שיח (2-0.7 מ'); T = עץ (8 T₈ מ', 4 T₄ מ', 2 T₂ מ'); V = מטפס; () = רק במספר מינים קטן.
תפוצה: NAM = צפון אמריקה, SAM = דרום אמריקה, SAF = דרום אפריקה, SA = סהר-ערבי; IT = איראנו-טוראני (כל המדבריות של מרכז אסיה וקדמת אסיה); AU = אוסטרליה; [+] = מרכז תפוצה (חלש); (+) = בקושי מיוצג באזור. סוגים המסומנים בכוכב (*) הם טרופיים בעיקר ובעלי מספר מועט של מינים מדבריים. סוגים המשותפים רק לאזורים SAF-SA נתונים בטבלה 6.

בית-גידול: Sal = חופים מלוחים (חולות); () = רק במספר מינים.

צורת גידול: Br = רתמי; CD = נשיר קור; DD = נשיר יובש; FDD = נשיר יובש פקולטיבי; GS = גבעולים ירוקים; PD = נשיר חלקית; Sel = עלים סוקולנטיים; Ses = גבעולים סוקולנטיים; Spi = קוצני; R = צמח שושנת; () = רק מינים מעטים בסוג.

4 הלל (משנא) :

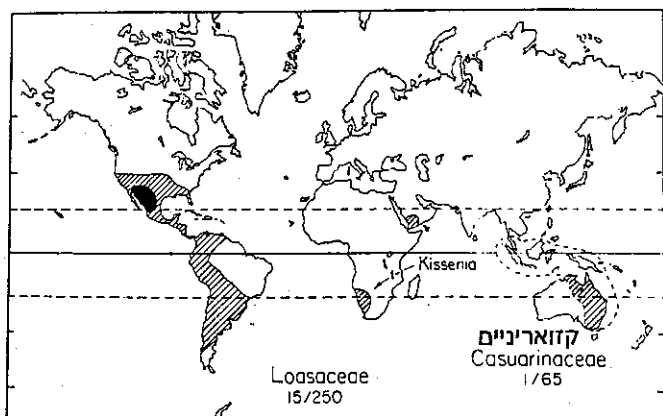
[illegible]

[illegible]

טבלה 5.
טבלת הסוגים המדבריים המשותפים לאזורי מדבר עיקריים, מחולקים לפי משפחות (* = משפחה מדברית).
מקרא C_4 = צמחי C_4 במשפחה; CAM = צמחי CAM; H = מרכז בבתי-גידול מלוחים; L = חופי, שמרכזו בחופים, Sc = סוקולנט; () = התכונה רק בחלק מהמשפחה.

הערות	כולל סוגים מרוכזים באזוריט הסרופיים		סוגים אוטוכטוניים (מקומיים)		המשפחה
	%	מספר	%	מספר	
(C_4)	15	14	22	11	דגניים
(C_4) Sc.	10.7	10	16	10	*סלקיים
	11.8	11	6.3	4	פרפרניים
(C_4) Sc.	4.3	4	6.3	4	*זוגניים
Sc L , CAM	5.4	5	7.9	5	*חיעדיים
(Sc) (CAM)	4.3	4	4.7	3	מורכבים
(Sc) , (CAM)	7.2	3	1.6	1	*אסקלפיים
Sc L , CAM	3.2	3	4.7	3	*רגלתיים
Sc L , CAM	2.1	2	3.2	2	*טבוריתיים
(Sc) , (CAM)	3.2	3	1.6	1	*חלבוביים
	2.1	2	3.2	2	צלפיים
	3.2	3	3.2	2	חלמיתיים
	3.2	3	3.2	2	זיפניים
	100	98	100	67	מס. כללי של מינים משותפים

משפחות עם שני סוגים (4): ברושיים, גרניים, ארכוביתיים, אשחריים.
משפחות עם סוג אחד (16): אלתיים, מצליבים, בודליים, חבלבליים, *שרביטניים,
פרנקניים (L,H), שפתניים, זיתיים, לחכיים, עפריתיים (H), רפלטיים, פיגמיים,
ספינדיים, סלגינליים, סולניים, אשליים (H).



איור 12.

מפת תפוצה של משפחת הקזואריניים (Casuarinaceae) (סוג אחד, 65 מינים) ומשפחת ה-Loasaceae (15 סוגים 250 מינים) כולל הסוג Kissenia.

5) למדבריות עם השפעה פלוריסטית טרופית חזקה (מדבר סונורה, מדבר טאר, מדבריות דרום אמריקה ודרום אפריקה) יש נציגים של טקסונים טרופיים, אשר עברו התאמה לסביבה חמה וצחיחה. אלו הם, לדוגמה, האסקלפיים (במיוחד בדרום אפריקה), חבלבליים ודלועים (במיוחד במדבר טאר) וכן החלמיתיים. ראוי לציין את הייצוג החשוב של משפחת הלועניתיים במדבר טאר ובדרום אפריקה.

6) הצבריים (Cactaceae) הם כמעט המשפחה היחידה, המיוחדת למדבריות צפון אמריקה ודרומה גם יחד [Ripsalis הוא סוג הקקטוס היחיד הגדל באפריקה (Axelrod and Raven, 1978) וזו מן הסתם תוצאה של הפצה למרחק רב (Thorne, 1978)]. גם הברומליים והחמציציים נפוצים, אך החמציציים אופייניים גם למדבריות דרום אפריקה.

משפחות עם סוגים המשותפים למדבריות שונים

מסוגים הגדלים במדבריות שונים (טבלאות 4 ו-5) ניתן להגיע למסקנות מעניינות. כ-28 משפחות, המונות 67 סוגים, נמצאות ביותר מאזור מדברי עיקרי אחד. מתוך אלו, 15-משפחות יש רק "סוג משותף" אחד, ל-9 משפחות יש 2 "סוגים משותפים" ול-3 משפחות יש 4 "סוגים משותפים". למשפחות הסלקיים והדגניים יש 10 "סוגים משותפים" לכל אחת - מספר יוצא דופן - ואכן משפחות אלה נפוצות במדבריות, הן מבחינת מספר המינים והן מבחינת הכיסוי.

חלק גדול מסוגי הזוגניים (איור 10) והחיעריים (איור 11) הם "סוגים משותפים". למורכבים, שהם המשפחה הנפוצה ורחבת התפוצה ביותר בעולם, יש רק 3 "סוגים משותפים", למרות כושר ההפצה העצום שלהם. ראוי לציין ש-10 המשפחות הראשונות אשר

להן "סוגים משותפים", 6 הן משפחות CAM¹⁹ (Kluge and Ting, 1978), אולם ל-3 מהנפוצות ביותר אין CAM. דבר זה בולט במיוחד בסלקים, שהיא משפחה מדברית אופיינית, עם הרבה סוקולנטים, אבל אין בה מיני CAM. נתונים אלה מתיישבים עם גורמי בית-הגידול וגורמים היסטוריים.

המשפחות המשותפות המופיעות בטבלה 5, מייצגות פה את המשפחות האופייניות והמייצגות השולטות במדבריות העולם (McCleary, 1968; Zohary, 1973; Goodall and Perry, 1979).

לכמה משפחות המיוחדות למדבריות אין "סוגים משותפים" ביבשות שונות. משפחת הארכוביתיים היא כזו. שבט השבטוט (Calligonioideae) שלה שולט במדבריות מרכז אסיה, ואילו שבט האריגוניום (Eriogonoidae) נפוץ מאוד במדבריות צפון אמריקה. ראוי לציין כי לשרביטניים אין סוגים מדבריים בחצי הכדור הדרומי (אוסטרליה, דרום אפריקה ודרום אמריקה), אף שמשפחה זו נחשבת לעתיקה ביותר (Zohary, 1973). משפחות נוספות אשר להן סוגים מדבריים לא משותפים אופייניים באזורי מדבר נפרדים הן הפיגמיים (במיוחד בדרום אפריקה ואוסטרליה), ההדסיים (הסוג Myrciaria במדבר גובי, וסוגים רבים באוסטרליה), הדלועיים [הסוג Cucumis (קישוא) בדרום אפריקה ו-Marah בצפון אמריקה], משפחת הלילניים (Abronia בצפון אמריקה ו-Commicarpus בדרום אפריקה ודרום אמריקה) ומשפחת הדקליים [Washingtonia בצפון אמריקה, Phoenix (תמר) בדרום אפריקה, Chamaerops בספרד ו-Wissmania בסומלי]. דגמים אלה, של סוגים דומים באזורים מדבריים שונים, מעידים על קשר פלוריסטי בזמנים קדומים - הצמחייה הקסרומורפית של אנגלר ודרודה (1896).

עובדה בולטת בטבלה 5 היא האחוז הגבוה של סוגים עשבוניים, הנובע גם מהשליטה של משפחת הדגניים במדבריות מסוימים, במיוחד בחוליות ובאזורים מלוחים.

טבלה 6. (ראה בעמודים הבאים).
סוגים ומינים משותפים לצמחיות דרום אפריקה (Merxmuller, 1966-1972) ולמזרח התיכון.

¹ כורוטיפ - מצוין את תפוצת הטקסון במזרח התיכון. IT = איראנו-טוראני; Med = ים-תיכוני; SA = סהרו-ערבי; SD = סודאנו-דקאני (Zohary, 1973). () = רק חלק מהסוג.
² התפוצה העיקרית היא מחוץ לדרום אפריקה והמזרח התיכון.
³ מרכז העושר הוא בדרום אפריקה.
⁴ מרכז העושר הוא באזור הים-תיכוני.

¹⁹ CAM = Crassulacean Acid Metabolism

מסלול פוטוסינתזה מיוחד שבו חל קיבוע CO₂ בחושך. נקרא על שם משפחת הטבוריתיים.

סוג משותף	השם בעברית	משפחה	מין משותף (אט יש)	כרוסטיפ ¹ במזרח התיכון
Abutilon	אבוטילון	חלמיתיים	A.fruticosum א. חשיה	SD
Acacia	שיטה	מימוזיים	A. albida ש. מלבינה	SD
			A. tortilis ש. הסוכך	SD
Acanthus ²	קוציץ	קוציציים		Med.
Aerva	לורב	ירבוזיים		(SA),SD
Agrostis ²		דגניים		Med.,(SD)
Aizoon ³	חיער	חיעדיים	A. canariensis ח. קנרי	SD
			A. ludwigii	SA
Althaea ⁴	נטופיה	חלמיתיים		IT
Anagallis	מרגנית	רקפתיים		Med.
Anchusa ⁴	לשון-פר	זיפניים		Med.,(SA-IT)
Androcymbium ³	בצלציה	שושניים		SA
Andropogon	זקניים	דגניים	A. annulatum	SD
Artemisia ²	לענה	מורכבים		IT,SA
Anticharis		לועניתיים		SD
Antirrhinum	לוע-ארי	לועניתיים		Med.
Argyrolobium		פרפרניים		
Aristida	חלה-מלען	דגניים	A. adsensionis	SD
Arthrocnemum	בן-מלח	סלקיים	A.perenne ב. רב-שנתי	A(Med,Shore)
			A. glaucum ב. מכחיל	A(Med,Shore)
Asparagus ³	אספרג	שושניים		Med.,(SA)
Asphodelus	עיריה	שושניים		Med.,(SA)
Atriplex	מלוח	סלקיים	A. halimus מ. קיפה	SA,(IT)
Balanites	זקום	זוגניים	B. aegyptiacus ז. מצרי	SD
Blepharis	ריסן	קוציציים	B. edulis ר. נאכל	SD

טבלה 6 (המשך):

סוג משוחף	חשט בעברית	משפחה	מין משוחף (אם יש)	כורוטיפ ¹ במזרח התיכון
Blumea ²	בלומאה	מורכבים	B. diffusa ב. זוחלח	SD
Boerhavia	בורהביה	לילניים		SD
Bothriochloa		דגניים		Med.
Briza	זעזועיה	דגניים		Med.
Eupleurum	צלע-שור	סוככים		Med., (SA)
Calendula	צפרני-חתול	מורכבים		Med.
Campanula ²	פעמונית	פעמוניים		SD, (Med.) SA
Capparis	צלף	צלפיים		SD
Caralluma	אצבוע	אסקלפיים		SD
Cassia	כסיה	קסאלפניים		SD
Cenchrus	קנכרוס	דגניים	C. italica כ. מדברית C. obovata C. ciliare	SD
Ceterach	דנדנה	אספלניים (שרך)		Med.
Cheilantes	שרכרך	שרכרניים (שרך)		Med.
Chenolea	כנולאה	סלקיים		SA
Citrullus	אבטיח	דלועיים		SD
Clematis ²	זלזלת	נוריתיים		Med., (cos m.)
Cleome	באשן	צלפיים		SA, (SD)
Cocculus	סהרון	סהרונים		SD
Colutea	קרקש	פרפרניים		SD-IT
Commicarpus	בלוסנית	לילניים		SD
Cordia	ערף	זיפניים	C. gharaf ע. חמדבר	SD
Corrigiola	שוכנית	צפרניים	C. littoralis ש. החוף	Med.
Cotula	קוטולה	מורכבים		(SA)
Cotyledon	טבורית	טבוריתיים		Med.

טבלה 6 (המשך):

סוג משותף	השם בעברית	משפחה	מין משותף (אם יש)	כורוטיפים במזרח התיכון
Crassula ^a	קרסולה	טבוריתיים	C. dactylon י. מצויה C. aegyptiacus	Med.
Crotalaria	קרוטלריה	פרפרניים		SD
Cymbopogon	רב-זקן	דגניים		SD
Cynanchum	חנק	אסקלפיים		
Cynodon	יבלית	דגניים		
Cynosurus	זנב-כלב	דגניים		Med.
Dactylis	צבורח	דגניים		Med.
Daemia	דמיה	אסקלפיים		SD
Danthoniopsis		דגניים		(SA-SD)
Danthonia	דנחוניה	דגניים		SA
Dianthus	צפורן	צפרניים		Med.
Dipcadi	כתריים	שושניים		SA
Diplachne	דו-מוץ	דגניים		
Echinochloa	דוחנית	דגניים		Med. (עשב רע)
Eleocharis		גמאיים		Med. (לח)
Emex	אמץ	ארכוביתיים	F. cretica F. pulverulenta פ. מאובקת	Med.
Enneapogon	ציצן	דגניים		SD
Eragrostis ^a	בן-חילץ	דגניים		Med-SA (עשב רע)
Euphorbia (Chamaesyce)	חלבולב	חלבולביים		cosm. SA SD
Fagonia	פגוניה	זוגניים		SA
Forsskaolea	פורסקלאה	טרפדיים		SA-SD
Frankenia	פרנקניה	פרנקניים		cosm., (SA, Med.)
Galium	דבקה	פואתיים		Med.
Geranium	גרניון	גרניים		Med.
Gisekia	גזיקה	חיעדיים		(SA), cosm.

טבלה 6 (המשך):

סוג משותף	השט בעברית	משפחה	מין משותף (אם יש)	כורוסטיפ ¹ במזרח והיכון
Gladiolus	סיפן	אירוסיים		Med.
Glinus	אפרורית	חיעדיים		cosm.
Gnaphalium ²	לבדנית	מורכבים		Med., (SA)
Gomphocarpus	מסמור	אסקלפיים		SD
Grewia	גרויה	טיליתיים		SD
Hedysarum	משנצה	פרפרניים		Med.
Helichrysum ²	דם המכבים	מורכבים		Med.
Heliotropium	עוקץ עקרב	זיפניים		SA, IT, Med.
Heteropogon		דגניים		SD
Hibiscus	חיביסקוס	חלמתיים	H. micranthus מ. טלגול	SD
Holcus	עדן	דגניים		Med.
Hyacinthus	יקנתון	שושניים		Med.
Hyparrhenia	זקנן	דגניים	H. hirta ז. שעיר	SD
Hypericum ²	פרע	פרעיים		Med., (cosm.)
Hyphaene	דוט	דקליים		SD
Ifloga	מחטנית	מורכבים	I. spicata מ. משוכללת	SA
Ilex ²		אקיפוליים		Med.
Indigofera		פרפרניים		SD
Iphiona	אפיונה	מורכבים		SD
Ipomoea ²	לפופית	חבלגליים		cosm.
Iris ²	אירוס	אירוסיים		Med.
Jasminum ²	יסמין	זיתניים		Med.
Kochia	קוכיה	טלקיים		SA-IT
Kohautia		פואמתיים		SD
Lactuca ²	חסה	מורכבים		SA-Med.-IT

טבלה 6 (המשך):

סוג משותף	השם בעברית	משפחה	מין משותף (אם יש)	כרוסטיפ ¹ במזרח התיכון
Lagurus	זנב ארנבת	דגניים	L. micropoides	Med.
Lasiopogon	בן ציצית	מורכבים		SA
Launaea	לוניאה	מורכבים		SH, (Med.)
Lepidium	שחלים	מצליבים		Med.
Leptochloa		דגניים	L. leysseroides	Med.
Leysera	ליזרה	מורכבים		SD
Limonium ²	עדעד	עפריתיים		cosm., (Med-AS)
Lithospermum	בלעינון	זיפניים		Med.
Loranthus	הרנוג	הרנוגיים	L. platycarpa	SD
Lotononis	לוטוניית	פרפרניים		SA-SD
Lycium	אטר	סולניים		SD-IT
Maerua	מרואה	צלפיים		SD
Malva	חלמית	חלמיתיים	M. parviflora	Med., (weed)
Matricaria	בבונו	מורכבים		Med.
Matthiola	מנתור	מצליבים		SA-Med.-IT
Mesembryanthemum	אהל	חיעדיים		SA, (Med)
Mollugo		חיעדיים	M. Forsskahlii M. nodiflorum	
Monsonia	בהק	גרניים		SD
Moringa	מורינגה	מורינגיים		SD
Nasturtium	גרגיר	מצליבים		Med., (weed)
Olea	זית	זיתיים		Med.
Oligomeris	בת רכפה	רכפתיים		SA
Ophioglossum	לשון האפעה	לשון האפעה (שרך)		Med.
Ornithogalum	נץ חלב	שושניים		Med.

טבלה 6 (המשך):

סוג משותף	השם בעברית	משפחה	מין משותף (אם יש)	כורוטיפ ⁴ במזרח החיכוך
Orobanche	עלקת	עלקתיים		Med.
Osteospermum	שלוש כנפות	מורכביות		Med.
Osyris	שבטן	טנטליים		Med. (SA)
Pancratium	חבצלת	נרקיסיים		SA, (SD)
Panicum	דוחן	דגניים		Med., (weed)
Paspalidium	פספלידיון	דגניים		SD, (Med.)
Pennisetum	זיפנוצה	דגניים		SD
Periploca	חלביב	אסקלפיים		
Peucedanum ²	אחישבת	סוככיים		Med.
Phalaris	חפורית	דגניים		Med.
Phlomis	שלהביה	שפתניים		Med.-IT
Plantago ²	לחך	לחכיים		SA-M
Pluchea ²		מורכבים		
Plumbago ²	עפרית	עפריתיים		Med.
Poa ²	סיסנית	דגניים		Med.
Polycarpaea	פרינית	צפרניים		SA
Polycarpon	רב-פרי	צפרניים		(SA-Med.), Cosm
Polygala	מרבח חלב	מרבח חלב		Med.-SA-IT
Polypogon	עבדקן	דגניים		Med.
Psoraleoa ²	שרעול	פרפרניים		Med.-IT
Ranunculus	נורית	נוריתיים		Med.
Reichardia	תמריר	מורכבים		Med.-SA
Reseda	רכפה	רכפתיים		Med.-SA
Rhus ²	אוג	אלחיים		Med.
Ricinus ²	קיקיון	חלבוביים	R. communis p. מצוי	(SD-SA)

טבלה 6 (המשך):

סוג משותף	השם בעברית	משפחה	מין משותף (אם יש)	כורוטיפ ¹ במזרח התיכון
Rubia	פואה	פואיים		Med.
Rumex	חומעה	ארכוביתיים		Med.-SA
Salicornia	פרקן	סלקיים	S. herbacea פ. עשבוני	Med.
Salsola	מלחית	סלקיים		SA-IT
Salvadora	סלואדורה	סלואדוריים	S. persica ט. פרסית	SD
Salvia	מרור	שפחניים		Med.
Scabiosa	חנית	שלמוניים		Med.
Schismus	שסיע	דגניים	S. barbatus ש. שעיר	
Scilla	בן-חצב	שושניים		Med.
Sclerochloa	יוקשן	דגניים		Med.
Sedum	צורית	טבוריתיים		Med.
Senecio ²	סביון	מורכבים	S. flavus ט. צהוב	SD
Silene	צפרנית	צפרניים		(Med.)
Sisymbrium	חודרה	מצליבים		Med.
Sisyrinchium	אחיאירוס	אירוסיים		Med.
Solanum ²	סולנוס	סולניים		Med.,SD
Sporobolus ²	מדחול	דגניים		SA-M, (salt)
Stachys	אשבל	שפחניים		Med.
Stipa ²	מלעניאל	דגניים		IT-M, (SA)
Stipagrostis	מלענן	דגניים	S. ciliata מ. ריסני S. hirtipluma מ. שעיר גלומה S. obtusa מ. קהה	SA,SD,SA SA,SD,SA SA,SD,SA
Suaeda	אוכס	סלקיים		SA,SD, (salt)
Tamarix	אשל	אשליים	T. aphylla א. הפרקים	SA
Tephrosia	טפרוסיה	פרפרניים		SD
Tetragonia		טטרגוניים		SA, (salt)

טבלה 6 (המשך):

סוג משותף	השם בעברית	משפחה	מין משותף (אט יש)	קורסיפ ¹ במזרח התיכון
Tetrapogon	ארבעוני	דגניים		SD
Thesium	חלוקה	סנסליים		(Med.)
Tragus	דקרן	דגניים		
Tribulus	קוטב	זוגניים		SD-SA
Trichodesma	צמרורה	זיפניים	T. africana ז. אפריקאית	SD
Tricholaena	בן-דוחן	דגניים		SD
Urginea	חצב	שושניים		Med. (SA)
Viscum	דבקון	הרנוביים		Med.
Ziziphus	שיזף	אשחריים		SD
Zygophyllum	זוגן	זוגניים	Z. simplex ז. פשוט	SD. (SA)

טבלה 7.

טבלת הסוגים והמינים המשותפים לדרום אפריקה ולמזרח התיכון, בהתאם לזיקתם הפיטוגיאוגרפית.

SAF = דרום אפריקה, Med = ים-תלכוני; SA = סהר-ערבי; SD = סודנו-דקאני, IT = איראנו-טוראני; Cosm. = קוסמופוליטי.

סה"כ		מינים משותפים				סוגים משותפים		האזור
		רוב-שנתיים		חד-שנתיים				
מספר	%	מספר	%	מספר	%	מספר	%	
1	3	-		1	8	42	75	SAF-Med.
8	22	3	14	5	38	17	30	SAF-SA
17	46	17	71	-		32	57	SAF-SD
7	19	1	4	6	46	1	2	SAF-(SA-SD)
-		-		-		1	2	SAF-(SD-IT)
-		-		-		1	2	SAF-IT
-		-		-		3	6	SAF-Med. - Cosm.
4	11	3	14	1	8			מלחות, רב אזורי
37	100	24	100	13	100	100	180	סה"כ

עובדה נוספת העולה מהטבלה היא, שלכל המשפחות ההלופיטיות²⁰ הטיפוסיות (השווה ל-Chapman, 1974a) יש "סוגים משותפים" ביבשות שונות (5 מתוך 10 המשפחות הראשונות, ו-8 מכלל המשפחות). יש להניח כי קשר פלוריסטי קרוב זה בין בתי-גידול מלוחים במדבריות, מעיד על יכולת טובה להפצה למרחק בין אותם אזורים מרוחקים. הצבריים (ראה איור 22) נמצאים בעולם החדש בלבד. אם נבחן אותם ברמה סיסטמטית גבוהה יותר, נראה שיש קשר של הקבלה (במובן שהגדירו - G.G. Simpson, 1960 ו-Waddington, 1975) בהופעתן של משפחות המחליפות את הצבריים של אמריקה - החיעדיים (שמרכזם בדרום אפריקה), והדידיאריים (אנדמיים למדגסקר) (איור 22). כל 3 המשפחות הן של צמחים סוקולנטיים של מדבריות למחצה, והקשר בין המשפחות, שהן קרובות זו לזו, מעיד על קשר עתיק בין צמחיות יובשניות.

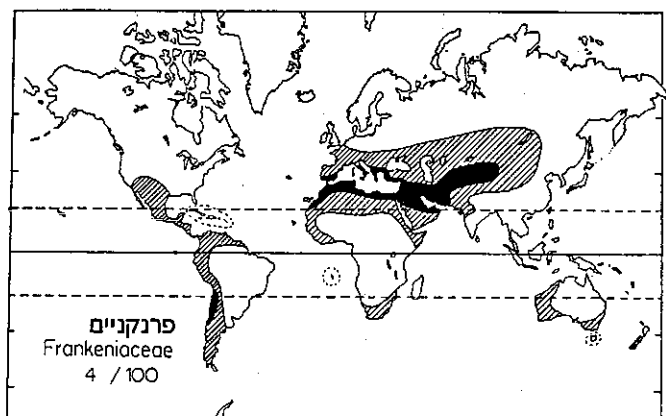
מינים משותפים של אזורי מדבר שונים

ברמת המין, הקשר בין מדבריות שונים חלש. מעט מאוד צמחי מדבר הם קוסמופוליטיים. המינים המדבריים הקוסמופוליטיים הם כולם רב-שנתיים - צמחים חד-שנתיים מיוחדים למדבר אינם רחבי תפוצה בקנה מידה עולמי²¹. מאידך, יש כמה מינים חד-שנתיים המשותפים ליותר מאזור מדברי אחד. מינים אלו אופייניים בעיקר לחופים. המינים המעטים השייכים לאזורים מדבריים אחדים הם בעלי קשר קרוב לבתי-גידול מלוחים, והם נמצאים על-פי רוב הן באזורי מדבר והן בחופים. הקבוצות הטיפוסיות הנמנות עם קטגוריה זו שייכות לחיעדיים [Aizoon (חיעד), Carpobrotus (צלקנית), Glinus (אפרורית)], לסלקיים [Arthrocnemum (בן-מלח), Salicornia (פרקן), Salsola (מלחת), Suaeda (אוכם)]; לחבלבליים [Cressa] (ערר); לפרנקניים (ראה איור 13) (Frankenia), לעופריתיים [Limonium (עדעד), Statice] ולאשליים [Tamarix (אשל)]. המינים ממשפחת הזוגניים מוגבלים בדרך-כלל לאזור מדברי אחד. יוצא דופן יחיד הוא *Nitraria shoberi* (מין של ימלוח): הוא נפוץ ממדבריות צפון אפריקה דרך כל מדבריות מרכז אסיה, והוא המין היחיד ש"קפץ" לאוסטרליה.

יש לשער כי דגם התפוצה של כמה מינים משותפים והקשר שלהם לחופים, אינם תוצאה של שרידים מרצף תפוצה קדום. דגם כזה מעיד דווקא על שלב התפצה במעגל האבולוציה של הטקסון (Shmida and Cohen, 1983; Wilson, 1961), שבו כל המינים האלו, בזמן קדום כלשהו, הרחיבו את תפוצתם באמצעות הפצה למרחק רב. אפשר להציע השערה חלופית, המסבירה מדוע יש מעט מינים משותפים, אך, יחסית, הרבה סוגים ומשפחות משותפים:

²⁰ משפחות עם צמחי מלחות וצמחי מדבריות מלוחים.

²¹ יוצאי דופן הם *Oligomeris* (בת רכפה) ו-*Plantago ovata* (לחך סגלגל), שהם כנראה גרים צעירים בעולם החדש (R.F. Thorne, מידע בע"פ ו-Shmida and Liston, 1988) שאר המינים החד-שנתיים, המשותפים לאוסטרליה ולצפון אמריקה, הובאו לאחרונה בידי האדם.



איור 13.
מפת תפוצה של משפחת הפרנקניים (4 סוגים, 100 מינים). משפחה קוסמופוליטית האופיינית לבתי-גידול מלוחים, חופיים במיוחד, בכל היבשות. מקורה כנראה באזור המזגאי (אזור המעבר בין גונדוואנה ולאוראסיה העתיקה) עם מרכז משני בדרום אמריקה.

ייתכן כי עובדה זו מעידה על צמחייה מדברית שהופרדה לפני זמן רב מבחינת השעון הגיאולוגי והלכה בדרכים אבולוציוניות שונות ביבשות השונות, כך שנוצרו טקסונים שונים, שמקורם באותו גרעין משפחתי.

עד כה התעלמנו במכוון מקבוצת המינים המשותפים לצפון אמריקה ולדרומה, ולצפון אפריקה ולדרומה. המינים מהקבוצה של מדבריות אמריקה נמצאים ביבשת זו בלבד. כל המחקרים (Bray, 1898; I. M. Johnson, 1940; Constance et al., 1963; Raven, 1963; Thorne, 1973

E.J. Sarmiento, 1972; 1973; Raven and Axelrod, 1974, 1978; קשר צעיר (בן פחות מחמישה מיליוני שנים) דרך גשר היבשה הפנמי, ודרך ביוטופים צחיחים שהיו קיימים במשך כל הפלייסטוקן (Vuilleumier, 1971; B.B. Simpson, 1976; Wells and Hunziker, 1976; Webb, 1975). אותו הסבר טוב גם לגבי המינים המשותפים וזוגות של מינים בשני אזורי המדבר של אפריקה (טבלה 6; Burt 1971): שני המדבריות נמצאים באותה יבשת, עם רצועה טרופית לחה ביניהם. בשלבים יבשים שאירעו במהלך הפלייסטוקן (Werger, 1975; Van Zinderen Bakker, 1969; Udvardy, 1978; Hamilton, 1982), היה קשר יבשתי בין שתי הצמחיות. עובדה זו יכולה להסביר את המספר הגדול יחסית של טקסונים משותפים לשני המדבריות, כגון *Aizoon canariensis* (חיעד קנרי), *Ifloga spicata* (מחטנית משובלת), *Lasiopogon muscoides* (בן-ציצית טחבני), *Leysera leyseroides* (לסרה נימית), *platycarpa* (לוטונית מדוקרנת) וכן זוגות קרובים של מינים ויקריים בסוגים *Androcymbium* (בצלציה), *Balanites* (זקום), *Blepharis* (ריסון), *Caralluma* (אצבוע), *Dipcadi* (כתריים), *Moringa* (מורינגה), *Neurada* (כפתור), *Salvadora* (סלברורה) ו-*Urginea* (חצב).

הסוגים השולטים בצמחייה צחיחנית

צמחיית מדבר מאופיינית ב-Monotypic dominance - רב-שנתיים מעטים ביותר שולטים בצמחייה על פני שטח גיאוגרפי רחב (Shmida, 1972; Noy-Meir, 1973; Zohary, 1973).

אלמנטים עצים

מתוך האלמנטים העצים (עצים ושיחים שגובהם מעל 1 מ' SH, T2, T4, T8; בטבלה 4), הקבוצה החשובה ביותר במדבריות הסובטרופיים (אוסטרליה, דרום אמריקה, דרום אפריקה, המדבר הסהר-ערבי, מדבר סונורה ומדבר טאר) הן הקטניות. הסוגים שיטה (Acacia), כסיה (Cassia), ינבוט (Prosopis), שולטים בהרבה סוואנות חצי מדבריות. הם חודרים למדבריות אמיתיים דרך ערוצי ואדיות, ביוצרים לעתים "יער שדרה". הן מיני השיטה (מלבד המינים האוסטרליים) והן מיני הינבוט הם עצים זעירי עלים ורבי גזעים. עליהם נשירים בעונות יובש (אך לא תמיד, והם גדלים מאוד מפוזר בשטח). הסוג שיטה שולט במדבריות למחצה של העולם הישן, בעוד שהסוג ינבוט מחליף אותה, באותם תנאים אקולוגיים, בעולם החדש. למיני השיטה של אוסטרליה יש פילודים²² (Went, 1971).

במדבריות למחצה של האזורים הממוזגים (האזור האיראנו-טוראני והאגן הגדול), שולט הסוג Juniperus (ערער), שעליו קשקשים. ערערים יוצרים יער ערבה (יער פתוח ביותר) עצום בערבות הקרות של המזרח-התיכון, מרכז אסיה וצפון אמריקה. המקביל האוסטרלי של הערער, מאותה משפחה, הוא Callitris, שהוא מלווה חשוב ביערות שם. קיימת אסימטריה בין המדבריות למחצה של העולם הישן לבין אלו של העולם החדש מבחינת הסוג אורן (Pinus). בעוד שבצפון אמריקה נודע לאורנים (במיוחד מקבוצת P. monophylla) תפקיד חשוב ביערות החצי מדבריים, הרי הם נעדרים לחלוטין מהמדבריות למחצה של העולם הישן. תבדל זה יש ליחס לאופי האזורים הצחיחים עצמם, כי אם לאבולוציה העצומה שעבר הסוג אורן במערבה של צפון אמריקה (Whittaker, 1961; Critchfield and Little, 1971).

מדבריות אסיה מהווים מרכז לשני סוגים גדולים, היוצרים תצורות עציות מיוחדות: הסוג שבטוט (Calligonum) (בעל כ-60 מינים במרכז אסיה) שמיניו יוצרים תלוליות גדולות באזורים חוליים, והסוג אשל (Tamarix) השולט בעיקר בתצורות של אזורים מלוחים. לשני הסוגים יש מינים מעטים באפריקה. לשבטוט יש 3 מינים בסהרה, ולאשל יש מין טבעי אחד בדרום אפריקה. ההופעה רחבת הידיים של תצורה עצית זו באסיה בלבד מיוחסת לאזורים הנרחבים של חולות עתיקים (תצורת סקסאול) ומלחות מדבריות, הקיימות כבר מן המזוזואיקון (Engler, 1908; Popov, 1927; Iljin, 1946. 1958. Takhtajan, 1969; Shmida and Whittaker, 1979).

²² Phyllod - פטוטר מורחבת והיא דמוית טרף עלה וממלאת את מקומו.

שיחים נמוכים ובני שיח

שיחים ננסיים (=Suffrutescent chamaephytes) ושיחים נמוכים (Chamaephytes) וכמה (Nanophanerophytes) הם צורות החיים הבולטות ביותר באזורים צחיחים. ככל שמתקדמים ברצף לקצה היבש, נעשית צורת החיים של הצמחים השולטים נמוכה יותר (איור 2). על-פי רוב, בתנאים חצי מדבריים, בערבות, שולטים שיחים כגון לענה (*Artemisia*) (באזור האיראנו-טוראני ובצפון אמריקה), מלוח (*Atriplex*) (באזור האיראנו-טוראני, בצפון אמריקה ובאוסטרליה), כסיה (*Cassia*) (באוסטרליה), שרביטן (*Ephedra*) (באזור האיראנו-טוראני ובצפון אמריקה), *Larrea* (צפון אמריקה ודרומה), *Mortonia* (צפון אמריקה), ורותם (*Retama*) (באזור הסהרו-ערבי).

במדבריות אמיתיים וקיצוניים (עם פחות מ-120 מ"מ גשם בשנה) שולטות חברות של שיחים ננסיים. לצמחים אלו יש גזע מעוצה קצר (על-פי רוב 5-20 ס"מ) וחלק מנופם נושר מדי שנה (Orshan, 1972). במדבריות הקיצוניים של סהרה ואסיה (האזור האיראנו-טוראני) נפוצים הסוגים *Yucca*, *Anabasis*, חמדה (*Hammada*), מלחית (*Salsola*), ואוכס (*Suaeda*) מהסלקיים, וכן פגוניה (*Fagonia*) וזוגן (*Zygophyllum*) מהזוגניים. גם לקדר (*Astragalus*) מהפרפניים ולמיני מורכבים [כגון אנוילאה (*Anvillea*), אכיליאה (*Achillea*) וכוכב (*Asteriscus*)] יש מקום חשוב במדבריות אלו.

בעולם החדש יש קבוצה שעמה נמנים סוגים ענקיים של שיחים מהמורכבים, השולטים במדבריות למחצה: הבולטים הם: *Ambrosia*²³ (40 מינים), *Baccharis* (300 מינים), *Chorizanthe* (60), *Gutierrezia* (25), *Haplopappus* (150) ו-*Viguiera* (145). כל המינים הללו נמצאים הן במדבריות צפון אמריקה והן במדבריות שבדרומה, אך אף לא אחד מהם נמצא ביבשות אחרות.

הסוג הגדול, לענה (*Artemisia*), ובמיוחד שני מינים - *A. tridentatus* בצפון אמריקה ו-לענת המדבר (*A. herba-alba*) באסיה וצפון אפריקה - שולטים על פני אלפי קילומטרים רבועים במדבריות הקרים של חצי הכדור הצפוני²⁴. זה הסוג היחיד של מורכבים, שנמצא ביותר מאשר אזור מדברי עיקרי אחד. מרכז התפוצה של הסוג (Hall and Clements, 1923; Beetle, 1960) הוא באסיה, עם מרכז משני בצפון אמריקה. הסוג לענה לא התפשט אל מדבריות חצי הכדור הדרומי. אפשר להניח שסוג זה התפתח "לאחרונה" (פליז-פליסטוקן), כאסטרטגיה אדפטיבית חדשה במדבריות מרכז אסיה. הסוג לענה הוא סוג ענק של משפחת המורכבים, שיש בו התמחות רבה. במשפחה שבה

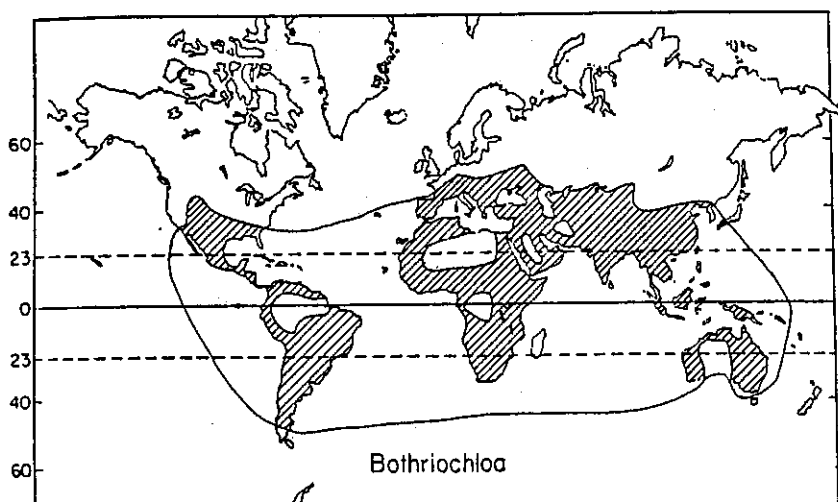
²³ *Ambrosia* הוא סוג אמריקני שחדר מעט לעולם הישן, בעיקר לחופים. מינים של *Senecio* (סביון) נמצאים במדבריות רחוקים זה מזה, אבל הם מאוד מיוחדים מבחינה סיסטמטית.

²⁴ כמה מינים של לענה גדלים גם במלחות. מינים אלו הם רחבי תפוצה, לדוגמה *Artemisia maritima*.

שולטת האבקה על-ידי חרקים, התפתחה הלענה להאבקה על-ידי רוח, ויש לה קרקפות זעירות המקובצות לתפרחות מורכבות. כמעט כל מיני הלענה פורחים בסתיו, גם אם הם גדלים באקלימים דו-עונתיים עם קיץ יבש (Shmida, מידע בעל-פה). באזורים מרובי המינים של הלענה (צפון אמריקה ואסיה) התפתחו גם מינים עשבוניים, המתפשטים באינטנסיביות במהלך המאה האחרונה. Stebbins (1974), בעקבות Hall ו-Clements (1923), טען כי השיחיות של הלענה הן משניות.

מיני דגניים רב-שנתיים אופייניים לכל המדבריות והמדבריות למחצה, ובכמה מקומות התפתחו לתצורה מיוחדת - ערבת דגנים חצי מדברית. גם במדבריות קיצוניים יש סוגים של דגניים, אך באחוז כיסוי נמוך. הסוגים הנפוצים ביותר הם **תלת-מלען** (*Aristida*), **דוחן** (*Panicum*) ו**מלעניאל** (*Stipa*). הם נפוצים במרבית האזורים המדבריים; תלת-מלען ודוחן מרוכזים יותר באזור הסובטרופי החם (האזור הסודאנו-ערבי ודרום אפריקה) בעוד שמלעניאל מרוכז יותר באזורים הקרים של ערבות הלענה (צפון אמריקה והאזור האיראנו-טוראני). בסוואנות של אפריקה שולטת צורת החיים של דגניים רב-שנתיים, עם סוגים מקבוצת **הזקניים** (*Andropogon*) והסוגים **משבל** (*Bothriochloa*) (איור 14) ו**זיפנוצה** (*Pennisetum*).

זיפנוצה הוא אחד הסוגים העיקריים של דגניים בסוואנות של אפריקה ואסיה. לכן תמונה העובדה, שבמדבריות מוג'אבי וסונורה זהו סוג קטן ונדיר יחסית (אבל הוא כנראה נפוץ מאוד במדבר צ'יהוואוהו; B. Turner, מידע בעל-פה, 1978).



איור 14.

מפת תפוצה של הסוג *Bothriochloa* (משבל, משפחת דגניים), סוג בן 15 מינים. סוג זה מראה תפוצה טרופית קוסמופוליטית אופיינית של עשבים. מרכזו באזורים הטרופיים-יובשניים שמחוץ למדבריות, והוא נעדר ממדבר קיצוני (ראה תפוצה באוסטרליה ואפריקה), אך מינים רבים שלו נמצאים באזורים מדבריים.

דמיון פלוריסטי בין אזורי מדבר

ניתן לבסס את ההשוואה בין אזורים מדבריים על ההנחות הבאות: א) ככל שאזור המדבר גדול יותר, כן תהיה צמחייתו עשירה יותר, קדמאית וליחודית יותר. ב) ככל שהמדבר עתיק יותר, כן תהיה צמחייתו ליחודית יותר. זאת משום שלצמחייה היה זמן רב יותר כדי לפתח אסטרטגיות אדפטיביות שונות. ג) ככל שהמדבר מבודד, כן יפחת הדמיון הפלוריסטי שלו למדבריות אחרים. בידוד מתרחש על-פי רוב כתוצאה ממרחק, הפרדה על-ידי אזורים שאינם צחיחים - ואוקיינוסים.

איור 15 מסכם באופן סכמטי ומופשט את הדמיון הפלוריסטי בין אזורי המדבר העיקריים. איור זה מתבסס בעיקר על סיכומן של טבלאות 4 ו-5, וכן על הרבה מחקרים כלליים אודות תפוצת צמחים מקוטעת, ביחוד אלו של אנגלר ודרודה (1896), רייוון (1963) וגולדבלאט (1978), וכן על מידע מפיחם של ת'ורן וזהרי (1972). יש לשים לב לנקודות הבאות:

1) הנחת יסוד בביוגיאוגרפיה גורסת, כי בין צמחיות של שני אזורים תשרור זיקה חזקה (כלומר, אחוז דמיון גבוה במינים ובסוגים) אם: א. לאזורים אלו תהיה סביבה דומה מבחינת התנאים הפיזיים; ב. לא יהיה מחסום ביניהם; ו-ג. לצמחייה באזור - ובאזורים קרובים שמהם נגזרה הצמחייה הצחיחנית - תהיה היסטוריה דומה.

2) מחסומים של אוקיינוסים או צמחייה לחה הם הגורמים החשובים ביותר בקביעת השוני הפלוריסטי בין אזורי מדבר. כאשר מחסומים אלו נעדרים, קיים דמיון פלוריסטי. דוגמה טובה לכך הוא הדמיון בין המדבר הסהרו-ערבי למדבר האיראנו-טוראני; אף שתנאי הסביבה שלהם שונים למדי (מדבר קר לעומת מדבר חם; ראה איור 5). הדמיון הוא כה רב, עד כי מדענים סובייטים (Lavrenko, 1965; Petrov, 1976) ומיכאל זהרי (מידע בע"פ, 1972) הציעו לאחד את שני אזורי המדבר הענקיים לאחד - המדבר הסהרו-אסייני.

המחסומים הימיים הקיימים בין אמריקה, היבשת האירו-אפרו-אסיינית ואוסטרליה, מתאימים לגירסת התיאוריה בדבר מיעוט הדמיון הפלוריסטי ביניהן. יש מעט מאוד טקסונים מדבריים אמיתיים, השייכים לצמחיות המקוריות של יבשות אלו ומשותפים להן (טבלאות 4 ו-5). כל המינים המשותפים ליבשות אלה הם מינים של בתי-גידול המושפעים למדי על-ידי האדם, או מינים הנפוצים לאורך חופי אותן יבשות. דגם זה הוא תוצאה של תפוצה ארוכת טווח (LDD) בעבר הקרוב של המינים המדבריים, אגב מעבר דרך שלב ביניים אבולוציוני - בית-גידול חופי (ראה דיון בהמשך).

3) לזוגות אחדים של אזורי מדבר יש דמיון פלוריסטי רב מהמצופה, למרות מחסומים גיאוגרפיים ביניהם. אלו הם: מדבר טאר (הודו) והמדבר הסודאנו-זמבזי; מדבריות האגן הגדול (צפון אמריקה) והמדבר האיראנו-טוראני; ומדבר סונורה עם המדבר הדרום אמריקני (מדבר מונטה). בכל אחד מהזוגות האלו תנאי הסביבה דומים מאוד (Logan, 1968; McGuinnies, 1968, 1979; Walter, 1971). הדמיון הפלוריסטי באותם זוגות

אזורים אינו מעיד על אבולוציה קונברגנטית, אלא על כך, שבדרך כלשהי (גשרי יבשה עתיקים או תפוצה ארוכת-טווח), נפוצו הטקסונים בין שני אזורי המדבר, למרות ועל פני מרחק של אלפי קילומטרים של מחסומים גיאוגרפיים.

הקשר בין ערבות מרכז אסיה לערבות יוטה-נבדה בצפון אמריקה

ההסבר הקלאסי והמקובל לקשר הפלוריסטי בין מרכז אסיה לערבות יוטה-נבדה הוא קיומו של גשר יבשה דרך מיצר ברינג, בעבר הקרוב (Graham, 1972a; Raven and Axelrod, 1979; Shmida and Whittaker, 1978). בשני המדבריות יש ערבות הנשלטות על-ידי לענה (*Artemisia*), ניסנית (*Crepis*), סלקיים [מלוח (*Atriplex*) *Eurotia*], ודגניים [אגרופירון (*Agropyrum*), מלעניאל (*Stipa*) וכו']. יחסית להבדלים הגדולים ולמרחקים שביניהם, יש לשני האזורים הרבה סוגים משותפים, אך מעט מאוד מינים משותפים, שמרביתם גרים מן העבר הקרוב [כגון מלחנית (*Halogeton*)], ומלחית (*Salsola*).

קשר יובשני בין צפון אמריקה ודרומה

בשנים האחרונות נהוג לייחס את הדמיון בין צמחיות המדבר של צפון אמריקה ודרומה, לתפוצה ארוכת טווח (Raven, 1963; Rzedowski, 1973; Solbrig, 1973; Thorne, 1973; Wells and Hunziker, 1976; Porter, 1974; MacMahon and Wagner, 1977; Turner, 1977; I.M. Johnson, 1940). הוא טוען, שהיה קשר יבשתי עתיק בין צמחיות המדבר של שתי האמריקות. גם מחקרים חדשים יותר (Porter, 1974; Turner, 1977) עמ' 23, מדגישים את חוסר העקביות והחסרים שבתיאוריה של תפוצה ארוכת טווח בעבר הקרוב (Recent LDD) לגבי צמחיות כל-כך דומות. לדעתי, נכונה קביעתו של טרנר כי צפון אמריקה ודרומה היו מן הסתם קרובות בהרבה זו לזו בתחילת העידן השלישון ובאמצעו, שאם לא כן היינו צריכים לצפות לדמיון קטן בהרבה בין הצמחיות המדבריות שלהן. אם שתי האמריקות היו רחוקות יותר זו מזו לפני הפליוקן (Raven and Axelrod, 1974; Solbrig, 1976), היינו צריכים לצפות להתפתחות נפרדת של פלורות צחיחות בכל אחת מהיבשות. דבר כזה לא קרה, להיפך, כמעט כל המשפחות הגדולות (כגון מורכבים, ארכוביטיים וזוגניים) והרבה מהסוגים (ראה - Raven, 1963; Bray, 1898) משותפים לשתי היבשות. דבר זה בולט במיוחד לגבי המשפחות אגביים (*Agavaceae*), צבריים (*Cactaceae*), משפחת נר-הלילה (*Oenotheraceae*), *Garryaceae*, *Krameriaceae*, *Lennoaceae* ושלחביים (*Polemoniaceae*) - משפחות שהן כמעט רק אמריקניות, משותפות לשתי היבשות ולא התפשטו לאזורים צחיחים ביבשות אחרות.

הקשר בין האזור הטרופי-יובשני של אפריקה לבין הודו

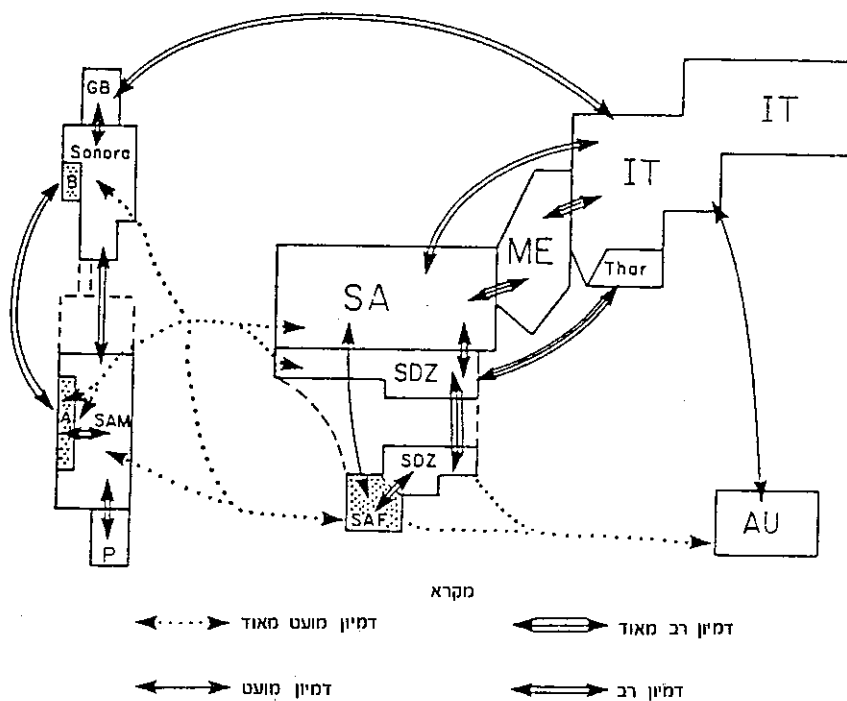
הקשר הביולוגי-אוגרפי-פלוריסטי בין מדבר טאר לבין הסוואנות האפריקאיות חזק מאוד. יש הרבה סוגים, ואפילו מינים, המשותפים לשני האזורים. הדבר ניכר במיוחד

בטקסונים דומיננטיים, כגון צלף רחמי (*Capparis decidua*), ניל (*Indigofera*), סלברורה פרסית (*Salvadora persica*), מרואה (*Maerua*), מורינגה (*Moringa*), שיזף (*Ziziphus*), וסוגי דגניים מרובים, שהם אלמנטים אופייניים לסוואנה. הרמיון הזה הביא את זהרי (1973) ל"הוציא" את מדבר טאר מהאזור הסהרי וליצור את האזור הפיטוגיאוגרפי הסודאנו-דקאני.

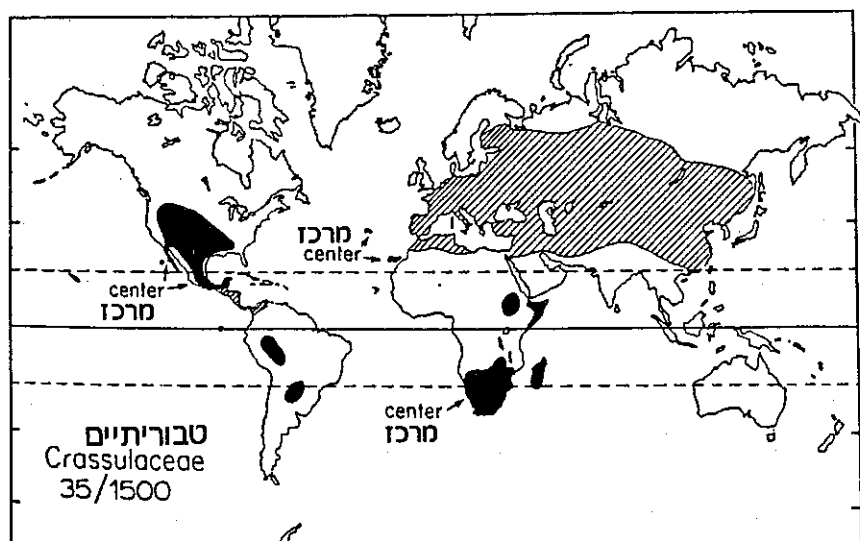
תנאי הסביבה של שני מדבריות אלה (מדבר טאר ואזור הסאהל-סודן) דומים ביותר זה לזה (Walter, 1971), אבל המדבריות עצמם רחוקים זה מזה ומנותקים על-ידי האוקיינוס ההודי. הזואולוגים אף מחלקים את האזור לשני אזורים זואוגיאוגרפיים נפרדים - האזור האתיופני והאזור האוריינטלי (Bodenheimer, 1935; Tchernov, 1968; Udvardy, 1969; Por, 1975). לדעתי אין לייחס את הקשר החזק בין שתי הפלורות להפצה למרחק רב בעבר הקרוב או לגשר יבשתי עתיק [הודו נפרדה מאפריקה לפני כ-85 מיליון שנה (Thorne, 1978; Raven and Axelrod, 1972)]. אני מניח, שהיה קשר בין הודו לאפריקה דרך ערב ודרום איראן, שהם כיום מדבריות קיצוניים. גם כיום נמצאים אלמנטים סודאניים רבים בהרים הגבוהים של תימן ועומן (Zohary, 1973). זה יכול להעיד על שרידים (רליקטים) מתקופה לחה בפלייסטוקן, שאז שלטה הפלורה הסודאנית בדרום ערב ובדרום איראן. מובן שהצמחייה יכלה גם לעבור את הים האדום והמפרץ הפרסי באמצעות הפצה למרחק רב [רוחבם של המפרצים הוא רק 50-200 ק"מ, וייתכן שהיה ביניהם גשר יבשתי של ממש במהלך הפלייסטוקן (Emiliani, 1955)]. המסגרת הפליאוקולוגית הזו מתאימה למדי לזו שהוצעה לגבי הקיטוע בין הסוואנות של דרום אפריקה לצפונה (Werger, 1973; 1978; Hamilton, 1974, 1982; Van Zinderen Bakker, 1976; Werger and Goetzee, 1978).

הקשר בין מדבריות הסהרה ודרום אפריקה

אין להסביר את הדמיון הפלוריסטי המועט בין המדבריות האמיתיים של דרום אפריקה לבין האזור הסהרו-ערבי באמצעות מחסום או היסטוריה שונה. מדבריות נמיב וסהרה נמצאים באותה יבשת ובמרחק של כ-4500 ק"מ זה מזה. מקובל כיום שתנאים יובשניים שררו על פני אפריקה הטרופית במהלך הפלייסטוקן (Hamilton, 1974, 1982; Van Zinderen Bakker, 1975; Raven and Axelrod, 1978), ואיפשרו קשר יבשתי בין החלקים הצפוני והדרומי של האזור הסודאנו-זמבזי (Werger, 1978). אם כך, מדוע יש רק 8 מינים מדבריים אמיתיים (טבלה 6) המשותפים לסהרה ולמדבר נמיב? ראוי לשים לב לעובדה, ששני מדבריות אלו שונים למדי זה מזה בהרכבם הפלוריסטי (טבלה 4). דבר זה נכון גם לגבי הטקסונים השולטים: הסלקיים [ביחוד הסוגים בעלי הגבעול הסוקולנטי מביניהם, כגון יפרוק (*Anabasis*) ופרקוק (*Haloxylon*), לענה (*Artemisia*), שבסוס (*Calligonum*), שרביטן (*Ephedra*), רותם (*Retama*), השולטים בסהרה, נעדרים לגמרי ממדבריות דרום אפריקה. לעומת זאת, החיעדיים, הנרקיסיים, הטבוריתיים (איור 16) והאירוסיים - כולם משפחות של סוקולנטים או גיאופיטים - מיוצגים במידה מועטה



איור 15.
 דיאגרמה סכמטית של הזיקה הפלוריסטית בין אזורים מדבריים שונים בעולם. מדגישה כי הדמיון בתוך היבשת גדול יותר מאשר בין יבשות (B = באחה קליפורניה; SDZ = סודאנו-זאמבזי).



איור 16.
 מפת תפוצה של משפחת הטבוריתיים (35 סוגים, 1500 מינים).

ביותר בסהרה. ההבדל העצום הזה הוא אולי תוצאה של השוני הגדול בתנאי הסביבה בין נמיב לסהרה (האחד מדבר ערפל והשני מדבר יבשתי) והיסטוריה השונה שלהם. אם אכן ההיסטוריה היא הגורם, יהיה מפתה להניח כי דרום אפריקה היתה אי אקולוגי במשך זמן גיאולוגי ארוך והיתה מופרדת מסהרה והסאהל.

טקסונים רליקטים ואנדמיים במדבריות

השאלה עד כמה הסביבה המדברית עשירה ברליקטים - שנויה במחלוקת. איור 8 מראה דגם שהוא נכון לגבי מרבית המדבריות. למרבית המשפחות יש פחות מינים ככל שמגיעים למדבר, ורק למשפחות מעטות יש יותר מינים במדבר. כמעט אין אף משפחה שהיא אנדמית למדבר (אין אף אחת בסהרה, נמיב, גובי או אטקמה, להוציא משפחת הוולוויצ'יים בנמיב), וכמעט כל המשפחות (למעט אולי סלקיים ושרביטניים) הנפוצות במדבר, מראות את מרכז התפוצה ועושר המינים הגדול ביותר באזורים חצי מדבריים ולא במדבר אמיתי.

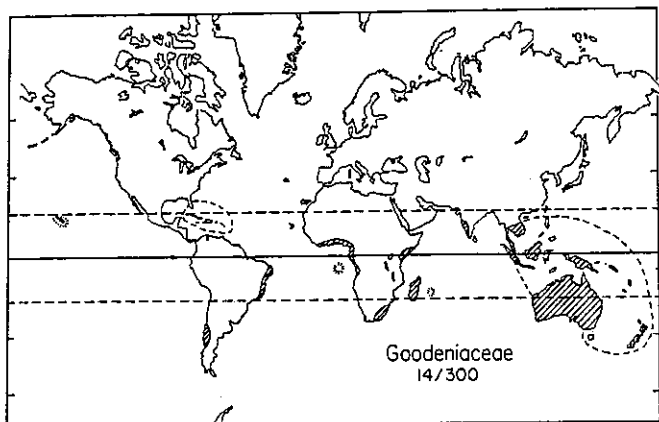
טבלה 3 מראה אלו מהמשפחות הנפוצות ביותר בכל מדבר מוגבלות בתפוצתן לאזור מדברי אחד בלבד. השוואה עם אזורים לא מדבריים הסמוכים למדבריות, מגלה כי אותן משפחות מקורן מחוץ למדבריות:

(1) באוסטרליה מרכזן של המשפחות: גודניניים, מיופוריים והדסילים הוא באזור היס-תיכוני של אוסטרליה (Beard, 1977; Beadle, 1979; Happer, 1979). מרכזיהן של משפחות האפקרידיים והפרוטאיים הם באזורי המונסון הסובטרופי ובאזורים היס-תיכוניים כאחד (Beard, 1976, 1977; Hopper, 1979).

(2) אין שום משפחה בלעדית לאזור האיראנו-טוראני ולסהרה. המצליבים והציפורניים מתרכזים בעיקר במדבריות אלו. ניתן להבין דגם זה כתוצאה מהשפעתה של התפתחות כמות גדולה (Evolutionary Mass Effect) של משפחות האזור הממוזג של העולם הישן וחדירתן למדבריות הגובלים בממלכה ההולארקטית. ראוי לציין כי האזור האיראנו-טוראני מהווה מרכז תפוצה עשיר בטקסונים פרימיטיביים ובפעילות של ספציאציה²⁵ בסוגים רבים של סלקיים [כגון יפרוק (Anabasis), פרקרק (Haloxylon), Kalidium ומלחית (Salsola)], ארכוביתיים - [במיוחד גפוף (Atraphaxis), ושבטוט (Calligonum)], והסוגים לענה (Artemisia), קדר (Astragalus), ומשנצת (Hedysarum). כל אלו הם טקסונים שולטים וטיפוסיים במדבר.

(3) מרבית האזורים הצחיחים של צפון אמריקה ודרומה הם מדבריות למחצה. כל המשפחות הנזכרות בטבלאות 3 ו-4 כייחודיות למדבריות אלו משותפות לשתי היבשות. המגוון הגדול ביותר של מספר מינים, מספר סוגים וטקסונים פרימיטיביים של אותן משפחות, מתרכז באזורי הסוואנה הסבוכים של אמריקה (קרדו, צ'אקו והסוואנה הקריבית) ובאזור

²⁵ Speciation - יצירת מינים חדשים.



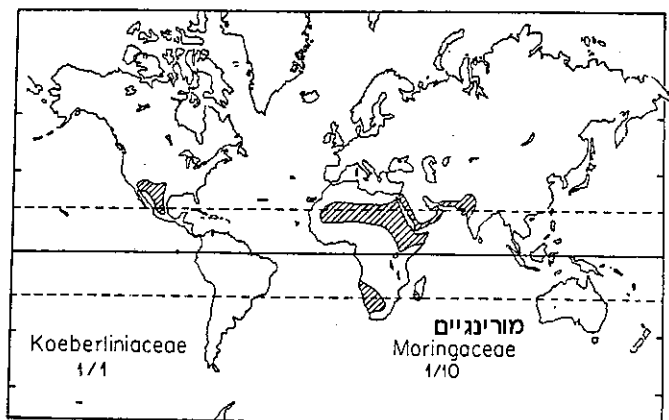
איור 17.

מפת תפוצה של משפחת ה-Goodeniaceae (14 סוגים, 300 מינים). משפחה זו שייכת לקבוצה טקסונומית גבוהה יותר, שמרכזת באזור מבודד אחד (אוסטרליה), משם התפשטה לאיים אוקייניים ואף לחופי יבשות.

יער הפארק המקסיקני (Axelrod, 1952a, 1958), ואלו הרי אינם מדבריות על-פי הגדרתנו. דבר זה נכון גם לגבי המשפחות Agavaceae, Krameriaceae, Garryaceae, Cactaceae ו-Loasaceae (איור 12), שמרכזן באזורי יער פארק יבשים, אך לא במדבר אמיתי. האזור החצי מדברי שבמערבה של צפון אמריקה הוא המדבר היחיד (במובן הרחב של המלה) שיש בו משפחות אנדמיות - Koeberliniaceae, Crossosomataceae (איור 18) ו-Canotiaceae ו-Simondsiaceae. ל-4 משפחות אלו דגם תפוצה שרידי מקוטע, מאוד מיוחד. בהמשך נראה, שדגם כזה נמצא גם בסוגים רבים אחרים, הגדלים רק במדבר הצפון אמריקני. למיטב ידיעתי, דגם זה של אנדמיזם רליקטי בקטגוריות טקסונומיות גבוהות אינו נפוץ במדבריות אחרים.

4) כבר הדגשנו קודם כי למדבר טאר קשר פלוריסטי חזק לאזור הסאהל-סודן הוא האזור הסודאנו-זמבזי על-פי הגדרתו של Werger (1978). מרבית הסוגים וכן כל המשפחות משותפים לו ולסוואנות האפריקאיות. ספציאציה פורייה וצעירה יחסית התרחשה במשפחות ירבוזיים, חבלבליים וקוציציים שבמדבר טאר, בעוד שבסוואנות של אפריקה לא קרה כדבר הזה.

5) אף שבמדבריות דרום אפריקה יש הרבה משפחות ייחודיות בהשוואה לאזורי מדבר אחרים, אין שם משפחות אנדמיות (למעט Welwitschiaceae - משפחה חד-סוגית ממדבר נמיב). מרכזן של מרבית המשפחות הייחודיות, המוזכרות בטבלה 3, הוא בצמחיית הכף, מדרום למדבריות האמיתיים (Takhtajan, 1978). רק למשפחת החיעדיים יש מספר גדול של סוגים מתפתחים, ענקיים, שהם על-פי רוב קרובים זה לזה. מצד שני יש סוגים מהנרקיסיים, האסקלפיים, הגרניים והשושניים, המראים גם ספציאציה חזקה (המוכחת על-ידי קיום מינים קרובים מאוד) אך גם מינים רליקטיים, ללא מינים קרובים ידועים.



איור 18.
מפת תפוצה של משפחת ה-Koeberliniaceae (סוג אחד, מין אחד) ושל משפחת המורינגיים (סוג אחד, 10 מינים). לשתי משפחות רחוקות אלו יש מרכזים כימיים דומים (A. Kjaer, מידע בעל פה, 1979).

טבלה 8 מסכמת את הסוגים האנדמיים של מדבריות שונים בעולם. ראוי לציין כי הנתונים אינם מלאים, והם מבוססים על היכרות אישית עם הצמחיות של מדבריות סהרה, מרכז אסיה וצפון אמריקה בלבד (נתונים מדרום אפריקה נתקבלו מ-Werger). לכן אדון כאן רק בקווים הכלליים והבולטים.

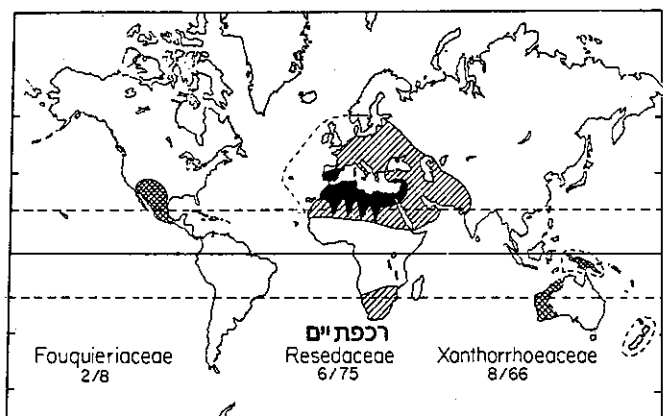
באזור הסהרו-ערבי יש סוגים אנדמיים רבים למדי, שמרביתם חד-מיניים או בעלי מינים מעטים. כל הסוגים החד-מיניים של הסהרה נפוצים באזורים נרחבים. אף לא סוג חד-מיני אחד מוגבל לאזור מצומצם (דבר שהוא נפוץ בסוגים אנדמיים חד-מיניים באזורים חצי מדבריים אחרים, כגון צפון אמריקה ודרום אפריקה, ראה טבלה 8).

בעבר חשבו כי כל אותם סוגים חד-מיניים של הסהרה הם רליקטים פליאואנדמיים, המעידים על עתיקותו של מדבר סהרה (Zohary, 1973). בחינה חדשה ומדוקדקת מעלה כי סוגים אנדמיים אלו שייכים לשתי קטגוריות אבולוציוניות שונות:

1) קבוצת הפליאואנדמיים: ערטל (*Gymnocarpos*), כפתור (*Neurada*), ואולי שושנת יריחו (*Anastatica*) וסילון (*Zilla*), הם סוגים חד-מיניים אנדמיים בעלי תפוצה רחבה וללא סוגים קרובים במדבר או מחוצה לו.

2) הקבוצה הניאואנדמית: *Battandiera* (קרוב ל-*Ornithogalum* - נץ החלב), כפיות (*Carriochtera*; קרוב ל-*Vella*), *Fredolia* (קרוב ל-*Anabasis* - יפרוק), דו-קרן (*Notoceras*, קרוב ל-*Moretia*), *Randonia* (קרוב ל-*Ochradenus* - וכו'), הם סוגים חד-מיניים, עם סוגים קרובים הגדלים באזורים קרובים להם, במדבר או באזור סמוך (האזור הסודאנו-דקאני או האזור הים-תיכוני).

דגמים דומים של פליאואנדמי/ניאואנדמי ניכרים במדבריות צפון אמריקה (Raven and Axelrod, 1978). מספר הסוגים האנדמיים החד-מיניים בדרום קליפורניה ובנבדה הוא יחסית גדול מאוד. מעטים מאותם סוגים הם רחבי תפוצה (*Purshia*, *Peucephyllum*).



איור 19.

מפת תפוצה של משפחות ה-Fouquieriaceae (2 סוגים, 8 מינים), הרכפתיים (6 סוגים, 75 מינים) וה-Xanthorrhoeaceae (8 סוגים, 66 מינים).

(Fallugia, Coleogyne), ורבים מהם נמצאים באזור מוגבל ביותר, במיוחד בבתי-גידול סלעיים [לדוגמה: Dedeckera, (Reveal & Howell 1976) ו-Hecastocleis]. [Crossosoma, Apacharia].

סטבינס ומיג'ור (1965) ניתחו את מרכזי האנדמיות של 70 סוגים עיקריים בקליפורניה. הם מצאו כי אחד משני המרכזים החשובים של האנדמיזם הוא השוליים המערביים של מדבר קולורדו. בחינה מדוקדקת מעלה כי מדבריות דרום קליפורניה, דרום נבדה ואריזונה, הם מרכזים חשובים לפליאואנדמיים. דגם זה התגלה על-ידי ריוון (1977) לגבי אזור אינזו: הוא מדגיש את חשיבותם של מצוקי אבן גיר בגאיות עמוקים בבית-גידול שהוא מקלט למינים אנדמיים אלו.

מכל מקום, עצם קיומם של סוגים מדבריים רליקטיים, שאין להם סוגים קרובים בסביבתם שמהם התפתחו הסוגים האלה בעבר הקרוב, מעיד, שלפחות כמה טקסונים הם תוצאה של הסתגלות למדבר לפני זמן רב מאוד. המדבריות שבהם נמצאים סוגים אלו צריכים גם הם להיות מן הסתם עתיקים מאוד, וגילם נאמד לפחות למן הקרטיקון (A.W. Johnson, 1968; Zohary, 1973). נושא זה יורחב ויידון בהמשך.

מנקודת מבט אקולוגית אפשר לטעון כי סביבה מדברית היא פחות תחרותית (Darwin, 1859; Noy-Meir, 1973). מכאן נובע, שההסתברות להמשך קיומו של טקסון מסוים שם גבוהה מאשר בסביבה שאיננה מדברית.

ההנחה של מחזוריות הטקסון מניחה, שיש מעבר בית-גידול (נישה משתנה, על-פי גירסתו של MacArthur (1968). בתקופה גיאולוגית מסוימת נהיה מין רחב-תפוצה על-פני כמה אזורים אקלימיים (G. G. Simpson, 1952); לאחר מכן, באופן כוללני, יש סבירות גבוהה שמין זה ימשיך להתקיים במדבר ויכחד באזורים שאינם מדבריים, בגלל שאזור מדברי הוא פחות תחרותי.

הנחה זו יכולה להסביר את הופעתם "המוזרה" של הרבה טקסונים פליאו-רליקטים, שהתיישבו במדבר במהלך האבולוציה של הצמחים: *Welwitschia* במדבר נמיב, הסוג *Ephedra* (שרביטן) ומשפחת הכפתוריים באפריקה, וכמה משפחות יוצאות דופן במדבריות צפון אמריקה - *Fouquieriaceae* (איור 19), *Canotiaceae*, *Crossosomataceae*, *Koeberliniaceae* (איור 18) ו-*Simmondsiaceae*. יש גם שתי משפחות של טפילים פליאו-רליקטים, שכנראה שרדו רק במדבר: *Lennoaceae* בעולם החדש, והטופילים (*Cynomoriaceae*) בעולם הישן. תיאוריה זו יכולה אולי להסביר את קיומו של *Chamaerops* (הדקל היחיד הגדל בר באירופה) באקלים חצי מדברי בספרד, וכן את קיומם של דקלים במרכז אוסטרליה והדקל *Wissmannia* במדבר הקיצוני של סומלי.

התופעה של הפליאו-רליקטים במדבריות משתלבת על-פי רוב עם תופעה אבולוציונית הפוכה - ספציאציה מהירה באזורי מדבר. כפי שנקבע על-ידי Stebbins (1952) וכן על-ידי Raven ו-Axelrod (1972), המדבריות מעוררים ספציאציה. מכאן יוצא שבמדבריות ניתן למצוא טקסונים ניאואנדמיים רבים, שלהם מינים ויקאריים באזורים הלא מדבריים הסמוכים (Lewis, 1962, 1978; Raven, 1977).

שינוי באסטרטגית ההפצה הוא אחד המאפיינים החשובים ביותר בהתאמה למדבר (Ellner and Shmida, 1981). לכן, במיוחד בעולם הישן, בהרבה טקסונים התפתחו אזורי תפוצה "מוזרים", מבודדים ומיוחדים לטקסון, ובגלל אזורי תפוצה כאלה נקבעו הטקסונים כסוגים נפרדים. בדרך זו ניתן להסביר את קיומם של הרבה סוגים מונוטיפיים (במיוחד מצליבים בטהרה, ראה טבלה 8), שקרוביהם הקרובים נמצאים באזורים הסמוכים. לסיכום - על סמך הנתונים אודות טקסונים אנדמיים אפשר לקבוע כי, לאזורים צחיחים נודע תפקיד חשוב כמזרזי אבולוציה (Stebbins, 1952) וכמקום מפלט לטקסונים בעלי כושר תחרות נמוך.

טבלה 8. (ראה בעמוד הבא).
סוגים אנדמיים של אזורים מדבריים בעולם. (הנתונים מ-Burbridge, 1960; Ozenda, 1974; Raven and Axelrod, 1978; Hopper, 1979).
* = ניאואנדמי, יש לו קרובים באזור סמוך.
+ = פליאואנדמי

נפוצות: A - נפוץ אך לא שולט; D - שולט; R - נדיר; RR - נדיר מאוד, מוגבל לבית-גידול מיוחד.

טבלה 8

הסוג	מספר מינים	נפוצות	הסוג	מספר מינים	נפוצות	הסוג	מספר מינים	נפוצות
צפון אמריקה (דרום קליפורניה ומדבריות אריזונה)			מערב סהרה			סהרה וערב (כולל ישראל)		
Achyronychia	2	RR	Battandiera	1	A	Aaronsohnia*	1	D
Allenrolfea*	1	(D)	Eremophyton+	1	A	Anastatica+	1	D
Anisocoma	1	RR	Foleyola	1	A	Anvillea *	3	A
Apacharia+	1	RR	Fredolia*	1	D	Carrichtera*	1	D
Arctomecon+	3	RR	Nucularia	1	D	Chenolea	3	(D)
Carnegia*	1	A	Oudneya	1	A	Cynomorium+	1	(A)
Castela+		RR	Randonia*	1	D	Eremobium	1-2	D
Coleogyne+	1	D	Traganopsis	1	A	Gastrocotyle*	1	A
Crossosoma+	2	RR	Warionia*	1	A	Gymnarrhena+	1	D
Dedeckera+	1	RR				Gymnocarpos+	3	D
Eurotia*	1	A	אוסטרליה			Koelpinia*	3	A
Fallugia+	1	A				Lasiopogon	2	(A)
Geraea	1	A	Babbagia	4		Leptaleum	2	D
Hecastocleis+	1	RR	Disphyma	1		Moltkiopsis	1	(D)
Monoptilon*	2	A	Duriala	1		Neurada+	2	A
Pencephyllum	1	D)RR	Emblingia	1		Notoceras	1	D
Purshia+	2	A	Enchylaena	1		Pteranthus	1	D
Suluzaria+	1	A	Erichsenia	1		Savignya*	1-2	(D)
Sarcobatus*	1	D	Hemiphora	1		Schimperā	1	D
Simmondsia+	1	A	Malacocera	1		Sclerocephalus	1	R
Swallenia	1	(D)RR	Neogoodenia	1		Setzenia	1	R
Thamnosma	2	A	Neotysonia	1		Tetradiclis	1	(D)
			Pachycornia	1		Traganum	3	A
			Threlkeldia	1		Zilla	2	D

6. ההיפותיזה של מעגל ההתפתחות של הטקסון, היחס שלה לבתי-גידול חוליים-מלוחים ופלורה חופית צחיחה

על-ידי ניתוח הפלורה הצחיחה שתוארה קודם, אפשר לראות את הדגמים הביוגיאוגרפיים הבאים (טבלאות 4-8):

(1) ככל שהדרגה הטקסונומית נמוכה יותר, כן יקטן מספר הטקסונים המשותפים לאזורי מדבר עיקריים (איורים 6G, 6H). במלים אחרות - פלורה צחיחה מכסה אזורים רבים, צחיחים ומופרדים זה מזה, ובולט בה מאוד מספרם של משפחות וסוגים שלהם רק מעט מינים המשותפים לאזורים שונים (טבלאות 5 ו-7).

(2) כל המינים המשותפים לאזורי מדבר נפרדים גדלים גם באזורי חוף סמוכים. מרבית הטקסונים האלו גדלים בבתי-גידול מלוחים, עמם נמנה את המינים *Carpobrotus aequilatus* ו-*Suaeda maritima* באוסטרליה, **אהל מצוי** (*Mesembryanthemum nodiflorum*) ו**פרנקניה מאובקת** (*Frankenia pulverulenta*) בסהרה ובדרום אפריקה ומלחית אשלגנית (*Salsola kali*) במדבריות רבים ובחופים (מרכז אסיה, הסהרה, האזור ים-תיכוני, קליפורניה ואוסטרליה).

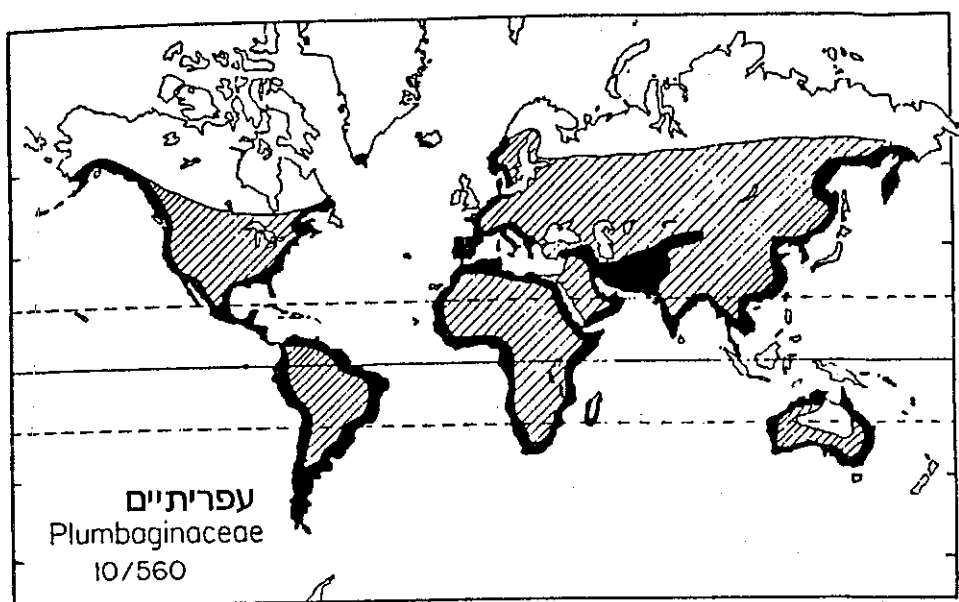
(3) להוציא 3 משפחות עיקריות (מורכבים, קטניות ודגניים) כל המשפחות שלהן סוגים רחבי תפוצה הן משפחות של סוקולנטים (טבלה 5). החשובות ביותר מביניהן (חיעדיים, סלקיים, רגלתיים וזוגניים) שולטות במלחות חופיות (Chapman, 1977). מרכז התפוצה של משפחות עופריתיים (איור 20) ואשליים (איור 21), שלכל אחת מהן סוג רחב תפוצה אחר בלבד, הוא בבתי-גידול מלוחים (Engler and Drude, 1896; Hutchinson, 1959; Zohary, 1973). מזה נובע כי קיים קשר חזק בין טקסונים סוקולנטים רחבי תפוצה לתפוצה חופית צחיחה. דגם זה נכון גם לגבי הצמחייה החופית-מדברית של ישראל, והנו מודגם בטבלה 9.

(4) לצמחי חולות, אף שיש להם פחות טקסונים רחבי תפוצה, יש דגם תפוצה דומה לזה של צמחי מלחה. כמה סוגים חשובים של צמחי חולות גדלים הן במדבריות והן בחוליות חוף [לדוגמה: לענה חד-זרעית (*Artemisia monosperma*), חבצלת (*Pancratium*), דנתוניה (*Danthonia*), דוחן (*Panicum*) ומלענן (*Stipagrostis*)].

יש גם קבוצת ביניים, של צמחי חולות מלוחים, כגון: קורנולקה חד-קוצית (*Cornulaca monacantha*), אשל היאור (*Tamarix nilotica*), וזוגן לבן (*Zygophyllum album*), הגדלים בחולות מלוחים בסהרה ובחופי הים-התיכון.

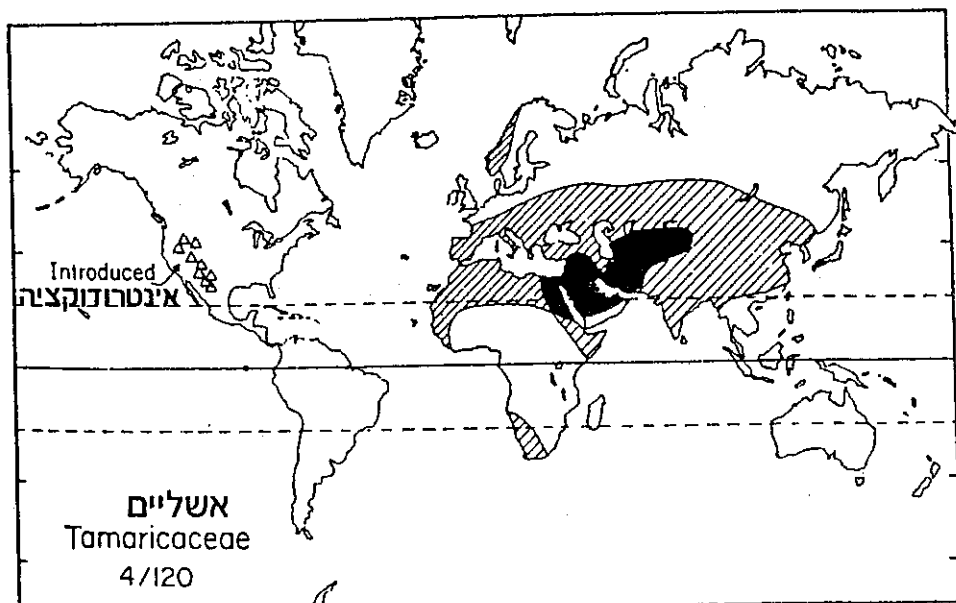
(5) סוגים גדולים עם תפוצה רחבה של טקסונים דומיננטיים, הם גם בעלי תפוצה רחבה יותר באזורים מרוחקים זה מזה. אף שקביעה זו נשמעת כ"טענה הטוענת את עצמה", היא מתיישבת היטב עם "חוק סימפסון" (ראה איור J-6).

(6) במשפחות רבות שלהן טקסונים רחבי תפוצה רב-אזוריים, יש מינים עשבוניים. צורת



איור 20.

מפת תפוצה של משפחת העפריתיים (10 סוגים, 560 מינים). מקורה של משפחה זו הוא כנראה מחופי אוקיינוס ההודי ואזורי המלחות של מרכז אסיה. כיום היא נפוצה לאורך כל חופי העולם, עם מרכז לאורך חופים יבשים.



איור 21.

מפת תפוצה של משפחת האשליים (4 סוגים, 120 מינים). למשפחה זו מרכז במדבריות המזרח-התיכון ומרכז אסיה (4 סוגים). הסוג הגדול ביותר, (אשל - Tamarix; 80 מינים), התפשט למלחות בכל העולם הישן. במהלך המאות האחרונות הוא הגיע גם למדבריות צפון אמריקה.

טבלה 9.
רשימת הטקסונים בישראל, המופיעים הן במדבר והן בחוף.

Med. - ים-תיכוני, SA - סהר-ערבי, IT - אירנו טורני, AU - אוסטרליה, SAF - דרום אפריקה.

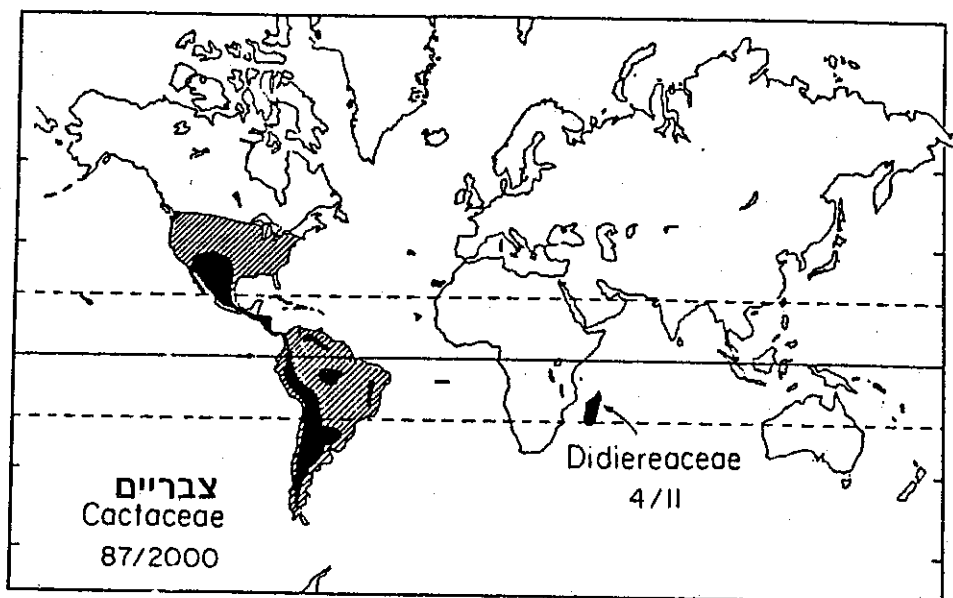
שם הסוג	המשפחה	תפוצה כללית של הסוג	המין המשותף חוף-מדבר	תפוצה כללית של המין	בית-גידול עיקרי של המין
כף חתול	דגניים	העולם הישן	כ"ח שרועה כ"ח זוחלת	Med.-SA	מלחות
לענה	מורכבים	קוסמופוליטי	ל. חד-זרעית	Med.-SA	אקלימים צחיחים
מלוח	סלקיים	קוסמופוליטי	מ. קיפח	SA, (Med.)	מדבריות
בן-מלח	סלקיים	קוסמופוליטי	ב. מכחיל	Med.-SA	מלחות
ערר	חבלבליים	קוסמופוליטי	ע. כרתי	העולם הישן	מלחות
פרנקניה	פרנקניים	קוסמופוליטי	פ. מאובקת	העולם הישן	מדבריות מלוחים במזרח
עדעד	עפרתיים	קוסמופוליטי	ע. מאובק ע. תכול	Med.-SA	חופים מלוחים
אטד	טולניים	קוסמופוליטי	א. ערבי א. החוף		
אהל	חיעדיים	SAF(SA, IT, AU)	א. מצוי	מדבריות אפריקה חופי הים התיכון	מדבריות "חופים מלוחים"
חבצלת	נרקסיים	פליאטרופי	ח. החוף ח. הנגב	Med.-SA	חופים
פרקן	סלקיים	קוסמופוליטי	פ. עשבוני	Med.-(SA)	מלחות
מלחית	סלקיים	קוסמופוליטי (אינטרודוקציה?)	מ. אשלגנית	Med.	ערבות, חופים מלוחים
אספרגולריה	צפרניים	קוסמופוליטי	א. מלוחה א. דו-אבקנית	קוסמופוליטי-SA	בתי-גידול מלוחים "עשב רע" מדברי
מד חול	דגניים	קוסמופוליטי	מ. דוקרני	Med.-SA	מלחות
אוכס	סלקיים	קוסמופוליטי	א. אמיתי	Med.-SA	מדבריות, מלחות
אשל	אשליים	העולם הישן	א. היאור	SA, (Med.-IT)	מלחות (ערוצים במדבר)
זוגן	זוגניים	העולם הישן - AU	ז. לבן	SA	מדבריות (מלחות)

חיים עשבונית מתקשרת לרעיון של אסטרטגיות-²⁶r (Gadgil and Solbrig, 1972; Stearns, 1976), בעוד שעצים הם בעלי נטייה לקיים אסטרטגיות-K²⁷. הבדל זה בין אסטרטגיות החיים מתבטא במיוחד ביכולת שונה של הפצה והתבססות. צורת החיים העשבונית מאפשרת פוטנציאל התבססות טוב יותר בהפצה למרחק (Stebbins, 1965 Baker, 1974). דגם כזה הודגם בצורה חותכת לגבי הזוגניים של העולם החדש (Porter, 1974). לצורת החיים העשבונית יש גם קצב התמזינות מהיר יותר (Runemark, 1969). מכאן נובע כי הסיכוי שעשבוניים יצליחו במעבר לבית-גידול חדש, הוא גבוה יותר (Shmida and Cohen, 1983).

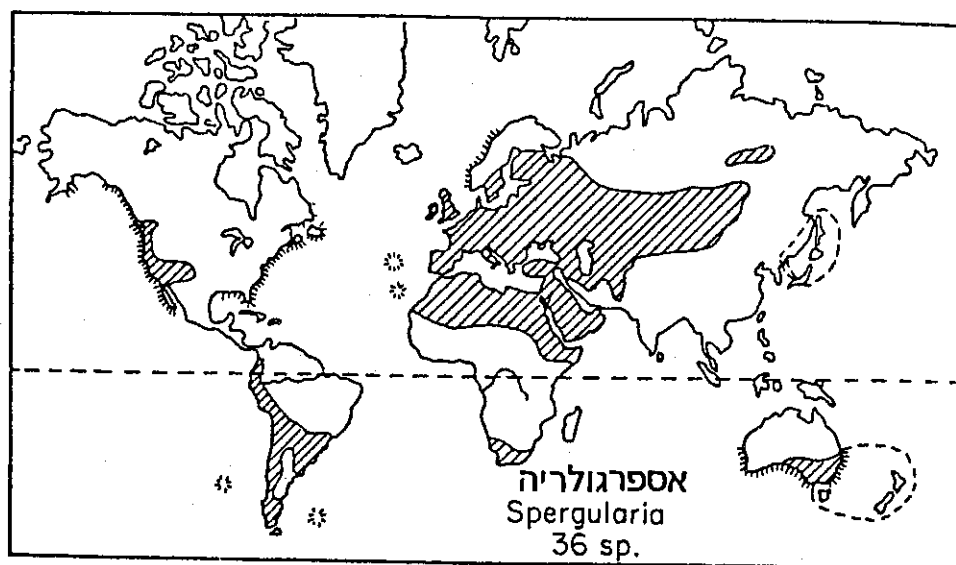
מאידך, יש מעט משפחות מדבריות בולטות, המוגבלות בתפוצתן ליבשת אחת בלבד, כגון הצבריים באמריקה ו-Didiereaceae במדגסקר (איור 22). דבר זה בולט במיוחד אם נשווה את המשפחות הללו למשפחות של סוקולנטים אחרים, כגון: החיעדיים, הטבוריתיים (איור 16), והרגלתיים, שהן משפחות קרובות לצבריים ול-Didiereaceae (איור 22), אולם הן רחבות תפוצה על פני כמה יבשות. ההנחה היא כי שתי המשפחות לא נפוצו ליבשות נוספות מכיוון שלא היה להן פוטנציאל גנטי (במובן שקבע Waddington, 1975) כדי לפתח מינים עשבוניים. ייתכן כי זוהי גם הסיבה שהשרכיטיים - משפחה מדברית אופיינית - לא הגיעו לאוסטרליה. למשפחות האסקלפיים והאשליים, שהן בעלות תפוצה נרחבת במרבית אזורי המדבר, יש מנגנונים מעולים של תפוצה למרחק, והם מסתמכים עליהם בהפצה למרחק ולא על צורת חיים עשבונית.

למשפחות המראות זיקה למדבר יש סוגים שונים בכל אזור מדברי עיקרי. עם אלה נמנות ה-Celastraceae, הארכוביתיים, הפיגמיים, המתנניים והזוגניים. לפחות חלק מהסוגים באותן משפחות [למשל Bulnesia, שבסוס (Calligonum), Passerina, Thamnosoma, Mortonia, Larrea, Lachnaea ומתנן Thymelaea] מראים דגם תפוצה שרידי מקוטע (במובן שקבע Reveal, 1978). יהיה זה הגיוני יותר לקשור דגם כזה לנדידת היבשות ולקיומם של גשרים יבשתיים עתיקים (Axelrod and Raven, 1974; Raven and Axelrod, 1978) מאשר לתפוצה ארוכת טווח. נושא זה נידון בהרחבה במקום אחר. מלבד הקבוצה של טקסונים, שתפוצתם המקוטעת מוסברת על-ידי גשרים יבשתיים עתיקים, יש עוד הרבה טקסונים מדבריים רחבי תפוצה (שדגמי התפוצה שלהם סוכמו קודם). לגביהם, סביר להניח, שהיתה קיימת הפצה למרחק רב, ואין להסביר זאת במובן של ביוגיאוגרפיה ויקארית. לגבי אלו אני מציע את המנגנון של מעגל ההתפתחות של הטקסון. אנסה להראות להלן כי ניתן להסביר דגמי תפוצה מרובים של צמחיית מדבר באמצעות מנגנון זה.

²⁶ r-strategy היא אסטרטגית חיים, שבה אורגניזם הורה מייצר כמות גדולה של צאצאים, תוך השקעה מועטה בצאצא היחיד (כמות על חשבון איכות).
²⁷ K-strategy היא אסטרטגית חיים, שבה אורגניזם הורה מייצר מעט צאצאים, תוך השקעה מרובה בצאצא היחיד (איכות על חשבון כמות).



איור 22. מפת תפוצה של משפחת הצבריים (Cactaceae); 87 סוגים, 2000 מינים) ומשפחת ה-Didiereaceae (4 סוגים, 11 מינים).



איור 23. מפת תפוצה של הסוג אספרגולריה (Spergularia 36 מינים). מרכזו של הסוג במלחות של האזור האיראנו-טוראני ומשם התפשט לאורך החופים ליבשות אחרות. בכמה מהן, במיוחד דרום אמריקה, הוא חדר למדבריות פנים היבשת ויצר מעגל משני באזורים הצחיחים של מונטה ומדבר צ'ילי-פרו. סוג זה מדגיש את תיאורית מעגל האבולוציה של הטקסון (ETC).

התיאוריה של מעגל ההתפתחות של הטקסון (Evolutionary Taxon Cycle = ETC) מבוססת על עבודתו הראשונית של Wilson (1961). אם נצרף להנחתו של Wilson את הכללים וההשערות שהוצעו בעמודים קודם לכן, נוכל להגיע לתיאוריה הבאה: אבולוציה ותפוצה של טקסונים בדרך של תפוצה למרחק רב ושינוי נישא (איורים 20-24).

(1) תפוצה למרחק היא מנגנון חשוב בתפוצתם של צמחים ובעלי-חיים (Carlquist, 1966, 1974; Thorne, 1978).

(2) אמנם הנטייה במכוסל זרע היא להתפתחות בכיוון עצים שיחים בני שיח עשבוניים רב-שנתיים חד-שנתיים, אך תיתכן גם התפתחות בכיוון ההפוך (Ehrendorfer, 1970, 1971). היפוך כזה, מחד-שנתיים לרב-שנתיים ומבני שיח לשיחים, יתקיים אם יתקיימו התנאים המתאימים לכך (Stebbins, 1972, 1974). אפשרות זו מעמידה בסימן שאלה עבודות קודמות רבות, שבהן נקבעה עתיקותן של צמחיות על סמך העצים שלהן.

(3) ההסתברות להתפתחותה של תכונה אקומורפולוגית ייחודית, שבאה על-פי רוב בצמוד לבידוד טקסונומי, יכולה להיות מבוססת במכפלה שטח x זמן x יציבות (איור I-6).

(4) ככל שתנאי הסביבה קשים יותר, כן יקטן הסיכוי להתאמה של טקסון ברמה גבוהה לסביבה כזו (Shmida and Cohen, 1983). מהנחה זו נובע כי בסביבה קשה יש צימוד חזק בין הקבוצה הטקסונומית לקבוצה האקולוגית. במלים אחרות, רק קבוצות טקסונומיות גבוהות²⁸ מעטות הצליחו להתאים את עצמן לסביבות קיצוניות (איור I-6). הלופיטים²⁹ הם דוגמה טובה, ממנה ניתן להבין כיצד התיאוריה של ETC מסבירה דגם פיזור ביוגיאוגרפי. בתי-גידול מלוחים הם מהקיצוניים בעולם (Waisel, 1972; Chapman, 1977). יש בהם רק משפחות מעטות (כגון סלקיים, פרנקניים, עופריתיים ואשליים), הידועות הן בספציפיות שלהן לביית-הגידול, והן בקוסמופוליטיות שלהן (איורים 9, 13, 20, 21) (Engler and Drude, 1896; Hutchinson, 1959; Zohary, 1973). מינים רבים של אותן משפחות נמצאים ביותר מאשר אזור אחד, דגם הניתן להסבר בהפצה למרחק רב, ולא דווקא בגשרי יבשה עתיקים (כמובן, אין להסביר בכך כל סוגי התפוצה מקוטעת, אך לפחות חלק חשוב מהם). מבין 154 הסוגים ש-Thorne הגדיר כתת-קוסמופוליטים - בערך רבע הם הלופיטים.

אם נעדיף את תיאוריית גשרי היבשה כהסבר לתפוצה תת-כלל עולמית (Chapman, 1977), יש לשאול מדוע לצמחיות של בתי-גידול אחרים, ביבשות המרוחקות זו מזו, אין מספר כה גדול של טקסונים משותפים? ראוי לציין, שמלבד בסוג Tamarix (אשל), אין לאף סוג של הלופיטים מנגנון הפצה למרחק גדול.

הסבר הגיוני יותר יהיה הסבר הגורס כי ברגע שקרתה אותה התאמה אקומורפולוגית לסביבה מלוחה קיצונית, נפוץ הטקסון בכל העולם (איורים 24 ו-25). בתי-גידול

28 High Taxonomical Category = HTC (משפחה, סוג).

29 הלופיטים הם צמחי מלחות או צמחים בעלי עמידות גבוהה למליחות.

מלוחים הם פתוחים מאוד, ולכן ההסתברות להתבססות של יחידת תפוצה מטקסון מתאים מבחינה אקולוגית היא גבוהה מאוד. העובדה שמשפחות ההלופיטים הן מעטות, אך נפוצות בכל העולם, מוכיחה כי הסבירות להפצה למרחק רב, מעבר למחסומי אוקיינוסים, גבוהה יותר מאשר התפתחות טקסון חדש, מקומי, ביבשת אחרת (איור I-6).

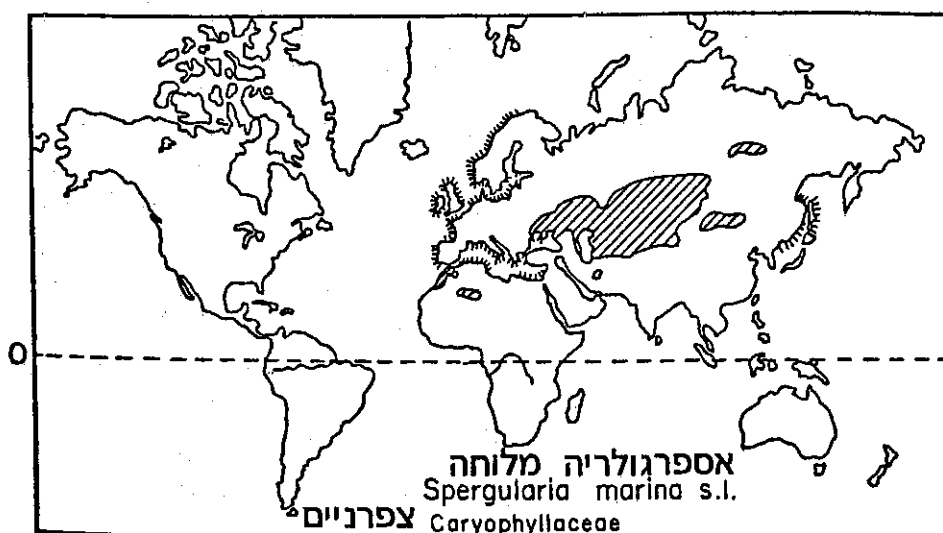
היכן מקורם של אותם תוצרי התאמה יוצאי דופן (כגון הלופיטים)? התיאוריה של זמן-שטח ניסתה לענות על שאלה זו (איור I-6), וראה גם: (Darlington, 1957; Terborgh, 1973; Whittaker, 1977). לפחות לגבי משפחות הסלקיים והאשליים יש כמה הוכחות טובות לכך, שמקורן של קבוצות אלו הוא מרכז אסיה (Zohary, 1973). שם נמצא המרכז למגוון (מספר מינים, סוגים, שבטים) שלהן ולסוגיהן הפרימיטיביים ביותר. דוגמה בולטת נוספת הוא הסוג *Tamarix* (אשל), שהוא העץ היחיד בעולם הגדל במלחות. עץ זה נפוץ באזורים היבשים והמלוחים של אסיה ואפריקה. מיני אשל אחדים גדלים באירופה, במלחות ליד החוף. המספר הגדול ביותר של מינים (23), סקציות וטקסונים פרימיטיביים נמצאים באזורים המלוחים מאוד של מרכז איראן (מ. זהרי, מידע בעל פה, 1968). בעבר הקרוב, אולי במהלך מאה השנים האחרונות, חדר האשל למדבריות צפון אמריקה.

ההנחה כי מקורם של הסלקיים, הפרנקניים והאשליים הוא מרכז אסיה, מתיישבת היטב עם תיאוריית הזמן-שטח (Shmida and Whittaker, 1979), וזאת באופנים הבאים: א. במרכז אסיה יש אזורי מלחות עצומים; ב. שקעים תוך יבשתיים שבהם נוצרו מלחות היו באסיה מקדמת דנא. מכיוון שאסיה היתה תמיד יבשת ענקית; ג. התייבשותו של אוקיינוס הטטים במיוקן-פליוקן חשפה אזורי מלחות נרחבים במרכז אסיה ובקדמתה (Windley, 1977). באלה יכלה להיות התפתחות בולטת של טקסונים מותאמים למליחות (Lewish, 1962; Raven, 1963).

אני מניח כי הסלקיים, האשליים וכנראה גם העופרייתיים [משפחה שאליה שייך הסוג הענק **חרעד** (*Acantholimon*) המונה 180 מינים באזור הטרגאקאנתי של אסיה (Shmida, 1977)] מקורם באותם אזורי מדבר מלוחים שכוסו על-ידי אוקיינוס הטטים הקדמוני ונחשפו במיוקן-פליוקן. מכיוון שבית-גידול מלוח נפוץ לאורך החופים (Zohary, 1977; Chapman, 1977), התפשטו הטקסונים של משפחות אלו לחופים. ומשם לחופי יבשות אחרות, באמצעות תפוצה ארוכת טווח. בשלב הסופי הם פלשו גם לאזורי המדבר הפנים-יבשתיים של אותן יבשות. תהליך זה היה פעיל ביותר בסלקיים של אוסטרליה (6 סוגים אנדמיים) ושל צפון אמריקה (5 סוגים אנדמיים), ובעופרייתיים בצפון אמריקה (2 סוגים אנדמיים) ובדרומה [במיוחד הסוג **עדד** (*Limonium*)].

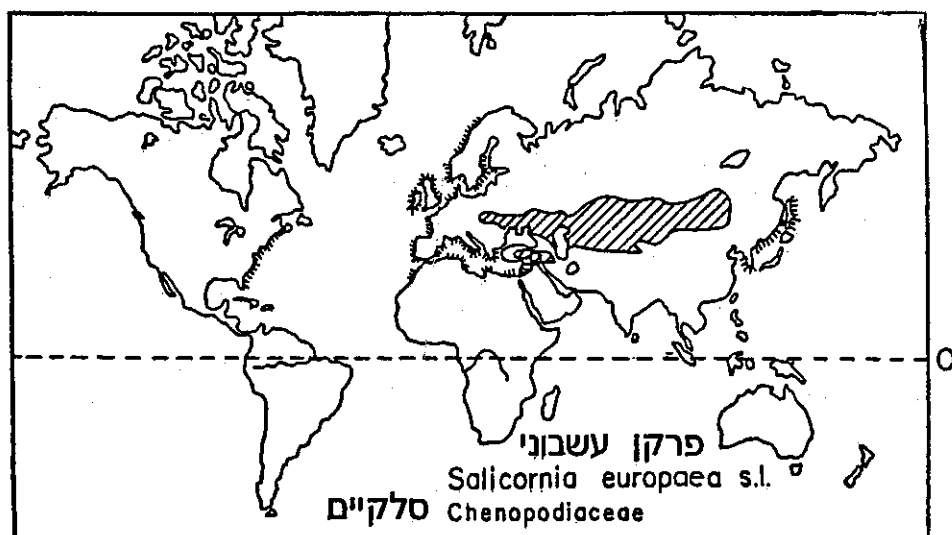
תהליך מעגל ההתפתחות מתבטא היטב, וגם "משתמר", במשפחות של הלופיטים מדבריים, בגלל הקשר ההדדי והקרוב בין בתי-גידול מלוחים וחולייתיים במדבר לסביבות חופיות. בהמשך נביא דוגמאות נוגדות לתופעה זו.

טבלה 9 מסכמת את הטקסונים הנפוצים הן בחולות מדבריים והן בחולות חופיים בישראל. ניתן לראות בה כי מרבית הטקסונים שייכים למשפחות מדבריות מלוחות (חינדיים,



איור 24.

מפת התפוצה של אספרגולריה מלוחה (*Spergularia marina* s.l.) (צפורניים). למין זה דגם תפוצה של מלחות בערבות אירואסיה ולאורך חופים צחיחים (עתים בעזרת האדם, בדורות האחרונים) ביבשות שונות בעולם.



איור 25.

מפת התפוצה של פרקן עשבוני (*Salicornia europaea* s.l.) (סלקיים). למין זה דגם תפוצה חופי, סוב-קוסמופוליטי אך הוא גם בעל תפוצה רחבה במלחות של אירואסיה.

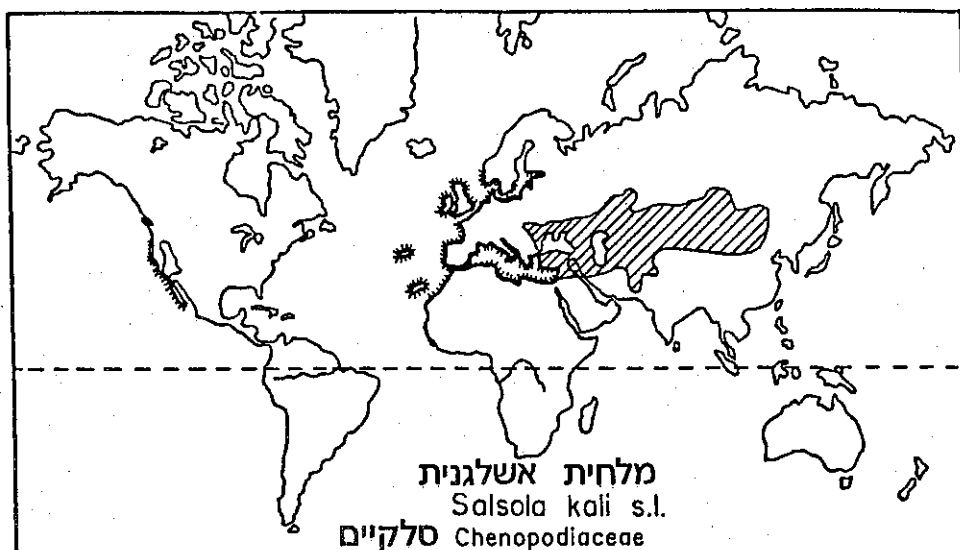
סלקיים, פרנקניים, עופריתיים, דגניים, אשליים וזוגניים) וכי מרבית הסוגים הם בעלי תפוצה קוסמופוליטית. לפחות בכמה מקרים יש מינים ויקאריים³⁰, ובהם אחד משני המינים גדל באזור היס-תיכוני התוך יבשתי והשני בחוף (טבלה 9, עמודה רביעית). ממחקרים טקסונומיים - פליטוגיאוגרפיים ניתן לשער איזהו המין העתיק יותר ואיזה הצעיר. הסוגים אשר להם הזוגות הרבים ביותר של מינים הם בעלי מספר המינים הרב ביותר - ולעתים גם המינים הפרימיטיביים שלהם - במדבר, בעוד שמינים חופיים הם כנראה נגזרות צעירות [לדוגמה חבלבל החוף (*Convolvulus secundus*), לוניאה ריכפנית (*Launaea resedifolia*), אסד החוף (*Lycium schweinfurthii*), סכיון יפו (*Senecio joppensis*), ציפורנית חופית (*Silene modesta*)]. עובדות אלו מתיישבות היטב עם הפליאואקולוגיה של מישור החוף על חוליותיו, שנוצרו בפליסטוקן, (Picard 1963; Horowitz, 1979).

אף שבמרבית זוגות המינים החופיים-מדבריים המקור הוא מדברי, יש כמה זוגות "הפוכים", שבהם מין מדברי מקורו במין חופי. כזה הוא המקרה של תבצלת הנגב (*Pancratium sickenbergeri*), שגדלה בחולות פנימיים בנגב ולה זרעים עטויי שעם, בעלי כושר ציפה, האופייניים לכל מיני התבצלת. מכאן נובע, שמוצאה צריך להיות ממין חופי [ככל הנראה תבצלת החוף]. כיוון התפתחות דומה מוצאים בזוגות מינים של ערער (*Limonium*) ו-*Statice*, וכנראה גם אצל כף התתול (*Aeluropus*), גומא (*Cyperus*) ומד-חול (*Sporobolus*). סיפורו של הרוטם (*Retama*) מסובך יותר (1973) זהרי וכן מידע בעל-פה מזהרי, 1975): מרכז הסוג הוא בספרד, משם הוא נפוץ לאורך חופי מערב היס התיכון לצפון אפריקה וחדר למדבר סהרה - שם הפך לשולט. בפליסטוקן, שבו נוצרו חולות חופיים במזרח היס התיכון, חדר המין לחופים אלו מהמדבר, ביוצרו זן אנדמי.

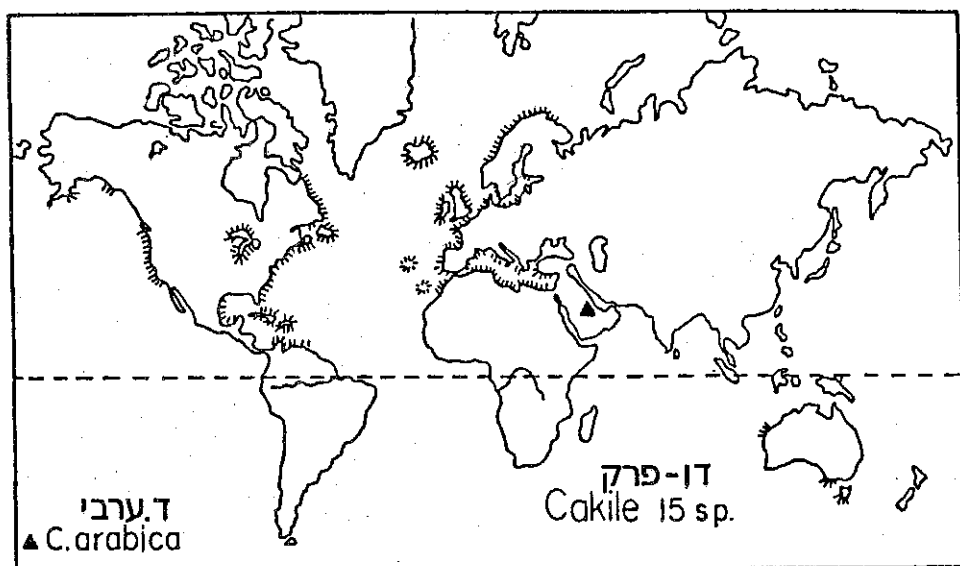
המין מלחית אשלגנית (*Salsola kali* איור 26) והסוג דו-פרק (*Cakile*; איור 27), הם נציגים של דגם פליטוגיאוגרפי, המראה יפה את ה-ETC במינים וסוגים, בהתאמה. מלחית אשלגנית (*Salsola kali*) מקורה כנראה בערבות הנרחבות של מרכז אסיה, שהן מרכזם של כל צמחי הגלגל (Shmida and Whittaker, 1979). משם היא נפוצה לאורך החופים היס-תיכוניים לאזורים רבים אחרים. בקליפורניה (שבה *S. kali* קרויה *S. iberica*), היא נפוצה לא רק לאורך החוף, אלא גם כצמח גלגל בעמק המרכזי ובעמק קואצ'ילה. הסוג מלחנית (*Halogeton*) הגיע מהעולם הישן למדבריות אמריקה בתחילת המאה הזו, והועלתה ההשערה (Shmida and Whittaker, 1979) שבתוך כמה עשורים הוא יגיע למדבריות האגן הגדול ודרום קליפורניה.

דו-פרק (Rodman, 1974) הוא מצליב של חולות חוף (איור 27) בעל תפוצה נרחבת

³⁰ מינים ויקאריים - מינים קרובים, המחליפים זה את זה בבתי-גידול שונים בעלי סמיכות גיאוגרפית.



איור 26. מפת התפוצה של מלחית אשלגנית (*Salsola kali* s.l.), (סלקיים). למין זה תפוצה בערבות המלוחות של מרכז אסיה ותפוצה קוסמופוליטית (עתים בעזרת האדם, בדורות האחרונים) לאורך חופים צחיחים.



איור 27. מפת התפוצה של הסוג דן-פרק (מצליבים); 15 מינים.

במרבית חופי אירו-אסיה וצפון אמריקה. המין הפרימיטיבי ביותר שלו - *Cakile arabica* - גדל בחולות פנימיים במדבריות ערב. עדיין חסר לו השלב האבולוציוני הסופי במעגל - יצירת מינים האופייניים לדיונות של מדבריות פנימיים בעולם החדש. תפוצתם של **צלקניות** (*Carpobrotus*) וקבוצתה יכולה לתת דגם נוסף של ETC. מרכז התפוצה של קבוצה זו הוא באזור הכף של דרום אפריקה. משם הגיע מין אחד לחופי אוסטרליה על-ידי הפצה למרחק רב (*Carpobrotus aequilaterus*). ממין זה (או ממין אחר של *Carpobrotus*, שנכחד) נגזר הסוג האנדמי החד-מיני *Disphyma* ובכך "השלים" את מעגל ההתפתחות של טקסון מדברי זה.

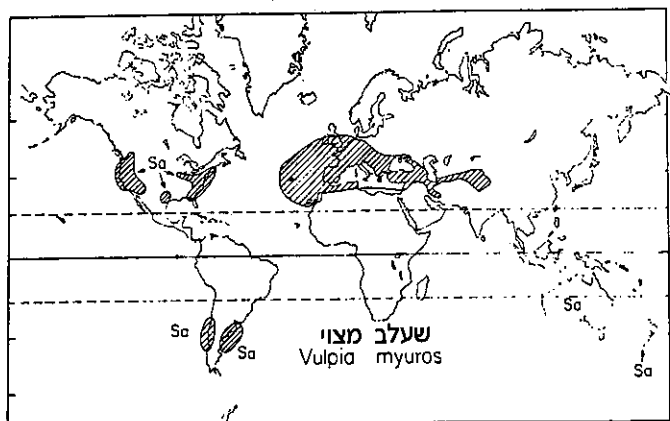
יש קשר כללי גם בין שלב הטקסון החופי ב-ETC לבין צורת החיים. טקסונים חופיים נוטים להיות עשבוניים או חד-שנתיים. דבר זה אפשר לראות בסוג **אוכס** (*Suaeda*). זהו סוג קוסמופוליטי של מלחות ומדבריות, שמרכזו במדבריות המזרח-התיכון (מ. זהרי, מידע בעל-פה, 1971). מכאן התפשט הסוג דרך המלחות של המזרח-התיכון, אסיה ואפריקה. כל מיני המלחות, להוציא אחד, הם רב-שנתיים מעוצים. מרבית המינים החופיים הם חד-שנתיים [**אוכס מצרי** (*S. aegyptiaca*), **אוכס חופי** (*S. maritima*), *S. splendens*]. מין אחד מהם (*S. maritima*), הנפוץ בחופים באזורים רבים בעולם, הגיע לאוסטרליה, שם נגזר ממנו מין מדברי אנדמי - *S. australis* (בדרום אוסטרליה יש רק שני מינים של אוכס). במערבה של צפון אמריקה יש 4 מינים של אוכס. שניים מהם שולטים באגנים מדבריים מלוחים [*S. fruticosa* (**אוכס שיחני**)³¹ ו-*S. torreyana*]. יש גם סוג מדברי אנדמי קרוב (*Sarcobatus*), שנגזר כנראה מאוכס.

נשאלת השאלה, מדוע יש לאזורי חוף תפקיד כה חשוב כמקשרים בין מדבריות במהלך ETC של צמחיית מדבר. אפשר להעלות שתי סיבות עיקריות. האחת היא הדמיון בין סביבות מדבריות לחופיות. בשתי הסביבות יש בתי-גידול מלוחים וחוליים.

הסיבה השנייה היא האופי הלא תחרותי של סביבה חופית, הנובע מאי-יציבותה (הרס והפרעה על-ידי זרמי ים ורוחות חזקות) היחסית ומיובשנותה. מכאן נובע כי בחופים פתוחים יש הסתברות גבוהה להתבססות של יחידות תפוצה חדשות שהגיעו אליהם ויגיעו לשלב של התרבות בטרם ייחשפו לתחרות. זוהי הסיבה לכך שניתן למצוא בחופים הרבה טקסונים שונים מאוד זה מזה ובעלי מרכזי תפוצה רחוקים ממקומם הנוכחי [לדוגמה, *Arctostaphylos uva-ursi* במזרח צפון-אמריקה, **ערער ארזי** (*Juniperus oxycedrus*) במזרח האזור היס-תיכוני, **שעלב מצוי** (*Vulpia myuros*) בדרום אמריקה (איור 28), ו-*Astragalus quezelensis*. בחופי מערב הים התיכון].

לסיכום, דמיון דו-קטבי בין מדבריות לחופים שיחק תפקיד חשוב בהתפתחות ובתפוצה של צמחיית מדברית. זהרי (1973) תמך בהנחה שבית-גידול חופי היה קיים בכל התקופות, וכי הגיוני לשער שהרכבה מצמחיית המדבר נגזרה מאבות חופיים.

³¹ זו כנראה טעות טקסונומית - אין הוא זהה ל-*S. Fruticosa* (L.) Forssk. (**אוכס שיחני**) של העולם הישן.



איור 28.
מפת תפוצה של שעלב מצוי *Vulpia myuros* (דגניים). עשב חד-שנתי שמוצאו באזור
הים-תיכוני/איראנו-טוראני, משם התפשט (בשתי המאות האחרונות) בעזרת בני אדם
למרבית האזורים המדבריים האחרים של העולם. Sa = בתי-גידול מלוחים.

Komarov (1905-6) היה בין הראשונים שהציגו את ההשקפה הטוענת לעתיקות של צמחי
מדבר ולמוצאם מצמחי חופים (Zohary, 1973).
אף שהתשובות לשאלת מוצאן של שתי הפלורות - מחופים או ממדבר - הן ספקולטיביות
מאוד, אין כל ספק שיש קשר חזק בין שני בתי-הגידול.

7. גישה אינטגרטיבית

מבוא

ככלל, בבואנו להשוות בין צמחים מיבשות שונות, אנו מחפשים את הדומה ואת השונה
בין צומח לצמחייה. דמיון בפיזיוגנומיה ובהתאמות אקולוגיות בין קבוצות
טקסונומיות שאינן קרובות זו לזו, קרוי קונברגנציה. אבולוציה מקבילה מוגדרת
כהתפתחות של מאפיינים אקומורפולוגיים דומים בשתי קבוצות טקסונומיות, הרחוקות
בשתי דרגות או יותר זו מזו בשושלת יוחסין משותפת (G.G. Simpson, 1960). שוני
בין קבוצות טקסונומיות דומות (או אפילו זהות), הגדלות באקלימים דומים ביבשות
שונות נקרא אבולוציה מתפצלת. ניתן לפרש את השוני בצורות חיים בין שני צמחים (או
צמחיות) מיבשות שונות בשלוש דרכים:

- (1) שני האזורים שונים למעשה זה מזה בתנאייהם העכשוויים (במיוחד אקלים וקרע).
- (2) לשני האזורים היסטוריה סביבתית (אקלימית) שונה, והם דומים רק כיום.
- (3) גם אם בשני האזורים שורר אקלים זהה, בהווה וגם בעבר, ייתכן שהאזורים
הסובבים אותם שונים זה מזה בצמחייה שלהם ובאסטרטגיה של צורת החיים. אותם אזורים

סובבים יכולים להיות את המקור לצמחית המדבר [כפי שהניחו לגבי הסהרה (Zohary, 1973), צפון אמריקה (Axelrod, 1950a, 1979) ודרום אפריקה (Werger, 1978)]. כאשר האזורים הסובבים שונים זה מזה בפזיוגנומיה, הם עברו, כנראה, שני מסלולים אבולוציוניים שונים (תיעול, במובן שנקבע על-ידי Waddington, 1975) שהביאו להתפתחות התאמות שונות לסביבות דומות באופיין. בפרק זה אנסה להעריך את חשיבותן של הנקודות 2 ו-3 בהתפתחותה של צמחיה מדברית. השאלה החשובה ביותר היא, כיצד יכולה ההיסטוריה הגיאולוגית להסביר את השווה והשונה בין צמחיות.

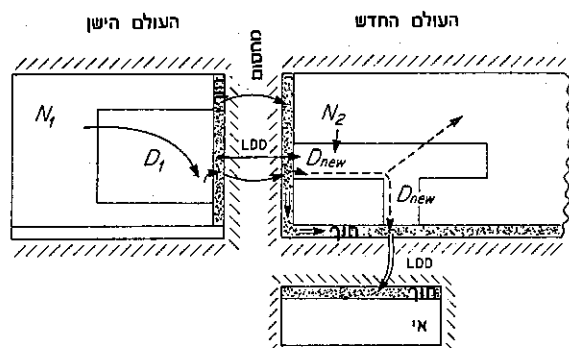
היסטוריה גיאולוגית של סביבות צמחיות

כל ניסיון להסביר את דגם התפוצה של קבוצה הנחשבת לעתיקה יחסית, צריך לקחת בחשבון את התופעות הגיאולוגיות של טקטוניקת הלוחות ונדידת היבשות (Wilson, 1963; Dewey, 1972; Raven and Axelrod, 1974; Velentine and Moores, 1974; Bruke and Wilson, 1976; Windley, 1977).

על-פי התיאוריה של הלוחות עשויה הליתוספירה כתיסר לוחות ענק, עשויים חומר קשה וקר (סלע), ועוד כמה לוחות קטנים יותר, הנעים על גבי האסתנוספירה, שהיא צמיגה, רכה יותר ולוהטת. הלוחות כוללים, קרום אוקייני, העשוי בעיקר בזלת (sima), ויבשות, שסלעיהן הם סלעי יסוד קלים יחסית (sial) והן "צפות" על גבי קרקעית האוקיינוס. כאשר הלוחות האוקייניים נעים זה ביחס לזה בלחץ כוחות תרמיים של פנים כדור הארץ הנוזלי, נעות היבשות הצפות על גביהם עמם באופן פאסיבי, כשם שגושי סלע נישאים על גבי קרחונים.

"נביעה" של לבה בשולי הלוחות גורמת ליצירת ליתוספירה חדשה בין הלוחות, בתוך הבקעים התת-ימיים, הנמצאים לאורך רכסים אשר מתמשכים על פני כ-40,000 ק"מ בקרקעית האגנים האוקייניים. ליתוספירה ישנה נוחתת במקומות ההתנגשות בין לוחות, כאשר לוח אחד עולה על השני, ואילו שוליו של הלוח נכנסים והופכים לנוזל בכניסתם למגמה הלוחטת. באזורי ההתנגשות יש לעתים קרובות שקע אוקייני עמוק. כאשר קרקעית האוקיינוס נעה מתחת לגוש יבשה קבוע נוצרות שרשרות של איים וולקניים כדוגמת אינדונזיה, הפיליפינים, יפן והאיים האלאוטיים. כאשר שוליים יבשתיים עולים מעל ללוח אוקייני נייה, נוצרים רכסי הרים כדוגמת האנדים, סירה נבדה בקליפורניה ורכסי החוף של קולומביה הבריטית (Bruk and Wilson, 1976).

לאחרים לוחים³² על פני כדור הארץ, המיוצגים על-ידי התרוממות וולקניות מתוך מעבה האדמה, יש חשיבות רבה בתיאוריה של טקטוניקת הלוחות (Burke and Wilson, 1976). כך, מסמנים את נתיב התנועה של הלוחות. כאלו הם איי הוואי והאנטילים



D - מדבר
 N - לא מדבר
 1 - ישן
 2 - חדש
 LDD - תפוצה ארוכת טווח

==> הסתברות גבוהה
 - - -> הסתברות בינונית
 . . . -> הסתברות נמוכה

איור 29.

דיאגרמה של מודל אידאלי, המדגים את המעגל האבולוציוני של הטקסון (ETC) כמכניזם לאבולוציה ולהתפשטות של טקסונים מדבריים משותפים.

הקטנים. האיים התת-ימיים הקיסריים³³, המתחילים באתר לווהט בהוואי הם המשכם הוולקני הפעיל של איי הוואי, ומסמנים את המהירות וכיוון התנועה של הלוח הפסיפי. איי Austral ואיי Tuamato (האיטי) והמשכיהם התת-ימיים, מסמנים את הצד השני. אתרים לווהטים באפריקה מעידים על יבשת זו כי היא נייחת במהלך 30 מיליון השנים האחרונות. ריכוז של אתרים לווהטים, עם המאפיינים הטופוגרפיים הנלווים - בקע, אגנים והתרוממויות - מסמלים כנראה אתרים שבהם תהיה בעתיד קריעה של היבשת ופתיחת אוקיינוסים חדשים. כשם שהטבלה הערבית נקרעה מהטבלה האפריקאית בתקופה קרובה יחסית (במיוקן), נראה שהבקע³⁴ במזרח אפריקה יוביל ליצירתה של טבלה מזרח אפריקאית (סומלית), וקריעתה מן היבשת (Dietz and Holden, 1970). שבירתן של היבשות, פיזורן על פני כדור הארץ, צירופן מחדש לגושים, יצירת שרשרות הרים עצומות, כל אלה הם תהליכים רציפים שקרו וקורים על פני כדור הארץ במשך חלק גדול מתהיסטוריה שלו. מכיון שכך, ברור שתהליכים אלה יהיו תפקיד חשוב ביותר בהתפתחות צורות החיים השונות על פני כדור הארץ ובפיזורן.

מעגל התהליכים הטקטוניים, שהוביל ליצירת המערך העכשווי של היבשות על פני כדור הארץ, התחיל כנראה לפני כ-200 מיליון שנים, בשבירתה של פנגאה, יבשת העל העולמית (Wilson, 1963; Heirtzler, 1968; Bullard, 1969; Dietz and Holden, 1970; Dewey, 1972). תיארוך השלבים השונים של ההפרדה וההתאחדות של יבשות חשוב ביותר לצורך הבנת תפוצתן של צורות חיים על פני כדור הארץ. התיארוך נקבע, בדיוק די

Emperor Seamounts 33

Rift Valley 34

רב כנראה, בשיטות שונות, כגון ניתוח השינויים בשדה המגנטי של כדור הארץ, כפי שהם מתבטאים בהיפוכים המגנטיים (אנומליות מגנטיות) של הסלע הנוצר בבקעים שבקרעית האוקיינוס (Heirtzler, 1968; Bullard, 1969); תיאורן רדיואקטיבי של סלעים; תיאורן של סלעים תת-ימיים ליד החופים ושכבות נושאות מאובנים.

האירועים הטקטוניים העיקריים של הלוחות, אשר להם חשיבות ביוגיאוגרפית, ייסקרו בקצרה להלן, בעיקר בהתאם לגישתם של Axelson ו-Raven (1974). הגירה ישירה, על פני היבשות, נתאפשרה בין גונדוואנה המערבית (המורכבת מאפריקה ודרום אמריקה של היום) לגונדוואנה המזרחית (אוסטרליה ואנטארקטיקה) לפני 110 עד 127 מיליוני שנים. הגירה דומה בין אפריקה למדגסקר ואולי גם להודו ובין אפריקה לדרום אמריקה היתה אפשרית עד לפני כ-100 מיליון שנים. מעבר ישיר מאוסטרליה לניו-זילנד ולגוש היבשת המקורי, שהוא כיום קלדוניה החדשה, היה קיים עד לפני 80 מיליון שנים; בין אפריקה לאירואסיה לפני המיוקן, כלומר לפני 63 מיליון שנים; ובין אירואסיה לצפון אמריקה (על פני צפון האוקיינוס האטלנטי של היום) היה קשר יבשתי עד לפני 49 מיליוני שנים. קשר יבשתי ראשון בין אסיה להודו נוצר לפני כ-45 מיליוני שנים; בין אוסטרליה לדרום אמריקה היה קשר יבשתי (דרך האנטארקטיקה) לפני 39-49 מיליוני שנים. קשר "צעיר", שתיארוכו מדויק יותר, הוא הקשר היבשתי המחודש בין אירואסיה לאפריקה (שהופרדו לפני כ-120 מיליוני שנים) שנוצר לפני 17 מיליוני שנים. קשר יבשתי ישיר בין אוסטרליה לאסיה (דרך אינדונזיה וגניאה החדשה) היה קיים לפני 15 מיליוני שנים. הקשר בין דרום אמריקה לצפונה, דרך מרכז אמריקה, נוצר לפני 5.7 מיליון שנה. דגם הפיזור הנוכחי של היבשות על פני כדור הארץ התגבש לפני 15 מיליוני שנים לפחות. מאז עבר זמן רב מאוד שאפשר להשיג פיזור של טקטונים שונים.

ההסבר של תנועת יבשות כמכניזם של תפוצת צמחים חשוב מאוד, אבל יש להתייחס אליו בפרופורציות הנכונות. יש לזכור במיוחד את התנתקותן של אפריקה מדרום אמריקה, מדגסקר, הודו ואוסטרליה-אנטארקטיקה, שאירעה בקרטיקון התיכון, לאור העובדה, שעדות ראשונה ממאובנים של מרבית המשפחות והסוגים של מכוסה הזרע היא מהשלישון (מאוחרת לקרטיקון). אם אכן במהלך הקרטיקון (לפני 100-110 מיליוני שנים) כבר נפרדו היבשות העיקריות זו מזו (Dewey, 1972; Windley, 1977), ואילו מרבית המשפחות והסוגים של מכוסה הזרע הופיעו רק בקרטיקון העליון או בשלישון (R.F. Thorne מידע בעל פה, 1978), הרי שיש פער גיאולוגי גדול בין זמן היפרדותה של פנגאה לבין זמן ההופעה של המשפחות והסוגים הקיימים של מכוסה הזרע. לכן לא תיאוריית הטקטוניקה של הלוחות (נדידת היבשות) ולא קיומן של שרשרות איים וכיוצא באלה יכולים לספק הסבר מלא לתפוצתן המקוטעת של קבוצות עיקריות של צמחיית מדבר ביבשות השונות (Raven and Axelson, 1974; Schuster, 1976). בעיה זו הובילה את Thorne (1978). להוסיף לתיאוריה של הקשרים היבשתיים את המכניזם של תפוצה ארוכת-טווח (LDD), העשוי להסביר תפוצה מקוטעת בין יבשות: "תפוצה רגילה על פני היבשת היא המנגנון העיקרי לתפוצה ולנדידה של מינים יבשתיים. עם זאת, הפצה אקראית של יחידות תפוצה על פני מרחקים גדולים, על פני אוקיינוסים, יבשות, כל רוחב החגורה

הטרופית ואפילו האנטארקטיקה או האזור הארקטי, מתרחשת באופן רציף ומתמשך". (Thorne, 1978). בהתאם, אחת הדעות היא כי LDD הוא תהליך חשוב, היוצר תפוצה מקוטעת בין יבשות, במיוחד בכמה מינים וסוגים (ראה לעיל).

ככל שנעים בשעון הזמן הגיאולוגי קרוב יותר לתקופתנו, המידע הזמין מדויק יותר, מפורט יותר ואמין יותר. מקובל להניח כי במהלך הקרטיקון, עד לפאליאוקן, באזורים הסובטרופיים ובאזור הממוזג הדרומי שלטה צמחייה טרופית: יער הלאורו-סילבי - יערות הער (Lauro-sylvi) (Axelrod, 1958, 1973; Takhtajan, 1969, 1978; Zohary, 1973). הצמחייה האינדו-מאלזית (Axelrod, 1958, 1973) והצמחייה הקליפורנית (Wolfe, 1975). האקלים היה טרופי, נוח ויציב. במערב אירופה, לדוגמה, הצמחייה של החרסית הלונדונית (London Clay, Chandler and Reid; Flora 1933), מצוטט ב-Zohary, 1973, עמ' 331-333 מהאראוקן מראה קשר קרוב מאוד לצמחייה הטרופית האינדו-מאלזית. יש עדויות דומות מחלקים רבים אחרים של האזור הסובטרופי של העולם (Axelrod, 1962a, 1958, 1979; Wolfe, 1975).

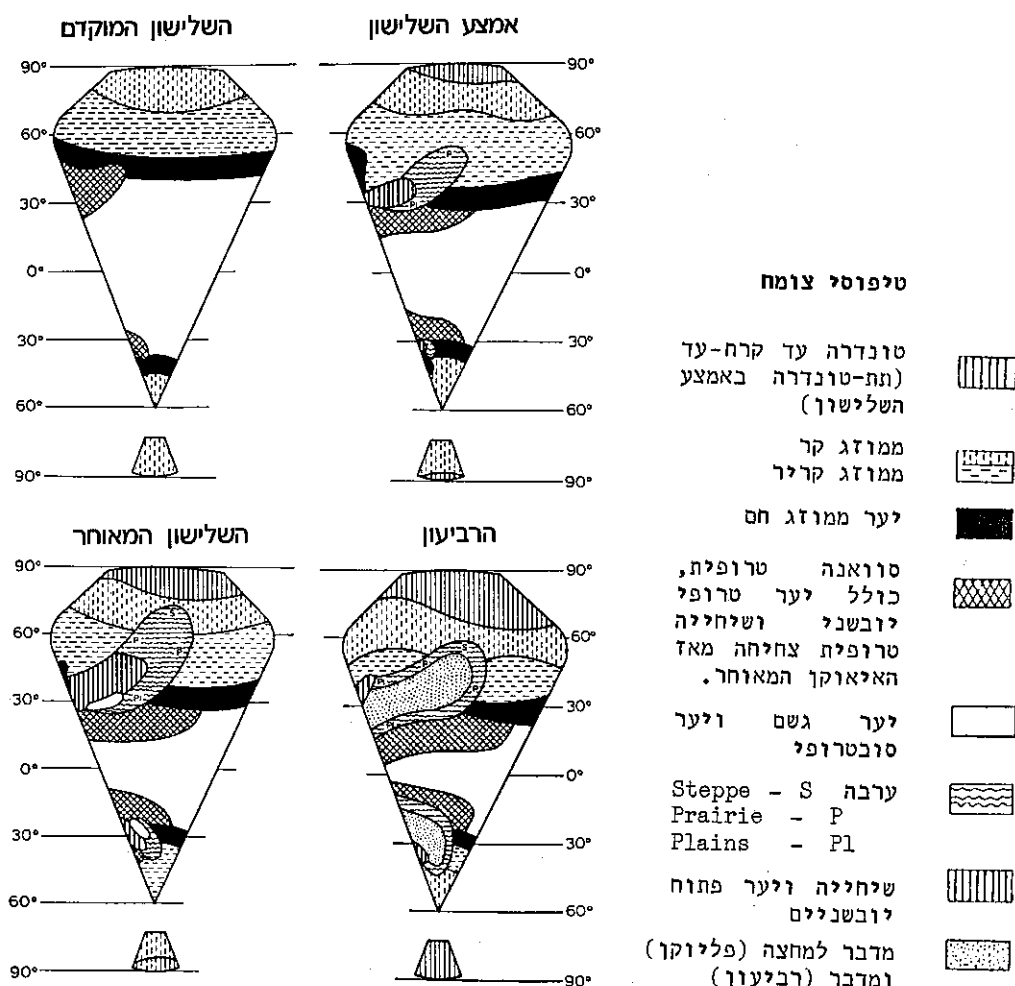
לסיכום, יש מעט מאוד עדויות לשינוי בצמחייה כתוצאה משינויי אקלים במהלך הקרטיקון ותחילת השלישון.

במהלך תקופת המיוקן חלו השינויים הגדולים בצמחיית האזור הטרופי (איור 30), (Axelrod, 1973; Raven and Axelrod, 1974; Wolfe, 1975; Beard, 1977; Axelrod and Raven, 1978; Williams, 1982), והם מתייחסים לשיאה העיקרי של האורוגנזה³⁵ האלפינית (R. Fruend, מידע בעל פה, 1972). מחקרים מכל רחבי האזור הסובטרופי מורים על התייבשות חזקה בחלקים נרחבים ועל היעלמות היער הלאורו-סילבי הסובטרופי [ראה (Beard 1977) ו-(Pearson 1978) לגבי אוסטרליה; (Axelrod 1973) לגבי צפון אמריקה; (Axelrod and Raven 1978) ו-(Van Zinderen Bakker 1975) לגבי דרום אפריקה; ו-(Butzer 1971) לגבי העולם הישן].

במהלך הקרטיקון העליון-פאליאוגן היתה אפריקה מופרדת מאירו-אסיה על-ידי אוקיינוס הטתיס. אוקיינוס זה כיסה חלקים נרחבים במזרח התיכון ובמרכז אסיה (Windley, 1977). מרבית רכסי ההרים הגבוהים (רמות מזרח אפריקה, וכל תוצרי האורוגנזה האלפינית - האנדים, הרי הרוקס, האלפים ורכס הזגרוס) עדיין לא נוצרו, כך שצל גשם היוצר מדבר מקומי לא היה קיים אף הוא. האוקיינוס האטלנטי היה צר מכפי שהוא היום - ומימיו חמים יותר.

במהלך המיוקן חלה התייבשות הדרגתית באזורים נרחבים בחגורה הסובטרופית. להלן נפרט אירועים פלאוגיאוגרפיים, שקרו במהלך המיוקן וגרמו לשינויים בסיסיים באקלים ובפלאוגיאוגרפיה:

1) "הרס" אוקיינוס הטתיס, שנגרם בגלל המפגש בין אפריקה וערב לבין מרכז אסיה. היעלמותו של אוקיינוס הטתיס ממרכז אסיה גרמה לפתיחת מישורי מלח גדולים במרכז



איור 30. התרשים המוצע של Axelrod (1952a), המראה את השינויים הפליאו-אקולוגיים העיקריים שחלו מאז סוף המזוזואיקון, במשך השלישון ועד סוף הפלייסטוקן.

אסיה, להם חלק נכבד בהתפתחותם של אלמנטים חצי מדבריים קרירים (Tchernov, 1968; Zohary, 1973).

(2) התפתח הבקע הטורני-אפריקני, שגרם לפעילות וולקנית ולהתרוממות באזורי מזרח אפריקה. אירועים דומים קרו במפרץ קליפורניה ובעת התרוממות הרמה המקסיקנית (Z. Garfunkel, מידע בעל-פה, 1979).

(3) האורוגנזה האלפינית יצרה רכסי הרים גבוהים - המערכת האלפינית באירו-אסיה, הרי ההימלאיה, האנדים, הרי הרוקי וטיירה נבדה. אלו יצרו צלי גשם ומדבריות מקומיים בצד החסוי מן הרוח של הרכס.

4) המיצר הפנאמי בין שתי האמריקות התחיל להיסגר, ובמהלך הפליאוקן נוצר גשר יבשתי ביניהן (לפני 4.5 מיליון שנה; Raven and Axelrod, 1974).

5) אוסטרליה ודרום אפריקה נדדו מאז הקרטיקון-פליאוקן 10° עד 15° צפונה [ראה Van Zinderen Bakker (1975), לגבי דרום אפריקה; Beard (1977), לגבי אוסטרליה] והגיעו למיקומן העכשווי, כאשר חלקים גדולים שלהן נמצאים באזור הטרופי.

6) לפי Raven ו-Axelrod (1974), התפתח בתקופה זו אקלים קר באזורים הרחוקים מקו המשווה, וזה הביא להתפשטות האקלימים היבשים יותר באזורים הקרובים לקו המשווה, בגלל שמפל הטמפרטורות בין האזור הקר לחם גדל.

בעבודותיו הראשונות מניח Axelrod (1950a,b, 1952a, 1958), כי אף שכיסי צמחייה צחיחה היו קיימים כבר במהלך העידן השלישוני המוקדם, הרי שאקלימים וצמחייה צחיחים וצחיחים למחצה מקורם בעיקר במיוקן (איור 30). ה"התמדרות" באזורים הסובטרופיים נמשכה בפליאוקן (ייתכן שהיו פאזות קרות ויבשות), אך רק בפלייסטוקן הגיעו ממדי האזור הצחיח לאלו של היום. צמחיות המדבר משקפות את השינוי באקלים: "מן הסתם התפתחו טיפוסי הצמחייה המדברית באופן כה נמרץ והתפשטו לגבולותיהם הנוכחיים רק בתקופות הבין-קרחוניות המאוחרות." (D. I. Axelrod, מידע בעל פה, 1977).

באזורים הסובטרופיים הצחיחים היו התנודות של התקופה הקרחונית כרוכות בגלים של אקלים יבש ולח, אשר גרמו מחד להכחדת טקסונים שונים (Favarger, 1972; Hamilton, 1982) אך מאידך הישרו ספציאציה חזקה ביותר (Stebbins, 1952, 1974; Lewis, 1962; Raven, 1963). אותן תנודות של אקלים לח ויבש לסירוגין גרמו באזורים הטרופיים לנסיגה ולהתפשטות של אלמנטים מן הסוואנה [ראה Vuilleumier (1971) לגבי דרום אמריקה; Hamilton (1974) לגבי מזרח אפריקה; ו-Beard (1977) לגבי אוסטרליה]. ההשערה היא, כי במהלך השלבים היבשים יותר יכלו מינים חצי מדבריים להתפשט לתוך אזורים טרופיים, ומשם, בעזרת מנגנון של דילוג דרך אזורים מתאימים, מצומצמים בהיקפם (Kimura and Weiss, 1964), עברו מחצי הכדור הדרומי לצפוני, בחצותם את המחסום הטרופי (Werger and Coetzee, 1971; Vuilleumier, 1979). באופן כללי יש לדבר על נטייה להתייבשות במהלך הפלייסטוקן, כאשר תנאים מדבריים השתררו בחלקים גדולים של האזור הסובטרופי, במיוחד אחרי תקופת הקרח האחרונה.

יש כמה בעיות וסתירות שלא נפתרו. אחת מהן היא השאלה, האם היו בעולם אקלים יבש וצמחיית מדבר בתקופות הקדומות למיוקן. בבעיה זו נדון בהמשך, לאחר הדיון על השערות ביוגיאוגרפיות ועובדות עיקריות הקשורות לתנאי סביבה צחיחים.

שאלת עתיקותה של צמחיית המדבר

השאלה בדבר עתיקותה של צמחיית המדבר קסמה לביוגיאוגרפים רבים. יש הבדלים גדולים בין הדעות על גילם של המדבריות הקיימים היום בעולם. לפי דעה אחת, מדבריות היו קיימים מאז ומעולם ולפחות חלק מהמדבריות של היום היו קיימים עוד בטרם נוצרו מכוסי הזרע (Axelrod, 1973; Zohary, 1947; Babcock, 1975). דעה אחרת גורסת כי תנאי אקלים מדבריים אכן היו קיימים מאז ומעולם, אך כל המדבריות הקיימים בהווה הם צעירים יחסית (Axelrod, 1950a, 1979; Raven and Axelrod, 1977; Wolfe, 1975; Axelrod, 1974). כמו כן יש חוקרים אחדים שחושבים כי תנאי מדבר התפתחו רק בתקופות צעירות יחסית, וכי אלה לא היו קיימים כלל במהלך התפתחותם של מכוסי הזרע עד לתקופת הפליו-פלייסטוקן (Axelrod, 1952a, 1973). מרבית הפיטוגיאוגרפים הקלאסיים של תחילת המאה (Engler and Drude, 1896; Komarov, 1908; Popov, 1927; Korovin, 1935; Roi, 1941; Iljin, 1946, 1958; Lavrenko, 1965) מסכימים שפלורות צחיחות-ממוזגות וצחיחות-חמות היו קיימות בתחומי הגזרת המדבריות של ימינו (לפחות בעולם הישן) מאז תחילת השלישון, ואולי גם לפני כן. Engler (1928) תיארך את מקורה של צמחיית המדבר לקרטיקון, בעוד ש-Axelrod ו-Raven, וכן חוקרים אחרים (Johnson, 1940; Zohary, 1973; Thorne, 1978) קבעו את זמן הקיטוע היבשתי בתפוצה של אלמנטים מדבריים שונים [כגון צלף (Capparis), באשן (Cleome), Menodora, Hoffmanseggia (זוגניים)] לתקופה שלפני השבירה של גונדוואנה (לפני 100-150 מיליון שנים!!]. שאלת הגיל של צמחיית המדבר מתקשרת לבעיית מוצאה של צמחייה זו. Popov (1927), Iljin (1946, 1958) ו-Lavrenko (1965), וכן חוקרים נוספים, שיערו כי מוצאה של צמחיית המדבר הוא מגזע נפרד. Takhtajan (1969) הניח כי צמחייה יובשנית היתה קיימת במהלך השלישון, וייתכן שאף קודם לכן, באזורים צחיחים וגם באזורים שהיו מכוסים בחלקם בצומח עצי. צמחייה יובשנית זו היתה יכולה להתקיים אפילו באזורי קלימקס של יער בתנאים מקומיים קשים יותר, למשל מעל קו היער או בקרקעות דלות, סלעים וכיוצא בזה. Takhtajan קבע, כי אותו אזור צחיח של "Angaraland" היה כנראה מן המרכזים הקדומים ביותר להתפתחות מכוסי זרע מדבריים. הפלורה היובשנית הזו עמדה בשינויי האקלים שחלו במזוזואיקון. במשך התקופות אירע לעתים שאזור זה הצטמצם מאוד, אך הצמחייה היובשנית לא נעלמה, כי אזורים ובתי-גידול צחיחים היו קיימים שם תמיד. גישה פיטוגיאוגרפית שונה גורסת כי צמחיית מדבר נגזרה מהצמחיות הארקטו-טרציארית והאינדו-מאלזית (לאורו-סילביה). Popov (1927) ו-Korovin (1935) הניחו כי הפלורה המדברית של מרכז אסיה התפתחה מתוך קשר בין פלורת ה-Welwitschia (פלורה מדברית דרום אפריקאית), שהיגרה צפונה ופגשה בפלורת ה-Ginkgo (הארקטו-טרציארית). על סמך טיעונים פיטוגיאוגרפיים ופליאובוטניים הגיע Iljin (1946, 1958) למסקנה,

שהפלורה היובשנית של מרכז אסיה נבנתה מארבעה מקורות עתיקים: 2,1 - נגזרות יובשניות מצמחיות "Turgay" (ארקטו-טרציאלית) ו-"Poltava" (פליאטרופית); 3 - מקור מלוח-חולי עתיק (חופי בעיקר); 4 - מקור עתיק מקומי (של מרכז אסיה).

אף שההיפותיזות שהעלינו מבלבלות במידת מה, הן מייצגות את קו המחשבה העומד בבסיס ההנחות המסבירות את התופעות הללו. מרבית ההיפותיזות מניחות כי צמחיות מדבר נגזרו ממפגש בין צמחיות ממוזגות לטרופיות (ראה Axelrod, 1958, 1950b). זה מתיישב טוב עם העובדה, שמקומם הגיאוגרפי של מדבריות כיום (איורים 4 ו-7) הוא כ"צמחיות ביניים". מרבית הוולוכוחים אודות היפותיזות אלו מתבססים על עדויות פליטוגיאוגרפיות ופליאובוטניות, אולם אין הם לוקחים בחשבון את האפשרות לקיומם של המנגנונים הבאים: 1. תפוצה ארוכת טווח (LDD); 2. מעגל התפתחות הטקסון ושינוי בית-הגידול; 3. האפשרות לספציאציה מהירה ואבולוציה "דוהרת" - תכונות שיוחסו בעשור האחרון לאזורים צחיחים (Lewis, 1962, 1966; Raven, 1977).

אם לא לוקחים בחשבון את שלוש הנקודות הללו, הרי שעל-פי שורת ההגיון מגיעים למסקנה כי צמחיות מדבר וסביבה מדברית הן עתיקות ביותר וגילן גדול מזמן שבירתה של פנגאה. הקיטוע בתפוצה של מדבריות, המספר העצום של מינים וסוגים מדבריים, צורות החיים השונות והמיוחדות והבידוד הטקסונומי של טקסונים מדבריים מובילים למסקנה כי מדבריות וצמחיות מדבר הם עתיקים מאוד.

אם דוחים את שלוש הנקודות הללו אפשר להגיע גם להיפותיזות אחרות ולפרש באופן שונה את התפוצה העכשווית ואת היחסים הטקסונומיים של טקסונים מדבריים. הטיעונים העיקריים התומכים בתיאוריה של עתיקותם של המדבריות הם:

- 1) יבשות עצומות בשטחן היו קיימות במקומן הנוכחי (פחות או יותר) במשך כל זמן קיומן של יבשות על פני כדור הארץ (הדבר נכון לפחות לגבי אירואסיה ואפריקה), או לפני מחזור האורוגנזה הקודם בפנגאה (Windley, 1977). לכן תחום קווי הרוחב הסובטרופיים והאמצעיים, במרכז אזור יבשתי, היה תמיד בעל תנאים צחיחים למחצה. צחיחות זו נובעת מהעובדה, שגוף יבשתי עצום יוצר תנאים צחיחים בלבו בכל קו רוחב. דוגמה "מודרנית" לכך הוא האזור החצי מדברי שבמרכז אסיה.
- 2) אף שרכסי ההרים הגבוהים בעולם הם צעירים יחסית (מיוקן-פליוקן), רכסים היו קיימים תמיד במהלך הזמן הגיאולוגי. בצד החסוי מן הרוח של אותם רכסים יכלו להתפתח מדבריות של צל גשם, אפילו אם בצד הפונה אל הרוח של אותו רכס, באותו קו רוחב, שוררים תנאי אקלים לחים. מצב כזה שורר כיום בקליפורניה ונבדה, וכן בחלקים שונים של האנדזים, שבהם הרכסים עוצרים את מערכת החזיתות הלחות (Lamb, 1961; Flohn, 1969). צירופם של התנאים 1 ו-2 יוצר כיום כמה מן המדבריות הקיצוניים של מרכז אסיה (טקלה-מקאן ו-טסאידאם, איורים 1 ו-3). יש לציין כי מדבר צל גשם לא יכול להתקיים במשך תקופה ארוכה בקנה-מידה גיאולוגי, שכן הארוזיה מכלה את הרכסים בקצב מהיר. במשך חמישה עד שבעה מיליון שנים יתבלו לגמרי 3000 מ' מתוך הגובה הכללי של הרים (ר. פרוינד ו-ר. גרסון, מידע בעל פה, 1979).

3) תנאים צחיחים של דיונות ומלחות חופיות היו קיימים בחופים במשך כל התקופות הגיאולוגיות. לכן בית-גידול זה היה יכול תמיד לשמש כתחום מקלט או כמקור לאלמנטים בעלי פרה-אדפטציות לתנאים צחיחים, הנמצאים בצמחיית מדבר. Komarov (1908/9) היה בין הראשונים שהציגו את השילוב בין עתיקותם של צמחי מדבר לבין היותם נגזרות של מקור חופי (ראה דיון לעיל על הקשר ההדדי בין מדבריות לחופים). 4) כשם שמניחים כי מערכת תנועת האוויר העיקרית בעולם לא השתנתה, כך מניחים גם לגבי מערכת זרמי הים הקרים (Gordon, 1973). אלו יצרו מדבריות ערפל חופיים, הקיימים במהלך כל הדורות בחופיהן המערביים של היבשות, בקווי הרוחב האמצעיים - להוציא אוסטרליה³⁶.

מן הראוי להדגיש, כי טיעונים 1-4 מתייחסים למנגנונים היוצרים תנאים חצי מדבריים ולא מדבריים קיצוניים, כפי שקיימים כיום בטהרה ובכמה מדבריות אחרים (ראה איור 3).

נאמר בטיעונים כי "מספר עצום של מינים וסוגים מטקסונים שונים מעיד על קיומה של סביבה מדברית עתיקה" (Zohary, 1973), אך ייתכן כי אותה שונות עשירה התפתחה במשך זמן גיאולוגי קצר, אם התנאים האקולוגיים אכן היו מתאימים לכך [ראה Shmida and Whittaker, (1979) ו-Shmida (1981) לגבי אגן הים התיכון]. מכניזם גנטי כזה, שיכול ליצור ספציפיות כה מהירה, כבר הוצע בעבר על-ידי Lewis (1962, 1966).

אין לסמוך על הטיעון כי קיטוע יבשתי מעיד בעליל על קיומם של גשרי יבשה עתיקים וכי קיומן של קבוצות טקסונומיות קרובות מעיד על תנאי סביבה דומים השוררים ביבשות מרוחקות, מאז שנותקו אותם גשרי יבשה. יש כיום עדויות נחרצות לכך, שהפצה למרחק גדול מילאה תפקיד חשוב בתפוצה ההדדית ובקשר בין צמחיות המדבר של צפון אמריקה לדרומה (J. M. Johnson, 1940; Raven, 1963; Solbrig, 1973; Wells and Hunziker, 1976). עבודתו הראשונית של Carlquist (1966, 1974) על החיים באיים, מדגישה את חשיבותה של תפוצה ארוכת טווח (LDD). אם כך, אין שום סיבה לייחס את כל הקיטוע היבשתי של צמחי מדבר לקיומם של גשרי יבשה עתיקים (במיוחד לאור העובדה, שמדבריות אמיתיים התפתחו רק מאז המיוקן, ובתקופה זו מרבית המדבריות העיקריים כבר היו מופרדים זה מזה על-ידי אוקיינוסים עצומים).

מרבית התפוצות המקוטעות של מינים מדבריים בימינו וכן של סוגים רבים (טבלאות 4 ו-6) ניתנות להסבר על-ידי LDD (תפוצה ארוכת טווח) באמצעות המעגל האבולוציוני של הטקסון (ETC). מצד שני, לפחות חלק מהתפוצה המקוטעת של טקסונים גבוהים יותר (שבטים, משפחות, סדרות) מוסברת על-ידי התיאוריה של גשרי יבשה קדומים בצימוד לתנאי סביבה דומים, כפי שהראו לאחרונה Turner (1977) ו-Thorne (1978). במסגרת הנתונה, ואם לוקחים בחשבון את כל הנקודות שהנחנו קודם, נראה שהטיעונים

³⁶ אולי זו הסיבה שבאוסטרליה לא התפתחו קבוצות צמחים בעלי גבעולים בשרניים.

הביוגיאוגרפיים הבאים הם ההגיוניים והמתקבלים על הדעת כקובעים את עתיקותה של פלורה מדברית:

(1) טקסונים רליקטיים פליאואנדמיים, המותאמים היטב לתנאים מדבריים, הם עדות לעתיקותו של מדבר. טיעון זה נידון בהרחבה קודם לכן.

(2) הגיוני להניח כי ההסתברות ליצירת צורות חיים מיוחדות, עם תכונות אקופיזיולוגיות יוצאות דופן [כגון סוקולנטיות של הגבעול, צמחי שושנת (Aloe), הפרשת מלח, רתמיות, בזיקרפיה ועוד (Ellner and Shmida, 1981), היא נמוכה מאוד (Shmida Cohen, 1983). לכן המגוון של צורות החיים (אבל לא מגוון המינים בסביבה המדברית) תלוי בזמן (Whittaker, 1977; Shmida and Whittaker, 1979). ובמדבר עתיק יש לצפות למגוון גדול של צורות חיים וליותר צמחים יוצאי דופן בצורתם. דבר זה אכן נכון לפחות לגבי מדבר נמיב, לגבי המדבר הצ'יליאני-פרואני ומדבר סונורה (Shreve, 1942). מדבר נמיב בולט במיוחד בתכונות אלו, ויש בו יצורים מדבריים משונים ביותר עם התאמות יוצאות דופן למדבר, כגון מיני שחרוריות (Tenebrionidae) (Seely, 1979), צמחים "חקיניים" כגון "צמחי אבן" (Lithops) (Wiens, 1978), Welwitschia וצורות מיוחדות של סוקולנטים. מסיבה זו מדגישים חוקרים אחדים את האבולוציה העתיקה והארוכה של מדבריות קארו-נמיב (Leisner, 1967, 1979; Walter, 1971; Van Zinderen Bakker, 1975; Werger, 1978).

(3) קיומם של טקסונים גבוהים, המראים דגם תפוצה שרידי על פני יבשות שונות, ואשר אין להם קרובים מחוץ למדבריות מעיד על מוצא קדמוני של צמחיית המדבר בעולם. כאלו הם ה-Koeberliniaceae וה-Moringaceae (A. Kajar, מידע בעל פה, 1979) בצפון אמריקה ובאפריקה, ה-Didiereaceae וה-Cactaceae במדגסקר ובאמריקה, השבטים השונים של הארכוביטיים (Polygonaceae) ופליאורליקטים שונים מן הזוגניים (Zygophyllaceae) בעולם הישן והחדש.

הטיעונים המחזקים את הדעה כי פלורה מדברית בעולם היא צעירה והתפתחה רק בסוף השלישון (מיוקן/פליוקן), הם הבאים:

(1) מרבית המחקרים הטקסונומיים, העוסקים באבולוציה של מינים במסגרת קבוצות מינים מצומצמות, העלו כי מינים מדבריים התפתחו בעבר הלא רחוק ממינים לא מדבריים (Feinbrun, 1958; Lewis, 1966; Ehrendorfer, 1970, 1971; Zohary, 1973; Heyn et al., 1974; Raven and Axelrod, 1978). לדוגמה, במעבר בין אזור ים-תיכוני למדבר בישראל יש כ-90 זוגות של מינים ויקאריים (מתוך 623 מינים מדבריים!). טקסונים אלו משתנים בהדרגה כלפי המדבר, בעוד מרכזיהם (ראה טבלה 9) הם ים-תיכוניים. דבר זה מעיד על כך, שמרביתם התפשטו כלפי המדבר רק לאחרונה וכי כל צורות הביניים בין הטיפוס הים-תיכוני למדברי עדיין קיימות.

(2) מרבית העבודות שנעשו, מגלות את קיומן של צמחיות לחות, שהיו קיימות במדבריות של היום במהלך התקופות הקרחוניות של הפלייסטוקן, ושל פלורות עציות שהיו קיימות

במהלך המיוקן (Monod, 1963; Butzer, 1971; Wolfe, 1975) וכן סקירות אצל Axelrod (1979, 1973, 1958). מכך אנו מניחים כי סביבות מדבריות הן צעירות וכי באותם אזורים שהם מדבריים כיום, שלטה בעבר צמחייה עציית, לא מדברית.

3) מעדויות ליתולוגיות אנו יודעים כי סביבות מדבריות נרחבות (דיונות, תצורות מלח וגבס) בקנה-מידה עולמי היו קיימות בפרס ובקרטיקון התחתון (Windley, 1977). תקופות אלו קדמו להופעתם של מכוסי הזרע (Raven and Axelrod, 1978; Thorne, 1978). בקרטיקון ובתחילת השלישון שרר על פני מרבית כדור הארץ אקלים לח, נוח ויציב (Axelrod, 1973; Axelrod and Raven, 1978), שלא איפשר את התפתחותה של פלורה מדברית.

4) מספר רב של מקורות (Axelrod, 1952a, 1958, 1979; Lamb, 1961; Nairn, 1966; Emiliani et al., 1972; Raven and Axelrod, 1974; Tchernov, 1975; Van Zinderen Bakker, 1975, 1976; Wolfe, 1975) מביאים עדויות לכך, שהשינוי באקלים לכיוון של התייבשות ו"התמדברות" קרה במיוקן ונמשך בגלים עד ימינו. דבר זה בא בהתאמה עם האורוגנזה האלפינית אשר יצרה שרשרות הרים עצומות, הגורמות לתנאים צחיחים של צל גשם. ר. פרוינד (בעל פה, 1973) הניח, שבקנה-מידה גם יש מעגל של אורוגנזה כל 200 עד 400 מיליון שנים, המביא ליצירת אקלימים קיצוניים, כגון מדבריות או קרחונים. שרשרות ההרים נעלמות, בגלל הארוזיה, בתוך כ-10 מיליון שנים, ואחר-כך דרושות לאקלים כ-30 עד 50 מיליון שנים כדי לשוב לפאזה היציבה שבין האורוגנזות. אם אכן דבר זה נכון, הרי שמכוסי הזרע אשר לא היו קיימים כלל בזמן האורוגנזה הקודמת (האורוגנזה האפאלצ'ית-קאלדונית), התפתחו במהירות בזמן האורוגנזה העכשוית (האלפינית), והפלורה המדברית של מכוסי הזרע התרבתה רק "לאחרונה", מאז המיוקן. על הקורא להיות ער לעובדה כי טיעונים 1, 2 ו-3 מבוססים על נתונים פחות אמינים מאשר הטיעונים המתייחסים לתהליכים ולתפוצה עכשוויים. מובן כי טיעונים אלה סותרים את הטיעונים בעד "פלורה עתיקה", אך אפשר להגיע לתיאוריה של פשרה, אם דוחים את הדברים הקיצוניים ביותר.

מכיוון שהעדויות הביולוגיות והנתונים הסביבתיים נראים חזקים, אני מעדיף את התיאוריה הקובעת באופן כללי כי צמחיית המדבר היא עתיקה ונתקימה בסביבה החצי מדברית, שהיתה קיימת לאורך כל התקופות הגיאולוגיות. לדעתי חשוב במיוחד הטיעון כי אקלים חצי מדברי יכול להתקיים באזורי יבשה נרחבים כתוצאה של צל גשם של רכסי הרים בינוניים, זרמי ים חופיים קרים³⁷ ובגלל לחץ אטמוספרי סובטרופי גבוה (אשר אינו משתנה במשך הזמן הגיאולוגי). כאשר מצטרפים שניים מתוך הגורמים הללו, התוצאה יכולה להיות מדבר אמיתי (עם ממוצע של פחות מ-100 מ"מ גשם בשנה) כמו אלה שהיו קיימים במרכז אסיה ובצפון אמריקה זה זמן רב. מאז המיוקן, ובמיוחד בפלייסטוקן - תקופה שבה האקלים המדברי התפשט על פני חלקים גדולים של האזור הסובטרופי - התפשטה הפלורה הצחיחה אל המדבריות, ומספר המינים גדל מאוד. עם זאת

³⁷ כגון זרם בנגואלה באוקיינוס האטלנטי או זרם הומבולדט באוקיינוס השקט.

לא נוצרו אסטרטגיות התאמה חדשות ותכונות איכותיות. הטענה כי מספר רב של מינים התפתחו במדבר בעבר הקרוב משלימה (ולא נוגדת) את עתיקותו של המדבר. היא מתייחסת לספציאליות הצעירה (פליז-פליזסטוקן) ולהתפשטות הכללית של טקסונים לתוך המדבריות מתאזורים הקרובים אליהם (Stebbins, 1952; Zohary, 1973).

שלמי תודה

ברצוני להודות ל-Robert Thorne ו-Peter Raven, Mary Dedecker שלימדוני את רזי צמחית העולם החדש. תודתי העמוקה ביותר למ. זהרי ז"ל, שפתח לי דלת לעולם הפיטוגיאוגרפיה ולימדני את צמחית המדבר במשך שנים רבות. תודה גם ל-B. McNab ול-ד. כהן על דיונים מעוררים, שבמהלכם התפתחו כמה מההיפותיזות העיקריות של פרק זה.

תודה מיוחדת להגר לשנר על ההכנה והעיבוד של הנוסח העברי.

* רשימת הספרות מתחילה בעמ' 88 ומסתיימת בעמ' 84, וסדר הקריאה בה הוא משמאל לימין.

- Terborgh, P., 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *Am. Nat.*, 107: 481-501.
- Thorne, R.F., 1973. Major disjunctions in the geographic ranges of seed plants. *Q. Rev. Biol.*, 47: 365-411.
- Thorne, R.F., 1978. Plate tectonics and angiosperm distribution. *Not. R. Bot. Gard. Edinb.*, 36: 297-315.
- Thornthwaite, C.W., 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geogr. Rev.*, 38: 55-94.
- Trewartha, G.T., 1954. *An Introduction to Climate*. McGraw-Hill, New York, N.Y.
- Trewartha, G.T., 1961. *The Earth's Problem Climates*. University of Wisconsin Press, Madison, Wis., 334 pp.
- Turner, B.L., 1977. Fossil history and geography (of Compositae). In: V.H. Heywood, J.B. Harborne and B.L. Turner (Editors), *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press, New York, N.Y., pp. 21-41.
- Turrill, W.B., 1929. *The Plant Life of the Balkan Peninsula. A Phytogeographical Study*. Oxford University Press, Oxford, 490 pp.
- Udvardy, M.D., 1969. *Dynamic Zoogeography*. Von Nostrand Reinhold, New York, N.Y., 445 pp.
- Valentine, J.W. and Moores, E.M., 1974. Plate tectonics and the history of life in the oceans. *Sci. Am.*, 230: 80-89.
- Van Zinderen Bakker, E.M., 1975. The origin and palaeoenvironment of the Namib Desert biome. *J. Biogeogr.*, 2: 65-73.
- Van Zinderen Bakker, E.M., 1976. The evolution of late Quaternary palaeoclimates of southern Africa. In: *Palaeoecology of Africa*, 9. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 160-202.
- Van Zinderen Bakker, E.M. and Maley, J., 1979. Late Quaternary palaeoenvironments of the Sahara region. In: *Palaeoecology of Africa*, 11. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 83-104.
- Vuilleumier, B.S., 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science*, 173: 771-780.
- Waddington, C.H., 1975. *The Evolution of an Evolutionist*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y., 328 pp.
- Waisel, Y., 1972. *Biology of Halophytes*. Academic Press, New York, N.Y., 393 pp.
- Walter, H., 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Longman, London, 539 pp.
- Walter, H., 1973. *Vegetation of the Earth in Relation to Climate and the Ecophysiological Conditions*. Springer, New York, 237 pp.
- Webb, S.D., 1976. Mammalian faunal dynamics of the great American interchange. *Paleobiology*, 2: 220-234.
- Wells, P.V. and Hunziker, J.H., 1976. Origin of the creosote bush (*Larrea*) deserts of southwestern North America. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 63: 843-861.
- Went, F.W., 1971. Parallel evolution. *Taxon*, 20(1): 197-226.
- Werger, M.J.A., 1973. American and African arid disjunctions. In: N.B. Brantjes and H.F. Linskens (Editors), *Pollination and Dispersal*. University of Nijmegen, Nijmegen, pp. 117-124.
- Werger, M.J.A., 1978. *Biogeography and Ecology of South Africa*. Junk, The Hague, 1439 pp.
- Werger, M.J.A. and Coetzee, B.J., 1978. The Sudano-Zambezian Region. In: M.J.A. Werger (Editor), *Biogeographical Ecology of Southern Africa*. W. Junk, The Hague.
- West, N.A. (Editor), 1983. *Temperate Deserts and Semi-Deserts*. Ecosystems of the World, 5. Elsevier, Amsterdam, 522 pp.
- Whittaker, R.H., 1956. The vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 26: 1-80.
- Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains. Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 30: 279-338.
- Whittaker, R.H., 1961. Vegetation history of the Pacific Coast states and the "central" significance of the Klamath Region. *Madroño*, 16: 5-23.
- Whittaker, R.H., 1975a. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York, N.Y., 2nd ed., 385 pp.
- Whittaker, R.H., 1975b. The design and stability of plant communities. In: W.H. van Dobben and R.H. Lowe-McConnell (Editors), *Unifying Concepts in Ecology: Rep. Plen. Sess. First Int. Congr. of Ecology, The Hague, 1974*. Junk, The Hague, Pudoc, Wageningen, 169-183.
- Whittaker, R.H. 1977: Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.* 10: 1-67.
- Whittaker, R.H. and Niering, W.A., 1964. Vegetation of the Santa Catalina Mountains Arizona. I. Ecological classification and distribution of species. *Ecol. Monogr.*, 3: 9-34.
- Whittaker, R.H., Niering, W.A. and Crisp, M.D., 1979. Structure, pattern and diversity of a mallee community in New South Wales. *Vegetatio*, 39: 65-76.
- Wiens, D., 1978. Mimicry in plants. *Evol. Biol.*, 11: 365-403.
- Wiggins, I.L., 1964. The origin and relationships of the land flora of Baja California. *Syst. Zool.*, 9: 148-165.
- Williams, O.B., 1982. The vegetation of arid Australia: a biotic appraisal. In: W.R. Bakker and P.J.M. Greenslade (Editors), *Evolution of the Flora and Fauna of Arid Australia*. Peacock, Frewville, S.A., pp. 3-14.
- Wilson, E.O., 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *Am. Nat.*, 95: 169-193.
- Wilson, J.T., 1963. *Continental Drift*. W.H. Freeman, San Francisco, pp. 1-16 (reprint of *Sci. Am.*).
- Windley, B.F., 1977. *The Evolving Continents*. Wiley, New York, N.Y., 385 pp.
- Wolfe, J.A., 1972. An interpretation of Alaskan Tertiary flora. In: A. Graham (Editor), *Floristic and Paleofloristics of Asia and Eastern North America*. Elsevier, Amsterdam, pp. 201-233.
- Wolfe, J.A., 1975. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 62: 264-279.
- Zohary, M., 1973. *Geobotanical Foundation of the Middle East*. Gustav Fischer, Stuttgart, 737 pp.

- Raven, P.H., 1977. The California flora. In: M. Barbour and J. Major (Editors), *Terrestrial Vegetation of California*. Wiley, New York, N.Y. pp. 109-137.
- Raven, P.H. and Axelrod, D.I., 1972. Plate tectonics and Australian paleobiogeography. *Science*, 176: 1379-1386.
- Raven, P.H. and Axelrod, D.I., 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 61: 539-673.
- Raven, P.H. and Axelrod, D.I., 1978. Origin and relationships of the California flora. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 72: 1-134.
- Reid, E.M. and Chandler, M.E.J., 1933. *The London Clay Flora*. Br. Mus. Nat. Hist., London, 561 pp.
- Reveal, J.L., 1978. Distribution and phylogeny of Eriogonideae (Polygonaceae). In: J.L. Reveal and P.H. Harper (Editors), *Intermountain Biogeography: A Symposium*. Great Basin Nat. Mem., No. 2: 169-190.
- Reveal, J.L. and Howell, J.T., 1976. *Dedeckera* (Polygonaceae) — a new genus from California. *Brittonia*, 28(2): 245-251.
- Rikli, M., 1943-48. *Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer*. Hans Huber, Berlin, 1418 pp. (3 vols.).
- Roberty, G. and Vautier, S., 1964. Les genres de Polygonacées. *Boissiera*, 10: 7-128.
- Rodman, J.E., 1974. Systematics and evolution of the genus *Cakile*. *Gray Herbarium Harvard Univ.*, No. 205: 1-136.
- Roi, H., 1941. Phytogeography of Central Asia. *Bull. Fan Mem. Inst. Biol. Pekin, Bot. Serv.*, 11(5): 1-35.
- Rumney, G.R., 1968. *Climatology and the World's Climates*. Macmillan, London, 653 pp.
- Runemark, H., 1969. Reproductive drift — a neglected principle in reproductive biology. *Bot. Not.*, 122: 90-129.
- Rzedowski, J., 1973. Geographical relationship of the flora of Mexican dry regions. In: A. Graham (Editor), *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. Elsevier, Amsterdam, pp. 61-72.
- Sarmiento, E.J., 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *J. Ecol.*, 60: 367-410.
- Sarmiento, G., 1975. The dry plant formations of South America and their floristic connections. *J. Biogeogr.*, 2: 233-251.
- Schimper, A.F.W., 1903. *Plant Geography upon a Physiological Basis*. Clarendon Press, Oxford, 839 pp. (transl. W.R. Fisher).
- Schuster, R.M., 1976. Plate tectonics and its bearing on the geographical origin and dispersal of Angiosperms. In: C.B. Beck (Editor), *Origin and Early Evolution of Angiosperms*. Columbia University Press, New York, N.Y., pp. 48-138.
- Seely, M.K., 1979. Irregular fog as water source for desert beetles. *Oecologia (Berl.)*, 42: 213-227.
- Shmida, A., 1972. *The Vegetation of Gebel Maghara, North Sinai*. Thesis, The Hebrew University, Jerusalem, 178 pp.
- Shmida, A., 1977. *A Quantitative Analysis of the Trajancanthic Vegetation of Mt. Hermon and Its Relation to Environmental Factors*. Thesis, The Hebrew University, Jerusalem, 307 pp.
- Shmida, A., 1981. Mediterranean vegetation of Israel and California: similarities and differences. *Isr. J. Bot.*, 30(3): 105-123.
- Shmida, A., 1984. Whittaker's law of species diversity. *Isr. J. Bot.*, 33: 41-46.
- Shmida, A. and Cohen, D., 1983. *A Theory of Macroevolution in Relation to Ecological and Microevolutionary Processes*. Unpublished manuscript.
- Shmida, A. and Ellner, S.P., 1985. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio*, in press.
- Shmida, A. and Wilson, M.V., 1985. Biological determinants of species diversity at different spatial scales. *J. Biogeogr.*, 12: 1-20.
- Shmida, A. and Whittaker, R.H., 1979. Convergent evolution of arid regions in the New and the Old Worlds. In: R. Tüxen (Editor), *Vegetation and History. Ver. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde, Rintelin*, pp. 437-450.
- Shmida, A. and Whittaker, R.H., 1981. Pattern and biological microsite effects in two shrub communities. Southern California. *Ecology*, 62: 234-251.
- Shmida, A. and Whittaker, R.H., 1984a. Spiny plants: An adaptation to arid climate? *Oecologia*, 62(1): 234-251.
- Shmida, A. and Whittaker, R.H., 1984b. Trends of species diversity and growth forms in arid regions. In preparation.
- Shreve, F., 1942. The desert vegetation of North America. *Bot. Rev.*, 8: 195-246.
- Simpson, B.B., 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology*, 1: 273-294.
- Simpson, G.G., 1952. Probabilities of dispersal in geologic time. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 99: 163-176.
- Simpson, G.G., 1960. Notes on the measurement of faunal resemblance. *Am. J. Sci.*, 258A: 300-311.
- Solbrig, O.T., 1973. The floristic disjunctions between Monte in Argentina and the Sonoran Desert in Mexico and the United States. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 59: 218-223.
- Solbrig, O.T., 1976. The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. In: D.W. Goodall (Editor), *Evolution of Desert Biota*. University of Texas Press, Austin, Texas, pp. 7-49.
- Specht, R.L., 1979. *Heathlands and Related Shrublands. A Descriptive Studies*. Ecosystems of the World, 9A. Elsevier, Amsterdam, 498 pp.
- Stearns, S.C., 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.*, 51: 3-47.
- Stebbins, G.L., 1952. Aridity as a stimulus to plant evolution. *Am. Nat.*, 86: 33-44.
- Stebbins, G.L., 1965. Colonizing species of the native California flora. In: H.G. Baker and G.L. Stebbins (Editors), *The Genetics of Colonizing Species*. Academic Press, New York, N.Y., pp. 135-163.
- Stebbins, G.L., 1972. Evolution and diversity of arid-land shrubs. In: C.M. McKell, J.P. Blaisdell and J.R. Goodin (Editors), *Wildland Shrubs — Their Biology and Utilization*. U.S. Dep. Agric. For. Serv., Gen. Tech. Rep., INT-1.
- Stebbins, G.L., 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Belnap Press, Cambridge, Mass., 397 pp.
- Stebbins, G.L. and Day, A., 1967. Cytogenetic evidence for long continued stability in the genus *Plantago*. *Evolution*, 21(3): 409-428.
- Stebbins, G.L. and Major, J., 1965. Endemism and speciation in the California flora. *Ecol. Monogr.*, 35: 1-35.
- Takhtajan, A.L., 1941. Phytogeographic survey of Armenian S.S.R. *Tr. Inst. Bot. Akad. Nauk Arm. S.S.R.*, 2: 1-180 (in Russian).
- Takhtajan, A., 1969. *Flowering Plants: Origin and Dispersal*. Oliver and Boyd, Edinburgh, 310 pp.
- Takhtajan, A., 1978. *The Phytogeographical Regions of the World*. Akad. Nauk S.S.S.R., Leningrad, 176 pp. (in Russian).
- Tchernov, E., 1968. *Succession of Rodent Faunas During the Upper Pleistocene of Israel*. Paul Parey, Hamburg, 152 pp.
- Tchernov, E., 1975. Rodent faunas and environmental changes in the Pleistocene of Israel. In: I. Prakash and P.K. Ghosh (Editors), *Rodents in Desert Environments*. Junk, The Hague, pp. 331-362.

- Korovin, E.P., 1935. Ocherki po istorii razvitiya rastitelnosti Sredney Azii i Pustinya Betpak-dala Tsentral'nyy Kazakstan. *Byul. Sredneaz. Gos. Univ.*, 20(4): 183-212.
- Kruger, F.J., 1979. South African heathlands. In: R.L. Specht (Editor), *Heathlands and Related Shrublands: Descriptive Studies. Ecosystems of the World*, 9A. Elsevier, Amsterdam, pp. 19-80.
- Lamb, H.H., 1961. Fundamental of climates. In: A.E.M. Nairn (Editor), *Descriptive Paleoclimatology*. Interscience, London, pp. 8-45.
- Lange, O.L., Schulze, E.D., Käppen, L., Buschbom, U. and Evenari, M., 1975. Photosynthesis of desert plants as influenced by internal and external factors. In: D.M. Gates and R.B. Schmerl (Editors), *Perspectives of Biophysical Ecology*. Springer, Berlin, pp. 121-143.
- Landsberg, G. (Editor), 1974. *Climates of North America*. World Survey of Climatology, 2. Elsevier, Amsterdam, 485 pp.
- Lavrenko, E.M., 1965. Subdivision of the ex provinces of the Central Asiatic and Irano-Turanian subregions of the Afro-Asiatic desert region. *Bot. Zh.*, 50: 3-15 (in Russian).
- Le Houérou, H.N., 1970. North Africa: Past, present, future. In: H.E. Dregne (Editor), *Arid Lands in Transition*. Am. Assoc. Adv. Sci., Washington, D.C., pp. 227-278.
- Leistner, O.A., 1967. The plant ecology of the southern Kalahari. *Mem. Bot. Surv. S. Afr.*, 38: 1-72.
- Leistner, O.A., 1979. Southern Africa. In: D.W. Goodall and R.A. Perry (Editors), *Arid-Land Ecosystems: Structure, Functioning and Management*, 1. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 109-143.
- Levin, S.A., 1980. Some models for the evolution of adaptive traits. In: C. Barigozzi (Editor), *Proceedings of Vito Volterra Symposium on Mathematical Models in Biology*. Springer, New York.
- Lewis, H., 1962. Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution*, 16: 257-271.
- Lewis, H., 1966. Speciation in flowering plants. *Science*, 152: 167-172.
- Lewis, H., 1978. Speciation. Review of *Modes of Speciation*, M.J.D. White. *Science*, 200: 1375-1376.
- Logan, R.F., 1968. Causes, climates and distribution of deserts. In: G.W. Brown (Editor), *Desert Biology*, 1. Academic Press, New York, N.Y., pp. 21-50.
- Lowe, C.H. and Brown, D.E., 1973. The natural vegetation of Arizona. *State of Ariz. Resour. Inform. Syst., Coop. Publ.*, No. 2: 1-53.
- MacArthur, R.H., 1968. The theory of the niche. In: R.C. Lewontin (Editor), *Population Biology and Evolution*. Syracuse University Press, Syracuse, N.Y., pp. 159-186.
- MacArthur, R.H., 1972. *Geographical Ecology*. Harper and Row, New York, N.Y., 269 pp.
- MacMahon, J.A., 1979. North American deserts: their floral and faunal components. In: D.W. Goodall and R.A. Perry (Editors), *Arid-Land Ecosystems*, 1. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 21-82.
- Maynard-Smith, J., 1976. Evolution and the theory of games. *Am. Sci.*, 64: 41-45.
- McCleary, A., 1968. The biology of desert plants. In: G.W. Brown (Editor), *Desert Biology*, 1. Academic Press, New York, N.Y., pp. 141-195.
- McGinnies, W.G., 1979. Arid-land ecosystems — common features throughout the world. In: D.W. Goodall and R.A. Perry (Editors), *Arid-Land Ecosystems: Structure, Functioning and Management*, 1. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 299-316.
- McGinnies, W.G., Goldman, B.J. and Paylore, P. (Editors), 1968. *Deserts of the World. An Appraisal of Research into Their Physical and Biological Environments*. University of Arizona Press, Tucson, Ariz., 788 pp.
- Meigs, P., 1953. World distribution of arid and semi-arid homoclimates. In: *Review of Research on Arid Zone Hydrology*. Arid Zone Programme, 1. UNESCO, Paris, pp. 203-209.
- Merxmüller, H., 1966-1972. *Flora von Südwestafrika*. Cramer, Lehre, Nos. 1-35.
- Monod, Th., 1954. Modes contractés et diffus de la végétation saharienne. In: J.L. Cloudley-Thompson (Editor), *Biology of Deserts*. Tavistock House, London, pp. 35-37.
- Monod, Th., 1963. The late Tertiary and Pleistocene in the Sahara. In: *African Ecology and Evolution*. Chicago, University Press, Chicago, Ill., pp. 119-229.
- Mooney, H.A., 1972. The carbon balance of plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 315-346.
- Mooney, H.A. (Editor), 1977. *Convergent Evolution in Chile and California. Mediterranean Climate Ecosystems*. U.S./I.B.P. Synthesis Series, 5. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pa., 224 pp.
- Moore, H.E., 1973. *The Major Groups of Palms and Their Distribution*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y., 115 pp.
- Moore, R.M. and Perry, R.A., 1970. Vegetation. In: R.M. Moore (Editor), *Australian Grassland*. Australian National University Press, Canberra, A.C.T., pp. 59-71.
- Nairn, A.E.M. (Editor), 1961. *Descriptive Palaeoclimatology*. Interscience, New York, N.Y., 231 pp.
- 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.
- Noy-Meir, I., 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 25-41.
- Orians, G.H. and Solbrig, O.T., (Editors), 1977. *Convergent Evolution in Warm Deserts; An Examination of Strategies and Pattern in Deserts of Argentina and the United States*. U.S./I.B.P. Synthesis Series, 3. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pa., 333 pp.
- Orshan, G., 1972. Morphological and physiological plasticity in relation to drought. In: C.M. McKell (Editor), *Wildland Shrubs — Their Biology and Utilization*. U.S. Dep. Agric. For. Serv. Gen. Tech. Rep., INT-1: 245-254.
- Orshan, G., Montenegro, G., Avilla, G. and Aljaro, M.E., 1983. Plant growth forms of Chilean matorral — a mono-character growth-form analysis along an altitudinal transect from sea level to 2000 m.a.s.l. In: *Mediterranean Bioclimatology Symposium*. C.N.R.S., Montpellier, pp. 222-231.
- Ozenda, P., 1977. *Flore du Sahara*. CNRS, Paris, 622 pp.
- Pearson, R., 1978. *Climate and Evolution*. Academic Press, London, 274 pp.
- Petrov, M.P., 1976. *Deserts of the World*. Wiley, New York, N.Y.; Isr. Progr. Sci. Transl., Jerusalem, 447 pp.
- Picard, L., 1963. The Quaternary in the northern Jordan Valley. *Proc. Isr. Acad. Sci.*, 1 (4): 1-34.
- Popov, M.G., 1927. A sketch of the history of development of the flora of Middle Asia. *Byul. Sredneaz. Gos. Univ.*, 15: 239-292 (in Russian).
- Por, F.D., 1975. An outline of the zoogeography of the Levant. *Zool. Script.*, 4: 5-20.
- Porter, D.M., 1974. Disjunct distributions in the New World. *Zygophyllaceae*. *Taxon*, 23: 339-346.
- Raven, P.H., 1963. Amphitropical relationships in the floras of North and South America. *Q. Rev. Biol.*, 38: 151-177.

- Ehrendorfer, F., 1970. Evolution: pathways and patterns. Evolutionary patterns and strategies in seed plants. *Taxon*, 19(2): 185-195.
- Ehrendorfer, F., 1971. Evolution and eco-geographical differentiation in some south-west Asiatic Rubiaceae. In: P.H. Davis, P.C. Harper and I.C. Hedge (Editors), *Plant Life of South-West Asia*. Botanical Society of Edinburgh, Edinburgh, pp. 195-215.
- Eig, A., 1931/1932. Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne. *Feddes Repert., Beih.*, 63: 1-201.
- Elders, W.A., Rex, R.W., Meidav, T., Robinson, P.T. and Biehler, S., 1972. Crustal spreading in southern California. *Science*, 178: 15-24.
- Ellenberg, H., (1963) 1978. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. Fischer-Verlag, Stuttgart, 981 pp.
- Ellenberg, H., 1981. Reasons for stem succulents being present or absent in the arid regions of the world (German with English summary). *Flora*, 171: 114-169.
- Ellner, S. and Shmida, A., 1981. Are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia*, 51: 133-144.
- Emiliani, C., 1955. Pleistocene temperature variations in the Mediterranean. *Quaternaria*, 2: 87-98.
- Emiliani, C., Gartner, S. and Lidz, B., 1972. Neogene sedimentation on the Blake Plateau and the emergence of the Central American isthmus. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 11: 1-10.
- Engler, A., 1908. Pflanzengeographische Gliederung von Africa. *Sitzb. Preuss. Akad. Wiss.*, 38: 781-835.
- Engler, A. and Prude, O. (Editors), 1896. *Die Vegetation der Erde, 1 and 2*. W. Engelmann, Leipzig.
- Evenari, M., Shanan, L. and Tadmor, N., 1971. *The Negev: the Challenge of a Desert*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 345 pp.
- Favarger, C., 1972. Endemism in the montane floras of Europe. In: D.H. Valentine (Editor), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Academic Press, London, pp. 191-204.
- Feinbrun, M., 1958. Chromosome numbers and evolution in the genus *Chalcidicum*. *Evolution*, 12: 173-188.
- Flint, R.F., 1971. *Glacial and Quaternary Geology*. Wiley, New York, N.Y., 311 pp.
- Flint, R.F. and Skinner, B.J., 1974. *Physical Geology*. Wiley, New York, N.Y., 497 pp.
- Flohn, H., 1969. *Climate and Weather*. World University Library. Weidenfeld and Nicolson, London, 252 pp.
- Gadgil, M. and Solbrig, O.T., 1972. The concept of *r* and *k* selection: evidence from some wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.*, 106: 14-31.
- Gausson, H., 1963. *Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne. Notice explicative*. UNESCO, Paris, pp. 1-60.
- Gill, A.M., 1981. Adaptive response of Australian vascular plant species to fires. In: A.M. Gill, R.H. Groves and I.R. Noble (Editors), *Fire and the Australian Biota*. Australian Academy of Science, Canberra, A.C.T., pp. 243-271.
- Goldblatt, P., 1978. An analysis of the flora of Southern Africa: its characteristics, relationships and origins. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 65: 369-436.
- Good, R., 1964. *The Geography of the Flowering Plants*. Longman, London, 518 pp.
- Goodall, D.W. (Editor), 1976. *Evolution of Desert Biota*. University of Texas Press, Austin, Texas, 270 pp.
- Goodall, D.W. and Perry, R.A., 1979. *Arid-Land Ecosystems, I*. Cambridge University Press, Cambridge, 881 pp.
- Gordon, W.A., 1973. Marine life and ocean surface currents in Cretaceous. *J. Geol.*, 81: 269-284.
- Graham, A., 1972a. Outline of the origin and historical recognition of floristic affinities between Asia and eastern North America. In: A. Graham (Editor), *Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America*. Elsevier, Amsterdam, pp. 1-18.
- Graham, A. (Editor), 1972b. *Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America*. Elsevier, Amsterdam, 289 pp.
- Graham, A., 1973. History of the arborescent temperate element in the northern Latin America biota. In: A. Graham (Editor), *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. Elsevier, Amsterdam, pp. 301-314.
- Griffin, J.R., 1977. Oak woodland. In: M. Barbour and J. Major (Editors), *Terrestrial Vegetation of California*. Wiley, New York, N.Y., pp. 383-416.
- Grisebach, A., 1884. *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung, 1, 2*. W. Engelmann, Leipzig, 567, 594 pp.
- Hall, H.M. and Clements, F.E., 1923. The phylogenetic method in taxonomy: The North American species of *Artemisia*, *Chrysanthemum* and *Atriplex*. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, No. 326.
- Hamilton, A.C., 1974. The history of vegetation. In: E.M. Lind and M.E. Morrison (Editors), *East African Vegetation*. Longman, London, 257 pp.
- Hamilton, A.C., 1982. *Environmental History of East Africa: A Study of the Quaternary*. Academic Press, London, 328 pp.
- Heirtzler, J.R., 1968. Sea floor spreading. *Sci. Am.*, 219: 60-70.
- Heyn, C.C., Dagan, O. and Nachman, B., 1974. The annual *Calendula* species: Taxonomy and relationships. *Isr. J. Bot.*, 23: 169-201.
- Hopper, S.D., 1979. Biogeographical aspects of speciation in the southwest Australian Flora. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 399-422.
- Horowitz, A., 1979. *The Quaternary of Israel*. Academic Press, London, 436 pp.
- Hutchinson, J., 1959. *Families of Flowering Plants*. Clarendon Press, Oxford, 725 pp.
- Ilijin, M.M., 1946. Some results gained by studying the formation of the flora in the deserts of Central Asia. In: *Materials on the History of the Flora and Vegetation of the U.S.S.R.*, 2. Akad. Nauk S.S.S.R., Moscow, pp. 196-265 (in Russian).
- Ilijin, M.M., 1958. Flora pustin' tsentralnoy Azii, yeye proiskhozhdeniye etapi razvitiya. In: *Materials on the History of the Flora and Vegetation of the U.S.S.R.*, 3. Akad. Nauk S.S.S.R., Moscow, pp. 129-229.
- Johnson, I.M., 1940. The floristic significance of shrubs, common to North and South America. *J. Arnold Arbor.*, 21: 356-363.
- Johnson, A.W., 1968. The evolution of desert vegetation in western North America. In: G.W. Brown (Editor), *Desert Biology, 1*. Academic Press, New York, N.Y., pp. 101-140.
- Kimura, M. and Weiss, G.H., 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, 49: 561-576.
- Kluge, M. and Ting, I.P., 1978. *Crassulacean Acid Metabolism*. Ecological Studies, 30. Springer, Berlin, 209 pp.
- Koch, C., 1960. The Tenebrionidae of Southern Africa: 31. Comprehensive notes on the Tenebrionid fauna of the Namib desert. *Ann. Transvaal Mus.*, 24: 61-106.
- Komarov, V.L., 1908/9. Vredeniye k floram kitay: Mongolii. *Mongolskaya roda Caragana. Tr. Petersb. Bot. Sad.*, 29(2): 1-31.
- Köppen, W., 1954. Classification of climates and the world patterns. In: G.T. Trewartha (Editor), *An Introduction to Climate*. McGraw-Hill, New York, N.Y., 3rd ed., pp. 225-226; 381-383.

רשימת הספרות

- Axelrod, D.I., 1950a. Evolution of desert vegetation. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 590: 215-306.
- Axelrod, D.I., 1950b. Classification of the Madro-Tertiary flora. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 590: 306-358.
- Axelrod, D.I., 1952a. A theory of angiosperm evolution. *Evolution*, 6: 29-60.
- Axelrod, D.I., 1952b. Variables affecting the probabilities of dispersal in geological time. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 99: 177-188.
- Axelrod, D.I., 1958. Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. *Bot. Rev.*, 24: 433-509.
- Axelrod, D.I., 1973. History of the Mediterranean ecosystem in California. In: F. Di Castri and H. Mooney (Editors), *Mediterranean Type Ecosystems, Origin and Structure*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 225-279.
- Axelrod, D.I., 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 62: 289-334.
- Axelrod, D.I., 1977. Outline history of California vegetation. In: M. Barbour and J. Major (Editors), *Terrestrial Vegetation of California*. Wiley, New York, N.Y., pp. 138-185.
- Axelrod, D.I., 1979. Age and origin of Sonoran Desert vegetation. *Calif. Acad. Sci. Occas. Pap.*, 132: 1-74.
- Axelrod, D.I. and Raven, P.H., 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. In: M.J.A. Werger (Editor), *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Junk, The Hague, pp. 79-130.
- Babcock, E.B., 1947. The genus *Crepis*, 1, 2. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 21(12): 1-198; 22(10): 199-1030.
- Baker, H.G., 1974. The evolution of weeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 1-24.
- Barbour, M.G. and Major, J. (Editors), 1977. *Terrestrial Vegetation of California*. Wiley, New York, N.Y., 1104 pp.
- Barbour, M.G., Shmida, A., Johnson, A.F. and Holton, B.H., 1981. Comparison of coastal dune scrub in Israel and California: Physiognomy, association patterns, species richness, phytogeography. *Isr. J. Bot.*, 30: 181-198.
- Beadle, N.C.W., 1979. Origins of the Australian angiosperm flora. In: A. Keast (Editor), *Biogeography and Ecology of Australia*, 1, 2. Junk, The Hague, 409-426.
- Beard, J.S., 1976. The evolution of Australian desert plants. In: D.W. Goodall (Editor), *Evolution of Desert Biota*. University of Texas Press, Austin, Texas, pp. 45-71.
- Beard, J.S., 1977. Tertiary evolution of the Australian flora in the light of latitudinal movements of continent. *J. Biogeogr.*, 4: 111-118.
- Beatley, J.C., 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology*, 55: 856-863.
- Beatley, J.C., 1976. *Vascular Plants of the Nevada Test Site and Central-Southern Nevada: Ecology and Geographical Distribution*. National Tech. Info. Serv. U.S. Dep. Commerce, Springfield, Va., TID-26881, 306 pp.
- Beetle, A.A., 1960. A study of the *Artemisia* genus. *Univ. Wyo. Bull.*, 368.
- Bhandari, M.M., 1978. *Flora of the Indian Desert*. Scientific Publishers, Jodhpur, 471 pp.
- Bodenheimer, F.S., 1935. *Animal Life in Palestine*. Jerusalem, 347 pp.
- Boyko, H., 1947. On the role of plants as quantitative climate indicators and the geocological law of distribution. *J. Ecol.*, 35: 1-27; 138-157.
- Bray, W.L., 1898. On the relation of the flora of the Lower Sonoran Zone in North America to the flora of the arid zones of Chile and Argentina. *Bot. Gaz.*, 26: 121-147.
- Brown, G.W., 1968. *Desert Biology*, J. Academic Press, New York, N.Y., 635 pp.
- Bullard, E., 1969. The origin of the oceans. *Sci. Am.*, 221: 66-75.
- Burbidge, N.T., 1960. The phytogeography of the Australian region. *Aust. J. Bot.*, 8(2): 75-211.
- Burke, K.C. and Wilson, J.T., 1976. Hot spots on the earth's surface. *Sci. Am.*, 235: 46-57.
- Burt, B.L., 1971. From the south: An African view of the floras of Western Asia. In: P.H. Davis, P.C. Harper and I.C. Hedge (Editors), *Plant Life of South-West Asia*. Botanical Society of Edinburgh, Edinburgh, pp. 135-154.
- Butzer, K.W., 1971. *Environment and Archaeology*. Methuen, London, 2nd ed., 412 pp.
- Carlquist, S., 1966. The biota of long-distance dispersal I. Principles of dispersal and evolution. *Q. Rev. Biol.*, 41: 247-270.
- Carlquist, S., 1974. *Island Biology*. Columbia University Press, New York, N.Y., 660 pp.
- Chapman, V.J., 1974a. *Salt Marshes and Salt Desert of the World*. Cramer, Lehre, 2nd ed., 392 pp.
- Chapman, V.J., 1974b. Salt marshes and salt deserts of the world. In: R.J. Reimold and W.A. Queen (Editors), *Ecology of Halophytes*. Academic Press, New York, N.Y., pp. 3-22.
- Chapman, V.J., 1977. *Coastal Vegetation*. Pergamon Press, London, 2nd ed., 292 pp.
- Cody, M.L. and Mooney, H.A., 1978. Convergences and dissimilarities of Mediterranean climate ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 265-321.
- Constance, L., Heckard, L.R., Ornduff, K.L. and Raven, P.H., 1963. Amphitropical relation in the herbaceous flora of the Pacific Coast of North and South America: A symposium. *Q. Rev. Biol.*, 38: 109-177.
- Critchfield, W.B. and Little, E.L., 1971. Geographic distribution of the pines of the world. *U.S.D.A. For. Serv. Misc. Publ.*, 99: 97 pp.
- Cronquist, A.J., Holmgren, A.H., Holmgren, N.H. and Reveal, J.L., 1972. *Intermountain Flora: Vascular Plants of the Intermountain West U.S.A.* Hafner, New York, N.Y., 270 pp.
- Danin, A., Orshan, G. and Zohary, M., 1975. The vegetation of the northern Negev and the Judean desert of Israel. *Isr. J. Bot.*, 24: 118-172.
- Dansereau, P., 1957. *Biogeography: An Ecological Perspective*. Ronald Press, New York, N.Y., 257 pp.
- Darlington, P.J., 1957. *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*. Wiley, New York, N.Y., 675 pp.
- Darlington, P.J., 1959. Area, climate and evolution. *Evolution*, 13: 488-510.
- Darwin, C., 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London, 432 pp.
- Dewey, J.F., 1972. Plate tectonics. *Sci. Am.*, 226: 56-68.
- Di Castri, F., Goodall, D.W. and Specht, R.L. (Editors), 1981. *Mediterranean-Type Shrublands*. Ecosystems of the World, 11. Elsevier, Amsterdam, 643 pp.
- Dietz, R.S. and Holden, J.C., 1970. Reconstruction of Pangaea: Breakup and dispersion of continents, Permian to present. *J. Geophys. Res.*, 75: 4939-4956.



ROTEM

Botanical Information Center

ROTEM is the Hebrew word for the broom *Retama roetam*, It is also an acronym for "reshet tatzpiot u meida" - "network of (botanical) observations and information".

ROTEM, a joint project of the Society for the Protection of Nature in Israel and the Hebrew University Department of Botany, is based at the Har Gillo Field Study Center, south of Jerusalem.

Nature lovers, students and field instructors from all over Israel send in observations and sample specimens of all types of plants. These data are computerized at the Hebrew University Botany Department, the print-outs being sent regularly to SPNI Field Study Centers and to individual observers registered with ROTEM.

Monthly field study days, in different parts of Israel, are devoted to the study of the typical flora of each region as well as to rare and endangered species and habitats.

* ROTEM collects seeds of wild plants for a botanical garden and nursery to encourage the use of our native wild plants for landscaping purposes.

* ROTEM fosters the establishment of botanical monitoring plots at each Field Study Center.

* ROTEM actively seeks out wild plants in danger of extinction.

In all these activities ROTEM relies upon an expanding community of amateur and professional botanists, whose knowledge of Israeli flora is greatly advanced by the ROTEM field study days and by the feedback of information.

They have shown their aptitude for identifying and defining plants, collection seeds and for reporting rare plants in danger of extinction.

Interested persons should apply to ROTEM,
HAR GILLO F.S.C. DOAR NA ZEFON JEHUDA 90907.

"ROTEM" is published 4 times a year and is available at the bookshops of the Society for the Protection of Nature in Tel Aviv, Jerusalem, Haifa and Beer-sheba.

There is a possibility of an annual subscription.

Adress: Har Gillo Field Study Center, Doar Na Zefon Jehuda 90907.

On the covers:

Front cover: Semi desert near Las-Vegas. Nevada, U.S.A. Photo: Avi Shmida.

Back cover: *Mesembryanthemum nodiflorum*. Photo: Avi Shmida.

Biogeography of the Desert Flora

Avi Shmida

Hebrew version: Hagar Leshner

Editor: Gad Pollak

Based on: Shmida, A. 1985. Biogeography of the Desert Flora. In: Evenari, M., Noy-Meir, I. and Goodall, D. (eds). Ecosystems of the World, vol 12. Hot Deserts and Arid Shrublands. Elsevier Scientific Pub. Amsterdam.

ROTEM

BULLETIN OF THE ISRAEL PLANT INFORMATION CENTER

No. 27, June 1988

Editors: Gad Pollak and Avi Shmida

Editorial Board: Azaria Alon, Amots Dafni
Mordechai Kislev, Jacob Koach