



Research article

מאמר מחקר

ביוגאוגרפיה של צמחים קוצניים בארץ ישראל

א' כץ

מרכז מדע ים המלח והערבה

פרטי התקשורת: katz.phyt@gmail.com + 972 52 2885563

ת ק צ י ר

פענוח הגורמים הקובעים את תפוצתם ואת שכיחותם של מנגנוני הגנה נגד רעייה בקרב צמחים הוא סוגיה מרכזית באקולוגיה ובביוגאוגרפיה של צמחים. המסגרות התאורטיות המובילות כיום מתמקדות בהשפעת הזמינות של משאבים חיצוניים ובאופן שבו צמחים ומינים שונים מקצים משאבים אלה לצורך צמיחה או הגנה. ההשערה המקובלת היא כי בתנאי מחסור במשאבים זמינים אין לצמחים יכולת להשקיע משאבים בהשתקמות לאחר פגיעה, ולכן הם משקיעים יותר בהגנות שתכליתן להפחית את עוצמת הרעייה ואת נזקיה. נוסף על כך כאשר חנקן ונוטריינטים אינם זמינים, הצמחים אינם יכולים להשקיע את עודפי המוטמעים שלהם בצמיחה, והעודפים מתפנים ליצירת הגנות. עם זאת לא ברורה תקפותן של תחזיות אלה לגבי מנגנוני הגנה מכניים כגון קוצים, שהם חלק בלתי נפרד מרקמות הצמח. במחקר זה נבדקה תפוצתם של מינים קוצניים בכלל הצומח של ארץ ישראל ובפרט בצומח של שלוש שמורות טבע: יטבתה, המתאפינת באקלים צחיח קיצוני; עין גדי, שהיא נאת מדבר באקלים צחיח קיצוני; ונחל בצת בעל האקלים הים-תיכוני. במחקר נמצא מתאם בין השייך הביוגאוגרפי של מינים לבין קוצניות: באופן יחסי יש מספר גדול יותר של מינים קוצניים סהרו-ערביים וסודניים מאשר מינים קוצניים ים-תיכוניים או איראנו-טוראניים. לצד זאת נמצא שמינים קוצניים ים-תיכוניים ואיראנו-טוראניים אינם נפוצים בשמורות הטבע שבחבל המדברי, ונראה שממצא זה נובע מהבדלים באקולוגיה של האזורים הביוגאוגרפיים שבהם הם שכיחים, ולא דווקא מהבדלים בזמינות המשאבים בין החבל הים-תיכוני לבין החבל המדברי. בעוד בכלל הארץ נפוצים יותר מינים בעלי קוצים באיברי הרבייה, ביטבתה ובמידה פחותה גם בעין גדי נפוצים יותר מינים בעלי קוצים באיברים וגטטיביים, בעיקר מיני שיטה סודניים. ייתכן שההבדל נובע מהשוני בזהותם של אוכלי הצמחים העיקריים בחבל הים-תיכוני בהשוואה לסוואנות האפריקניות. אף על פי שממצאי המחקר הנוכחי עשויים להיראות כסותרים חלק מהתחזיות של המסגרות התאורטיות הקיימות, אין הדבר כך, ואולי אף ההפך הוא הנכון.

מילות מפתח:

עין גדי
יטבתה
קוצים
קוצניות
צומח
רעייה

Biogeography of spiny species in Israel

O. Katz

Dead Sea and Arava Science Center

Correspondence: katz.phyt@gmail.com + 972 52 2885563

ABSTRACT

Deciphering the drivers of antiherbivory defense mechanisms' distribution and incidence is a central question in plant ecology and biogeography. Current leading theoretical frameworks tend to focus on the effects of resource availability and how different plants and species allocate such resources for growth and defense. The commonly accepted hypothesis is that where resources are limited, plants are less capable of renewal following damage and therefore invest more resources in defenses in order to avoid herbivory damage. Additionally, where nitrogen and nutrients are limited, plants possess photosynthate surpluses that cannot be used for growth and are thus available for developing defenses. Nevertheless, the validity of these predictions for mechanical defenses that constitute integral part of plant tissues, such as spines and thorns, is unclear. I studied the incidence of spiny species in the entire flora of Israel and in the flora of three nature reserves: Yotvata (extreme arid climate), Ein Gedi (oasis in extreme arid climate), and Nahal Betzet (Mediterranean climate). Species biogeographic association is found to be correlated with spinescence: There are relatively more spiny Saharo-Arabian and Sudanian species than spiny Mediterranean and Irano-Turanian species. In contrast, spiny Mediterranean and Irano-Turanian species are less abundant in the nature reserves of the desert district, which apparently is a result of the ecology of the biogeographic regions in which these species are common, rather than a result of differences in resource availability between the Mediterranean and desert districts. In addition, while in the entire country species with spines in their reproductive organs are more common, in Yotvata (and to a lesser degree also in Ein Gedi) species with spines in their vegetative organs (especially Sudanian *Acacia*) are more common. This difference may stem from differences in the identity of key herbivores in the Mediterranean biogeographic region compared to the African savannas. Although the observations made in this study may appear to contradict some of the predictions of current theoretical frameworks, this is not the case and the opposite may be true.

Keywords:

Ein Gedi
Yotvata
Spines
Spinescence
Vegetation
Herbivory

הבולטים והנחקרים ביותר ביניהם הם קוצים ושערות קשיחות, הידועים ביכולתם לפגוע בחלקים שונים של הפה ולעיתים אף להחזיר מטבוליטים שניוניים ומחוללי מחלות לגופם של בעלי חיים (Halpern et al., 2007; Lucas et al., 2000).

הקוצים הם חלק אורגני מרקמות הצמח וממבנהו, ויש להם תפקיד הגנתי. לפיכך הם דוגמה להקצאת מטבוליטים ראשוניים לתפקיד שנתפס כהגנתי, ואשר לרוב ממלאים אותו מטבוליטים שניוניים. משום כך לא ברור מעמדם של הקוצים במאזנים האנרגטיים והמטבוליים של הקצאת משאבים לצמיחה ולהגנה ולשקלול התמורות בין צמיחה לבין הגנה וגם בין מטבוליטים שונים. אף על פי כן רוב רובו של הדיון התאורטי הענף בנושא זה עוסק בשקלול התמורות שבין מטבוליטים ראשוניים ושניוניים, וחלקם של הקוצים בדיון זה דל.

במאמר זה נסקרות התאוריות המובילות בנושא הקצאת משאבים למנגנוני הגנה, נבחן כיצד חזות התאוריות האלה את תפוצתם הגאוגרפית של מנגנוני ההגנה ונסקר הידע הספרותי הקיים על אודות התפוצה הגאוגרפית של צמחים קוצניים. נוסף על כך מוצגות במאמר ראיות חדשות לדרך שבה דגמי התפוצה של צמחים קוצניים בחבלים הים-תיכוני והמדברי של ארץ ישראל הם תוצר של תהליכים אבולוציוניים ואקולוגיים, הקשורים לתנאים הא-ביוטיים והביוטיים.

1. הקדמה

1.1 רקע כללי

בשל היותם היצרנים שבבסיס מארגי המזון, מרבית הצמחים נתונים בסיכון להיאכל על ידי צרכנים ראשוניים. על כן אין זה מפתיע שבמהלך האבולוציה נוצר בקרב הצמחים מגוון רחב של מנגנוני הגנה נגד רעייה. מבין שלל מנגנוני הגנה אלה עיקר תשומת הלב במחקר ניתנה למטבוליטים שניוניים, שהם תרכובות אורגניות שהצמח מייצר נוסף למטבוליטים הראשוניים, הנחוצים לו לצורכי גדילה, התפתחות, פיזיולוגיה ורבייה. אחד מנושאי החקר המרכזיים באקולוגיה של מנגנוני הגנה בצמחים עוסק באופן שבו צמחים מקצים משאבים, בעיקר פחמן וחנקן, לייצור מטבוליטים ראשוניים ושניוניים. נוסף על כך נחקר האופן שבו תנאי הסביבה משפיעים על הקצאת המשאבים הזו ועל שקלול התמורות (trade-off) הן אלה שבין צמיחה לבין הגנה והן אלה שבין מטבוליטים ראשוניים לבין מטבוליטים שניוניים.

נוסף למטבוליטים השניוניים ניחנים מיני צמחים רבים במנגנוני הגנה מכניים. אלה מכנים קשיחים וחדים הפוגעים פגיעה פיזית ברקמות הרכות של בעלי החיים, כגון העור, החך ודרכי העיכול, ויכולים לשחוק מערכת לעיסה. מנגנוני הגנה מכניים כוללים סוגים שונים של גבישים, מינרלים ותרכובות אי-אורגניות (Franceschi and Nakata, 2005; He et al., 2014; Katz et al., 2014; Lucas et al., 2000).

1.2 המסגרת התאורטית

הנחת היסוד המקובלת היא ששקלול התמורות של מנגנוני הגנה בצמחים, הן בתוך מינים והן בין מינים, נותן ביטוי להבדלים ביחס העלות-תועלת של מנגנוני הגנה שונים בתנאי אילוצים פנימיים וחיזוניים נבדלים. לפי השערת ההגנה האופטימלית (Rhoades, 1979), צמחים מפתחים מנגנוני הגנה בדרך שמיטיבה את הכשירות (fitness) שלהם, בעוד הכשירות עצמה היא תוצר חלקי של עלויות הקצאת המשאבים למנגנוני הגנה (לעומת הקצאת משאבים למטבוליזם ראשוני). לכן, על פי השערה זו, מנגנוני הגנה מתפתחים ביחס ישר לסכנת הרעיון שבפניה ניצב הצמח וביחס הפוך לעלויות מנגנוני ההגנה, ומסיבה זו גם מתקיים שקלול תמורות בין-מיני ותוך-מיני בין מנגנוני הגנה לבין צמיחה ורבייה (Rhoades, 1979; Stamp, 2003). באופן דומה ובהסתמך על כך שהמשאבים העומדים לרשותו של כל צמח מוגבלים, תיארו הרמס ומטסון (Herms and Mattson, 1992) מגמות שונות של שקלול תמורות בין-מיני בין הגנות לבין צמיחה, מגמות המשתנות לאורך השינויים בזמינות המשאבים. זוהי ההשערה המוכרת היום בכינוי GDBH – השערת מאזן צמיחה-הגנה או צמיחה-התמיינות. השערה זו מתקדמת מהשערת ההגנה האופטימלית, שכן מחד גיסא היא מתבססת פחות על סיכוני הרעיון הממשיים או על הקצאת המשאבים של הצמח הבודד, ומאידך גיסא היא נותנת משקל רב יותר לשונות בזמינות המשאבים ולשונות בין-מינית. במובן זה ה-GDBH מתמקדת פחות בתגובות הפיזיולוגיות של הצמח הבודד ובמיקרו-אבולוציה של אוכלוסיות, ויותר באקולוגיה ובמיקרו-אבולוציה של מיני הצמחים ככלל. באחת מני דוגמאות רבות התומכות ב-GDBH הראו כץ ועמיתיו (Katz et al., 2016) כי מינים רב-שנתיים הצומחים בחולות ניצנים שבדרום מישור החוף נחלקים לשתי קבוצות: מינים בלתי-אכילים (קרוב לוודאי בשל רעילותם), שכמעט שאינם מתחדשים בעקבות נזקי רעיון, ומינים אכילים, המתחדשים בכמויות גדולות זמן קצר לאחר שנגרמים להם נזקי רעיון.

ה-GDBH נחשבת בעיני רבים כמסגרת התאורטית הבשלה ביותר להבנת הממדים והתפוצה של מנגנוני הגנה בקרב מיני צמחים. למרות זאת שוררים חילוקי דעות מהותיים בשאלה אם אפשר לבחון את תקפותה במישרין ובאופן מבוסס. אחת הדעות המובילות בקרב חוקרים כיום היא כי תיקוף ה-GDBH צריך להיעשות באמצעות בחינה של השערות אחרות הנגזרות ממנה (Stamp, 2004), לדוגמה השערת זמינות המשאבים – RAH (Coley et al., 1985). ה-RAH שואפת להסביר כיצד תכונות בית הגידול, ובפרט זמינותם של משאבים מטבוליים כחנקן וכמים, משפיעים על הקצאת המשאבים לצמיחה ולמנגנוני הגנה.

תחזית אחת של השערת זמינות המשאבים היא שבסביבות בעלות משאבים מוגבלים יקצו צמחים משאבים רבים יותר למנגנוני הגנה נגד רעיון מאשר לצמיחה (Coley et al., 1985; Endara et al., 1987; Coley et al., 2003). יש לכך שתי סיבות עיקריות. על פי הסיבה האחת, במצב אידאלי שבו המשאבים העומדים לרשותו של צמח אינם מוגבלים, גם צמיחתו יכולה להיות בלתי מוגבלת, ולכן צמיחה מחדש מאפשרת פיצוי מלא על נזקי רעיון. זהו מצב שבו אין במנגנוני הגנה תועלת, ואין להם יתרון על פני צמיחה מחדש. לעומת

זאת כאשר המשאבים העומדים לרשותו של הצמח מוגבלים, ייתכן כי בהשוואת שתי האסטרטגיות המתחרות – גדילה מחדש או מניעת נזק – עלויות הצמיחה מחדש יהיו גבוהות ביחס לעלויות מנגנוני ההגנה. הסיבה השנייה היא שבסביבות דלות-משאבים צפוי לצמחים יהיו קצבי צמיחה ותחלופת רקמות אטיים יותר. לצמחים הגדלים בסביבות כאלה תיתכן תועלת רבה יותר אם ישיקעו במנגנוני הגנה המונעים נזקי רעיון במקום ברקמות המתפתחות בקצב אטי (Coley et al., 1985). על פי תחזית נוספת של ה-RAH, יש סבירות גבוהה שלמינים הצומחים לאט יהיו מנגנוני הגנה קבועים בעלי קצב תחלופה נמוך, כגון קוצים ותרבות אי-אורגניות, בהתאם לקצב המטבולי האטי שלהם (Coley, 1987). אף שהמצאות בשטח אינה תומכת בחלק מההנחות העומדות בבסיסה של השערת זמינות המשאבים, התחזיות העיקריות של השערה זו נתמכות היטב על ידי עדויות אמפיריות (Endara and Coley, 2011; Stamp, 2003).

עוד תחזית של ה-GDBH, השערת מאזן צמיחה-הגנה או צמיחה-התמיינות, היא שלמגבלות משאבים, למעט ריכוזים נמוכים של פחמן דו-חמצני ומחסור באור השמש, תהיה השפעה שלילית על צמיחה יותר מאשר על פוטוסינתזה. לכן בתנאים אלה ייווצרו בצמח עודפים מוטמעים, שהצמח אינו יכול לנצלם לצמיחה, אך הוא יכול להקצותם לפיתוח רקמות מתמחות, כגון מנגנוני הגנה (Herms and Mattson, 1992). מסיבה זו השערת מאזן הפחמן-חנקן (CNBH) (Tuomi et al., 1998) – נגזרת נוספת של ה-GDBH – חוזה שצמחים ישיקעו במנגנוני הגנה יותר מאשר בצמיחה, אם אספקה נמוכה של חומרי הזנה (כגון חנקן) מגבילה צמיחה ומפנה מוטמעים פחמניים לפיתוח מנגנוני הגנה (Tuomi et al., 1988; Stamp, 2003).

חוקרים אחדים הצביעו על אי-בהירות רבה בנוגע להנחות היסוד ולתחזיות של ה-CNBH, והטילו ספק לא רק ביכולת לבחון את ההשערה באופן מדעי אלא גם בתקפותה בכלל (Hamilton et al., 2001; Koricheva, 2002; Stamp, 2003). למרות חסרונות אלה לא הופרכה עדיין ה-CNBH. עם זאת ללא קשר לאישושה או להפרכתה, ה-CNBH תרמה רבות למדע בהעלותה על סדר היום את שאלת תפקידה של זמינות חומרי ההזנה בקביעת התפוצה של מנגנוני ההגנה של הצמח.

1.3 צמחים קוצניים לאור השערת זמינות המשאבים

הביקורת על ה-RAH, השערת זמינות המשאבים, נובעת בחלקה מכך שהמונח "זמינות משאבים" וממדיו אינם מוגדרים היטב, דבר העלול להקשות על בחינה כמותית של תקפות ההשערה. גראב (Grubb, 1992) התייחס לכך באריכות, כאשר הראה כי מינים קוצניים נפוצים אפילו ביערות הטרופיים, שבהם אין לכאורה מחסור במשאבים. לדעת גראב, לא זו בלבד שעובדה זו אינה מערערת על תקפות ה-RAH, היא אף עשויה לחזק אותה, שכן המינים הקוצניים ביערות הטרופיים נפוצים בעיקר בתת-היער המוצל, כלומר בסביבות שבהן קרינת השמש מצויה בחסר.

באופן דומה הדגימו רונאל ועמיתיה (Ronel et al., 2010) כי בקרב משפחות המורכבים, הקטניות והשפתניים בישראל, מינים קוצניים פורחים מאוחר יותר ובעונה יבשה יותר בהשוואה למינים שאינם

מן החבל היס-תיכוני לחבל המדברי המאפיין את ארץ ישראל (Kark and van Rensburg, 2006). שמורת נחל בצת מאופיינת בקרקע טרה רוסה, שעליה התפתחו בתה, גריגה וחורש ים-תיכוניים, ובמרכז השמורה זורם נחל בצת שבחלקו מים זורמים כל השנה. שמורת עין גדי מאופיינת במחשופי סלע, קרקעות רגואלוביום, שעליהם התפתחה ערבה שיחית מדברית, ובלבה נחל דוד השופע מים כל השנה. שמורת יטבתה מאופיינת בקרקעות רגואלוביום שעליהן התפתחה צמחיית מדבר צחיח עם שיטים בנחלים, ובחלק הנמוך מבחינה טופוגרפית מצויה מלחה. בכל שלוש השמורות פעילים בעלי חיים אוכלי צמחים ובכללם שפני סלע וצבאים (בכל שלוש השמורות), יעלים (בעין גדי וביטבתה) ועזים (בשמורת נחל בצת). המערכות האקולוגיות היס-תיכוניות עוצבו אמנם על ידי רעייה במהלך ההולוקן, אך מחקר זה עוסק בתפוצה הגאוגרפית של מינים ולא בשכיחותם, והדגש בו הוא על מוצא ביוגאוגרפי ועל תהליכים ארוכי-טווח. רשימת המינים מכל משפחה הופקה עבור כל שמורה. תחילה נבדק אם התפלגות המינים לפי קבוצות קוצניות בכל שמורה דומה להתפלגות המינים לפי קבוצות קוצניות בכלל צמחיית ארץ ישראל. לאחר מכן נבחן השיוך הביוגאוגרפי של כל מין (Danin, 2003) על מנת לבחון אם למשתנה זה יש השפעה על מספר המינים הקוצניים בשמורה.

3. תוצאות

ניתוח תפוצת מינים קוצניים בארץ ישראל (טבלה 1) העלה כי בכל שלוש המשפחות מרבית המינים אינם קוצניים, אך בעוד במשפחות הקטניות (טבלה 1ב) והשפתניים (טבלה 1ג) סך כל המינים הקוצניים בכל קבוצות הקוצניות הם 7.24% ו-5.00% מהמינים, בהתאמה, במשפחת המורכבים (טבלה 1א) המינים הקוצניים הם 28.93% מהמינים. נוסף על כך מינים בעלי קוצים באיברים וגטטיביים ורפרודוקטיביים היו נפוצים במשפחת המורכבים (15.00%) יותר מאשר במשפחות הקטניות והשפתניים (0.00% ו-0.83%, בהתאמה). הקטנת המדגם כך שיכלול רק מינים שנצפו ביותר מ-10 תצפיות או ביותר מ-30 תצפיות לא שינתה דפוסים אלה (טבלה 1). אין הבדלים בין התפלגויות הקוצניות במדגמים המוקטנים בהשוואה לכלל המינים ($P > 0.8765$, מבחן χ^2 , $df = 4$). לכן במחקר זה לא נעשתה אבחנה בין מינים לפי מידת תפוצתם או נדירותם.

בכל אחת משלוש שמורות הטבע ועבור כל משפחה בנפרד לא נמצא בכלל הצמחים בארץ ישראל הבדל מובהק בהתפלגות המינים לקבוצות קוצניות (טבלה 1), אף שבקרב משפחת המורכבים (טבלה 1א) אחוז המינים הקוצניים בכל אחת מהשמורות נמוך בהשוואה לכלל מיני המורכבים בארץ ($P = 0.2798$, בעין גדי, 0.3180 ביטבתה, 0.1654 בנחל בצת. מבחן t לפרופורציות). בקרב מיני המורכבים בשמורת יטבתה התפלגות קבוצות הקוצניות שונה מהותית מאשר בשאר הארץ ($P = 0.1044$) מפני שאחוז המינים בעלי קוצים באיברים וגטטיביים גבוה באופן מובהק בהשוואה לכלל המינים בארץ (9.52% לעומת 1.79%, $P = 0.0075$, מבחן t לפרופורציות), בעוד אחוז המינים בעלי קוצים באיברים וגטטיביים ורפרודוקטיביים (4.76% לעומת 0.3367%, $P = 0.3367$) ובאיברים וגטטיביים (15.00%, $P = 0.1888$) נמוך יותר בהשוואה לכלל הארץ.

טבלה 1: אחוז המינים בכל קבוצת קוצניות לפי משפחה בכלל הארץ, לאחר שהוסרו מינים בעלי פחות מ-10 או מ-30 תצפיות, ובשמורות הטבע עין גדי, יטבתה ונחל בצת. ערכי P מתייחסים להשוואה בין הנתונים המופיעים באותה עמודה ובין הנתונים בכלל הארץ (מבחן χ^2 , $df = 4$)

כלל המינים בארץ	לפי מספר תצפיות בכל הארץ		שמורות טבע		
	יותר מ-10	יותר מ-30	עין גדי	יטבתה	נחל בצת
א. משפחת המורכבים					
מספר המינים	280	204	160	50	21
לא-קוצניים (%)	71.07	72.06	68.13	78.00	80.95
קוצים באיברים וגטטיביים בלבד (%)	1.79	1.47	1.25	2.00	9.52
קוצים באיברים רפרודוקטיביים בלבד (%)	11.43	10.78	13.13	10.00	4.76
קוצים באיברים וגטטיביים ורפרודוקטיביים (%)	15.00	14.71	16.88	10.00	4.76
מאפייני קוצניות אחרים (%)	0.71	0.98	0.63	0	0
P (בהשוואה לכלל המינים בארץ)		0.9934	0.9393	0.8316	0.1044
ב. משפחת הקטניות					
מספר המינים	290	223	167	27	11
לא-קוצניים (%)	92.76	92.38	92.22	81.48	72.73
קוצים באיברים וגטטיביים בלבד (%)	4.83	4.48	4.79	14.81	27.27
קוצים באיברים רפרודוקטיביים בלבד (%)	2.41	3.14	2.99	3.70	0
P (בהשוואה לכלל המינים בארץ)		0.8708	0.9893	0.4309	0.0400
ג. משפחת השפתניים					
מספר המינים	120	104	83	8	1
לא-קוצניים (%)	95.00	94.23	92.77	100.00	100.00
קוצים באיברים וגטטיביים בלבד (%)	0.83	0.96	1.20	0	0
קוצים באיברים רפרודוקטיביים בלבד (%)	2.50	2.88	3.61	0	0
קוצים באיברים וגטטיביים ורפרודוקטיביים (%)	0.83	0.96	1.20	0	0
מאפייני קוצניות אחרים (%)	0.83	0.96	1.20	0	0
P (בהשוואה לכלל המינים בארץ)		0.9995	0.9999	1.0000	1.0000

בתי גידול, המצוי במידה כזו או אחרת גם בשתי השמורות האחרות, הוא גורם מהותי הקובע את תפוצתם של מינים בכלל, ובפרט במעבר

המורכבים. ייתכן שקוצניות באזור התפרחת התפתחה במשפחה זו כדי להגן על התפרחות בתקופת הפריחה, כי בכך נמנעת אכילתם של זרעים המופצים על ידי הרוח. לשם השוואה, החלקים הרפרודוקטיביים של צמחים שזרעיהם מופצים על ידי בעלי חיים אינם מוגנים בקוצים, כדי לא להגביל את גישת בעלי החיים אליהם.

קוצניות וקבוצות הקוצניות של מינים שונים בתוך אותה משפחה אינן תלויות בנדירותם או בתפוצתם של המינים (טבלה 1). אולם יש מתאם בין שיוך ביוגאוגרפי של מין לבין קוצניותו, ואף שמספר המינים הקוצניים הים-תיכוניים גדול ממספר המינים הקוצניים שאינם ים-תיכוניים (Ronel and Lev-Yadun, 2012; Ronel et al., 2009), כאשר משווים נתונים אלה לשיוך הביוגאוגרפי של כלל המינים בארץ ישראל, נראה כי קוצניות נפוצה יותר בקרב מינים סודניים מאשר בקרב מינים סהרו-ערביים או מאשר בקרב מינים ים-תיכוניים ואיראנו-טוראניים.

שלושה נתונים בולטים עולים מהמחקר: (1) מיעוטם של מינים קוצניים בקרב המינים האירו-סיביריים בשלוש שמורות הטבע שנחקרו (טבלה 2), (2) מיעוטם היחסי של מינים קוצניים ממשפחת הקטניות בעין גדי (טבלה א2), ו-(3) מיעוטם של מינים קוצניים ים-תיכוניים או איראנו-טוראניים ביטבתה (טבלה ב2). תוצאות אלה סותרות את תחזיות השערת זמינות המשאבים, ה-RAH (Coley et al., 1985; Endara and Coley, 2011; Stamp, 2003), שלפיהן מינים קוצניים אופייניים יותר לבתי גידול דלי-משאבים, כגון הסביבות הצחיחות של יטבתה ושל עין גדי.

מיעוט מינים קוצניים ים-תיכוניים או איראנו-טוראניים ביטבתה (טבלה ב2) עשוי להעיד שמינים קוצניים ים-תיכוניים מותאמים למיקרו בתי גידול דלי-מים ואור בחבל הים-תיכוני ולא בחבל המדברי, באופן דומה לתפוצתם של מינים קוצניים בבתי גידול מוצלים ביערות טרופיים (Grubb, 1992). נוכחותם של מינים לא-קוצניים ים-תיכוניים ביטבתה ובעין גדי יש בה להעיד על היותם מתחרים טובים בהשוואה למקבליהם הקוצניים האפורטוניסטיים, הזקוקים לבתי גידול עשירים בנוטריינטים.

בהשוואה לכלל מיני הקטניות בארץ נמצא שמיני הקטניות ביטבתה קוצניים יותר, ומיני הקטניות בנחל בצת קוצניים פחות (טבלה ב1). בעין גדי מיני קטניות קוצניים הם לרוב מינים איראנו-טוראניים או סודניים, ומינים לא-קוצניים הם לרוב ים-תיכוניים (טבלה א2), ואילו ביטבתה מיני קטניות קוצניים הם בעיקר סודניים, בעוד מינים לא-קוצניים מעטים בלבד הם סודניים. ממצא זה קשור בעיקר למוצאם הסודני של מיני שיטה קוצניים הנפוצים בערבה ובנגב הדרומי, ולמיעוטם של מיני קטניות ים-תיכוניים, איראנו-טוראניים וסהרו-ערביים (שהם לרוב לא-קוצניים) ולמיני קטניות בכלל ביטבתה בהשוואה לשתי שמורות הטבע האחרות (טבלה 2). אם כך מקרה זה מלמד על שונות בין משפחות, ואולי הראיה הטובה לכך היא נטייתם של מינים קוצניים להשתייך למספר משפחות קטן יחסית. לכן גם המוצא הביוגאוגרפי והאסטרטגיות השונות שפיתחו מיני צמחים לאורך ההיסטוריה האבולוציונית שלהם לנוכח התנאים הא-ביוטיים והביוטיים של מקורם הביוגאוגרפי הם בעלי חשיבות בקביעת התפוצה של מינים קוצניים.

בקרב משפחת הקטניות נמצאו הבדלים מובהקים בין התפלגות המינים לפי קבוצות קוצניות בכל שמורה לבין ההתפלגות בכלל הארץ (טבלה ב1), כאשר בעין גדי ($P = 0.0237, 18.52\%$) וביטבתה ($P = 0.0104, 27.27\%$) מינים קוצניים ממשפחת הקטניות היו נפוצים יותר מאשר בכלל הארץ (7.24%). אחוז המינים בעלי קוצים באיברים וגטיביים בעין גדי וביטבתה (14.81% ו- 27.7% , בהתאמה) גבוה מהממוצע בכלל הארץ ($P = 0.0156, 4.3\%$) בעין גדי, 0.0005 ביטבתה), אך במקרה זה על חשבון מינים לא-קוצניים ולא על חשבון מינים קוצניים באיברים רפרודוקטיביים או באיברים וגטיביים ורפרודוקטיביים, כפי שנמצא במשפחת המורכבים (טבלה א1). לשם השוואה, בשמורת נחל בצת שבחבל הים-תיכוני לא נמצאו הבדלים מובהקים באחוזי המינים מקבוצות אלה בשתי המשפחות. בשל מיעוט מיני השפתניים (טבלה ג1) בשמורות עין גדי ויטבתה לא ניתן לבחון סטטיסטית אם יש הבדלים מובהקים באחוזי מינים עם טיפוס קוצניות שונים, אך בשמורת נחל בצת נמצא כי אחוז המינים בעלי קוצים באיברים וגטיביים שונה מהותית מזה שבכלל הארץ (3.57% לעומת $P = 0.1166, 0.83\%$).

מבחינת שיוכם של המינים לאזורים ביוגאוגרפיים נמצאו הבדלים ברורים בין שלוש שמורות הטבע שנחקרו וכן בין שלוש המשפחות, אף שככלל לשיוך הביוגאוגרפי של מינים יש קשר חלש להיותם קוצניים או לא-קוצניים (טבלה 2; הסכומים גדולים מ- 100% בשל השתייכות מינים רבים ליותר מאזור ביוגאוגרפי אחד). בשמורת עין גדי (טבלה א2) מרבית המינים הם בעלי תפוצה ים-תיכונית ו/או איראנו-טוראנית ו/או סהרו-ערבית. בקרב משפחת המורכבים לא ניתן לזהות הבדלים ברורים בשיוך הגאוגרפי בין מינים קוצניים לבין מינים לא-קוצניים ($P = 0.6144$). בקרב משפחת הקטניות נוטים מינים קוצניים להיות בעלי תפוצה איראנו-טוראנית או סודנית יותר מאשר בעלי תפוצה ים-תיכונית ($P = 0.0140$). בשמורת יטבתה (טבלה ב2) כל המינים הקוצניים ממשפחת המורכבים הם מינים סהרו-ערביים, אך גם 58.82% מהמינים הלא-קוצניים הם סהרו-ערביים, וככלל אין הבדל בשיוך הביוגאוגרפי של מינים קוצניים ושל מינים לא-קוצניים. בקרב משפחת הקטניות בולטת העובדה כי 66.67% מהמינים הקוצניים הם סודניים, ואילו בקרב המינים הלא-קוצניים רק 12.50% הם סודניים. בשמורת נחל בצת (טבלה ג2) כמעט כל המינים הם ים-תיכוניים, ובכלל זה כל המינים הקוצניים, אם כי חלקם משויכים גם לאזור האיראנו-טוראני.

4. דיון

בקנה המידה של הארץ כולה תואמות תוצאות המחקר הנוכחי את תוצאותיהם של מחקרים קודמים (Ronel and Lev-Yadun, 2010, 2009; Ronel et al., 2012), והן מעידות על שונות מרחבית ופילוגנטית בתפוצת מינים קוצניים בצומח של ארץ ישראל. עם זאת הסתכלות ממוקדת על שלוש שמורות הטבע חושפת דפוסים שלא ניתן לראות בקנה המידה הארצי, ושבמידה כלשהי יכולים להסביר או לסתור דפוסים שנצפו בקנה מידה ארצי. כפי שהראו רונאל ועמיתיה (Ronel and Lev-Yadun, 2012; Ronel et al., 2009), קוצניות, ובפרט קוצניות של איברים רפרודוקטיביים, נפוצה יותר בקרב משפחת

כלומר סכיבה מדברית שחדרו אליה גם מינים המאפיינים בתי גידול לחים יחסית, כגון אלה שבשמורת נחל בצת. עם זאת בשמורת נחל בצת דווקא ניתן למצוא שיעור גבוה יותר של מינים בעלי קוצים באיברים וגטיביים ממשפחת השפתניים, בהשוואה לתפוצתם של מינים כאלה ממשפחה זו בשאר הארץ (טבלה ג1).

דפוסים דומים מצאו רונאל ולב-ידון (Ronel and Lev-Yadun, 2012), אשר בדקו את שיוכם הביוגאוגרפי של כלל המינים הקוצניים בארץ ישראל. לכן הממצאים מיטבתה ומעין גדי מחזקים את הטענה, כי תפוצתם של מינים קוצניים המגנים על איברים וגטיביים קשורה לתפוצתם הגדולה יותר של מעלי גירה אוכלי עלים וענפים רכים בסביבות אלה (Charles-Dominique et al., 2016).

כאשר מוסיפים לתפוצת אוכלי העלים והענפים הרכים באזורים מדבריים את זמינות המים הנמוכה, העלולה להגביר את עקת הצמחים בסביבות האלה, וגם את היתרון שבהגנה על איברים וגטיביים בתנאים האמורים, כי אז תפוצת מינים המגנים על איברים וגטיביים בחבל המדברי ומוצאם מהאזורים הביוגאוגרפיים הסהרו-ערבי והסודני תואמת את התחזיות של שלוש ההשערות: השערת ההגנה האופטימלית (Rhoades, 1979; Stamp, 2003), השערת מאזן צמיחה-הגנה או צמיחה-התמיינות (Herms and Mattson, 1992; Stamp, 2003) והשערת זמינות המשאבים (Coley et al., 1985; Coley and Endara, 2012; Stamp, 2003).

לפחות במקרה של מיני הקטניות, המקיימים סימביוזה עם חיידקים מקבעי חנקן, ממצאים אלה עשויים לספק תימוכין גם ל-CNBH, השערת מאזן הפחמן-חנקן (Stamp, 2003; Tuomi et al., 1988). אך אלה ראיות נסיבתיות בלבד, ועל מנת לספק תימוכין למי מההשערות הנידונות יש צורך במחקר רחב-היקף, שיביא ראיות ישירות למתאם שבין תנאי הסביבה הא-ביוטית והביוטית לבין התפוצה והשכיחות של מינים קוצניים ושל הקבוצות הקוצניות שהם משתייכים אליהן.

לסיכום, דפוסי התפוצה של מינים קוצניים בצומח ארץ ישראל משתנים בהתאם לקני המידה הנחקרים. דפוסים שניתן לזהות בקנה המידה הארצי, כגון תפוצת מינים קוצניים בקרב מינים ים-תיכוניים המצביעה על מתאם חיובי בין קוצניות לבין כמויות המשקעים, אינם מזהים כאשר ההסתכלות היא בקנה מידה מקומי, והם אף יכולים להתהפך. לכן האפשרות לבחון את דגמי התפוצה של מינים קוצניים בישראל ואת האופן שבו הדגמים תואמים או סותרים את המסגרות התאורטיות הקיימות, תלויה גם בקנה המידה של המחקר, ויש מקום להניח שהדבר נכון גם לגבי אזורים אחרים בעולם.

הקשר האפשרי בין קוצניות של מינים ים-תיכוניים לבין היותם מינים הגדלים בצלם של עצי חורש ויער, תואם את ממצאיו של גראב (Grubb, 1992) מהיערות הטרופיים. מוצאם הסהרו-ערבי והסודני של מינים קוצניים רבים בחבל המדברי של ארץ ישראל עשוי להיות קשור לנוכחותם של איומים כגון מעלי גירה אוכלי עלים וענפים רכים (Charles-Dominique et al., 2016). על כן ממצאי מחקר זה מצביעים על כך שתפוצת מינים קוצניים, ואולי גם תפוצת מינים בעלי מנגנוני הגנה אחרים, אינה תלויה בעיקר בזמינות המשאבים, אלא גם בהיסטוריה האבולוציונית ובמבנה הפיזי והביוטי של המערכות האקולוגיות שהמינים האלה מתקיימים בהן.

בעוד שכיחותן של קבוצות הקוצניות השונות בשמורת נחל בצת אינה שונה מזו שבכלל צמחי ארץ ישראל, לא כך הדבר בשמורות עין גדי ויטבתה (טבלה 1). בשתי השמורות האלה נפוצים מיני קטניות בעלי קוצים באיברים וגטיביים (בעיקר מיני שיטה) יותר מאשר מיני קטניות לא-קוצניים (טבלה ב1). גם בקרב צמחים ממשפחת המורכבים נפוצים מינים בעלי קוצים באיברים וגטיביים יותר ביטבתה מאשר בשמורות האחרות ובהשוואה לכלל הארץ (טבלה א1). מינים קוצניים אלה הם לרוב סהרו-ערביים או סודניים (טבלה 2).

טבלה 2: מינים קוצניים ולא-קוצניים משלוש המשפחות הנחקרות בשלוש שמורות הטבע מסודרים לפי אחוז המינים בכל שיוך ביוגאוגרפי. הסכומים גדולים מ-100% כי חלק מהמינים משויכים ליותר מאזור ביוגאוגרפי אחד. מספרי המינים שונים מהמספרים שבטבלה 1 בעקבות הסרת מינים ששיוכם הביוגאוגרפי שונה (למשל מינים ממוצא אמריקני) או מינים שהיה ספק לגבי שיוכם הביוגאוגרפי הנכון. ערכי P מתייחסים להשוואה בין מינים קוצניים לבין מינים לא-קוצניים מאותה משפחה באותו אתר (מבחן χ^2 , $df = 4$)

אזור ביוגאוגרפי	משפחת המורכבים		משפחת הקטניות		משפחת השפתניים	
	קוצניים	לא קוצניים	קוצניים	לא קוצניים	קוצניים	לא קוצניים
א. שמורת עין גדי						
מספר מינים	39	11	22	5	8	0
אירו-סיבירי	10.26	0	0	0	12.50	
ים-תיכוני	43.59	36.36	4.91	20.00	62.50	
איראנו-טוראני	51.28	27.27	13.64	40.00	25.00	
סהרו-ערבי	38.46	45.45	50.00	20.00	50.00	
סודני	7.69	0	0	40.00	25.00	
P	0.6144		0.0140			לא ניתן לחישוב
ב. שמורת יטבתה						
מספר מינים	17	4	8	3	1	0
אירו-סיבירי	5.88	0	12.50	0	0	
ים-תיכוני	23.53	0	37.50	33.33	0	
איראנו-טוראני	29.41	0	25.00	33.33	0	
סהרו-ערבי	58.82	100.00	37.50	0	100.00	
סודני	11.76	0	12.50	66.67	0	
P	0.3990		0.4349			לא ניתן לחישוב
ג. שמורת נחל בצת						
מספר מינים	32	11	63	3	26	2
אירו-סיבירי	3.13	0	6.35	0	0	
ים-תיכוני	90.63	100.00	93.65	100.00	92.31	100.00
איראנו-טוראני	34.38	18.18	17.46	0	15.38	50.00
סהרו-ערבי	3.13	0	0	0	0	
סודני	0	0	0	0	0	
P	0.6961		0.6855			0.3939

שמורת עין גדי מאופיינת בדפוסים הדומים הן ליטבתה (המדבר הצחיח הקיצון) והן לנחל בצת (החבל הים-תיכוני), אם כי יש דמיון רב יותר ליטבתה ביחס לנחל בצת. ההסבר לכך נעוץ קרוב לוודאי בכך ששמורת עין גדי היא נאת מדבר בחבל המדברי הצחיח הקיצון,

- Kark, S., van Rensburg, B. J., 2006. Ecotones: Marginal or central areas of transition? *Israel Journal of Ecology and Evolution* 52, 29–53.
- Katz, O., Bar (Kutiel), P., Lev-Yadun, S., 2014. Do phytoliths play an antiherbivory role in southwest Asian Asteraceae species and to what extent? *Flora* 209, 349–358.
- Katz, O., Kam, M., Carmi, A., Degen, A. A., Henkin, Z., Bar (Kutiel), P., 2016. Activity and short-term impacts of dromedary camels (*Camelus dromedarius*) foraging on perennial coastal sand dune vegetation. *Journal of Arid Environments* 133, 47–53.
- Koricheva, J., 2002. The carbon–nutrient balance hypothesis is dead; long live the carbon–nutrient balance hypothesis? *Oikos* 98, 537–539.
- Lucas, P. W., Turner, I. M., Dominy, N. J., Yamashita, N., 2000. Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany* 86, 913–920.
- Rhoades, D. F., 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: Rosenthal, G. A., Janzen, D. H., (Eds.), *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press. New York. pp. 1–55.
- Ronel, M., Khateeb, S., Lev-Yadun, S., 2009. Protective spiny modules in thistles of the Asteraceae in Israel. *Journal of the Torrey Botanical Society* 136, 46–56.
- Ronel, M., Ne'eman, G., Lev-Yadun, S., 2010. Spiny east Mediterranean plant species flower later and in a drier season than non-spiny species. *Flora* 205, 276–281.
- Ronel, M., Lev-Yadun, S., 2012. The spiny, thorny and prickly plants in the flora of Israel. *Botanical Journal of the Linnean Society* 168, 344–352.
- Stamp, N., 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *Quarterly Review of Biology* 78, 23–54.
- Stamp, N., 2004. Can the growth–differentiation balance hypothesis be tested rigorously? *Oikos* 107, 439–448.
- Tuomi, J., Niemelä, P., Chapin, F. S. III, Bryant, J. P., Siren, S., 1988. Defensive responses of trees in relation to their carbon/nutrient balance. In: Mattson, W. J., Levieux, J., Bernard-Dagan, C. (Eds.), *Mechanisms of woody plant defenses against insects: Search for Pattern*. Springer, New York. pp. 57–72.
- פינברון-דותן, ג', דנין, א', 1991. המגדיר לצמחי בר בארץ ישראל. כנה. ירושלים.
- BioGIS, 2012. Israel Biodiversity Information System. <http://www.biogis.huji.ac.il>
- Charles-Dominique, T., Davies, T. J., Hempson, G. P., Bezeng, B. S., Daru, B. H., Kabongo, R. M., ... Bond, W. J., 2016. Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African Savannas. *PNAS* 113, E5572-E5579.
- Coley, P. D., 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: The role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* 106, 251–263.
- Coley, P. D., Bryant, J. P., Chapin, F. S. III, 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230, 895–899.
- Danin, A., 2003. Flora of Israel Online. <http://www.flora.org.il>
- Endara, M. J., Coley, P. D., 2011. The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. *Functional Ecology* 25, 389–398.
- Franceschi, V. R., Nakata, P. A., 2005. Calcium oxalate in plants: Formation and function. *Annual Review of Plant Biology* 56, 41–71.
- Grubb, P. J., 1992. A positive distrust in simplicity—lessons from plant defences and from competition among plants and among animals. *Journal of Ecology* 80, 585–610.
- Halpern, M., Raats, D., Lev-Yadun, S., 2007. Plant biological warfare: Thorns inject pathogenic bacteria into herbivores. *Environmental Microbiology* 9, 584–592.
- Hamilton, J. G., Zangrel, A. R., DeLucia, E. H., Berenbaum, M. R., 2001. The carbon–nutrient balance hypothesis: Its rise and fall. *Ecology Letters* 4, 86–95.
- He, H., Veneklaas, E. J., Kuo, J., Lambers, H., 2014. Physiological and ecological significance of biomineralization in plants. *Trends in Plant Science* 19, 166–174.
- Herms, D. A., Mattson, W. T., 1992. The dilemma of plants: To grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67, 283–335.

מקורות