

גאו-אקולוגיה של דיונות  
במישור החוף של ישראל



# גאו-אקולוגיה של דיונות במישור החוף של ישראל

פועה בר

אוניברסיטת  
בן-גוריון בנגב



# גאו-אקולוגיה של דיונות במישור החוף של ישראל

## פועה בר

הפקה: דן פרי

עריכה לשונית: חמוטל לרנר

עימוד ועיצוב: אביבה כהנא

מוציא לאור: דן פרי

**צילומי הכריכה:** למעלה מימין - שנצית חולות, משמאל - ידיד-חולות מצוי (צילום: פועה בר).

למטה מימין - גרביל החוף (צילום: אורי פארו), משמאל - שנונית השפלה (צילום: אביעד בר).

**צילום כריכה אחורית:** אתי פריד

**הדפסה:** דפוס אחווה, ירושלים

הספר הופק בסיועה הנדיב של רשות הטבע והגנים  
ובתמיכת אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.

© 2022 כל הזכויות שמורות למוציא לאור

הפצה: הוצאת מאגנס

ת"ד 39009, ירושלים 9139002, טל' 02-6586659, פקס' 02-5660341

[www.magnesspress.co.il](http://www.magnesspress.co.il)

אין לשכפל, להעתיק, לצלם, להקליט, לתרגם, לאחסן במאגר מידע, לשדר או לקלוט בכל דרך או בכל אמצעי אלקטרוני, אופטי או מכני אחר, כל חלק שהוא מהחומר שבספר זה. שימוש מסחרי מכל סוג בחומר הכלול בספר זה אסור בהחלט, אלא ברשות מפורשת בכתב מהמוציא לאור.

מסת"ב 7-2-92969-965-978 ISBN

# תוכן העניינים

8	הקדמה
10	תודות
	<b>מבנה ותהליכים גאומורפולוגיים של דיונות חופיות</b>
12	
14	המקור ותקופות החדירה של החול.
17	טיפוסי דיונות
23	<b>תהליכי יצירת קרקע.</b>
32	<b>גושי הדיונות הגדולים במישור החוף</b>
32	חולות קיסריה
34	חולות פלמחים-יבנה
35	שמורת חולות ניצנים
39	<b>צומח וצמחייה</b>
39	צמחים רב-שנתיים
43	צמחים משני סביבה
51	חברות צומח רב-שנתי
53	לענה חד-זרעית
54	התאמה ליובש
58	התאמה לנביטה
58	התאמה לרעייה ולמזיקים
59	הקלה (FACILITATION)
62	צמחים חד-שנתיים
72	רמת הדיונה והמדרון
73	רמת הכתם
	מדד הזיקה של מין ומאסף של מינים אופייניים לרמת
76	הנדידה של הדיונה
81	יציבות עיתית של חברות צמחים חד-שנתיים
85	בנק הזרעים של מינים חד-שנתיים בקרקע
90	קרומים ביוגניים

92	<b>פרוקי רגליים</b>
94	מינים ועונת פעילות
96	השפעת רמת היציבות של הדיונה על ההרכב של חברות פרוקי רגליים והזיקה שלהן לחול נודד
96	רמת הדיונה
105	רמת הכתם
109	רמת המין
116	שנצית חולות ורצה שרונית
117	נמלים
121	<b>זוחלים</b>
128	לטאות אופייניות לדיונות חוף בישראל
132	<b>יונקים קטנים: מכרסמים</b>
	<b>השפעת האדם ושינויי האקלים על מערכות של דיונות חוף</b>
137	צמצום שטח החולות
138	קיבוע דיונות נודדות על ידי צומח
139	מינים פולשים ומתפרצים
142	שיטה כחלחלה
144	השפעת שיטה כחלחלה על הצומח
146	השפעת שיטה כחלחלה על פרוקי רגליים
149	השפעת שיטה כחלחלה על זוחלים ומכרסמים
152	טיונית החולות
154	השפעת טיונית החולות על המערכת האקולוגית
160	חורשות נטועות של אקליפטוס
160	דריכה, רמיסה ורכבי שטח
161	שינויי אקלים
167	
	<b>הפסדים אקולוגיים-כלכליים בשל אובדן או התייצבות של דיונות חוף</b>
170	<b>מדיניות, תכנון וקונפליקטים בין בעלי עניין</b>
173	

<b>176</b>	<b>שימור וממשק של דיונות חוף</b> ■
178	ממשק לשחזור מערכת אקולוגית של דיונות
178	גן לאומי נחל אלכסנדר
181	שמורת חולות ניצנים
185	רעייה
188	שיקום שבילים
190	טיפול במינים פולשים
	שיטה כחלחלה בשמורת חולות פלמחים –
190	מקרה בוחן
191	עקרונות והמלצות לטיפול במינים פולשים
<b>200</b>	<b>סוף דבר</b> ■
<b>202</b>	<b>רשימת מקורות</b> ■

# הקדמה

למעלה ממחצית אוכלוסיות האדם בעולם מתרכזות לאורך החופים. עדות לכך ניתן לראות בצילומי לוויין משעות הלילה, שבהם בולטים קווי המתאר של היבשות בשל התאורה המוגברת לחופיהן. המצב אינו שונה בישראל: למעלה ממחצית מהאוכלוסייה מרוכזת לאורך חופו של הים התיכון בצפיפות שנעה בין 2,000 ל-16,000 נפשות לקמ"ר, והריכוז הגבוה ביותר מצוי במחוז המרכז. פרט למבני מגורים, באזור זה מרוכזים תשתיות תעבורה ענפות, מבני תעשייה, תחנות כוח, מתקני התפלה, מכוני טיהור שפכים, נמלים ועוד. לאורך השנים, שטחים נרחבים של דיונות לאורך החופים פינו את מקומם לשטחים מבונים והחול נוצל לצורכי בנייה. מאז קום המדינה ועד סוף המאה ה-20 נגרעו מהחוף 20 מיליון מ"ק של חול: כעשרה מיליון מ"ק נכרו לצורכי בנייה בשנים 1949-1964, ולמעלה מ-10 מיליון מ"ק נלכדו עד היום בנמלים, במרינות, בשוברי גלים וסביב כל גוף מים שנבנה בקו החוף. דיונות החוף הן גם משאב תיירותי מבוקש ביותר, מעצם היותן סמוכות לים ולמרכזים עירוניים גדולים. אחת מפעילויות הנופש הבולטות היום היא טיול ברכבי שטח.

ממדי הפיתוח והפעילות התיירותית לחוף הים התיכון מתעצמים עם השנים. שמורות הטבע העיקריות באזור זה הן הדיונות באזור קיסריה ודיונות החוף שמדרום לתל אביב – פלמחים, ניצנים, זיקים ונתיב העשרה, והן תופסות שטח של 32 קמ"ר בלבד, שכ-90% ממנו נמצאים במישור החוף הדרומי. שמורות אלה מקוטעות ומופרדות זו מזו, ומכותרות בכבישים ובאזורים מבונים. העדר הרצף המרחבי בין השמורות והבינוי האינטנסיבי בסמוך אליהן משפיעים על המערכות האקולוגיות שמאפיינות את דיונות החוף, ומאיימים על שלמותן והמשכיותן.

ברבות השנים נערכו מחקרים גאומורפולוגיים ואקולוגיים רבים על דיונות החוף, ורבים מהם פורסמו בכתבי עת בין-לאומיים מובילים. לא נכתב ספר בשפה העברית על הגאון-אקולוגיה של דיונות החוף. מידע מצומצם, בסיסי ומיושן במידת מה מצוי בספרם של ויזל, פולק וכהן אקולוגיה של הצומח בארץ ישראל, שראה אור בשנת 1978. בצניעות רבה אני יכולה להעיד שגם ספר כזה בשפה האנגלית, שכולל מידע רחב ועדכני על הגאולוגיה, הגאומורפולוגיה והקרקעות בדיונות חופיות, ובעיקר על האקולוגיה של צמחים ובעלי חיים בהן, איננו זמין כיום לרכישה.

ההחלטה לכתוב ספר זה נבעה משתי סיבות עיקריות. ראשית, עבודות מחקר חדשות וממושכות שנעשו ב-30 השנים האחרונות הניבו מידע ותובנות



רבות על הדיונות שבמישור החוף של ישראל, וחלקן הגדול לא התפרסמו בשפה העברית. אני באופן אישי עוסקת בגאואקולוגיה של דיונות החוף מאז 1975 ועד היום, בשיתוף עם חוקרים רבים מהשורה הראשונה וסטודנטים לתארים מתקדמים. במשך כל אותה תקופה הייתי עדה להצטמצמותם של שטחי דיונות החוף, ובעיקר של דיונות נודדות, להתייצבותן, לחדירתם המסיבית של מינים פולשים ומתפרצים ולהצטמצמותן של אוכלוסיות צמחים ובעלי חיים אופייניים לחולות, שחלקם גם אנדמיים לדיונות באזורנו. השינויים בנופים ובאקולוגיה של דיונות החוף הולכים וגדלים עם הזמן בהתאם להתעצמות הפיתוח לאורכו. חשיפת המידע שהצטבר עד היום ולא פורסם במרוכז בספר אחד בשפה העברית היא הסיבה הראשונה לכתיבת הספר. הסיבה השנייה היא החשש שבעוד כמה עשרות שנים ייעלמו נופי הדיונות ואיתם המערכות האקולוגיות הייחודיות המאפיינות אותן. ספר זה והמאמרים המדעיים שנכתבו על הדיונות הללו, בצירוף צילומים שצולמו עד היום, ישמשו עדות למה שהיה פעם לאורך חופו של הים התיכון, בדומה לספרו של טריסטראם (מסע בארץ-ישראל, יומן 1863-1864) ולרישומים ולציורים של רוברטס (1839), שמספרים לנו על תרבויות, נופים, צמחים ובעלי חיים שהיו במאה ה-19 בארץ הקודש.

בספר זה 11 פרקים. מרביתם, להוציא הפרק שעוסק במבנה ותהליכים גאומורפולוגיים ובמידה מסוימת גם הפרק שעוסק בתהליכי יצירת קרקע, מתמקדים בצמחים ובעלי חיים (פרוקי רגליים, זוחלים ויונקים קטנים). שני הפרקים שהוזכרו לעיל מתבססים בעיקר על מחקריו של פרופ' חיים צוער ועמיתיו למחקר, שעסקו בגאומורפולוגיה של דיונות, ועל מחקריו של פרופ' יואל דן ועמיתיו למחקר, שעסקו בתהליכי יצירת קרקעות במישור החוף. כל שאר הפרקים מתבססים בעיקר על מחקרים שערכתי יחד עם עמיתים, שחלקם ליוו אותי לאורך 15 שנים רצופות, וכן עם סטודנטים לתואר ראשון ולתארים מתקדמים שהשתתפו באחד מהקורסים המובילים בתחום, שניתנו מדי שנה בשנה במחלקה לגאוגרפיה ופיתוח סביבתי באוניברסיטת בן-גוריון בנגב תחת השם "גאואקולוגיה של מערכות חוף חוליות".

## תודות

כתיבתו של ספר זה התאפשרה בזכות אנשים טובים ויקרים וגופים חשובים, שהמדע והשמירה על הטבע ומכלול ערכיו ומשאביו הם בראש מעייניהם. ברצוני להודות לכל אחד ואחת מהם:

לפרופ' עמוס בוסקילה מאוניברסיטת בן-גוריון בנגב ולד"ר אלי גרונר ממו"פ מדבר וים המלח, שהיו חלק מצוות מוביל שערך מחקרים בשמורת חולות ניצנים במשך 19 שנים רצופות.

לפרופ' יואל דן (ז"ל) ולחנה קומיוז'ינסקי (ז"ל), שחשפו בפני את עולם הידע על קרקעות ישראל, ובייחוד אלה של מישור החוף, ואפשרו לי לבצע את כל בדיקות הקרקע במעבדה שלהם במכון וולקני באהבה ובמסירות וללא עלות.

לד"ר לנה ז'בלב, שליוותה את מחקרי בחולות קיסריה במשך כמה שנים, ועזרה לסטודנטים לבצע בדיקות קרקע במעבדת הקרקע שבמחלקה לגאוגרפיה וסביבה באוניברסיטת בר-אילן.

לסטודנטים הנפלאים והנלהבים שערכו את מחקריהם במסגרת תארים מתקדמים במגוון נושאים אקולוגיים ובמגוון אתרים בדיונות החול של מישור החוף: טניה בירד, שירי בן שחר, זוהר גילר, עדן זוהר, ורד זיסו, איתי חרותי, עודד כהן, ענת כרמי, מור מנור, טרין פז, מירב פרי, יונתן רובינשטיין, עדי רמות, איתי רנן, חיה שרון ומאירה שגב (ז"ל)

לעשרות סטודנטים מהמחלקה לגאוגרפיה ופיתוח סביבתי באוניברסיטת בן-גוריון בנגב ולתלמידי התיכון לחינוך סביבתי במדרשת שדה בוקר, שיצאו מידי שנה בשנה, כל אחד בתורו ובליווי המורה הדגול שלהם, אשל רז, לשבוע ימים בחולות ניצנים כדי לאסוף נתונים, לנתחם ולהגיש את עבודותיהם במתכונת מאמר במסגרת הקורס "גאו-אקולוגיה של מערכות חוף חוליות". ראוי לציין שחלק מהעבודות התפרסמו בכתב העת אקולוגיה וסביבה והוצגו בכנסים מקומיים בארץ.

לעשרות הסוקרים המקצועיים שליוו את הסטודנטים והתלמידים בקמפוסים השונים וחשפו בפניהם את עולמות הצמחים, פרוקי הרגליים, הזוחלים והמכרסמים הקטנים.

לצלמים בעלי שם שהסכימו ללא היסוס לתת לי תמונות נפלאות, תוצר צילומיהם, עבור הספר: ירון אלמגור, אביעד בר, עמיר וינשטיין,

ד"ר אורי ספיר פרגמן, עוז ריטנר, עמיקם שוב וד"ר בועז שחם. למאירים ולמעירים, פרופ' ניר בקר, ד"ר אלי גרונר, ד"ר עודד כהן, אריאל לייב לאוניד פרידמן, פרופ' חיים צוער, ד"ר איתי רנן, פרופ' יואל רסקין וד"ר בועז שחם, שנענו בשמחה לבקשתי לקרוא את פרקי הספר שנוגעים לתחום התמחותם, להעיר, להוסיף ולגרוע כנדרש.

לפרופ' נעם לוין, שהכין במיוחד עבור ספר זה את המפות המייצגות את השינויים שחלו עם השנים בדיונות מישור החוף.

לגב' רוני לבנון, שנענתה ברצון רב לבקשתי להכין את האיורים ולערוך את התמונות.

לחמוטל לרנר, על העריכה הלשונית וההערות וההארות שסייעו רבות לשיפור הספר.

לאביבה כהנא, על עיצובו הנאה של הספר.

לדן פרי, שעשה מלאכתו נאמנה בהוצאת הספר לאור.

"ללא קמח אין תורה", ולכן אני מודה לכל מי שהאמין בנו ומימן את המחקרים ואת הוצאת הסטודנטים והסוקרים לאיסוף הנתונים בחולות ניצנים.

לקרן קיימת לישראל, שהייתה במשך תקופה קצרה אחראית על שמורת חולות ניצנים, על תמיכה כספית בחלק מהמחקרים.

לרשות הטבע והגנים, שבמשך 15 שנים תמכה בהוצאת הסטודנטים והסוקרים לחולות ניצנים מדי שנה בשנה לצורך איסוף נתונים. כמו כן, במשך ארבע שנים העניקה הרשות מלגת מחקר לטניה בירד במסגרת לימודיה לתואר שלישי. תודה מיוחדת לד"ר יריב מליחי ולד"ר יהושע שקדי.

לפקחי רשות הטבע והגנים אלכס גלעדי, סיוון מורדוק, אורי פארו ורונן שביט, שעזרו ככל שנדרש, בשמחה ובכוננות מרשימה.

ואחרונים, אך חשובים לאין שיעור: תודה גדולה למר אורון גיא, לד"ר מיכאל דורמן, לגב' רחל צימרמן ולפרופ' יצחק קטרה מהמחלקה לגאוגרפיה ופיתוח סביבתי באוניברסיטת בן-גוריון בנגב, ולאוניברסיטת בן-גוריון בנגב, על התמיכה לאורך כל הדרך ומימן חלק מההוצאות הכרוכות בהבאתו של ספר זה לדפוס.

אם השמטתי או שכחתי מישהו, אני מתנצלת ומודה מעומק ליבי על תרומתו לספר זה.

# ■ מבנה ותהליכים גאומורפולוגיים של דיונות חוף

עשירית משטחו היבשתי של כדור הארץ מכוסה בדיונות ובמישורי חול, והם מרוכזים בעיקר במדבריות ולאורך חופים (Pye 1982; Thomas & Wiggs 2008). באזורים שבהם התיישב האדם היו דיונות החול בגדר מטרד, ונתפסו כגורם מזיק וחסר ערך עבור התשתיות ושטחי החקלאות, למעט לצורך מרעה. לעומת זאת, מישורי החול והשקעים שבין הדיונות נוצלו באזורים מסוימים, כמו במישור החוף של ישראל, לצורכי חקלאות, שמבוססת על קיומה של שכבת מי תהום גבוהה במקומות הללו. עדות לכך נמצאה בשקעים שבין הדיונות במישור החוף הדרומי ובמישורי החול בחולות קיסריה, שעובדו בתקופה הערבית הקדומה (המאות ה-12-9 לספירה), ומאוחר יותר, במאה ה-19 ועד קום מדינת ישראל, בידי בדואים ויהודים, שנטעו גפנים, עצי פרי, פרדסים ויערות אקליפטוסים (קוטיאל ושרון 1996; Levin & Ben-Dor 2004; Roskin & Taxel 2021). עבור גאומורפולוגים ואקולוגים, מערכות חוליות אלה מעניינות מבחינת הדינמיקה שלהן במרחב ובזמן ומבחינת האורגניזמים – צמחים ובעלי חיים – שהתפתחו בדיונות בהתאמה לתנאי סביבה קשים ומאתגרים. כמו כן, מערכות אלה, כמו כל המערכות האקולוגיות באשר הן, מספקות לאדם שירותי אספקה (חול, לדוגמה), ויסות ותמיכה (טיהור מים והזנת האקוויפרים) ושירותים תרבותיים (טיולים, נושאים ונתונים למחקר).

הגורם הראשי המניע את החול הוא רוח. גורמים נוספים המשפיעים על הדינמיקה של הדיונות, לרוב משניים, הם כמות הגשם, שיעור ההתאיידות וכיסוי הצומח. גרגירי החול נעים כאשר מהירות הרוח עולה על כ-5 מטר לשנייה (מהירות הרוח המזערית הנדרשת להרים גרגירי חול מעל פני הקרקע ולהסיע אותם), וכמות הגשם השנתית הממוצעת נמוכה מכ-50 מ"מ ואינה מספקת כדי לקיים צומח עילאי. אולם גם אם כמות הגשם השנתית הממוצעת גבוהה מ-1,000 מ"מ החול יכול לנוע כאשר מהירות הרוח גבוהה, כפי שקורה למשל באזור הטרופי של ברזיל ובחוף אורגון בארצות הברית (Tsoar 2005; Tsoar et al. 2009; Yizhaq et al. 2009). כאשר מהירות הרוח נמוכה וכמות הגשם גבוהה מ-100 מ"מ, צמחים עילאיים וקרומים ביוגניים יכולים להתבסס על הדיונות ולגרום לייצובן תוך שנים ספורות. במאמר של יצחק ועמיתיו (Yizhaq et al. 2009) מוצע מודל שמציג את הקשר בין תנועת החול, עוצמת הרוח וכמות הגשם השנתית הממוצעת.

הדיונות מכסות כיום בישראל שטח של כ-1,029 קמ"ר (כ-5% משטח ישראל בגבולות 1967); 189 קמ"ר מצויים במישור החוף, בעיקר במישור החוף הדרומי (Schaffer & Levin 2014), והשאר בנגב ובערבה (יואל רסקין, מידע בע"פ;



תמונה 1: צילום אוויר משנת 2020 של חולות מישור החוף, הנגב המערבי וצפון סיני בואכה הדלתא של הנילוס, שמהווה את מקור אספקת החול לאזורים אלו (באדיבות המרכז למיפוי ישראל)

תמונה 1). מדד פוטנציאל הסחיפה של הרוח (Drift Potential Index), התלוי במהירותה בחזקת 3, נמוך מאוד במישור החוף וערכו 147. לשם השוואה, פוטנציאל הסחיפה של הדיונות בהולנד הוא 1,570, בדרום אפריקה — 1,298 ובפולין — 1,027 (Tsoar 2005).

במישור החוף כמות הגשם גבוהה יחסית: 400-500 מ"מ בממוצע לשנה. בשל פוטנציאל הסחיפה הנמוך וכמות הגשם הגבוהה, פוטנציאל ההתבססות של הצומח, בעיקר העילאי, גבוה מאוד. אולם, הסרת צומח בידי האדם לאורך תקופה ממושכת ורציפה באמצעות כריתה, רעייה ופעילות רכבי שטח על הדיונות תגרום לכך שגרגירי החול ינועו והדיונות המיוצבות תהפוכנה לנודדות. את המעבר בכל אחד מהכיוונים — מדיונות נודדות לדיונות מיוצבות ולהפך — אפשר לתאר באמצעות מודל ההיסטרֶזיס (Hysteresis; Tsoar)

(2005), המתאר את ההתנהגות של מערכת בתגובה לעירור חיצוני וכתלות במצב הקודם שלה – במקרה של הדיונות, מצב של דיונות נודדות או דיונות מיוצבות. נקודות המעבר בין שני המצבים הללו תלויות בכיוון המעבר. לדוגמה, כאשר עוצמת הרוח גבוהה מערך סף מסוים תתרחש תמותה של צמחים (בשל קבירה בחול, חשיפה של שורשים, פגיעה ביכולות נביטה ועוד), שיכולה לגרום לדיונות יציבות להפוך לנודדות (Xu et al. 2020). בכיוון ההפוך, ייצוב מחדש של הדיונות יתרחש רק כאשר עוצמת הרוח תהיה נמוכה מערך סף מסוים, ותאפשר לצמחים עילאיים או לקרומים ביוגניים להתבסס ולהתפשט על גבי הדיונות. במקרה של דיונות החוף, מודל ההיסטרזיס מתאר כיצד מצב הניידות של הדיונות מושפע משלושת הגורמים שהוזכרו לעיל: עוצמת הרוח, כמות המשקעים ומידת התערבות האדם (הסרה או שתילה וזריעה של צמחים). מכאן שמצב שיווי המשקל של הדיונות בנגב ובמישור החוף הוא של דיונות מיוצבות: הן בגלל עוצמת רוח נמוכה, והן בגלל כמות משקעים גבוהה יחסית שמאפשרות התבססות של צמחים עילאיים (במקרה של מישור החוף) או של קרומים ביוגניים (במקרה של דיונות צפון-מערב הנגב), שמתפתחים בתקופות של בצורת מתמשכת ורציפה. הסרת הצומח (עילאי או ביוגני) באמצעות כריתה, רעייה או כל פעילות אחרת, כמו פעילות רכבי שטח, תחשוף את הדיונות לרוח, מה שיגרום לתנועה של החול ולהתקדמות של הדיונה עם כיוון הרוח. בהעדר הפרעה רציפה לאורך זמן ובאקלים הנוכחי, דיונות מישור החוף והנגב הן דיונות מיוצבות.

## המקור ותקופות החדירה של החול

מקור החול הנמצא כיום במישור החוף ובצפון-מערב הנגב הוא במערכת נהר הנילוס (Carmel et al. 1984; Muhs et al. 2013). כמות החול המועברת בזרם החופי לאורך החוף קטנה בהדרגה מדרום לצפון, עד מפרץ חיפה היום (Emery & Neev 1960). החול מורכב ברובו מצורן דו-חמצני (מינרל סיליקטי שידוע בשמו "קוורץ"). הקוורץ הוא תוצר בליה של סלעי גרניט ואבני חול, שנמצאים לאורך חלק מנתיב הזרימה של הנילוס מדרום-מזרח אפריקה עד למדבר המערבי בצפון מצרים (Garzanti et al. 2015). חדירת החולות למישור החוף אירעה בתקופת הפלייסטוקן (החל מלפני כ-2.8 מיליון שנה עד לפני 11,500 שנים) בשישה מחזורים של הצפות ונסיגות של הים (דן ועמיתים 2007). חדירת החול לפני הים הארץ בתקופה זו הייתה עמוקה יותר, מעבר לקו מישור החוף של ימינו, מאשר החדירה בתקופת ההולוקן (שהחלה לפני 11,500 שנה). על כך מעידים שרידי רכסי הכורכר וקרקות החמרה, הנזאו והקרקות החומות, המשתרעים לאורך חתך של 3-6 ק"מ מחופו הנוכחי של הים התיכון ואל תוך היבשה, עד למורדות השפלה הנמוכה במזרח. מקובל לחשוב שרכסי הכורכר נוצרו מדיונות חזיתיות (Foredunes) המורכבות מגרגירים ביוקלסטיים (שברי קונכיות וחומרים אורגניים עשירים בסידן), הנמסים

בגשם והופכים את הדיונה לסלע, ולכן שרידיהם היום מייצגים קווי חוף קדומים. הכורכר מורכב מחול עשיר בגיר ואילו קרקעות החמרה מורכבות מחול שהגיר נשטף ממנו. החמרה נוצרה על גבי משקעי החול והכורכר בעקבות נסיגת הים. לא הוכח קשר בין שינויים במשטר הרוחות בתקופת הפלייסטוקן להתפתחות הדיונות בתקופה זו. כיוון הרוח השכיח היום הוא דרום-מערב – צפון-מזרח; זה כיוון הדיונות כיום, וזה היה ככל הנראה הכיוון גם בפלייסטוקן. הסידור של שכבות החול הדקות (למינות) ברכסי הכורכר תואם את כיוון הרוח ואת כיוון התפשטות הדיונות במישור החוף כיום (Yaalon & Laronne 1971; Ubeid 2010).

חדירת החולות למישור החוף המשיכה לאורך החצי השני של ההולוקן ויצרה שדות חול נרחבים (בוקמן וסיון 2016; Roskin et al. 2015). התשתית לחדירת החול בתקופה זו היא קרקעות חמרה פלייסטוקניות וחרסיות ופליאוסולים אדומים חומים בני 8,000-12,000 שנים. אין הבנה ברורה לגבי תקופות החדירה וההשקעה של החול בהולוקן בכל שדות הדיונות של מישור החוף ולגבי הקשר בינן ובין הצומח ופעילות האדם. כמו כן, לא ברור מתי נוצרו הדיונות עצמן. ידוע שבאזור חולות קיסריה-גבעת אולגה היו שלוש תקופות של השקעת חול: לפני 4,000-6,000 שנים בקירוב, לפני 1,000-1,200 שנים ולפני 100-190 שנים. בתקופה הקדומה ביותר מביניהן חדר החול לעומק של 1-3 ק"מ לתוך פנים היבשת ונוצרו מישורי חול. בתקופה זו התייצב מפלס פני הים העולמי והגיע כמעט לגובהו הנוכחי (בוקמן וסיון 2016; Roskin et al. 2015).

נראה שדיונות נודדות אפיינו את האזור בתקופות שבהן התקיימה בו פעילות אנושית אינטנסיבית, שהתבטאה בהסרת הצומח ברעייה ובכריתה או בהסרה לטובת הכשרת השטחים למטרות חקלאיות (תמונות 1 ו-3). השפעת האדם על מישורי החול

תמונה 2: צילום אוויר של חולות ניצנים, דצמבר 1944. כיסוי הצומח נמוך עד אפסי. בצפון-מערב חלקות חקלאיות בשקעים שבין הדיונות, שהיו שייכות לערביי איסדוד (אשדוד של ימינו), עיירה ערבית שהוקמה במאה השביעית בסמוך לתל אשדוד בראשית הכיבוש הערבי של ארץ ישראל, וננטשה בשנת 1948. בדרום-מערב נראים השטחים החקלאיים של הכפר הערבי חמאמה, שננטש גם הוא ב-1948 (צילומי אוויר שנעשו במסגרת סקר המיפוי הקרטוגרפי של המנדט הבריטי, באדיבות המרכז למיפוי ישראל)



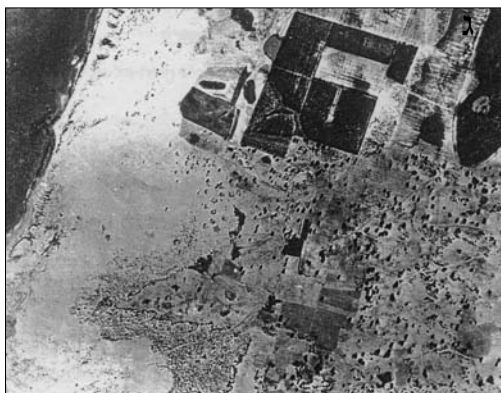
המיוצבים במאות הראשונות לספירה (מהתקופה הרומית והביזנטית ועד לפלישה הערבית במאה השביעית) הפרה את שיווי המשקל היציב של הדיונות, קרי דיונות מכוסות בצומח, יצרה מצב של חול נודד עם כיסוי צומח נמוך עד לא קיים (בוקמן וסיון 2016). עם הירידה בפעילות האדם בתקופה הערבית הקדומה (החל מהמאה ה-12 לספירה) החלו מישורי החול הללו להתייבב שוב בשל התבססות צמחים עליהם. דיונות חזרו והופיעו באזור רק מסוף המאה ה-18 ועד מחצית המאה ה-20, כפי שמתואר במפות של ז'אקוטן (מודר צרפתי שנלווה לצבא נפוליאון וערך את המפה הטופוגרפית המודרנית הראשונה של ארץ ישראל בקנ"מ 1:100,000; אלסטר 1964) וכפי שמעידים ממצאיהם של לוין (Levin 2006), רסקין ועמיתיו (Roskin et al. 2015) ובוקמן וסיון (2016).

בחלקה הראשון של המאה ה-20 התקדמו דיונות אלו כמה מאות מטרים מזרחה וצפונה-מזרחה, בשל גידול ניכר בפעילות האדם, בעיקר של בדואים ובני הכפרים הערביים באזור (Levin 2006). מאז קום המדינה ועד היום עברו הדיונות תהליך של יישוב כפועל יוצא של ההגנה על הדיונות מפני רעייה וכריתה והחזרת הבדואים לצפון הנגב (Meir & Tsoar 1996; Tsoar & Blumberg 2002).

כמות החול השוקעת בחוף ותכונותיו של החול השוקע משתנים לאורך החוף (Tsoar 1990; Tsoar & Blumberg 1991). בדרום מישור החוף החול מסופק בכמויות גדולות ואין מכשולים שעלולים למנוע את חדירתו למרחק גדול לתוך היבשה. שני גורמים אלה אחראים ליצירת שטחי דיונות גדולים שמגיעים למרחק של 2-3 ק"מ מחוף הים מזרחה לתוך פנים הארץ, והמרקם של חלק הארי של דיונות אלה הוא חול גס. בשרון הוגבלה התפשטות החול מזרחה על ידי מצוק החוף, שהתחיל להתפתח לפני 6,000 שנה (Tsoar & Blumberg 2002). למרות זאת, חולות קיסריה ואולגה זכו למנה יתרה של חול מהחוף וחול מבליית המצוק החופי מדרום. שדה החול משתרע כמה מאות מטרים מזרחה מקו החוף, ומרקמו בעיקר חול דק יותר. חופי הכרמל חשופים לרוחות מזרחיות חזקות שמונעות את התקדמות הדיונות מזרחה, אל פנים הארץ.

יש הסבורים שהפסקת אספקת חול שמקורו בדלתא של הנילוס תגרום לארוזיה של כל החוף החולי על ידי גלי הים. לעומתם, יש הטוענים שהארוזיה של הנילוס עצמו, למרות המחסומים שהמצרים בנו כדי למנוע אותה, תמשיך לספק חול בכמות מספקת בטווח הארוך, דבר שייצב את קו החוף ביחס לעליית מפלס הים. מבט כולל נראה שבמערכת החול של מישור החוף יש כמה "גורמי פיזוי" אשר ימתנו את השפעתם של שינויים סביבתיים כמו עליית המפלס, שינויים במערכת הנילוטית ועיור אינטנסיבי. לדוגמה, אם יוקמו בקרבת החוף איים מלאכותיים הם עשויים להיות מכשול האוגר חול מוסע וליצור מאגר חול לחוף החולי ואף לשדות הדיונות (בוקמן וסיון 2016).



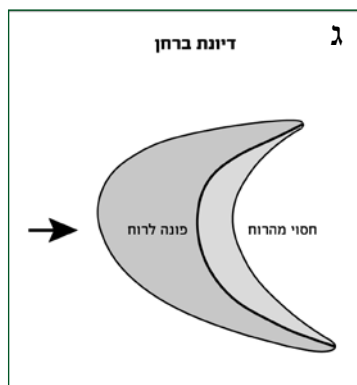


תמונה 3: (א) צילום אוויר של חולות קיסריה (נחל חדרה בדרום) מינואר 1945. החלקות החקלאיות עובדו ככל הנראה בכל התקופות – ההלניסטית, הביזנטית והערבית. גילן של החלקות שבצילום הוא 800-1000 שנה טרם זמננו (יואל רסקין, מידע בע"פ; Roskin & Taxel 2021). השטחים עובדו גם בתקופת ההתיישבות הבוסנית באזור – מ-1882 עד קום המדינה (אילן 1990; לש ושלר 2014); (ב) חלקות חקלאיות בעורף הכפר הבוסני בשנת 1983 (אילן 1990); (ג) פרדס וחלקות חקלאיות מדרום לגבעת אולגה של היום, שעובדו על ידי הבדואים באזור, בצילום אוויר מראשית המאה ה-20 (קוסובסקי ועמיתים 1996; קותיאל ושרון 1996); (צילומי האוויר נעשו במסגרת סקר המיפוי הקרטוגרפי של המנדט הבריטי, באדיבות המרכז למיפוי ישראל)

## טיפוסי דיונות

דיונה היא למעשה ערמה של חול. כדי שדיונה תיווצר צריכים להתקיים כמה תנאים: אספקה של חול; רוח במהירות מעל סף התנועה, שתניע את החול ותעצב את צורת הדיונה; פני שטח מישוריים שעליהם החול שוקע ונערם; והעדר מכשול בחוף שימנע מחול מנושב לחדור פנימה לתוך היבשה (לדוגמה מצוק או אפילו דיונה חזיתית). הצורה של הדיונה ומידת תנועתה נקבעות על ידי עוצמת הרוח וכיוונה, גודל גרגירי החול ומידת הכיסוי והפיזור המרחבי של הצומח, כולל הקרומים הפיזיקליים.

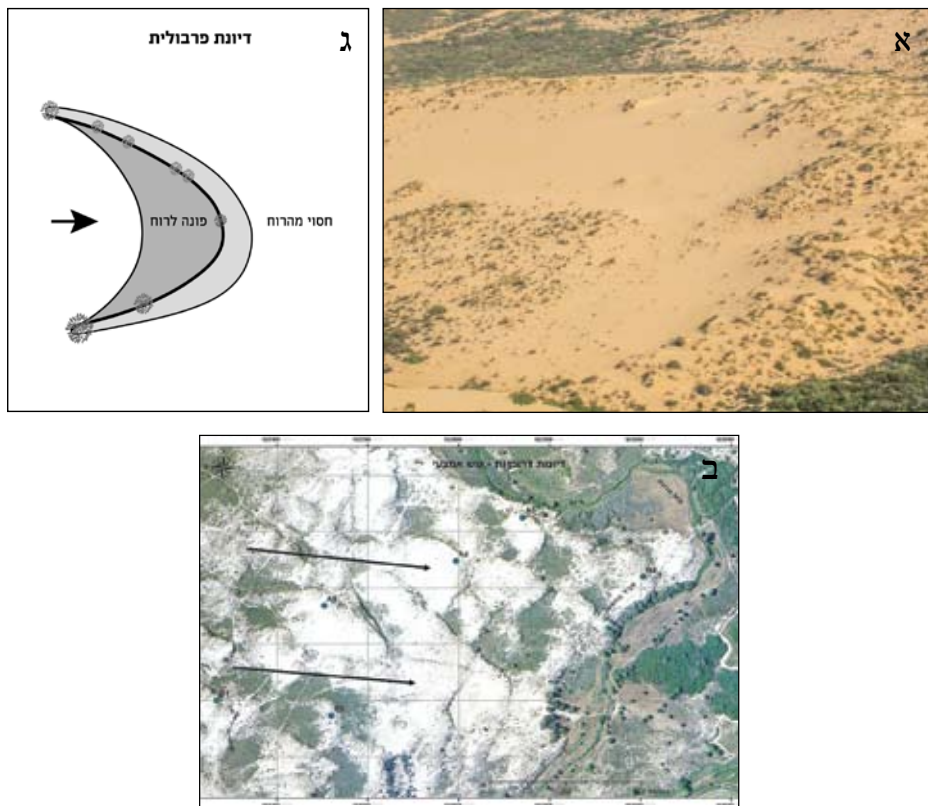
החול של דיונות פעילות מורכב ברובו מחלקיקים בגודל 0.125-0.250 מ"מ. החלקיקים יוצרים ביניהם חללים גדולים יחסית בהשוואה לגודל החללים בקרקעות בעלות מרקם חרסיתי וחרסיתי-סילטי, וקוטרם בין 0.04 ל-0.1 מ"מ. בחללים גדולים כוחות האֶדְהֶזָה (כוחות המשיכה בין המולקולות בשטח הפנים של חלקיקי החול) חלשים, ולכן לא נוצרים תלכידים. בתנאים אלו חלחול המים מהיר והם יכולים להגיע לעומק רב. זו גם הסיבה להתייבשות המהירה של השכבות העליונות של החול בדיונה. החלקיקים נעים בכיוון הרוח ומהירות תנועתם תלויה בעוצמת הרוח ובגודל החלקיק. ככל שעוצמת הרוח גבוהה יותר והחלקיק קטן יותר, מהירותו של החלקיק תהיה גבוהה יותר והוא יגיע למרחקים גדולים יותר, ולהפך. החלקיקים הקטנים נישאים ברוח כרחופת, והגדולים יותר נעים בקפיצות או בזחילה על פני התשתית המזדמנת להם. כאשר הרוח נושבת באופן קבוע מכיוון אחד נוצרות דיונות פְּרָחָן — דיונות רוחביות א-סימטריות בצורת סהר בעלות מבנה אופייני: המדרון הפונה לכיוון נשיבת הרוח (windward) מתון בהשוואה למדרון החסוי מהרוח



תמונה 4: (א) דיונות בחולות ניצנים בצילום משנת 1983. הים במערב והעיר אשדוד בכיוון צפון-מערב. ניתן להבחין בדיונות ברחן בעלות מבנה טיפוסי, הנוצרות מזרימה קבועה של הרוח מכיוון דרום-מערב (צילום: חיים צוער); (ב) דיונות כפי שהן נראות היום, מיוצבות למחצה באותו אזור בצילום משנת 2002 (צילום: פועה בר); (ג) איור סכמטי של דיונת ברחן. החץ מצביע על כיוון הרוח

(leeward), ובו החול נע במעלה הדיונה. המדרון החסוי מהרוח תלול יותר, בזווית של 34 מעלות, ובו גרגירי החול גולשים ושוקעים. בפסגה (crest) קיים איזון בין תהליכי הסחיפה ותהליכי ההשקעה של החול (תמונה 4).

במקומות שבהם מהירויות הרוח נמוכות הצומח יכול להתבסס על שולי הפסגה, ואז מתחיל תהליך של ייצוב הדיונה ומתקבלת דיונה פּרָבּוּלִית – סהר הפוך שבו יש התכנסות של קווי הזרימה של הרוח במדרון הפונה אליה. גם בדיונה כזו המדרון הפונה לרוח מתון וארוך בדרך כלל, וחשוף לתהליכי סחיפה של החול. המדרון בצד החסוי לכיוון הרוח קצר יותר ותלול בזווית חדה של כ-34 מעלות (זווית התנוחה של גרגירי החול), ובו שוקעים גרגירי החול. ההבדל בין דיונת ברחן לדיונה פרבולית מתבטא בשטח בנוכחות צמחים על רכס הדיונה, במקרה של דיונה פרבולית, ובמיקום מרכז הסהר ביחס לכיוון הרוח: מנוגד לכיוון הרוח במקרה של דיונת ברחן, וההפך במקרה של דיונה פרבולית (תמונה 5).



תמונה 5: (א) דיונה פרבולית בחולות ניצנים (צילום: פועה בר); (ב) צילום אוויר משנת 2008 של דיונת פרבולית נודדות מדרום לנחל אבטח, בחולות ניצנים (באדיבות המרכז למיפוי ישראל); (ג) איור סכמטי של דיונה פרבולית. החץ מצביע על כיוון הרוח



תמונה 6: דיונות מיוצבות בחולות קיסריה (למעלה) ובחולות ניצנים (למטה)  
(צילום: פועה בר)

התבססות הצמחים תלויה בעוצמת הרוח, שקובעת בין השאר את פוטנציאל הסחיפה של החול. כאשר כיסוי הצומח או הקרומים על פני הדיונה יהיה גבוה דיו כדי לקבע את הדיונה מבלי שתוכל לנוע תתקבל דיונה סימטרית, שהמדרונות שלה דומים בצורתם (תמונה 6).

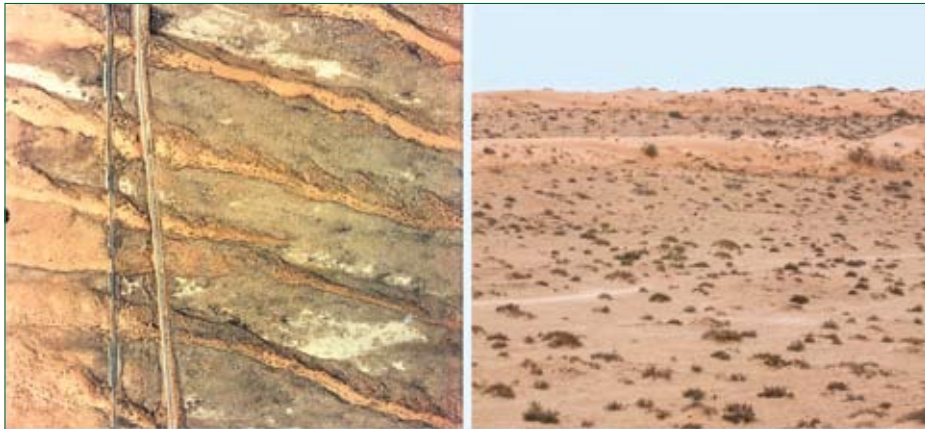
רצף של דיונות ברחן שניצבות לכיוון הרוח יוצר דיונות רוחביות (Transverse dunes). כאשר הרוח נושבת לסירוגין מכמה כיוונים נוצרות דיונות בצורת שונות, כמו דיונות בצורת פירמידה (תמונה 7), וכאשר יש שני כיווני רוח שאינם שווים בעוצמתם נוצרות דיונות אורכיות (ליניאריות; תמונה 8).

מרבית הדיונות שנוותרו במישור החוף הן מיוצבות למחצה ומיוצבות, וחלק קטן מהן הן דיונות נודדות, פרבוליות בצורתן. לפני קום המדינה היו הדיונות במישור





תמונה 7: דיונה בצורת פירמידה במדבר המערבי במצרים, שנוצרה מהסעת חול על ידי הרוח מכיוונים שונים (צילום: פועה בר)



תמונה 8: דיונות ליניאריות בחולות הנגב המערבי – צילום מהשטח משנת 2006 (מימין, צילום: פועה בר) וצילום אוויר מראשית שנות ה-90 של המאה ה-20 (משמאל; נרכש מחברת אופק). שני הקווים המקבילים הם דרכי הפטרולים: הישראלית ממזרח והמצרית ממערב

החוף בעלות צורה של ברחן (Levin & Ben-Dor 2004; Levin 2006) – דיונות עם כיסוי מזערי של צמחים עילאיים, שעוצבו על ידי רוח מכיוון שכיח אחד, דרום-מערב (תמונה 4). לעומת זאת, הדיונות בנגב המערבי הן דיונות אורכיות (תמונה 8), והן עוצבו על ידי שני כיוונים עיקריים של רוחות: בחורף –

דרום-מערב עד מערב, ובקיץ – רוח הים (בריזה), שכיוונה צפון-מערב (Tsoar et al. 2008). אלו הן דיונות צעירות יחסית שהתחילו להיווצר בשל אספקת חול מהנילוס לפני כ-23,000 שנים, תחת עוצמות רוח חזקות יותר מאלו של היום (Roskin et al. 2011).

## תהליכי יצירת קרקע

הקרקע בדיונות מתחילה להיווצר כאשר נדידת החול פוסקת בהדרגה עקב התבססותם של צמחים. על פני החול מתחילים להצטבר חלקי צמחים מתים (להלן נשר, Litter) ואבק, קרי חלקיקים קטנטנים שקוטרם קטן בדרך כלל מ-100 מיקרון ( $0.001\text{ mm}$ ; מרכוס 1977; דן וקוטיאל 1997; Danin & Yaalon 1982). בשלב הראשוני נוצרת קרקע עם אופק עליון בצבע אפור עד אפור כהה-חום המכיל חומר אורגני, שהוא תוצר פירוק של הנשר. קרקע זו מוגדרת כרגוסול חולי, ומאפיינת בעיקר את הדיונות המיוצבות. יצירת הרגוסול אורכת שנים ספורות (רביקוביץ' 1981). במקומות רבים במישור החוף שבהם נחשף פרופיל הקרקע עד לעומק של כשני מטרים אפשר למצוא שכבה כהה אחת או יותר של רגוסול שכוסו בחול צעיר (תמונה 9).



תמונה 9: פרופיל קרקע באזור חולות קיסריה עם שכבת רגוסול בעומק המכוסה בשכבת חול צעיר (צילום: פועה בר)

בשלב הבא של יצירת הקרקע מתחיל להופיע במקומות מסוימים כורכר פריך ראשוני בעומק של מטר ויותר. הכורכר נוצר עקב המסה של גיר משברי צדפים שבחול ושקיעתו מחדש בעומק החול עם חדירת מי הגשם. תהליך זה נמשך אלפי שנים. גם קרקע זו מוגדרת עדיין כרגוסול חולי מלווה בתצבירי גיר. במקומות שבהם הוסרה שכבת החול העליונה בשל הסרת הצומח בידי האדם נחשף הכורכר על פני השטח. על הכורכר גדלים צמחים אופייניים לקרקעות עשירות בגיר, כמו קורנית מקורקפת ואזוביון דגול. במקומות שבהם לא הוסרו החול והצומח התפתחו קרקעות אדומות



תמונה 10: חתך אנכי בשקע שבין דיונות בחולות ניצנים, שמעליו יושב החול הצעיר. הקרקע בבסיס החתך מורכבת ממקטע עדין של חרסית וסילט, שיחד יוצרים תלכידים פריזמטיים גדולים (אלמוג 2010). בתמונה פרופ' יואל דן, פרופ' אהרון אייר וד"ר רם אלמוג (צילום: פועה בר)

חסרות גיר ועשירות במינרלי חרסית, שמקורן באבק איאולי ששקע באזור. קרקעות אלה ידועות בשם חמרה. הן נפוצות לאורך מישור החוף מראש הנקרה עד אשקלון, ובעיקר באזור שבין נחל הירקון לנחל התנינים (דן וקוטיאל 1997; דן ועמיתים 2007).

החול הצעיר שמרכיב כיום את הדיונות שעון על קרקעות בוגרות ועתיקות יותר. בחולות צפון מישור החוף התשתית מורכבת מקרקעות חרסיתיות, בעיקר חמרה, ואילו במישור החוף הדרומי – מגרומסולים וקרקע כורכרית (תמונה 10). גובה הדיונות במישור החוף הצפוני הוא 4-6 מטרים מעל התשתית, ובמישור החוף הדרומי גובה הדיונות הנודדות יכול להגיע לכדי 12 מטרים מעל התשתית, וגובהן של דיונות מיוצבות יכול להגיע עד 5 מטרים. הבדלי הגובה בין שני האזורים נובעים מאספקת חול גדולה יותר בדרום מישור החוף מאשר בצפון.

קרקעות חוליות נחשבות עניות במקטע עדין (סילט וחרסית), בחומר אורגני ובנוטריינטים, ולכן קיבול השדה (כמות המים המרבית שנמצאת בקרקע לאחר שרוב מי הכובד חלחלו לעומק) בהן נמוך ומשטר המים גרוע בהשוואה לקרקעות אחרות, אף שדיונות החוף נמצאות באזור הים-תיכוני שבו כמות הגשם הממוצעת לשנה היא 400-500 מ"מ. למרות זאת, יש להפריד בין תכונות הקרקע בשכבה העליונה ביותר, עד לעומק 50 ס"מ, לבין הקרקע בשכבות עמוקות יותר. שכבת הקרקע העליונה מהווה תשתית לצמחים חד-שנתיים, לצמחים עשבוניים רב-שנתיים ולנבטים של צמחים רב-שנתיים שמאופיינים במערכת שורשים רדודה. השכבות העמוקות יותר של הקרקע תומכות ככל הנראה בצמחים רב-שנתיים מעוצים, דוגמת לענה חד-זרעית (*Artemisia monosperma*) ורותם המדבר (*Retama raetam*), ששורשיהם ארוכים ומגיעים ליותר מ-5 מטרים (תמונה 11).





תמונה 11: שורשים מעוצים וחשופים של לענה חד-זרעית (למעלה),  
 רותם המדבר (למטה מימין) וארכובית ארץ-ישראלית  
 (*Polygonum palaestinum*) (למטה משמאל) (צילום: פועה בר)

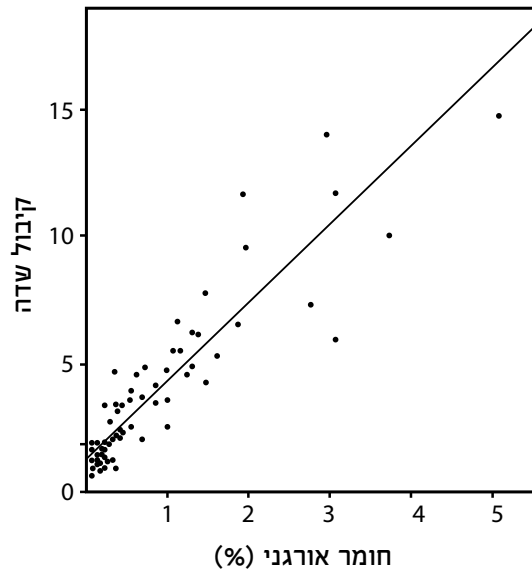
עד כה לא נערך מחקר יסודי שעקב אחר נתיב השורשים והעומקים שאליהם הם מגיעים בדיונות עצמן. ייתכן שהשורשים צומחים במאונך עד לעומק שיש בו מים זמינים במהלך כל השנה; לחלופין ייתכן שהצמיחה אופקית, על גבי עדשות קרקע בעלות מרקם עדין, עד להגעה אל השקעים שבין הדיונות, שבהם המים שעונים על גבי הפליאוסול בעומק 1-2 מטרים (Bar (Kutiel) et al. 2016).

מרקם הקרקע בדיונות נקבע לפי התפלגות גודל חלקיקי הקרקע היסודיים: חול גס (2-0.25 מ"מ), חול דק (0.25-0.1 מ"מ) ומקטע עדין, שמורכב מסילט וחרסית (פחות מ-0.1 מ"מ). המרקם משפיע על משטר המים בקרקע ועל רמת האוורור בה. החידור (infiltration, תהליך שבו עוברים המים מפני השטח לתוך הקרקע) והחלחול (percolation, תהליך שבו המים זורמים בתוך הקרקע) של מים בקרקעות חוליות הם בדרך כלל מהירים בהשוואה לקרקעות אחרות, תאחיזת המים נמוכה והאוורור טוב בגלל המרקם הגס והדק של החול. ככל שהחלקיקים הבונים את הקרקע קטנים יותר (כמו חרסית וסילט), נפח הנקבוביות בקרקע קטן והיא מכילה כמויות גדולות של מים, ולהפך.

בדיונות החול בדרום מישור החוף 80% מהחול הוא חול גס, 18% הוא חול דק והיתר — מקטע עדין (בעיקר סילט). ככל שעולים צפונה ומתרחקים מהמקור

שמספק את החול, שיעור החול הדק עולה (עד כדי 86% בחולות קיסריה), ובמידה מועטה ולא משמעותית עולה גם שיעור המקטע העדין (עד כדי 3%; מרכוס 1976). שיעורי החול הגס והחול הדק בשכבה העליונה של הקרקע (30 ס"מ עליונים) אינם שונים באופן מובהק בין הדיונות הנודדות לבין הדיונות הנודדות למחצה והדיונות המיוצבות. לעומת זאת, בשיעור החרסית והסילט ההבדלים גדולים (השיעור גבוה יחסית בדיונות מיוצבות ונמוך מאוד עד אפסי בדיונות הנודדות). למרות הכמות הכוללת הנמוכה של הסילט והחרסית בקרקע, יש להם השפעה רבה על משטר המים ובעקבותיו גם על הצומח והצמחייה (Kutiel & Danin 1987; Kutiel 1998a). נשר הצמחים מתפרק לתחמוצות אורגניות וליסודות שונים אשר יחד תורמים לכידות ולמבנה של הקרקע, להקטנת הצפיפות הנפחית שלה, לירידה בשיעור החלחול ולעלייה בתאחיזת המים ובפוריות הקרקע. עיקר החומר האורגני בדיונות החול מרוכז בשכבה העליונה, בעומק 10-30 ס"מ מפני הקרקע. החומר האורגני מהווה 0.5%-3% מקרקע הדיונות; זוהי כמות קטנה למדי בהשוואה לקרקעות ים-תיכוניות אחרות, אך היא חשובה מאוד עבור הצמחים החד-שנתיים והרב-שנתיים העשבוניים, שמערכת השורשים שלהם מרוכזת בשכבת הקרקע העליונה (Kutiel & Danin 1987).

קיבול השדה תלוי במרקם הקרקע ובכמות החומר האורגני בה. ככל ששיעור המרקם העדין והחומר האורגני גבוהים יותר, קיבול השדה עולה. נמצא שבדיונות באזור קיסריה, בשלבים הראשונים של יצירת הקרקע (בשלב הרגוסול) קיבול השדה מושפע בעיקר מכמות החומר האורגני בקרקע ופחות משיעור המקטע העדין בה (איור 1). הסיבה נעוצה בכושר הספיחה הגבוה של ההומוס (רקבובית) בהשוואה



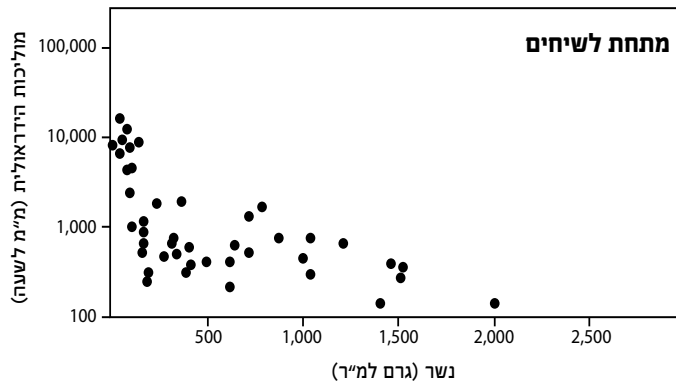
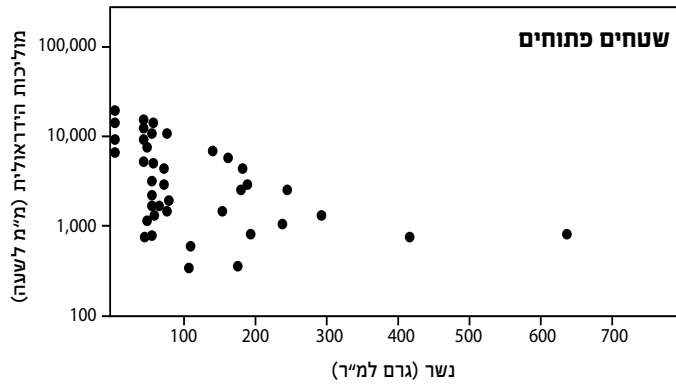
איור 1: קיבול שדה כתלות באחוז החומר האורגני בעומק 30 ס"מ מפני הקרקע (לאחר הסרה של שכבת הנשר) בדיונות שבחולות קיסריה ( $R^2 = 0.86$  השונות המוסברת בטווח 0-1)

למקטע העדין. עם המשך התפתחות הקרקע תפקידו של החומר האורגני מצטמצם לקביעת פוריותה בלבד, ואילו למקטע הדק יש חשיבות מכרעת בקביעת שאר תכונותיה, כפי שקורה גם בקרקעות חוליות אחרות כמו החמרה, שאופייניות למישור החוף (Kutiel & Danin 1987). לעומת זאת, קיבול השדה בדיונות שבצפון-מערב הנגב מושפע בעיקר מתכולת המקטע העדין בקרקע, בשל כיוונו הצומח הנמוך הנובע ממיעוט כמויות הגשם ומאספקה גדולה יותר של אבק באזור זה, המגיע לאזורנו מצפון-מערב אפריקה ומערב הסעודית (Danin 1978).

הקשר בין שיעור כיוונו הצומח בדיונות וכמות הנשר שעל פני הקרקע ובין המוליכות ההידראולית (כושר הקרקע להוליך מים ביחידת זמן; ערך קבוע במצב של רוויה) ולחות הקרקע משתנה במרחב ובכל קנה מידה. במחקר שנערך בחולות ניצנים נבדק הפיזור המרחבי של תכונות הקרקע (כמות הנשר, המוליכות ההידראולית של המים ולחות הקרקע) בקנה מידה גדול (השוואה בין דיונות ברמות יישוב שונות והשוואה בין ובין השקעים שבין הדיונות) ובקנה מידה קטן (כתמים מתחת לשיחי לענה חד-זרעית, המין השולט בכל הדיונות ובשקעים, וכתמים פתוחים בין שיחי הלענה). נמצא כי לכתמיות המרחבית (Spatial patchiness, קיומם של מיקרו-בתי גידול הנבדלים זה מזה בתכונותיהם האקולוגיות ובהתאמתם לאכלוס על ידי מינים שונים) בקנה המידה הקטן יש משמעות רבה בכל הנוגע לקצב החידור והחלחול של המים בקרקע ומידת הלחות בה, שתלויים בעיקר בכמות הנשר והחומר האורגני בכתמים שמתחת לשיחים בהשוואה לכמותם בכתמים בשטחים פתוחים שבין השיחים. תכונות אלה דומות כשמשווים כתמים פתוחים ודיונות נודדות, וכן כשמשווים כתמי שיח לדיונות מיוצבות ולשקעים שבין הדיונות. מעבר לכך, קיימים קשרי גומלין בין הכתמים, הדיונות והשקעים השונים: הדיונות הנודדות והכתמים הפתוחים קולטים את כל מי הגשמים שמחלחלים לעומק החול ולכן "אחראים" לאספקת מים למערכת האקולוגית כולה, ואילו הדיונות המיוצבות, הכתמים מתחת לשיחים והשקעים שבין הדיונות "אחראים" לאספקת החומר האורגני והנוטריינטים — חומרי המזון, שמקורם בנשר שמצטבר במקומות הללו (שלי ועמיתים 2011; זיסו-כהן 2013; Bar (Kutiel) et al. 2016).

המוליכות ההידראולית של הקרקע גבוהה במובהק בכתמים הפתוחים בהשוואה לכתמים שמתחת לשיחים, בכל טיפוס הדיונות (איור 2). באופן דומה, המוליכות ההידראולית של הקרקע קטנה במעבר מדיונה נודדת לדיונה מיוצבת: המוליכות ההידראולית בכתמים הפתוחים שבדיונה המיוצבת קטנה פי 7 מזו שבכתמים הפתוחים בדיונה נודדת, ובכתמים השיחניים קטנה פי 14 בהשוואה לכתמים השיחניים בדיונה הנודדת (טבלה 1).

הירידה במוליכות ההידראולית נובעת מכמה סיבות הקשורות בתכונות פני הקרקע: אחוז גבוה של מקטע עדין, קיומם של קרומים פיזיקליים או ביוגניים,



איור 2: הקשר בין המוליכות ההידראולית של הקרקע לכמות הנשר על פני הקרקע בכתמים פתוחים שבין השיחים ובכתמים מתחת לשיחים בדיונות נודדות, בדיונות מיוצבות ובשקעים בין הדיונות, בשמורת חולות ניצנים (Bar (Kutiel) et al. 2016)

שיוצרים שכבה אטימה לחדירת מים, והיווצרות שכבה הידרופובית, דוחה מים, בשכבת הקרקע העליונה בשל כמות גבוהה יחסית של נשר, שמשחרר אלקלואידים, שמנים, שומנים וחומרים שמנוניים אחרים (אלמוג 2010; שלי ועמיתים 2011; Zhenghu et al. 2004; Li et al. 2007; Ram & Aaron 2007; Ravi et al. 2007; Bar (Kutiel) et al. 2016). משקלו היבש של הנשר ליחידת שטח (שרידי עלים, ענפים ופרחים) גבוה יותר, כמצופה, בכתמים השיחניים מאשר בכתמים הפתוחים, והוא גדל במעבר מדיונה נודדת למיוצבת. כמות הנשר בכתם הפתוח בדיונה מיוצבת גדולה כמעט פי 3 מהכמות בכתם פתוח בדיונה נודדת, ובכתמים השיחניים הכמות בדיונה מיוצבת גדולה פי 8 בהשוואה לדיונה נודדת (טבלה 1, איור 2, תמונה 12). כמו כן, מערכת שורשים מסועפת וצפופה יכולה גם היא להקטין את המוליכות ההידראולית. הירידה במוליכות ההידראולית גורמת לירידה בלחות הקרקע.



תמונה 12: שכבות מתחת לשיח של לענה חד-זרעית בחולות ניצנים, (א) שכבת טחבים (ב) שכבת עלים (צילום: פועה בר)

לחות הקרקע בכתמים הפתוחים גבוהה מזו שבכתמים השיחניים, והיא הולכת וקטנה במעבר מדיונה נודדת למיוצבת. לחות הקרקע בעומק 50 ס"מ בכתם פתוח ובכתם שיחני בדיונה מיוצבת היא כמחצית מהלחות שנמצאה בכתם פתוח ובכתם שיחני בדיונה נודדת (איור 1).

טבלה 1: ממוצע הערכים עבור מוליכות הידראולית, לחות הקרקע בעומק 50 ס"מ וכמות הנשר בכתמים פתוחים שבין השיחים ובכתמים מתחת לשיחי לענה חד-זרעית בדיונות נודדות, מיוצבות למחצה ומיוצבות בחולות ניצנים (שלי ועמיתים 2011; Bar (Kutiel) et al. 2016)

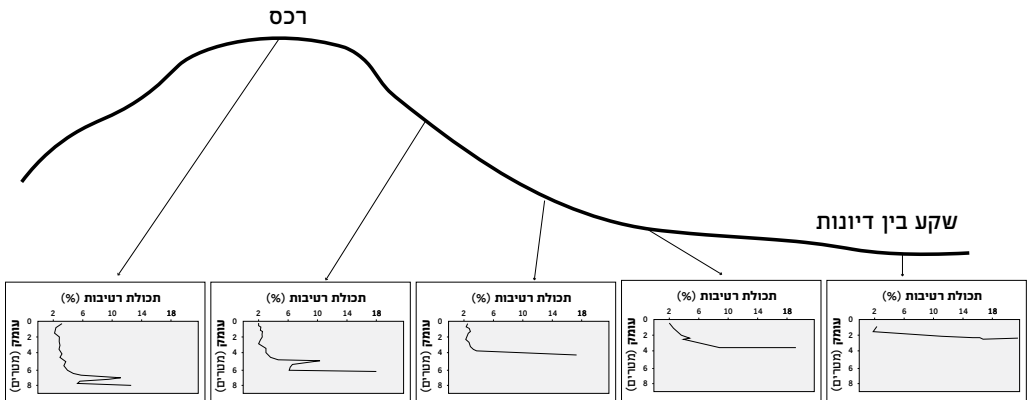
מדר	דיונות נודדות	דיונות מיוצבות למחצה	דיונות מיוצבות
מוליכות הידראולית (מ"מ לשעה)			
כתם פתוח	12,650	5,240	1,805
כתם שיחני	8,586	1,062	596
לחות הקרקע בעומק 50 ס"מ (%)			
כתם פתוח	1.83	1.42	0.86
כתם שיחני	1.15	1.02	0.49
משקל יבש של נשר (ג'/מ"ר)			
כתם פתוח	41	67	113
כתם שיחני	74	444	555

הירידה בלחות בקרקע במעבר מדיונה נודדת למיוצבת נובעת מכמה סיבות: כמות מים נמוכה שמגיעה לקרקע בגלל לכידת המים בחופת הצמחים (interception) ולאחר מכן בשכבת הנשר העבה; ירידה במוליכות ההידראולית; וניצול של המים על ידי צמחי הלענה (ומינים רב-שנתיים מעוצים אחרים). על פי רם ואהרון (Ram & Aaron 2007) 40%, ויותר מכמות הגשם השנתית בשמורת חולות ניצנים אובדת בדרך אל פני הקרקע שמתחת לצמחי הלענה הגדולים.

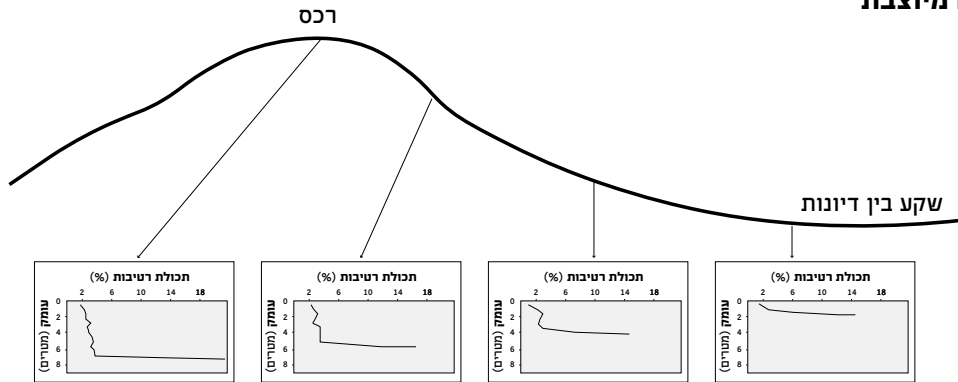
הימצאות של שכבות או עדשות של חרסית וסילט בעומק הדיונות, שכוסו בתקופות השונות על ידי חול צעיר יותר, עשויה להשפיע על נתיבי הזרימה של המים ועל כמותם בתוך הדיונה. חלק מהמים יכולים להיספח על ידי החרסיות שנמצאות בנתיבי הזרימה של המים (McCord & Stephens 1987; Yair et al. 1997; Arbel et al. 2005). שורשי הצמחים וניצול המים על ידם יתרמו גם הם להטרוגניות המרחבית של משטר המים בעומק הקרקע (Ravi et al. 2007). אזור 3 מדגים בבירור את ההבדלים בתכולת הרטיבות בקרקע בין דיונה נודדת לדיונה מיוצבת בעומק הדיונה, לאורך חתך מפסגתה דרך המדרון הפונה אל כיוון הרוח ועד למרכז השקע. תכולת הרטיבות בעומק הדיונה הנודדת, בשכבת החול העליונה מעל הפליאוסול, הולכת וגדלה לאורך הפרופיל מ-12% ועד 20%. לעומת זאת, בדיונה המיוצבת תכולת הרטיבות קטנה מ-20% בפסגת הדיונה ל-14% במרכז השקע. כמו כן, עומק הרטיבות משתנה לאורך החתך, ובדיונות הנודדות הרטיבות חודרת עמוק יותר בהשוואה לדיונות המיוצבות.

כמות המים בקרקע בעומק של חצי מטר משתנה במרחב ובזמן בהתאם למאפייני הדיונה והכתם. כמות המים בדיונות הנודדות ובכתמים הפתוחים גדולה מהכמות בדיונות המיוצבות ובכתמים השיחניים, בהתאמה. למרות זאת, כמויות המים שנמדדו וערכי קיבול השדה נמוכים מכדי לקיים כיסוי צמחי גבוה של צמחים רב-שנתיים ירוקי-עד בדיונות המיוצבות. כדי להבין כיצד בכל זאת מתקיימים השיחים הרב-שנתיים בתנאים הללו יש לבצע מחקר מעמיק, שיתמקד בהתאמות ובפיזיולוגיה של הצמחים הללו ויפענח את המנגנונים שמאפשרים להם להתקיים בתנאי העקה האופייניים לדיונות חול.

## דיונה נודדת



## דיונה מיוצבת



איור 3: תכולת הרטיבות (%) בעומק הקרקע בדיונה פרבולית נודדת ובדיונה מיוצבת לאורך המדרון הפונה לכיוון הרוח בחולות ניצנים (זיסו-כהן 2013)

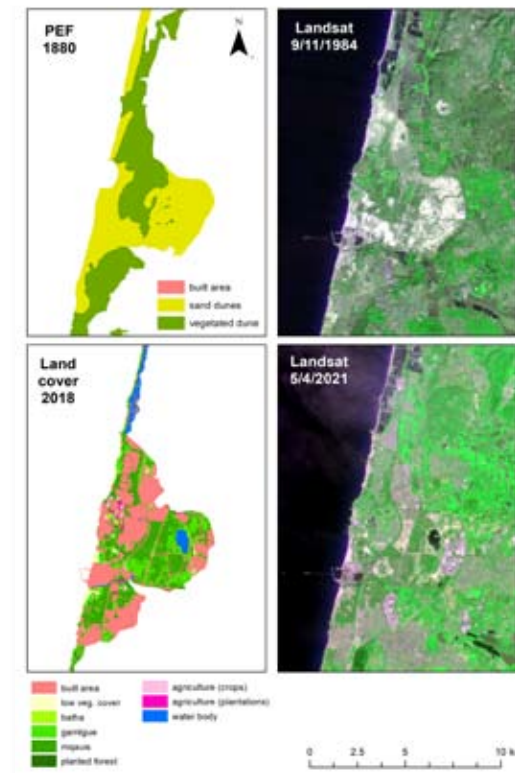
# גושי הדיונות הגדולים במישור החוף

במישור החוף קיימים ארבעה גושי חולות עיקריים: חולות קיסריה, חולות פלמחים, חולות ניצנים וחולות נתיב העשרה (איורים 4-7). מקור החול ותנאי האקלים בארבעתם דומים, ולמרות זאת הם נבדלים זה מזה בהרכב הקרקע ובחברות הצמחים ובעלי החיים. ההבדלים העיקריים נמצאו בין חולות קיסריה, הממוקמים במישור החוף מצפון לנחל הירקון, לבין שני הגושים הדרומיים, פלמחים וניצנים, שמדרום לנחל הירקון. בספר זה נתייחס לשלושה גושי חולות אלה, שבהם נערכו המחקרים שלנו.

## חולות קיסריה

גוש חולות קיסריה משתרע בין נחל תנינים בצפון לנחל חדרה בדרום, ובין חוף הים התיכון במערב ומסילת הרכבת תל אביב-חיפה במזרח. שטח הגוש הוא 32 קמ"ר (איור 4), ומבחינים בו בשלוש יחידות גאומורפולוגיות: חולות (דיונות ומישורי חול), מישורי חמרה ורכסי כורכר. שני האחרונים מכוסים בחול צעיר בעוביים שונים.

איור 4: צמצום שטחי הדיונות הנודדות בחולות קיסריה, החשופות מצומח, לטובת דיונות מיוצבות ושימושי קרקע אחרים בשנים שבין 1880 ל-2021. מבוסס על המפה הטופוגרפית של הקרן לחקר ארץ ישראל (PEF, Palestine Exploration Fund) משנת 1880, סקר של תכנית הצומח והשטח הבנוי של המארג (התוכנית הלאומית להערכת מצב הטבע בישראל) משנת 2018 וצילומי לוויין של תוכנית Landsat מהשנים 1984 ו-2021 (באדיבות נעם לויין)







תמונה 13: יער פארק חופי של חרוב ואלת מסטיק בחולות קיסריה (צילום: פועה בר)

דיונות החול מורכבות מדיונות נודדות ובעיקר מדיונות נודדות למחצה ומיוצבות. החולות מכסים את פני השטח עד שולי פרדס חנה, במרחק של כ-6.5 ק"מ ממזרח לחוף הים. ברוב שטחי הדיונות עובי שכבת החול מעל החמרה והכורכר היא 0.5-10 מטרים. מרבית הדיונות הנודדות מצויות ממזרח לכביש 4, וממערב לכביש זה מצויות דיונות נודדות נמוכות יותר. השטח מקוטע על ידי כביש 4 וכביש החוף (כביש 2), מצפון לדרום, וכבישי הרוחב 65 ו-651, וכן על ידי היישובים באזור – קיסריה, אור עקיבא ואזור התעשייה של קיסריה.

ייחודו העיקרי של גוש חולות זה הוא בחברות הצומח הרב-שנתי בדיונות המיוצבות, הנשלטות על ידי בן השיח שמשון סגלגל (*Helianthemum stipulatum*), ובחברת הצומח של יער פארק של חרוב מצוי (*Ceratonia siliqua*) ואלת מסטיק (*Pistacia lentiscus*) חופית, ששולטת בעיקר במישורי החול (להבדיל מחברת חרוב ואלת מסטיק טיפוסית ששולטת בשפלה הגבוהה), שאין כדוגמתה במישור החוף בארץ ובכל אגן הים התיכון (Kutiel et al. 1980; תמונה 13).

כמו כן, בגוש חולות זה קיימים מיני צמחים שכמעט אינם מצויים בגושי החולות הדרומיים, כמו גלונית פלשתית (*Ballota philistaea*) – עשבוני רב-שנתי אופייני לדיונות מיוצבות, אנדמי למישור החוף ולמקטע מצומצם וקטן בהרי אדום, המוגדר בישראל כמין בסכנת הכחדה. קיימים גם מיני צמחים חד-שנתיים ייחודיים לאזור, כמו בן-חיטה שרוני (*Aegilops sharonensis*), מין אנדמי שתפוצתו מצומצמת לחופי ישראל ולבנון; אספסת איטלקית (*Medicago italica*), מין אנדמי לאגן הים התיכון; ומללנית מצרית (*Lobularia libyca*),

מצליב בעל תפוצה מדברית (סהרו-ערבי), נדיר בארצנו ומוגדר כמין על סף הכחדה בישראל.

שטח החולות באזור זה הולך ומצטמצם עד מאוד עם השנים (איור 7), בעיקר בשל הרחבת השטח הבנוי ותשתיות אחרות, כמו כבישים (קותיאל ושרון 1996). רק לאחרונה כוסח צומח החולות בשקע פל-ים (שקע קיסריה) מדרום לאור עקיבא, לטובת הרחבת היישוב.

## חולות פלמחים-יבנה

גוש חולות זה משתרע בין נחל שורק בצפון, כביש 4 בין תל אביב לאשדוד במזרח, הים התיכון במערב ונחל לכיש בדרום, ובתחומו ממוקמים היישובים פלמחים ויבנה. השטח הכולל של הגוש הזה היה בעבר 64 קמ"ר. כיום רק שטח של כ-12 קמ"ר נשאר טבעי יחסית ומחציתו (6,209 דונם) הוכרזה כשמורת טבע, והיא כלולה בשטח הצבאי שבחלקו המערבי של הגוש (איור 5).

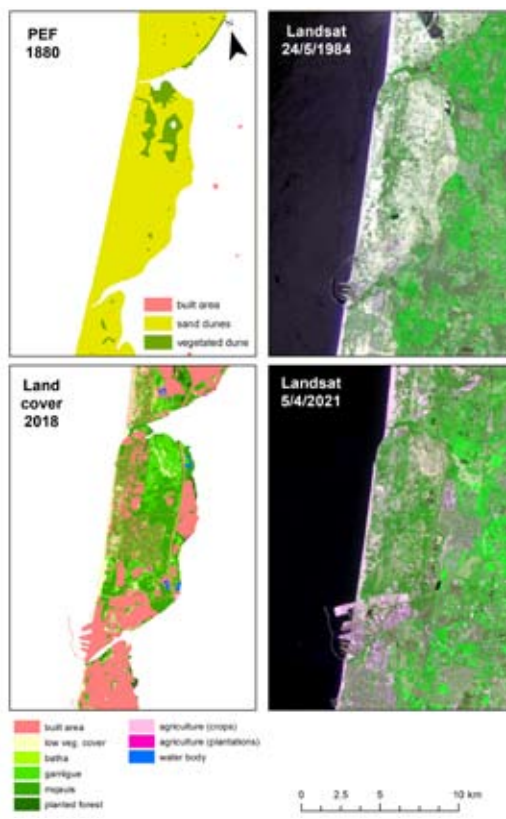
מרבית הדיונות באזור זה הן מיוצבות למחצה. החלק הצפוני, מדרום לנחל שורק, שמור יחסית. שאר השטח מופר מאוד, בין השאר על ידי מינים פולשים כמו שיטה כחלחלה (*Acacia saligna*) וטיונית החולות (*Heterotheca subaxillaris*; כהן 2007; בן-שחר 2010; 2019a; Cohen et al. 2018; איור 7, תמונה 14).

בחולות פלמחים אין מינים ייחודיים של בעלי חיים או צמחים, אך האזור הוא בעל ערכיות גבוהה מבחינה נופית ומבחינה זואולוגית. בסקר שנערך ב-2008



תמונה 14: מינים פולשים בחולות פלמחים: טיונית החולות בחזית, ובעורף נחל שורק כשבערוצו סבך של קנה מצוי, עצי שיטה כחלחלה לאורך גדותיו ועצי אקליפטוס נטועים (צילום: פועה בר)

איור 5: צמצום שטחי הדיונות הנודדות בחולות פלמחים-יבנה, החשופות מצומת, לטובת דיונות מיוצבות ושימושי קרקע אחרים בשנים שבין 1880 ל-2021. מבוסס על המפה הטופוגרפית של הקרן לחקר ארץ ישראל (PEF, Palestine Exploration Fund) משנת 1880, סקר של תכנית הצומח והשטח הבנוי של המארג (התוכנית הלאומית להערכת מצב הטבע בישראל) משנת 2018, וצילומי לוויין של תוכנית Landsat מהשנים 1984 ו-2021 (באדיבות נעם לויץ)



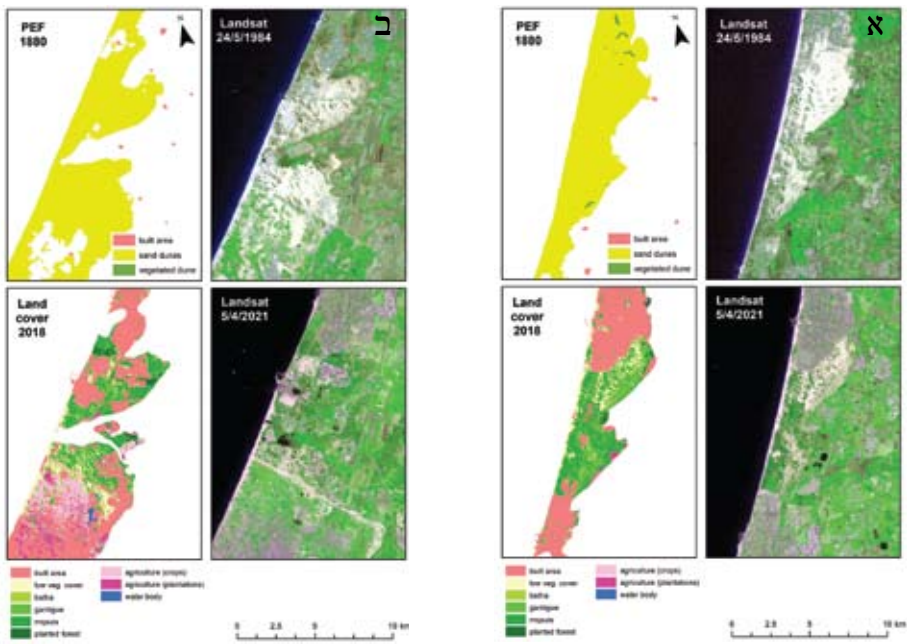
בידי גל ועמיתים נמצאו 126 מיני צמחים בעלי זיקה גבוהה לחול, מתוכם 60 מינים המוגדרים כ"מינים אדומים" – מינים בסכנת הכחדה. זהו תחום התפוצה הדרומי ביותר של ציפורנית חופית (*Silene modesta*), צמח נדיר על סף הכחדה, ותחום התפוצה הצפוני ביותר של הזוחלים נחש הכיפה (*Macroprotodon cucullatus*), נחשיל חד-ראש (*Rhinotyphlops simoni*) ושליון טלוא-ראש (*Eirenis rothii*, אחירון-פרומקין ועמיתים 2003; גל ועמיתים 2008).

## שמורת חולות ניצנים

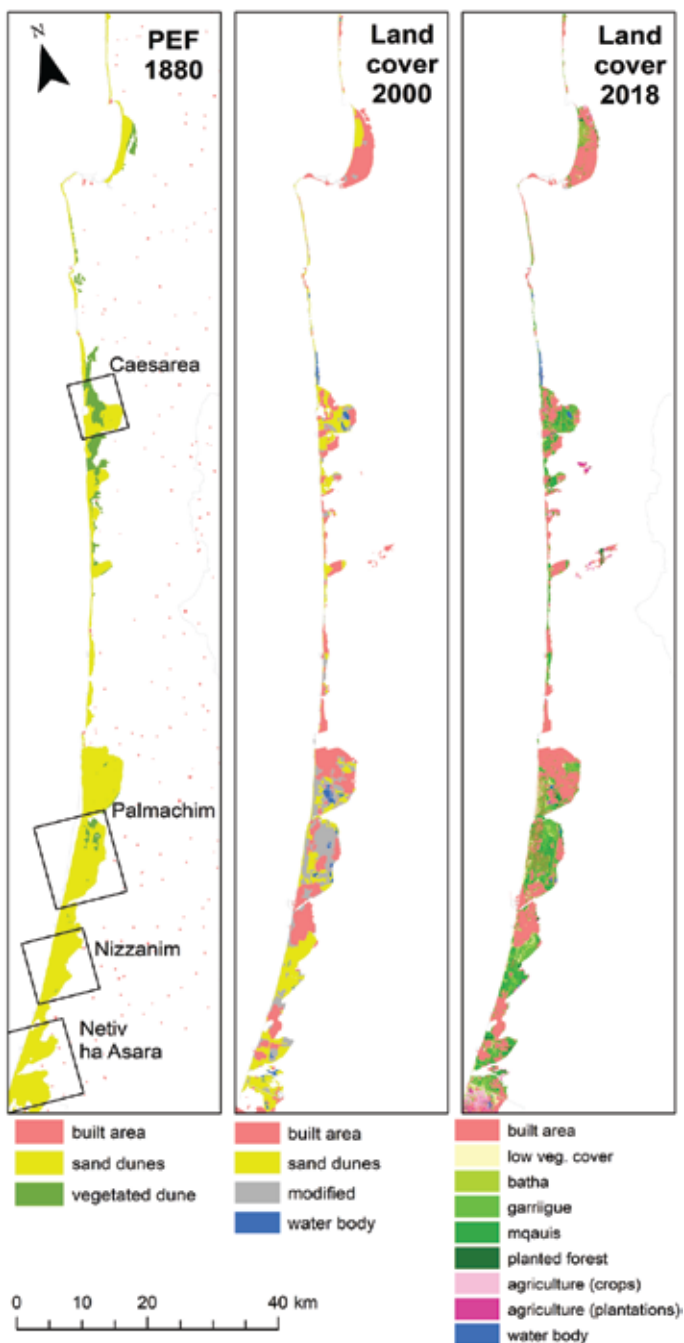
שמורת חולות ניצנים היא שמורת החולות הגדולה ביותר במישור החוף. היא משתרעת בדרום מישור החוף, בין אשדוד לאשקלון, ובמערכה חוף הים. שני הקילומטרים הראשונים מהחוף אל תוך הים הוכרזו בשנת 2008 כשמורה ימית. במזרח השמורה שוכנים היישובים באר גנים וניצן. שטח השמורה 20 קמ"ר, 70% ממנו הם דיונות מיוצבות למחצה, 20% הם דיונות נודדות והשאר – דיונות מיוצבות (תמונה 15). גובהן של הדיונות הנודדות יכול להגיע ל-12 מ' מעל שכבת הפליאוסול הנמצאת מתחתן, וגובהן של הדיונות המיוצבות למחצה והמיוצבות מגיע לכ-5 מ' מעל שכבת הפליאוסול.



תמונה 15: שמורת חולות ניצנים בצילום ממטוס  
(צילום: פועה בר)



איור 6: צמצום שטחי הדיונות הנודדות החשופות מצומח בחולות ניצנים (א) ובחולות נתיב העשרה (ב) לטובת דיונות מיוצבות ושימושי קרקע אחרים בשנים שבין 1880 ל-2021. מבוסס על המפה הטופוגרפית של הקרן לחקר ארץ ישראל (PEF, Palestine Exploration Fund) משנת 1880, סקר של תכנית הצומח והשטח הבנוי של המארג (התוכנית הלאומית להערכת מצב הטבע בישראל) משנת 2018 וצילומי לוויין של תוכנית Landsat מהשנים 1984 ו-2021 (באדיבות נעם לויז)



איור 7: השינויים בשימושי הקרקע שחלו בשנים שבין 1880 ל-2018 בדיונות מישור החוף. מבוסס על מפת PEF משנת 1880, סקר החולות של החברה להגנת הטבע משנת 2000 וסקר של תכנית הצומח והשטח הבנוי של המארג (דו"ח מצב הטבע 2018) (באדיבות נעם לוי)

כמו כל שטחי החולות לאורך מישור החוף, גם בשמורת ניצנים חלו שינויים עם הזמן, בעיקר בשל תהליך התייצבות החולות ובגלל ההשפעות של הערים והיישובים הקטנים הסמוכים לשמורה ושל פעילות צה"ל ורכבי השטח בתוכה (איור 6).

נחל אבטח חוצה את השמורה ממזרח למערב. האזור שמדרום לו מוגדר כשטח אש והוכרז כשמורת טבע בשנת 2005, ואילו החלק הצפוני הוכרז בשנת 2008. בשמורה צמחי תרבות כמו זיתים, רימונים, שקדים, גפנים, שקמים ועוד, והם מרוכזים בעיקר בשקעים שבין הדיונות, זכר לחקלאות הערבית (המוואסית) שהייתה באזור עד קום המדינה (Levin & Ben-Dor 2004). אזור חולות ניצנים הוא גבול התפוצה הדרומי ביותר של מינים כמו מרסיה זעירה (*Maresia nana*, חד-שנתית), קחוון פלשתי (*Anthemis phlistea*, חד-שנתית), גומא שרוני (*Cyperus sharonensis*, עשבוני רב-שנתי, אנדמי לישראל) וגלונית פלשתית (רב-שנתי, מצוי בחולות מישור החוף והרי אדום, אופייני לחולות מיוצבים). זו גם השמורה היחידה במישור החוף שמאכלסת את המכרסם ירבע מצוי (*Jaculus jaculus*), ומיני בעלי חיים חוליית נוספים. למרות חשיבותה, ב-15 השנים האחרונות מאיימים גם עליה לחצי בנייה והתרחבות מצד היישובים המקיפים אותה – ניצן, באר גנים, אשקלון ובייחוד אשדוד; מינים פולשים, כמו שיטה כחלחלה, טיונית החולות וחמנית מצויה (*Helianthus annuus*; נחל אבטח); ומינים מתפרצים, כמו תנים, כלבים וחתולים, שמסכנים את בעלי החיים האופייניים והייחודיים לשמורה.

בשנת 2004 הושק פרויקט בהובלת צוות חוקרים מאוניברסיטת בן-גוריון בנגב, שנועד להכיר את המינים החיים בשמורה מארבע קבוצות טקסונומיות (צמחים, פרוקי רגליים, זוחלים ויונקים קטנים), את מאפייניהם וזיקתם לדיונות השונות (נודדות או מיוצבות), את מאספי המינים בחברות השונות ואת הדינמיקה והיציבות שלהן לאורך השנים. מטרת-העל של הפרויקט הייתה לבחון את הצורך בשימור המערכת הזו ומערכות דומות לה במישור החוף, ובהתאם לכך לקבוע את הממשק הנדרש. הפרויקט נמשך 15 שנים רצופות, ובמהלכן נאספו נתונים רבים ונערכו מחקרים.



## צומח וצמחייה

בית הגידול החולי נחשב בית גידול קשה עבור צמחים, גם באקלים ים-תיכוני. כמות הגשם השנתית הממוצעת לאורך מישור החוף נעה בין 450 מ"מ בדרום מישור החוף ועד לכ-550 מ"מ בצפונו. למרות זאת, כמות המים הזמינה לצמחים שחיים על תשתית חולית נמוכה במובהק בהשוואה לכמות המים שעומדת לרשות הצמחים במערכות אקולוגיות ים-תיכוניות הסמוכות לדיונות החול החופיות. הסיבה לכך היא תכונות המרקם של הקרקע: החול מורכב ברובו ממרקם של חול גס וחול דק ומכיל אחוז זעיר של מרקם עדין, ואילו הקרקעות במערכות הסמוכות לחוף (כמו רנדזינה וטרה רוסה) מכילות אחוז גבוה יחסית של חרסיות, שביכולתן לספוח מים ולהאט את קצב החלחול לעומק הקרקע. עובדה זו תורמת למשטר מים טוב יחסית בקרקעות הללו עבור צמחים (דן וקוטיאל 1997; דן ועמיתים 2007). בחולות הנגב המערבי, וככלל בדיונות חול באזורים מדבריים, כל מי הגשמים חודרים לדיונה ומחלחלים לתוכה (אלא אם קרומים ביוגניים ו/או פיזיקליים מאיטים את קצב החידור וגורמים למים לזרום מעל פניהם). לעומת זאת, בקרקעות לסיות, שמורכבות בעיקר ממרקם של גרגירים זעירים של סילט, קצב החידור נמוך מאחר שהנפח הנקבובי קטן, ולכן המים יזרמו כנגר או כשיטפונות על פני השטח. הרכב הצמחייה (flora) בדיונות החוף, ובמישור החוף ככלל (על כורכרים וקרקעות חול למיניהן, כמו רגוסולים וחמרות; דן וקוטיאל 1997; דן ועמיתים 2007), הוא ייחודי: תערובת של אלמנטים ים-תיכוניים שנפוצים בחורש, בגריגה ובבחה על קרקעות ים-תיכוניות עשירות בגיר, עם אלמנטים מדבריים סהרו-ערביים שנפוצים בחולות דלים בגיר. מתוך שתי קבוצות אלה נוצרה קבוצה תת-אנדמית של צמחים שמשתרעת לאורך מישור החוף בישראל (כולל חולות החוף בלבנון וברפיח; קוטיאל 1997; 2001; Kutiel et al. 1980).

## צמחים רב-שנתיים

בדיונות החול במישור החוף נפוצים כ-30 מיני צמחים רב-שנתיים (מעוצים ועשבוניים). אזור התפוצה של מחציתם הוא מדברי, בסהרה ובמדבר ערב, והאחרים נפוצים באזור הים-תיכוני. מתוכם 7 מינים גדלים רק בדיונות מישור החוף, 12 מינים גדלים באזורים חוליים אחרים, כמו חולות הנגב המערבי, והיתר נמצאים בדיונות החוף אך גם בבתי גידול אופייניים לאזור הים-תיכוני, על קרקעות טרה רוסה ורנדזינה חומה, כמו אלת המסטיק ופרסיון גדול (*Prasium majus*) (Pollack Perry 2008; טבלה 2, תמונה 16).

תמונה 16: מינים רב-שנתיים נפוצים בדיונות מישור החוף (התמונות המסומנות ב-\* צולמו בידי אורי ספיר פרגמן, וראו [www.flora.org.il](http://www.flora.org.il). שאר התמונות צולמו בידי פועה בר)



לענה חד-זרעית  
*Artemisia monosperma*



ידיד-חולות מצוי  
*Ammophila arenaria*



גומא הקרקפת\*  
*Cyperus capitatus*



ציפורנית בשרנית  
*Silene succulenta*



עכנאי שרוע  
*Echium angustifolium*



גומא שרוני\*  
*Cyperus sharonensis*





ארכובית ארץ-ישראלית  
*Polygonum palaestinum*



גומא מגובב  
*Cyperus conglomeratus*



פרחים של לענה  
חד-זרעית\*



גלונית פלישתית\*  
*Ballota philistaea*



מצילות החוף\*  
*Leopoldia bicolor*



מלענן החוף\*  
*Stipagrostis lanata*



שמשון סגלגל\*  
*Helianthemum stipulatum*



לוענית החולות\*  
*Scrophularia hypericifolia*



חורשף צהוב  
*Atractylis carduus*



דרדר הקורים  
*Centaurea procurrens*



קיפודן פלישתי  
*Echinops philistaeus*



רותם המדבר  
*Retama raetam*

נוכחותם של מינים מדבריים בחולות מישור החוף אינה מוסברת רק בתנאי משטר המים המדברי שהתשתית החולית מכתיבה, אלא גם ברצף הגאוגרפי של מישור החוף (וגם של חולות הנגב המערבי) עם חולות הסהרה ומדבר ערב, שחצי האי סיני הוא חלק מהאזור הביוגאוגרפי שלהם. הרצף הגאוגרפי הזה מאפשר למיני צמחים ובעלי חיים להתפשט לאורך רצועת החולות כולה. השילוב בין צמחים ים-תיכוניים וצמחים מדבריים הופך את הדיונות של מישור החוף לבית גידול ייחודי המתקיים בתנאים ים-תיכוניים (Kutiel ; 2000 ; 2001).

מאחר שדיונות החוף שונות מבחינת הקרקע והדינמיקה שלהן מבתי הגידול הים-תיכוניים שמסביב להן, הן נעשו מבודדות מהסביבה. הבידוד הזה הניב במשך אלפי שנים הזדמנות אבולוציונית ליצירת תת-מינים ומינים חדשים של צמחים ובעלי חיים ייחודיים לאזור. לכן לא ייפלא שכשליש מהצמחים האנדמיים לישראל גדלים בחולות מישור החוף (שמידע 1982). כמה מהמינים הרב-שנתיים האנדמיים לדיונות הם ארכובית ארץ-ישראלית, גומא שרוני, דרדר הקורים, קיפודן פלשתי ומצילות החוף. גומא שרוני וגלונית פלשתית מוגדרים "מינים אדומים" ונמצאים על סף הכחדה.

צמחים רב-שנתיים הם הראשונים שמאכלסים את דיונות החוף הנוודות. התבססותם היא האות לתחילתם של תהליכים א-ביוטיים וביוטיים שבסופם החול מפסיק לנוע והדיונה מיוצבת – תהליך האורך באזור זה 30-40 שנים (Bar (Kutiel) et al. 2004; Levin 2006).

## צמחים משני סביבה

צמחים הם מרכיב בסיסי במערכות אקולוגיות. הם משפיעים ישירות ובעקיפין על כלל האורגניזמים במערכת בדרכים שונות: הם הספקים העיקריים של חמצן ושל החומר האורגני הבסיסי, הסוכר, שהוא תוצר של תהליך הפוטוסינתזה. הם תורמים חומר אורגני לקרקע שמפורק על ידי מיקרו-אורגניזמים והופך בה לחומרי הזנה (נוטריינטים), מספקים מזון לאוכלי עשב ומגדילים את חספוס פני השטח, שמקטין ואף מונע את סחיפת הקרקע על ידי מים ורוח. בשל יכולתם לשנות את הסביבה באופן שמאפשר לצמחים אחרים ובעלי חיים להתבסס, או לחלופין בשל יכולתם למנוע את התבססותם בסביבתם, הם מכונים "משני סביבה" (Environmental Engineers). מושג זה נטבע לראשונה בשנת 1994 במאמרם פורץ הדרך של ג'ונס, לאוטון ושחק (Jones, Lawton & Shachak), והוגדר כ"אורגניזמים אשר באופן ישיר או עקיף משנים את הסביבה הפיזית וכך מספקים משאבים ותנאים לקיומם של אורגניזמים אחרים". ההשפעה של מינים משני סביבה על אורגניזמים אחרים יכולה להיות חיובית אך בה בעת גם שלילית, וברמות שונות (Jones et al. 1994; 1997).

טבלה 2: מינים רב-שנתיים נפוצים בדיונות החוף. 1 – מצוי בחולות החוף בלבד, 2 – מצוי רק בכתי גידול חוליים, 3 – נפוץ בכתי גידול חוליים ובכתי גידול אחרים; Med – תפוצה ים-תיכונית, SA – תפוצה סהר-ערבית, IT – תפוצה ערבית (Pollack Perry 2008); EC – (אירנו-טורנית);

שם עברי	שם מדעי	זיקה לדיונות החוף	בית גידול	תפוצה ביוגאוגרפית	חשיבות לשימור
ידיד-חולות מצוי	<i>Ammophila arenaria</i>	1	חולי	Med	
ארכובית ארץ-ישראלית	<i>Polygonum palaestinum</i>	1	חולי	Med-SA	EC
מדחול דוקרני	<i>Sporobolus pungens</i>	1	חולי	Med	
גומא הקרקפת	<i>Cyperus capitatus</i>	1	חולי	Med	
צלבית החוף	<i>Crucianella maritima</i>	1	חולי	Med	
חבצלת החוף	<i>Pancremium maritimum</i>	1	חולי	Med	
לוניאה דקת-אונות	<i>Launaea fragilis</i>	1	חולי	Med	
מצילות החוף	<i>Lleopardia bicolor</i>	2	חולי	Med	EC
גומא מגובב	<i>Cyperus conglomeratus</i>	2	חולי	SA	
דנתוניית החולות	<i>Centropodia forskalii</i>	2	חולי	IT-SA	
מלענן החוף	<i>Stipagrostis lanata</i>	2	חולי	SA	
לוענית החולות	<i>Scrophularia hypericifolia</i>	2	חולי	SA	
ציפורנית בשרנית	<i>Silene succulenta</i>	2	חולי	Med	
קיפודן פלשתי	<i>Echinops philistaeus</i>	2	חולי	Med	
חורשף צהוב	<i>Atractylis carduus</i>	2	חולי	SA	

שם עברי	שם מדעי	זיקה לדיונות החוף	בית גידול	תפוצה ביוגאוגרפית	חשיבות לשימור
דרדר הקורים	<i>Centaurea procurrens</i>	2	חולי	Med	EC
אלקנת הצבעים	<i>Alkanna tinctoria</i>	2	חולי	Med	
בר-עכנאי שיחני	<i>Echiochilon fruticosum</i>	2	חולי	Med	
לענה חד-זרעית	<i>Artemisia monosperma</i>	3	חולי	SA	
רותם המדבר	<i>Retama raetam</i>	3	חולי, ואדיות ומצוקים במדבר	SA	
שמשון סגלגל	<i>Helianthemum stipulatum</i>	3	חולי, ואדיות ומצוקים במדבר	SA	
שרביטן ריסני	<i>Ephedra aphylla</i>	3	חולי, רנדזינה חומה	SA	
אספרג ארוך-עלים	<i>Asparagus horridus</i>	3	חולי	Med-SA	
אלת המסטיק	<i>Pistacia lentiscus</i>	3	חולי, רנדזינה חומה, טרה רוסה	Med	
פרסיון גדול	<i>Prasium majus</i>	3	חולי, רנדזינה חומה, טרה רוסה	Med	

מחקרים רבים בדקו את יחסי הגומלין בין צמחים מעוצים ובינם לבין צמחים עשבוניים, ובכללם מינים חד-שנתיים, אשר מנצלים את המשאבים במערכת האקולוגית באופן שונה מהם (Kutiel et al. 1980; Maestre et al., 2003; Sternberg et al. 2004). יחסי גומלין חיוביים בין צמחים רב-שנתיים או בין צמחים רב-שנתיים וצמחים חד-שנתיים יכולים להתבטא ביצירת תנאים מיטביים על ידי צמח אחד עבור צמח אחר – לדוגמה העשרת הקרקע בחומר אורגני על ידי צמח רב-שנתי, שמאפשרת נביטה, התבססות ויצירת זרעים של מינים חד-שנתיים. לעומת זאת, יחסי גומלין שליליים יכולים להתבטא, לדוגמה, בתחרות על משאבים, כמו מים ואור, ובמניעת נביטה בשל הצטברות של נשר או יצירת תנאים הידרופוביים (מניעה של חלחול מים) או אללופתיים (הפרשה של חומרים מונעי נביטה, כמו מלחים; Tielbörger & Kadmon 2000; Kidron 2010).

מערכות אקולוגיות של דיונות, יותר מכל מערכת אקולוגית אחרת, הן דוגמה טובה ומובהקת לפעילותם של מינים משני סביבה. השינויים שמינים אלה מחוללים בתנאי הסביבה הפיזיים (הא-ביוטיים) בולטים מאוד. לדוגמה, בנוכחות הצמחים משתנה צבע שכבת הקרקע העליונה מצבע צהבהב (או אדמדם, תלוי במיקום הגאוגרפי של הדיונות), האופייני לשיעור כיסוי נמוך של צמחים רב-שנתיים, ועד לצבע חום-שחור המתקבל כשכיסוי הצמחים הרב-שנתיים גבוה בשל העשרת הקרקע בחומר אורגני (מרכוס 1977; Kutiel & Danin 1987; Kutiel 1998a). כמו כן, התבססות הצמחים משני הסביבה על הדיונות גורמת לשינויים בצורתן (Tsoar & Blumberg 2002; Ardon et al. 2009). בדיונות ניכרים גם באופן בולט יחסי הגומלין החיוביים בין הצומח הרב-שנתי לצומח החד-שנתי (המרכיב הביוטי): עושר המינים והפרודוקטיביות (היצרנות) של הצומח החד-שנתי עולים עם העלייה בכיסוי הצומח הרב-שנתי (Pollack Perry 2008; Bar (Kutiel) & Dorman 2021). לעומת זאת, עלייה בצפיפות הצומח הרב-שנתי מקטינה את עושר המינים של החיפושיות והיונקים הקטנים שחיים בדיונות (Bird et al. 2017), וגם את כמות המים הזמינה לצמחים רב-שנתיים בעומק הקרקע (Bar (Kutiel) et al. 2016).

שינויים פיזיים בדיונות חול נודדות קורים עם התבססות הצומח על הדיונה. ההתבססות מותנית במדד פוטנציאל הסחיפה (Tsoar 2005), המבטא את פוטנציאל התזוזה של דיונה בשנה אחת בתנאים סביבתיים מוגדרים, כמו מהירות הרוח והכיוון או הכיוונים שמהם היא נושבת. בפועל מדד זה מבטא באופן מדויק את התזוזה של דיונה רק אם היא מונעת על ידי רוח שנושבת מכיוון אחד, כפי שקורה בדיונות של מישור החוף, שם כיוון הרוח השכיח בחורף הוא דרום-מערב. ערכי מדד פוטנציאל הסחיפה של דיונות נודדות, ללא כיסוי של צומח (כולל קרומים



ביוגניים) נעים במרבית המקרים בין 500 ל-3,100. באנטארקטיקה, לדוגמה, שבה עוצמת הרוחות גבוהה מאוד, מדד פוטנציאל הסחיפה מגיע ל-6,000 ויותר. מדד פוטנציאל הסחיפה בדיונות החוף בישראל נמוך ביותר, 147, מה שמסביר את ההתבססות המהירה יחסית של הצומח עליהן (Tsoar 2005).

התבססות הצומח מתחילה בפסגה (crest) של הדיונה, במקום שבו אין סחיפה ויש השקעה של חול (Tsoar & Blumberg 2002). בהעדר צמחים כל החול שנסחף מהמדרון שפונה אל הרוח שוקע במדרון החסוי מהרוח. עם התבססות הצמחים הרב-שנתיים, חלק מהחול שנסחף מהמדרון הפונה לרוח נלכד על ידם ונוצרות תלוליות חול קטנות, בעיקר על פסגת הדיונה, המכונות נבקות (מהמילה הערבית nabkha; תמונה 17). הנבקות מגדילות את חספוס פני הרכס וכך מקטינות את מהירות הרוח, ובעקבות זאת את עוצמת הסחיפה. החול שלא נלכד על ידי הצמחים ממשיך לנוע לכיוון הפסגה ושוקע אל המדרון החסוי לרוח (Ardon et al. 2009). הסחיפה וההשקעה של החול פוסקות כאשר הדיונה מתייצבת.

משנה הסביבה הראשון שמתבסס ברכס הוא ידיד החולות (*Ammophila arenaria*), עשבוני רב-שנתי שנפוץ לאורך חופי אירופה וצפון אמריקה (תמונה



תמונה 17: (א) נבקות על רכס דיונה נודדת; (ב) נבקות שנוצרו על ידי צמחים כמו ידיד החולות, לענה חד-זרעית וגומא מגובב על דיונה נודדת בחולות ניצנים (צילום: פועה בר)

(16), בעל התאמות המאפשרות התבססות, צמיחה ויצירת זרעים בבית גידול קשה זה (דנין 2014; Gray 1985). צמחי ידיד החולות יוצרים כתמים מקובצים שמורכבים מכמה פרטים (תמונה 17). בתוכם או בסביבתם הקרובה נובטים זרעי ידיד החולות ומינים ספורים של צמחים חד-שנתיים, כמו סביון יפו (*Senecio joppensis*, תמונה 21) ושלשון חופי (*Trisetaria koelerioides*). שיעור הכיסוי של הצמחים החד-שנתיים נמוך, וסביון יפו מהווה 40% מהכיסוי בכללותו

Kutiel et al. 1980; Pollack Perry 2008; Bar (Kutiel) & Dorman) (2021). בהמשך מתחילים זרעי לענה חד-זרעית לנבוט ברכס, בצד החסוי מהרוח של הנבקות (מיקרו-בתי גידול) שנוצרו על ידי צמחי ידיד החולות, וגם במדרון החסוי מהרוח של הדיונה. בשלב זה עדיין לא חלים שינויים בתכונות הקרקע אבל הדיונה משנה צורה והופכת מדיונת ברחן לדיונה פרבולית (Tsoar & Blumberg 2002; Ardon et al. 2009; תמונה 5). הכיסוי וההרכב של הצומח משתנים באופן מובהק (Bar (Kutiel) & Dorman 2021). צפיפות הלענה החד-זרעית, שגדלה עם הזמן, והנבקות שהיא יוצרת מקטינות עוד יותר את מהירות הרוח ולכן תנועת החול פוחתת בהדרגה (Ardon et al. 2009). ידיד החולות, שהתחדשותו הווגטטיבית תלויה בחול נודד (הוא מפתח שורשים ממפריקי הגבעולים לאחר שאלה מתכסים בחול), נעלם בשלב זה כיוון שאינו יכול להתחדש ולהתחרות בלענה. אם כן, הלענה החד-זרעית מתפקדת בשלב זה כמשנה סביבה שני. שיעור הכיסוי של הלענה הולך וגדל עם הזמן והנבקות נהרסות (Ardon et al. 2009), ובמקביל ההבדלים בין המדרונות הולכים ומצטמצמים. המדרון הפונה לרוח בדיונות המיוצבות למחצה עדיין שונה במובהק מהמדרון החסוי מהרוח בכל מה שקשור לכיסוי ולהרכב של הצמחים החד-שנתיים, אך הרכס דומה במובהק למדרון החסוי מהרוח. בשלב שבו הדיונה מתייצבת המדרונות דומים זה לזה והצורה האופיינית לדיונה פרבולית נעלמת (Bar (Kutiel) & Dorman 2021; תמונה 6).

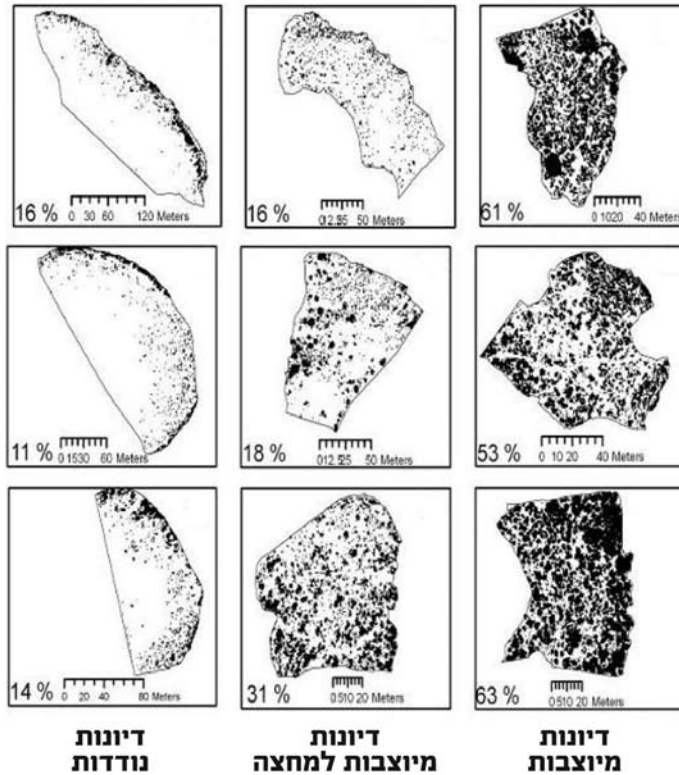
כיסוי הצומח הרב-שנתי בדיונות נודדות קטן מ-15%. ידיד החולות הוא הצמח המאפיין את הדיונות הללו, אף שנוכחותה של הלענה החד-זרעית אינה מבוטלת. זו מתרכזת בעיקר במדרון החסוי מהרוח בעוד ידיד החולות מצוי ברכס. דגם הפיזור המרחבי של הצמחים בדיונות הללו, בעיקר ברכס, הוא מקובץ (Rubinstein et al. 2013; Bar (Kutiel) et al. 2016). בדיונות המיוצבות למחצה כיסוי הצומח הרב-שנתי הוא בין 16% ל-35%, והלענה החד-זרעית היא המין השולט. למעלה מ-50% מהדיונות לאורך מישור החוף הן דיונות מיוצבות למחצה, והשונות המרחבית שלהן גדולה: חלקן דומות לדיונות הנודדות וחלק אחר לדיונות המיוצבות. הפיזור המרחבי של הצמחים בדיונות הללו הוא אקראי. בדיונות המיוצבות כיסוי הצומח הרב-שנתי הוא 36%-60%. בדרום מישור החוף המין השולט הוא הלענה החד-זרעית, ואילו בצפון, באזור קיסריה, שמשון סגלגל הוא המין השולט, והלענה מתלווה אליו (תמונה 16; Bar (Kutiel) et al. 2008; Pollack Perry 1980; al.). אחוז הכיסוי דומה בשני המקומות. דגם הפיזור המרחבי של הצומח הרב-שנתי בדיונות הללו הוא סדיר, כלומר המרחקים בין הפרטים דומים (Bar (Kutiel) et al. 2016; איור 8). בשלב זה החול כמעט אינו נודד (למעט במדרון הפונה לרוח, אך לא באופן מובהק). הדיונה מאבדת כליל את המבנה הפרבולי הראשוני שלה, והמדרונות דומים זה לזה מכל הבחינות, צומח וקרקע. הקרקע עשירה יחסית במקטע עדין של סילט וחרסית



(כ-6% מפני הקרקע ועד לעומק של 30 ס"מ) ובחומר אורגני (0.5%-2.0%), שמקורו בנשר של הצמחים הרב-שנתיים והחד-שנתיים. הנשר מפורק על ידי חיידקים ומיקרואורגניזמים אחרים בקרקע לחומרי הזנה (נוטריינטים). המקטע העדין, ובעיקר החומר האורגני (למרות כמותו הנמוכה בקרקע), משפרים את משטר לחות המים בקרקע בשכבה העליונה (30 ס"מ עליונים; קותיאל 1997). השיפור במשטר המים מאפשר פירוק מהיר יותר של נשר הצמחים, בעיקר מתחת לשיחים, לנוטריינטים השונים. בתנאים אלה כיסוי הצומח גדל והרכבו משתנה (Ayyad 1973; Kutiel et al. 1980; Kutiel 1998a). בעקבות זאת הדיונה מתייצבת ונוצרת קרקע, רגוסול חולי, שבשלב הראשון היא בעלת אופק A – שכבת הקרקע העליונה שמכילה את הנשר והחומר האורגני; C – החול הנקי שמתחת לשכבה זו, ממנו נוצרת הקרקע). השינוי בהרכב הצומח ובשיעור הכיסוי שלו מניע סדרה של משוברים ביופיזיקליים חיוביים, שעם הזמן משפרים את תכונות הקרקע ויוצרים שונות מרחבית גבוהה. השינויים בקרקע כוללים שינויים במבנה, במרקם, בצבע, בפוריות ובמשטר המים.

נשר שמקורו בצמחים נערם בעיקר מתחת לשיחים (תמונה 12). תהליך פירוק הנשר מלווה גם בשינוי צבע החול מצהוב ועד לשחור, כתלות בכמות הנשר. כמו כן, קיים קשר חיובי הדוק בין הכיסוי והביומסה (המשקל היבש) של הצומח לקיבול השדה של הקרקע החולית (Kutiel & Danin 1987). כמות החומר האורגני בקרקע משתנה במרחב בהתאם לרמת ייצוב הדיונה ואף בהתאם לנוכחות הצמחים המעוצים או העדרם. יכולת החידור של המים לקרקע החולית משתנה גם היא במרחב: במקומות שכיסי הצומח בהם צפוף או שקיים בהם קרום ביוגני עבה (טחבים לדוגמה) יקטן שיעור חידור המים לקרקע, בין בשל המחסום הפיזיקלי שנוצר על ידי חופות השיחים או הקרום הביוגני ושכבת הנשר (Ram & Aaron 2007; Wang et al. 2007), ובין בשל התכונות ההידרופוביות שמתפתחות בפני הקרקע בגלל הנשר (אלמוג 2010). חידור נמוך עשוי אף ליצור נגר עילי (Yair et al. 1997). מחקרים שונים (Ravi et al. 2007; Bar (Kutiel) et al. 2016); מראים ששטף החידור מתחת לחופת השיח נמוך בגלל נוכחותו של המקטע העדין ושל מערכת שורשים צפופה של הצמחים: המקטע העדין מגדיל את תאחיזת המים בפני הקרקע תוך שהוא מקטין את הנפח הנקבובי, וגם שורשי הצמחים בשכבה העליונה תורמים להקטנת הנפח הזה.

העומק, הכיוון והקצב של חלחול המים בתוך הקרקע מוכתבים על ידי מבנה הקרקע והרכבה. נוכחות שכבה חרסיתית רציפה בתוך שכבת החול תקטין את קצב החלחול ואת עומק החלחול, ותשפיע על כיוון זרימת המים (Yair et al. 1997; Li et al. 2007). החרסית, שלא בדומה לחול, סופחת את המים ויוצרת שכבה אטימה, שמונעת את זרימת המים לעומק ויוצרת על פניה נגר תת-קרקעי. זו הסיבה, ככל הנראה, לכמות ולכיוון של זרימת המים לאורך המדרונות של הדיונות הנודדות והיציבות (איור 3).



איור 8: הפיזור המרחבי ואחוז הכיסוי של הצומח הרב-שנתי על דיונות נודדות, דיונות נודדות למחצה ודיונות מיוצבות בשמורת חולות ניצנים בשנת 2008 (Rubinstein et al. 2013)

אחוז כיסוי הצומח הרב-שנתי משקף במידה רבה ומובהקת את רמת היציבות של הדיונה, כפי שצוין לעיל. עם זאת, יש להתייחס גם לפיזור המרחבי של הצומח הרב-שנתי על גבי הדיונה. הצומח הרב-שנתי בדיונות הנודדות מרוכז ברכס הדיונה ובמדרון הפונה לרוח. כלל הצומח ברכס מקובץ, והצומח החד-שנתי נהנה משירותי ההקלה (facilitation) של הצמחים הרב-שנתיים. כפי שצוין לעיל, הפיזור של הצומח הרב-שנתי בדיונות המיוצבות סדיר (שלי ועמיתים 2011; Bar (Kutiel) et al. 2016). לעומת זאת, בדיונות המיוצבות למחצה השונות בכיסוי הצומח ובפיזור המרחבי שלו גדולה יותר: חלק מהן דומות יותר לדיונות הנודדות, חלק לדיונות המיוצבות ואחרות מצויות בטווח הביניים (Rubinstein et al. 2013; איור 8). רוב המחקרים שנערכו בארץ ומחוצה לה מתייחסים במידה רבה רק לכיסוי הצומח הרב-שנתי כמדד לרמת יציבות הדיונה. כאשר נדרשה התייחסות מדויקת יותר לזיקה של מינים לחול נודד – למשל של צמחים חד-שנתיים ושל חרקים – פותחו מדדים המבוססים על הנוכחות והשפע של

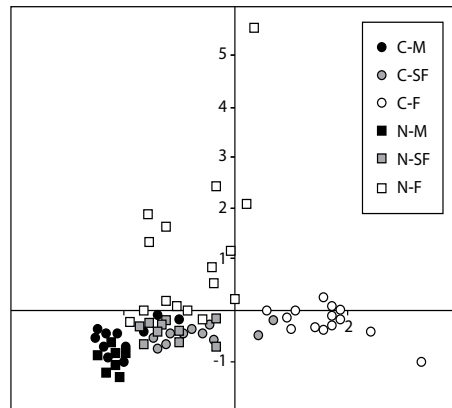
המינים הבוודיים או של אלה שמרכיבים את החברה, כפי שיתואר בהמשך (רמות  
(Rubinstein et al. 2013 ; 2007).

## חברות צומח רב-שנתי

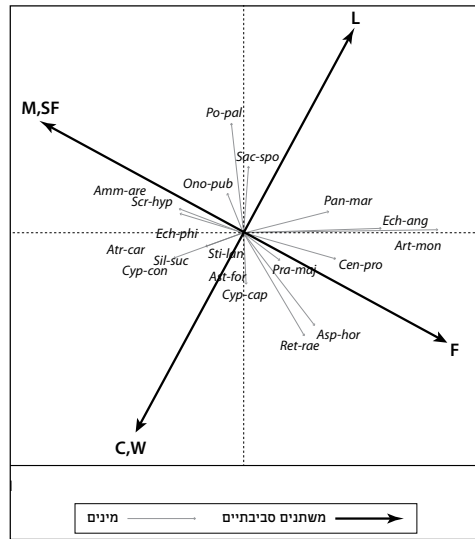
חברות הצומח של הצמחים הרב-שנתיים בדיונות חופיות לאורך מישור החוף תוארו  
בפירוט רב בכמה עבודות שנעשו בחולות קיסריה, בחולות ניצנים ובחולות אשקלון  
(Kutiell et al. 1980; Danin & Nukrian 1991; Pollack Perry 2008).  
המינים השולטים בדיונות הנוודות ובמיוצבות למחצה דומים בכל דיונות החוף: ידיד  
חולות וארכובית ארץ-ישראלית (תמונה 16) מופיעים רק בדיונות הנוודות, בעיקר  
על רכס הדיונה, ולענה חד-זרעית, רותם המדבר, לוענית החולות (*Scrophularia*  
*hypericifolia*) וגומא מגובב (*Cyperus conglomeratus*) – בדיונות  
המיוצבות למחצה (תמונה 16). המינים השולטים בדיונות המיוצבות בחולות  
קיסריה הם שמשון סגלגל, רותם המדבר ולענה חד-זרעית, ואילו מדרום לתל איב  
שולטים לענה חד-זרעית, רותם המדבר, עכנאי שרוע (*Echium angustifolium*)  
ומלענן החוף (תמונה 16). הרכב חברות הצומח הרב-שנתי בדיונות המיוצבות  
בקיסריה שונה במובהק מהרכב חברות הצומח בדיונות המיוצבות בניצנים.  
לעומת זאת, קיים דמיון מובהק בין חברות הצומח של הדיונות הנוודות והדיונות  
המיוצבות למחצה בחולות קיסריה לחברות המקבילות בחולות ניצנים (Pollack  
Perry 2008; איור 9).

בכל הדיונות הנוודות והמיוצבות למחצה במישור החוף, כיסוי הצומח הגבוה  
ביותר מצוי על המדרון החסוי מהרוח ועל החלק הנמוך ביותר של המדרון הפונה  
לרוח. בשני סוגי הדיונות הדמיון בחברות הצמחים בין המדרון הפונה לרוח ובין  
הרכס הוא גדול מאוד, והחברות בשניהם שונות במובהק מחברות הצמחים במדרון  
החסוי מרוח. לעומת זאת, בדיונות מיוצבות כיסוי הצומח הרב-שנתי והרכב חברות  
הצמחים הרב-שנתיים דומה בכל אחד מחלקי הדיונות: שני המדרונות והרכס. כמו  
כן, שיעור הכיסוי הכללי של צומח רב-שנתי בדיונות מיוצבות גבוה מהשיעור

איור 9: מידת הדמיון בין חברות הצומח  
הרב-שנתי בחולות קיסריה (C) ובחולות  
ניצנים (N) בדיונות נוודות (M),  
מיוצבות למחצה (SF) ומיוצבות (F),  
לפי אורדינציה על בסיס הרכב וכיסוי  
יחסי של כל אחד מהמינים בחברה.  
הקרבה בין סימנים זהים מעידה על  
הדמיון בין החברות: ככל שהמרחק קטן  
הדמיון גדול, ולהפך. הצורה מייצגת את  
המיקום (עיגול: קיסריה, ריבוע: ניצנים)  
והצבע מייצג את סוג הדיונה (לבן:  
דיונות מיוצבות, אפור: מיוצבות למחצה,  
שחור: נוודות) (Pollack Perry 2008)

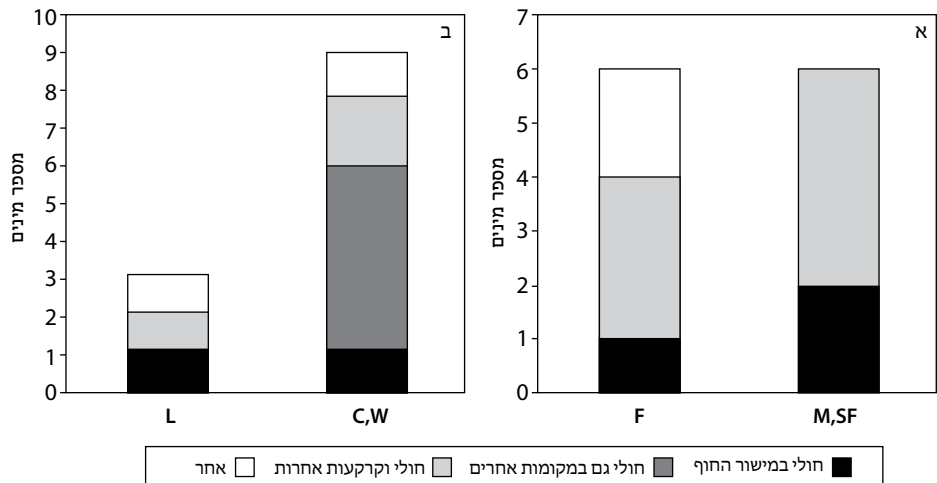


איור 10: מידת הדמיון בין חברות צמחים רב-שנתיים בשמורת חולות ניצנים כתלות ברמת הייצוב של הדיונות השונות והפנויות של המדרונות שלהן (M) – דיונה נודדת, SF – דיונה מיוצבת למחצה ו-F – דיונה מיוצבת; W – המדרון הפונה לכיוון הרוח, C – רכס הדיונה ו-L – המדרון החסוי מהרוח). יש לשים לב שהמדרון החסוי מהרוח, שבו הכיסוי הצמחי הוא הגבוה ביותר, נמצא באותו מישור במערכת הצירים של הדיונות המיוצבות, לעומת הדיונות הנודדות והמיוצבות למחצה שבהן הכיסוי הגבוה נמצא במישור של המדרון הפונה לרוח ושל הרכס (Pollack Perry 2008)



בדיונות נודדות ומיוצבות למחצה (Kutiel & Bar 2008; Dorman 2021; איור 10).

בתהליך ייצוב הדיונות גדל שיעור הכיסוי של הצומח וכך גם מספר המינים. עם זאת, מינים שאופייניים לחולות נודדים, שחלקם אף אנדמיים לאזורנו, נעלמים תוך כדי התהליך, שסופו בדיונות המיוצבות (איור 11). כמו כן, ההטרופוגניות המרחבית, הן מבחינת הרכב הצומח והן מבחינה נופית, הולכת וקטנה בתהליך זה (תמונה 6).



איור 11: מספר המינים בשמורת חולות ניצנים בעלי זיקה לבתי גידול חוליים במישור החוף, לבתי גידול חוליים באזורים גאוגרפיים אחרים ולקרקות אחרות שאינן חוליות: (א) כתלות ברמת הייצוב של הדיונה: M – נודדת, SF – מיוצבת למחצה ו-F – מיוצבת; (ב) כתלות בפנות של המדרון: W – פונה לרוח, C – רכס ו-L – חסוי מהרוח (Pollack Perry 2008)

## לענה חד-זרעית

לענה חד-זרעית היא מרכיב חשוב ושולט בחברות צמחים בדיונות החוף במישור החוף של ישראל (Katz & Bar (Kutiel) 2020). לכן ניתן להתייחס אליה כאל מין מפתח (Key Stone Species), מין שמעצב ומייצב את פני הדיונות וקובע את הרכב מארג המזון, את ההרכב והצפיפות של חברות הצמחים ובעלי החיים ואת תפקודם (Beyer et al. 1998; El-Bana et al. 2002; Bird et al. 2017).

לענה חד-זרעית היא בן שיח מדברי בעל תפוצה סהרו-ערבית. תפוצתו משתרעת בארצות דרום-מזרח אגן הים התיכון – לוב, מצרים, ישראל, ירדן ולבנון, ונמשכת מזרחה גם למדבריות חצי האי ערב. בכל הארצות הללו הלענה שולטת בדיונות באזורים מדבריים שכמות המשקעים הממוצעת בהם היא 40-130 מ"מ לשנה, והכיסוי הממוצע שלה הוא 5%-10%. בארץ היא נמצאת לאורך מישור החוף, צפון הנגב ומערבו, הר הנגב, דרום הנגב והערבה באזורים שבהם כמות המשקעים הממוצעת היא 40-550 מ"מ לשנה.

בחולות החוף הלענה גדלה על דיונות ברמות יישוב שונות ושולטת בעיקר בדיונות חצי מיוצבות ומיוצבות, בכיסוי של 15%-35% ו-36%-65%, בהתאמה היא 400-500 מ"מ. למרות חשיבותו של מין זה באזורנו, לא נעשו עבודות שיטתיות רבות שחקרו את המנגנונים הפיזיולוגיים והאקולוגיים שקשורים להתאמתו לתנאי יובש ולמחסור במים זמינים, האופייניים למדבריות ככלל ובעיקר למדבריות קיצוניים.

ללענה פרחים צהובים וצינוריים הערוכים בקרקפות קטנות (תמונה 16). בהיקפה של הקרקפת יש בדרך כלל פרח עלייני (נקבי) אחד או שניים (במצרים נמצאו אוכלוסיות עם 6 פרחים נקביים), ובמרכזה 8-10 פרחים אבקניים (זכריים). לרוב רק זרעון אחד מבשיל בכל קרקפת (ומכאן שם המין בעברית ובאנגלית). הפרחים מואבקים בדרך כלל על ידי הרוח. מדי פעם מופיעות דבורי דבש על הפרחים. הפריחה היא בחודשים ספטמבר-דצמבר (סוף תקופת היובש ותחילת עונת הגשמים). הצמח הוא ירוק-עד עם מופע של עלי חורף גדולים ובשרניים בעונה הגשומה ועלי קיץ קטנים בעונה היבשה. קוטרו של הצמח משתנה בהתאם לכמות המים הזמינים שעומדים לרשותו (Bar (Kutiel) et al. 2016). ללענה חד-זרעית מערכת שורשים ענפה, שמגיעה למקורות מים שמספקים לה מים זמינים בכל תקופת השנה, בעיקר בקיץ (Zohary & Fahn 1952; Gad et al. 2012). אורך השורשים הוא מעל 5 מטרים (תמונה 18). הצמח עמיד לקבירה בחול ולחשיפת השורשים. במצב של קבירה הוא מפתח שורשים אדוונטיביים (adventitious roots) – שורשים שאינם מתפתחים מרקמת השורש אלא מסתעפים מחלקים אחרים של הצמח, כמו גבעול או עלה) מהמפרקים של הגבעולים, ואלה מתארכים ומבצבצים מעל החול (התופעה בולטת בדיונות נודדות; תמונה 18). אורכו של השורש וקליפת



תמונה 18: מערכת שורשים של לענה חד-זרעית: (א) שורשים ארוכים ומעוצים, חשופים וקבורים בחול ברכס ובמדרון הפונה לרוח בדיונה נודדת; (ב) פרטים צעירים (בני 3-4 שנים) בעלי שורש שאורכו מעל 1.5 מ' (צילום: פועה בר)

השעם העבה המגינה עליו מפני התייבשות מקנים לצמח עמידות גם במצב של חשיפת השורשים. בדיונות נודדות באזור חולות החוף בישראל צמחי הלענה מקובצים בכתמים במיקרו-בתי גידול מיטביים, ובדיונות מיוצבות למחצה ומיוצבות הפיזור המרחבי סדיר, בשל התחרות בין הפרטים (Malkinson et al. 2003; Bar (Kutiel) et al. 2016).

### התאמה ליובש

רק מחקרים ספורים בדקו את האסטרטגיות המורפולוגיות, הפיזיולוגיות והביוכימיות של הלענה החד-זרעית להתמודדות עם יובש. לעומת זאת, נערכו מחקרים מעמיקים בנושא שבחנו מיני לענה אחרים, כמו *A. tridentata* (DeLucia & Heckathorn 1989; Evans et al. 1992; Kolb & Sperry 1999), *A. ordosica* Krasch (Gong et al. 2002) ו-*A. annua* L. (Soni & Abdin 2017). מניחים שללענה החד-זרעית יש אסטרטגיות דומות.

טבלה 3: תכולה של מרכיבים ביוכימיים שנמדדו בגבעולים ובעלים של לענה חד-זרעית בעונת החורף (העונה הגשומה) ובעונת הקיץ (העונה היבשה) בחלקו הצפוני של המדבר המערבי במצרים (מבוסס על Morsy et al. 2008)  $\alpha \leq 0.01$  =\* הבדל מובהק ברמה של

מרכיבים ביוכימיים	חורף	קיץ
סה"כ פחמימות (מ"ג/ג 100 משקל יבש)	8.6	19.2 *
סוכר מסיס (מ"ג/ג 100 משקל יבש)	1.8	1.3
חנקן מסיס (מ"ג/ג 100 משקל יבש)	105.7	129.5 *
פרולין $C_5H_9NO_2$ ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ משקל טרי)	4.5	9.0
כלורופיל a ( $\mu\text{g g}^{-1}$ משקל טרי)	15.3	9.8 *
כלורופיל b ( $\mu\text{g g}^{-1}$ משקל טרי)	10.0	3.3 *
כלורופיל a+b ( $\mu\text{g g}^{-1}$ משקל טרי)	25.3	13.1
קרוטנואיד ( $\mu\text{g g}^{-1}$ משקל טרי)	4.2	1.2 *
סה"כ פיגמנטים ( $\mu\text{g g}^{-1}$ משקל טרי)	29.5	14.3 *
כלור ( $\text{mg } 100 \text{ g}^{-1}$ משקל יבש)	3.8	3.0 *
נתרן ( $\text{mg } 100 \text{ g}^{-1}$ משקל יבש)	136.0	125.8 *
אשלגן ( $\text{mg } 100 \text{ g}^{-1}$ משקל יבש)	117.0	117.0
סידן ( $\text{mg } 100 \text{ g}^{-1}$ משקל יבש)	20.2	10.4 *
מגנזיום ( $\text{mg } 100 \text{ g}^{-1}$ משקל יבש)	17.2	7.7 *
דרגת בשרניות (סוקולנטיות) (%)	2.2	3.2 *
תכולת אפר (%)	18.0	23.0 *

מידת הבשרניות של העלים בתקופת הקיץ גבוהה מאשר בחורף (טבלה 3). עלי הקיץ מחליפים את עלי החורף בחודשים מאי-יוני ונשארים עד אוקטובר-נובמבר, תלוי בתנאי האקלים ומזג האוויר. אורשן (Orshan 1954) בדק את שיעורי הדיות (Transpiration) של עלי הלענה, שגדלו הן במדבר והן בחולות החוף בישראל, ומצא שאין הבדל משמעותי בין שיעורי הדיות בעלי קיץ ובעלי חורף (662 ו-438 מ"ג/ג' עלים טריים בשעה, בהתאמה). הנתונים נאספו בתקופת המעבר בין חורף לקיץ, כאשר על הצמחים היו עלי חורף וגם עלי קיץ, ולכן המדידות נעשו ללא תלות בתנאי האקלים. למרות זאת, איבוד המים הכולל ליחידת צמח גבוה יותר בתקופת החורף בהשוואה לאיבוד בעונת הקיץ מעצם ההבדלים במשקל היבש הכולל של עלי הקיץ, שהוא נמוך במובהק מהמשקל היבש הכולל של עלי החורף. כמות המים האובדת תלויה בתנאי בית הגידול, בגודל הצמח, בגודל מערכת השורשים ועוד.

השורשים חודרים לעומק החול (Zohary & Fahn 1952; Gad et al. 2012), כמו שנמצא במיני לענה ובצמחים מעוצים אחרים הגדלים במדבר (Zhang et al. 2008; Whitford & Duval 2019). לדעתי, השורשים יכולים גם ללוות שכבות אופקיות עשירות במקטע עדין ולהגיע לשקעים שבין הדיונות, לפחות באזור הים-תיכוני, שם המים זמינים כל השנה בעומק של 2-4 מ'. עובדה זו לא הוכחה באופן ישיר, אלא משתמעת ממחקרים אחרים שנעשו בנושא משטר המים בדיונות של חולות ניצנים (Bar (Kutiel) et al. 2016). מתצפיות שדה על נבטים של לענה חד-זרעית שנערכו בשמורת חולות ניצנים במשך חמש שנים עולה שהנבט אינו מפתח נוף על-אדמתי רחב, אלא משקיע את האנרגיה בהארכת השורש עד להגעתו למקור מים, וכך מבטיח מים זמינים מספיקים לכל השנה ולשנים רבות (תצפיות אישיות, תמונה 18ב). ליטמן ו-רוסט (Littman & Veste 2006), שעבדו בחולות הנגב המערבי, מצאו שלענה חד-זרעית אחראית ל-41% מכלל המים האובדים מכלל הצמחים באזור בתהליכי הדיות (transpiration) וההתאיידות (evaporation). גם הגירעון במים רוויים בנצרים ובשורשים בצמחי לענה חד-זרעית בצפון סיני, כפי שמצאו גד ועמיתיו (Gad et al. 2012), גבוה בהשוואה למיני צמחים אחרים שחיים בבתי גידול יובשניים (xerophytic plant) דומים לאלה שעבדו בה אותם חוקרים (טבלה 4).

צמחים עמידים ליובש תלויים באופן מובהק בהצטברות חומרים אורגניים (בייחוד פחמימנים) לשם בניית הפוטנציאל האוסמוטי שלהם (Chapin 1991; Alkhail & Moftah 2011). באופן כללי, נצרים מכילים כמויות גדולות יותר של פחמימנים מסיסים בהשוואה לשורשיהם, והוא הדין גם לגבי לענה חד-זרעית (Morsy et al. 2008; טבלה 4). אל-חיל ומופתח (Alkhail & Moftah 2011) הגיעו למסקנה שתמיסות אורגניות, בייחוד תמיסות סוכר, ממלאות תפקיד חשוב בהתאמה ליובש בצמחים עמידים ליובש, יותר מאשר בצמחים שגדלים בבתי גידול ללא מגבלות של מים (mesophytic plants). יתרה מכך, נמצא שנוכחות תמיסות סוכר, כמו גלוקוז וסוכרוז, עולה באופן דרמטי בצמחים עמידים ליובש בשנים יבשות במיוחד (Gao et al. 2006).

קרוטנואידים ופרולין נחשבים סמנים טובים של פיגמנטים פוטו-סינתטיים אשר ממלאים תפקיד חשוב במניעת הרס הכלורופיל בתנאים של קרינת שמש חזקה (Salama et al. 2011; Latowski et al. 2014). צמחים עמידים ליובש מכילים ריכוזים גבוהים של כלורופיל, קרוטנואידים ופרולין בשל מנגנוני ההסתגלות שלהם לחיים בתנאי יובש. קיים קשר חיובי מובהק בין כמות הכלורופיל והפוטנציאל האוסמוטי בצמחים שחיים בבתי גידול יובשניים (Morsy et al. 2008; Bode et al. 2009; Gad et al. 2012). ריכוז הפיגמנטים הכולל בלענה חד-זרעית נמוך במובהק בעונה היבשה בהשוואה לעונה הגשומה (Morsy et al. 2008; טבלה 3), ייתכן בשל גודל העלים הקטן והביומסה הכוללת הנמוכה של הצמח בקיץ בהשוואה לחורף (Orshan 1954).



טבלה 4: תכונות מאפיינות של שורשים, נצרים והצמח כולו (\*)  
בלענה חד-זרעית (Gad et al. 2012)

נצרים		שורשים	תכונות מאפיינות
2.90*			יחס אורך שורש/ אורך נצר
0.79*			יחס ביומסה שורש/ביומסה נצר
45.25	43.15		גירעון מי רוויה (WSD, Water saturation deficit) (%)
36.69	55.21		דרגת בשרניות/סוקולנטיות (%)
5.02*			סה"כ כלורופיל (mg/100 g משקל טרי)
2.61*			פיגמנטים קרוטנואידים (mg/100 g משקל טרי)
43.65	14.50		פחמימנים (mg/g משקל יבש)
4.79*			פרולין (µg/100 g משקל טרי)
10.30	4.00		חנקן (mg/g משקל יבש)
1.20	0.30		זרחן (mg/g משקל יבש)
14.30	3.60		אשלגן (mg/g משקל יבש)
8.20	4.05		נתרן (mg/g משקל יבש)
7.10	3.70		סידן (mg/g משקל יבש)
9.90	2.75		מגנזיום (mg/g משקל יבש)

ריכוז גבוה של פרולין בצמח נחשב אינדיקטור לעקת יובש, מאחר שבתנאים אלו צמחים מייצרים כמויות גבוהות של פרולין (Hayat et al. 2012). מורסי ועמיתיו (Morsy et al. 2008) מצאו כמויות גבוהות של פרולין בלענה חד-זרעית בתקופת הקיץ (טבלה 3). כמות זו הייתה הגבוהה ביותר בהשוואה למינים אחרים עמידים ליובש שחיים בסביבת הלענה החד-זרעית בחולות החוף הצפוני של מצרים. מגמה דומה נמצאה במינים אחרים של לענה, שגודלו בתנאי עקה והשקיה מבוקרים: ב-*A. tridenata* בצפון-מערב ארה"ב (Evans et al. 1992); ב-*A. annua L.* באזורים הממוזגים של אסיה (Soni & Abdin 2017); וב-*A. sphaerocephala* Krasch במדבר אלסה (Alxa), שבמונגוליה הפנימית בצפון סין (Wang et al. 2004). מיטל ועמיתיה (Mittal et al. 2012) העלו אפשרות שפרולין וחומרים מחמצנים אחרים עוזרים לצמח גם להתמודד עם מליחות גבוהה בקרקע.

מליק וסריבסטבה (Malik & Srivastava 1982) מצאו שהיכולת של צמח הגדל בבתי גידול יובשניים לקשור מים לחלבונים חשובה ביותר. בתנאי עקה מופיעים חלבונים מסוימים בתוך תאי הצמח שמונעים את התייבשותם. מורסי ועמיתיו (Morsy et al. 2008) הראו שחנקן מסיס, שחיוני לסינתזה של חלבונים, מצוי בכמות גבוהה בתקופת הקיץ בנצרים של לענה חד-זרעית (טבלה 3). כמו כן, גד ועמיתיו (Gad et al. 2012) מצאו כמויות גבוהות של קטיונים אנאורגניים, כמו אשלגן ( $K^+$ ), נתרן ( $Na^+$ ) וסידן ( $Ca^+$ ), בנצרים של לענה חד-זרעית שגדלה בחולות חצי האי סיני. כמויות אלה היו גדולות הרבה יותר, באופן מובהק, מאשר בצמחים רב-שנתיים אחרים שצמחו בסמיכות ללענה (טבלאות 3 ו-4).

### התאמה לנביטה

תקופת הפריחה והפצת הזרעים של לענה חד-זרעית, בשונה מרוב מיני הצמחים באזורנו, היא בסוף הקיץ ובתחילת עונת הגשמים (ספטמבר-דצמבר), לאחר כשישה חודשי יובש שבהם טמפרטורות האוויר גבוהות. זרעונים החשופים לאור השמש בשכבת החול העליונה, בעומק של 1-20 מ"מ, נובטים ברגע שלחות הקרקע בשכבה זו מספיקה לנביטה. שיעור הנביטה עולה עם העלייה בתכולת המים בקרקע (Huang & Gutterman 2000). עם ההרטבה מתפתחת שכבה רירית (mucilage) על פני הזרעונים, אשר מקבעת אותם לפני הקרקע (שם), וכך נמנעת היסחפותם ברוח וטריפתם על ידי נמלים. עלי הנבטים שומרים על גודלם במשך כמה שנים, עד אשר מערכת השורשים מגיעה לשכבה שבה המים זמינים לאורך כל השנה. מעקב של 4 שנים רצופות בחולות ניצנים הראה שבתקופה זו אורכו של השורש, שעדיין אינו מעוצה, מגיע לכדי 3 מטרים ואף יותר, ועל פני הקרקע מבצבים רק שני עלים.

### התאמה לרעייה ולמזיקים

מאמרים רבים נכתבו על המבנה והתכולה של חומרים שניוניים רבים המאפיינים מינים בסוג לענה, ובכללם לענה חד-זרעית, ועל השפעתם על צמחים (Al-Hawas & Azooz 2018; Algandaby & Salama 2018; Stavri et al. 2005; Badawy & Abdelgaleli 2014; El-Mergawi et al. 2018), על חסרי חוליות (Saleh 1984; Liang & Steinbereger 2001; Adel et al. 2010) ועל בעלי חוליות (Hijazi & Salhab 2010).

משיחה עם רועים בדואים ומתצפיות שערכתי במשך שלוש שנים בחולות ניצנים על שני עדרים מעורבים של כבשים ועיזים, עלה שבעלי החיים אינם אוכלים את הלענה החד-זרעית. לעיתים הם אוכלים את הצימוח החורפי או הצעיר של הגבעולים והעלים. לעומת זאת ידעו הבדואים לספר שגמלים אוכלים כמויות גדולות של לענה, כך שהלענה עשויה להיעלם מפני השטח תוך שבועות ספורים באזורי המרעה של גמלים. גלהכר והיל (Gallacher & Hill 2006), שעקבו אחר התנהגות

גמלים במרעה בדרום-מזרח חצי האי ערב, הגדירו את הגמל כבעל חיים שאחראי למדבור באותו אזור. השפעת הגמל על התפוצה של לענה חד-זרעית לא נבדקה עדיין במחקרים. מחקרים מעטים בחנו את השפעתו על מיני צמחים אחרים באזורנו, בחצי האי ערב, בצפון אפריקה ובאתיופיה, וכולם הגיעו למסקנה שבעונת הקיץ הגמל מבלה את רוב זמנו ברעייה, וניזון בעיקר משיחים רב-שנתיים (Gauthier-Pilters & Dagg 1981; Schwartz & Dioli 1992; Kassily 2002; Dereje & Udén 2005). הוא אינו בררן ואוכל גם שיחים קוצניים וכאלה שמכילים ריכוז גבוה יחסית של מלחים, שרוב חיות המרעה נמנעות מאכילתם (Bailey & Danin 1981; El-Keblawy et al. 2009). כמו כן, הוא מקטין את שיעור הנביטה שלאחר הרעייה ומונע התחדשות מהירה של הצומח (Gallacher & Hill 2008), וכך גורם נזק בלתי הפיך ליצרנות המערכת בזמן קצר (Gallacher & Hill 2006).



תמונה 19: עדר גמלים על דיונות מיוצבות למחצה בחולות ניצנים. בתמונה ענת כרמי, סטודנטית לתואר שני, שחקרה את התנהגות הגמלים במרעה (צילום: פועה בר)

ביולי 2010 העלינו עדר גמלים על הדיונות המיוצבות למחצה בחולות ניצנים (תמונה 19). עקבנו אחר התנהגותו והשפעתו על הלענה החד-זרעית ועל כלל הצמחים בדיונות. מסקנת הניסוי הזה הייתה שהגמלים, בעיקר הנאקות, כמעט אינם אוכלים לענה, גם כאשר זה הצמח היחידי שעומד לרשותם. בשלבים הראשונים נאכל כליל הקמל של הצמחים החד-שנתיים ושל מינים עשבוניים רב-שנתיים, כמו גומא מגובב, חורשף צהוב (*Atractylis carduus*), דנתוניית החולות (*Centropodia forskali*) ומלענן החוף. זמן קצר לאחר שהמזון אזל הגמלים רבצו רוב הזמן, עובדה שגרמה לירידה במשקלם ולהפלות אצל הנאקות (Katz et al. 2016).

### הקלה (FACILITATION)

מחקרים שנעשו בסיני ובמערב הנגב הראו שחברות צמחים שנשלטות על ידי לענה חד-זרעית הן בין החברות היצרניות ביותר באזורים הללו (Beyer et al. 1998; El-Bana et al. 2002). עם ההתבססות וההתפשטות של הלענה הדיונות מתייצבות וצמחים אחרים, בעיקר מינים חד-שנתיים ועשבוניים, יכולים להתבסס בהן. כמו כן, מתחת לשיחי לענה מצטבר יותר נשר מאשר מתחת למינים מדבריים אחרים, כמו

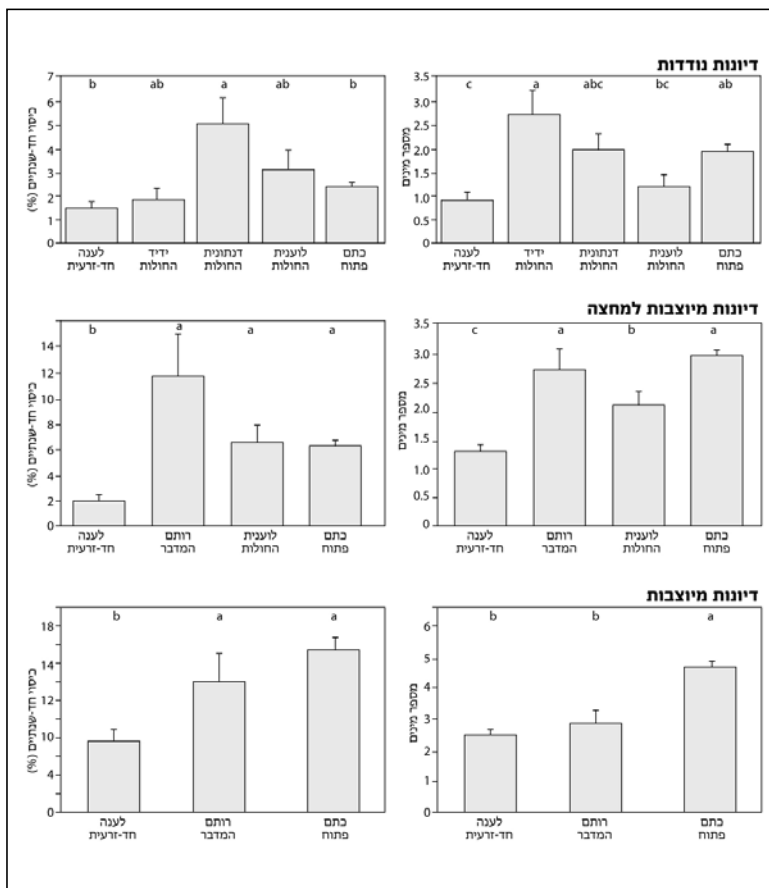
רותם המדבר (Xie & Steinberger 2005). הנשר מתפרק למרכיבים אורגניים ויוצר "איים פוריים" ("Fertility Islands") מתחת שיחי הלענה ובסביבתם. אלה מאפשרים התבססות של צמחים ובעיקר של בעלי חיים, שמגדילים את המגוון והביומסה בהשוואה לשטחים הפתוחים שבין שיחי הלענה (Tielbörger & Kadmon 1995; Beyer et al. 1998; Bird et al. 2017). כמו כן, הלענה, כמו בני שיח ושיחים רבים אחרים הגדלים בתנאי מדבר קשים, משפרת גם את התנאים בסביבתה ומתחת לחופתה בכל מה שקשור בעוצמת הקרינה, מהירות הרוח, נדידת חול והגנה מטורפים (Goodfriend et al. 1991; Tielbörger & Kadmon 2000; Attum et al. 2013; Tsoar 2013). ויסות הטמפרטורה מתחת לחופת הלענה קורה במהלך היום וגם במהלך הלילה. בעונות החמות (אביב, קיץ וסתיו) הטמפרטורות מתחת לחופה בשעות היום נמוכות מהטמפרטורות בשטחים הפתוחים הסמוכים, מה שמקטין את עקת הטמפרטורות הגבוהות ומאפשר לצמחים ולבעלי חיים להסתופף מתחת לחופה, כפי שהוכח בעבודתם של אטום ועמיתיו (Attum et al. 2013), שהתחקו אחר תנאי הסביבה והמחיה בבית הגידול של צב היבשה המדברי (*Testudo kleinmanni Lortet*) במצרים. צב זה חי במדבריות של צפון אפריקה ובעיקר במצרים ובלוב, ומותאם למשרעת רחבה של טמפרטורות, חמות וקרות. הוא מצוי בסכנת הכחדה חמורה עקב הרס בית הגידול, ציד ואיסוף ביצים לא חוקי. בלילות החורף חופת הלענה לוכדת את החום שנפלט מפני הקרקע לאטמוספירה ומונעת את אובדנו. משום כך התנאים מתחת לחופה, בעיקר עבור בעלי חיים, כמו מכרסמים ליליים, מתונים ויציבים יותר בהשוואה לתנאים בשטח החשוף (Goodfriend et al. 1991; Attum et al. 2013).

שירותי ההקלה שתוארו לעיל על בסיס מחקרים באזורים המדבריים נכונים מן הסתם גם באזורים חוליים באקלים הים-תיכוני סביב אגן הים התיכון, שבהם גדלה הלענה החד-זרעית. למרות כמויות הגשם הגבוהות והטמפרטורות המתונות יחסית, צמחים ובעלי חיים החיים בחולות החוף חשופים גם הם לרוחות, לתנועה של חול, להבדלי טמפרטורות בין יום ולילה ולימי קרה בתקופות החורף. כמו כן, התשתית חולית ומשטר המים בחול אינו כבקרקות הים-תיכוניות האופייניות.

לצד שירותי ההקלה שמספקת הלענה החד-זרעית יש לה גם השפעות שליליות, בעיקר על צמחים, כיוון שהיא יוצרת סביבה אללופתית באמצעות מגוון חומרים ארומטיים שמפורשים מכל חלקי הצמח אל פני הקרקע. תכונה זו שכיחה בסוג לענה. צמחי לענה קליפורנית (*Artemisia californica*), לדוגמה, מדכאים צמחים עשבוניים בקרבתה (Muller 1969). גם פרידמן ושותפיו למחקר (Friedman et al. 1977; Friedman 1987; 1995) מצאו שיכול הצמחים החד-שנתיים במדרונות צפוניים באזור שדה בוקר בנגב, שצומחים בהם בני שיח של לענת המדבר, קטן לאין שיעור בהשוואה ליכול הצמחים החד-שנתיים שגדלים במדרונות דרומיים, שבהם שולטים שיחי זוגן השיח (*Zygophyllum dumosum*) – למרות



תמונה 20 : צמחים חד-שנתיים מתחת ומחוץ לשיחי לענה חד-זרעית בדיונות מיוצבות בחולות ניצנים. מספר הצמחים מחוץ לשיחי הלענה גבוה ממספר הצמחים תחתיה (צילום: פועה בר)



איור 12: כיסוי ומספר מינים ממוצע ליחידת שטח של צמחים חד-שנתיים בכתמים פתוחים ותחת מינים שונים של צמחים רב-שנתיים בשמורת חולות ניצנים. האותיות מעל העמודות מציינות את מידת המובהקות הסטטיסטית: אותיות זהות מציינות הבדל לא מובהק, אותיות שונות מציינות הבדל מובהק ברמה של  $\alpha \leq 0.05$  (Pollack Perry 2008)

התנאים הסביבתיים המיטביים במדרונות צפוניים במדבר בהשוואה למדרונות הדרומיים. הסיבה לכך קשורה להשפעה האללופתית של לענת המדבר על תהליך הנביטה של צמחים אחרים בקרבתה. על פי אלגנדבי וסלמה (Algardaby & Salama 2018), הפוטנציאל האללופתי של לענה חד-זרעית הוא גבוה לאין שיעור מזה של צמחים אללופתיים אחרים. במחקרים רבים שנערכו בתנאי מעבדה הוסיפו לזרעים ולנבטים של מיני צמחים שונים מיצויים מחלקים שונים של הלענה. בכל המקרים נרשמה פגיעה בכושר הנביטה והצמיחה של אותם מינים (Assaed 2003; Al-Hawas & Azooz 2018; Algardaby & Salama 2018).

במחקר שנערך בשמורת חולות ניצנים נבדקו הכיסוי והמספר של מינים חד-שנתיים מתחת למינים רב-שנתיים ובשטחים הפתוחים שבין הצמחים הרב-שנתיים, ונמצא כי מתחת לשיחי הלענה התקבלו הכיסוי והמספר הנמוכים ביותר, בכל סוגי הדיונות (Pollack Perry 2008; איור 12, תמונה 20). הסיבות לכך יכולות להיות נעוצות בהשפעה האללופתית של נשר הלענה על ההידרופוביות של שכבת הקרקע העליונה, שאינה מאפשרת את ההתבססות של הצמחים העשבוניים. כמו כן, עובי שכבת הנשר וכמותו הרבה מתחת לחופת הלענה מקטינים את כמות המים החודרת לקרקע, מאחר שחלק מהמים נלכד בנשר ומתאייד עם הזמן (שלי ועמיתים 2011). שכבת הנשר מונעת נביטה גם משום שזרעים נלכדים בה ואינם יכולים להגיע לפני הקרקע ולנבוט, או לחלופין נובטים בשכבת הנשר ובהמשך מתייבשים ומתים (Yu et al. 2008).

## צמחים חד-שנתיים

לצמחים החד-שנתיים יש חשיבות רבה באגן הים התיכון, אך למרות זאת, מרבית המחקרים שנעשו על האקולוגיה של צמחים בדיונות באגן הים התיכון התמקדו בצומח הרב-שנתי. עושר המינים הכולל באזור זה תלוי בראש וראשונה במספר מיני הצמחים החד-שנתיים והעשבוניים הרב-שנתיים (Aronson & Shmida 1992). אלה מהווים למעלה ממחצית מכלל מיני הצמחים באגן הים התיכון ושיעור דומה מכלל המינים בישראל (1,371 מינים עשבוניים, מתוכם 823 מינים חד-שנתיים ו-114 מיני גאופיטים; שמידע 1983). לכן לא ייפלא שמגוון מיני הצמחים בישראל, ברמת החברה, גבוה במיוחד ונחשב גבוה יחסית בקנה מידה עולמי (Roll et al. 2009). מקובל לייחס את עושר מיני העשבוניים לשני גורמים: הכחדת רבים מהצמחים המעוצים בתקופות הקרחונים בפלייסטוקן ומעורבותו של האדם בטבע, בעיקר מאז המהפכה החקלאית בהולוקן לפני כ-10,000 שנים. המעורבות הזו, שהתבטאה ברעייה, בכריתה ובשרפה של החורש לצורך הכשרת שטחים לחקלאות והקמת ישובים, עודדה התפתחות של מינים עשבוניים, שמותאמים טוב יותר לשטחים פתוחים ומופרים ולתנאי יובש ממושכים (שמידע 1983; 1985; Naveh & Kutiel 1990).

חשיבותם של הצמחים החד-שנתיים ניכרת גם ביכולתם לבטא שינויים במגוון קני מידה מרחביים (מיקרו- ומקרו- בתי גידול, נישות) ועיתיים (שינויים בין

Kutiel & Noy; שינויים בעונה, שינויים בין עונות השנה ושינויים בין השנים; Meir 1986; Kutiel 1997; 1998a; Kutiel et al. 2000b; Bird et al. 2021; Bar (Kutiel) & Dorman 2021). מכאן שלצמחים חד-שנתיים יש תרומה חשובה לגיוון הצמחים ולהטרוגניות המרחבית והעיתית באזורנו ובאגן הים התיכון ככלל (Kutiel et al. 1998c). ככל שכיסוי הצומח המעוצה הולך וגדל – מגוון הצמחים וההטרוגניות המרחבית קטנים (Aronson & Shmida 1992; Kutiel et al. 2000b; Kutiel et al. 1998c; Kutiel et al. 1997). לעובדה זו יש השפעה גם על קבוצות בעלי החיים למיניהם, שהם חלק מהמארג האקולוגי: כריתה, שרפה ורעייה בעוצמות נמוכות עד בינוניות מגדילות את מגוון המינים החד-שנתיים ומעודדות את הופעתם של בעלי חיים האופייניים לכתמים פתוחים בחברות צמחים מעוצים (Kutiel 1997; Bar (Kutiel) & Dorman 2021).

מספר המינים החד-שנתיים בדיונות מישור החוף בישראל כפול ממספר המינים הרב-שנתיים. מוכרים לנו כ-100 מינים חד-שנתיים שגדלים על דיונות נודדות, מיוצבות למחצה ומיוצבות (מבלי לכלול את השקעים שבין הדיונות ומישורי החול והחמרה, שמוכרים בעיקר מאזור השרון; Kutiel 1998a; Pollack Perry 2008; Bird 2020). בטבלה 5 מוצגים 37 מינים שנפוצים בדיונות לאורך מישור החוף, ולרובם תפוצה פיתו-גאוגרפית ים-תיכונית ומזרח ים-תיכונית; בוודדים המינים שתפוצתם מדברית (SA) או ערבית (IT). מתוך 37 המינים המופיעים בטבלה, רק 9 מינים מוגבלים בתפוצתם לדיונות מישור החוף, ו-20 מינים הם בעלי זיקה לקרקע חולית (גרומוסולים וקרקעות חמרה) אבל נפוצים גם במקומות אחרים מלבד מישור החוף, כמו דיונות מערב הנגב, הערבה והרי אילת. בקבוצה זו נכללים כמה מינים מדבריים, כמו כפתור החולות (*Neurada procumbens*), קדד הטבעות (*Astragalus annularis*) ורב-פרי בשרני (*Polycarpon succulentum*). שמונת המינים הנותרים גדלים גם במקומות אחרים בארץ ולאוו דווקא על קרקעות חוליות, כמו תורמוס צר-עלים (*Lupinus angustifolius*) וברומית שעירה (*Bromus rigidus*; טבלה 5).

כיום מוכרים 10 מינים חד-שנתיים אנדמיים שגדלים בדיונות החוף, מרביתם נפוצים (טבלה 5). מין אחד, ניסנית שיכנית (*Crepis aculeata*), אנדמי לישראל, ללבנון ולקפריסין ותשעה המינים האחרים אנדמיים לישראל ולחופי סיני ולבנון (הלבנט). מתוך 9 המינים האנדמיים, 6 נפוצים בדיונות של מישור החוף: סביון יפו, מרסיה יפהפייה (*Maresia pulchella*), חומעה עטויה (*Rumex occultans*), תלתן פלשתי (*Trifolium philistaeum*), תלתן ארץ-ישראלי (*Trifolium palaestinum*) ובן-חיטה שרוני (תמונה 21), ושלושה מינים גדלים גם בבתי גידול חוליים אחרים, מחוץ למישור החוף (טבלה 5). חמישה מינים כלולים ברשימת המינים בספר האדום: מרסיה זעירה, שעלב מקופח (*Vulpia fasciculata*), תלתן פלשתי, ציפורנית חופית וחרצית דביקה (*Chrysanthemum viscosum*).

טבלה 5: מינים חד-שנתיים אופייניים לדיונות מישור החוף: 1 – מצוי בחולות החוף בלבד, 2 – מצוי רק בבתי גידול חוליים, 3 – נפוץ בבתי גידול חוליים ובבתי גידול אחרים; Med – תפוצה ים-תיכונית, SA – תפוצה סהרו-ערבית, IT – תפוצה ערבית (אירו-טורני); EC – אנדמי לישראל ולחופי סיני ולבנון, EY – אנדמי לישראל ולקפריסין, לפעמים גם ללבנון ולטורקיה; VU – מין בסכנת הכחדה, R – מין אדום, נדיר אך נמצא בכתמים בחולות קיסריה ופולג או בחולות פלמים וניצנים (Pollack Perry 2008)

שם עברי	שם מדעי	זיקה לדיונות חוף	בית גידול	רמת ייצוב הדיונה	תפוצה פיטו-גאוגרפית	חשיבות לשימור	מצב שימור
סביון יפו	<i>Senecio joppensis</i>	1	חולי	נודדת, מיוצבת למחצה, מיוצבת	Med	EC	
מרסיה זעירה	<i>Maresia nana</i>	1	חולי	מיוצבת למחצה	Med	EC	VU
מרסיה יפהפייה	<i>Maresia pulchella</i>	1	חולי	מיוצבת למחצה, מיוצבת	Med	EC	
שעלב מקופח	<i>Vulpia fasciculata</i>	1		נודדת, מיוצבת למחצה	Med		R
תלתן פלשתי	<i>Trifolium philistaeum</i>	1	רגוסול חולי	מיוצבת	Med	EC	R
תלתן ארץ-ישראלי	<i>Trifolium palaestinum</i>	1	חולי	מיוצבת	East-Med	EC	
בן-חיטה שרוני	<i>Aegilops sharonensis</i>	1	רגוסול חולי	מישורי חול, רגוסול חולי	Med	EC	
איטן החולות	<i>Phleum exaratum</i>	1	חולי		East-Med		
חומעה עטויה	<i>Rumex occultans</i>	1	חולי	מיוצבת	East-Med	EC	
דבקת פלשת	<i>Galium philistaeum</i>	1	חולי	מיוצבת	East-Med	EC	R
בת-חול ארץ-ישראלית	<i>Ammochloa palaestina</i>	2	חולי	מיוצבת			



מצב שימור	חשיבות לשימור	תפוצה פיטו-גאוגרפית	רמת ייצוב הדיונה	בית גידול	זיקה לדיונות חוף	שם מדעי	שם עברי
R	EC	Med	מיוצבת למחצה, מיוצבת	חולי	2	<i>Silene modesta</i>	ציפורנית חופית
R		Med	מישורי חול, רגוסול חולי	חולי	2	<i>Chrysanthemum viscosum</i>	חרצית דביקה
		Med	מיוצבת	חולי	2	<i>Corynephorus divaricatus</i>	אלית המפרק
		Med	מיוצבת	חולי	2	<i>Daucus glaber</i>	גזר החוף
		Med	מיוצבת למחצה, מיוצבת	חולי	2	<i>Hormuzakia aggregata</i>	לשון-שור מגובבת
		Med	מיוצבת	חולי	2	<i>Rumex pictus</i>	חומצה מגוידת
		Med	מיוצבת	חולי	2	<i>Rumex bucephalophorus</i>	חומצת ראש-הסוס
		SA	מיוצבת	חולי	2	<i>Neurada procumbens</i>	כפתור החולות
		Med-SA	מיוצבת, מישורי חול רגוסול חולי	חולי	2	<i>Brassica tournefortii</i>	כרוב החוף
		Med	מיוצבת למחצה, מיוצבת	חולי	2	<i>Lotus halophilus</i>	לוטוס שעיר
		Med	מיוצבת למחצה, מיוצבת	חולי	2	<i>Plantago sarcophylla</i>	לחך בשרני
		SA	נודדת, מיוצבת למחצה	חולי	2	<i>Ifloga spicata</i>	מחטנית משובלת
	EY	Med	מיוצבת	חולי	2	<i>Crepis aculeata</i>	ניסנית שיכנית
		Med	מיוצבת למחצה, מיוצבת	חולי	2	<i>Campanula sulphurea</i>	פעמונית גפורה

שם עברי	שם מדעי	זיקה לדיונות חוף	בית גידול	רמת ייצוב הדיונה	תפוצה פיטו-גאוגרפית	חשיבות לשימור	מצב שימור
קדר הטבעות	<i>Astragalus annularis</i>	2	חולי	מיוצבת	SA		
רב-פרי בשרני	<i>Polycarpon succulentum</i>	2	חולי	נודדת, מיוצבת למחצה	SA		
שלשון סרגלני	<i>Trisetaria linearis</i>	2	חולי	מיוצבת למחצה, מיוצבת	East Med-SA		
שלשון חופי	<i>Trisetaria koelerioides</i>	2	חולי	מיוצבת למחצה, מיוצבת	East Med		
אדמדמת פלשתית	<i>Desmazeria philistaea</i>	2	חולי	מיוצבת	East Med		
תורמוס ארץ-ישראלי	<i>Lupinus palaestinus</i>	2	חולי	מיוצבת	Med	EC	
פרג נחות, תת-מין שרוני	<i>Papaver humile</i>	2	חולי	מיוצבת	SA		
חולית מצרית	<i>Cutandia memphitica</i>	3	חולי, לם	נודדת, מיוצבת למחצה	IT-SA		
שברק משונן	<i>Ononis serrata</i>	3	חולי, בזלת	מיוצבת	Med-SA		
תורמוס צר-עלים	<i>Lupinus angustifolius</i>	3	חולי, בזלת	מיוצבת	Med		
ארנריה מצויה	<i>Arenaria leptoclados</i>	3	חולי, רננדיזנה, חומה, טרה רוסה	מיוצבת	ES – Med-IT		
ברומית שעירה	<i>Bromus rigidus</i>	3	חולי, רננדיזנה, חומה, טרה רוסה	מיוצבת	Med		
גרגרנית גלילנית	<i>Trigonella cylindracea</i>	3	חולי	מיוצבת למחצה	Med		
זנב-ארנבת ביצני	<i>Lagurus ovatus</i>	3	חולי	מיוצבת, מישורי חול	Med		
מקור-חסידה מפוצל	<i>Erodium laciniatum</i>	3	חולי	מיוצבת	Med		

תמונה 21 : מיני צמחים חד-שנתיים בדיונות מישור החוף  
 (התמונות המסומנות ב-\* צולמו בידי אורי ספיר פרגמן, וראו [www.flora.org.il](http://www.flora.org.il)  
 שאר התמונות צולמו בידי פועה בר)



קוטנדיה מצרית  
*Cutandia memphitica*



לוטוס שעיר\*  
*Lotus halophilus*



רב-פרי בשרני  
*Polycarpon succulentum*



מרסיה יפהפייה  
*Maresia pulchella*



מרסיה זעירה\*  
*Maresia nana*



חומעת האווירון\*  
*Rumex rothschildianus*



מחטנית משובלת  
*Ifloga spicata*



חומעה מגוידת  
*Rumex pictus*



סביון יפו  
*Senecio joppensis*



חומעה עטויה  
*Rumex occultans*



לחך בשרני\*  
*Plantago sarcophylla*



אדמדמית פלשתית\*  
*Desmazeria philistaea*



שעלב מקופח\*  
*Vulpia fasciculata*



תלתן ארץ-ישראלי  
*Trifolium palaestinum*



גזר החוף  
*Daucus glaber*





קחוון פלישתי  
*Anthemis phlistea*



גזרנית החוף  
*Pseudorlaya pumila*



בת-חול ארץ-ישראלית\*  
*Ammochloa palaestina*



פעמונית גפורה  
*Campanula sulphurea*



בן-חיטה שרוני\*  
*Aegilops sharonensi*



כפתור החולות  
*Neurada procumbens*



חומעת ראש-הסוס  
*Rumex bucephalophorus*



דבקה פלשתית\*  
*Galium philistaeum*

ככלל, מרבית המינים החד-שנתיים נמצאו בכל הדיונות שלאורך מישור החוף, ולכן אפשר להסיק שלא קיימים מחסומים גאוגרפיים טבעיים בין גושי החולות השונים שמנעו מעבר של צמחים חד-שנתיים. ייתכן שהרכב מיני הצמחים החד-שנתיים בדיונות לאורך מישור החוף מושפע יותר מתהליכים אקולוגיים מקומיים ואזוריים, כמו תחרות ופיזור, מאשר מתהליכים אבולוציוניים הקשורים לבידוד והתמיינות. אין הדבר כך כאשר משווים בין תפוצת המינים החד-שנתיים באזורים שונים בארץ, כמו בין דיונות החוף לאזור השפלה הנמוכה, הסמוכה אליהן.

מחזור החיים של צמחים חד-שנתיים (משלב הנביטה ועד לפריחה וליצירת פירות וזרעים) אורך שבועות ספורים ועד חודשיים-שלושה במהלך עונת הגשמים (תלוי בכמות ובהתפלגות של הגשמים במהלך העונה). מערכת השורשים של צמחים אלה מרוכזת בעיקר ב-30 הס"מ העליונים של הקרקע. התנאים בשכבה זו, כמו משטר המים וזמינותם של חומרי מזון בקרקע, משתנים במהלך ההתייצבות של הדיונה ומשפיעים על הרכב הצמחים החד-שנתיים והפיזור שלהם במרחב. השינויים במרחב מתבטאים בקני המידה של הדיונה, המדרון והכתם. לפיכך, אפשר להתייחס לצמחים החד-שנתיים כמעין חיישנים לאיתור הבדלים בתנאי מקרו-בתי הגידול, ובעיקר מיקרו-בתי הגידול (קוטיאל 1997; Kutiel 1998a; Bar (Kutiel) & Dorman 2021).

כיסוי הצומח החד-שנתי וגם הביומסה (משקל יבש ליחידת שטח) עולים במקביל לעלייה בקיבול השדה, ובמילים אחרות, הכיסוי והביומסה עולים עם העלייה ברמת הייצוב של הדיונה, מנוודת למיוצבת. כמו כן, הקשר בין שיעור הכיסוי לבין הביומסה הוא קשר ישר וחיובי (Pollack Perry 2008; Bar (Kutiel) & Dorman 2021; אזור 14). גם מספר המינים תלוי בקיבול השדה, אלא שבמחקר שנערך בחולות קיסריה נמצא כי מספר המינים עולה באופן חד בטווח הערכים הנמוכים של קיבול השדה (= המשאב) ולאחר מכן יורד במתינות רבה בערכים הגבוהים של קיבול השדה. בטווח הערכים הגבוהים התחרות בין המינים קובעת את מספרם (Tilman 1982; Kutiel & Danin 1987). לעומת זאת, בחולות ניצנים נמצא כי מספר המינים עולה באופן ישר כתלות ברמת הייצוב של הדיונה, ללא ירידה בהמשך (Pollack Perry 2008). לחות הקרקע היא גורם מגביל במהלך מחזור החיים של הצמחים, ובייחוד בתקופת הנביטה וההתבססות שלהם. בשלבים המאוחרים של מחזור החיים, בעיקר בשלבים של הפריחה ויצירת הזרעים, יש חשיבות מכרעת לכמות החומר האורגני, שממנו נגזרת רמת חומרי ההזנה בקרקע (Klinkhamer & De Jong 1985).

בספרות המקצועית יש חילוקי דעות לגבי אופי הקשר בין מספר המינים לבין מידת היצרנות (productivity) של הצמחים ובעלי החיים. מודלים, מחקרי שדה וניסויים בתנאים מבוקרים במעבדה שנעשו בהקשר הזה הראו שהקשר בין שני המדדים הללו יכול להיות חיובי או שלילי (Rosenzweig 1971; 1975; Willems).

צמחים רב-שנתיים מחקרים מצאו שהקשר הזה מתואר על ידי עקומת רוויה — קשר חיובי העולה עד לערך סף מסוים שממנו והלאה לא חל שינוי עם העלייה במספר המינים והביומסה הצמחית. במקרה של צמחים חד-שנתיים שגדלים בחולות קיסריה נמצא שהקשר בין עושר המינים ורמת היצרנות שלהם מתואר על ידי עקומת פעמון — עלייה חדה במספר המינים (בשל העלייה ברמת הייצוב של הדיונות) במקביל לעלייה בביומסה הצמחית, ולאחריה ירידה מתונה במספר המינים למרות העלייה בביומסה (Kutiel & Danin 1987). בתנאים של עושר במשאבים, כמו מים זמינים וחומרי מזון, התחרות בין המינים היא גורם מכריע בסינון המינים שמותאמים פחות לתנאים הללו — במקרה של חולות קיסריה אותם מינים בעלי התאמות וזיקה לחולות, כמו חוליית מצרית (*Cutandia memphitica*) ורב-פרי בשרני, נעלמים לטובת מינים שמותאמים יותר לתנאים של דיונות מיוצבות, שבהן עושר המשאבים גבוה יחסית (Grime 1979; Tilman 1982). המינים הללו, כמו ברומית שעירה, בן-חיטה שרוני, לחך בשרני (*Plantago sarcophylla*), חומעה מגוידת (*Rumex pictus*) וחומעת ראש-הסוס (*Rumex bucephalophorus*); תמונה 21), נעשים המינים השולטים בחברת הצמחים החד-שנתיים. התוצאה היא שמספר המינים ליחידת שטח קטן אף שהביומסה הצמחית גדלה. מצב דומה קיים גם בחברות ים-תיכוניות אחרות שבהן מינים חד-שנתיים בעלי יצרנות גבוהה מאוד, כמו שעורת התבור (*Hordeum spontaneum*) ושיבולת שועל (*Avena sativa*), נעשים המינים השולטים בקרקע עשירה בחומרי מזון, בעיקר חנקן זמין (Whittaker 1975; Naveh & Kinski 1972). לעומת זאת, בחולות ניצנים הקשר בין מספר המינים לבין הביומסה מתואר באמצעות קו ישר עולה, כלומר עלייה במספר מינים מלווה בעלייה בביומסה. ההסבר לכך הוא ככל הנראה שרמת המשאבים בדיונות המיוצבות בחולות ניצנים נמוכה בהשוואה לרמת המשאבים בדיונות המיוצבות בחולות קיסריה: כמות הגשם השנתית הממוצעת נמוכה יותר ומרקם הקרקע עשיר יותר בחול גס. כזכור, חברת הצומח הרב-שנתי בדיונות המיוצבות בחולות קיסריה שונה במובהק מזו שבחולות ניצנים.

בחולות ניצנים נערך מעקב אחר הצמחים החד-שנתיים בקני מידה מרחביים שונים (דיונה, מדרון, כתם) במשך 15 שנים עוקבות. באתרים כמו חולות קיסריה וחולות ניצנה בנגב המערבי נערך מעקב במשך שנים בודדות, ובעיקר ברמת הדיונה. ההתייחסות לצמחים החד-שנתיים בהמשך תתבסס על מסד הנתונים שנאסף לאורך 15 שנות המחקר בחולות ניצנים.

בדיונות בניצנים נמצאו בסך הכול 77 מיני צמחים חד-שנתיים שהוגדרו בוודאות. מתוכם 3 מינים נמצאו רק בדיונות הבודדות, 40 מינים נמצאו רק בדיונות המיוצבות ו-34 מינים נמצאו בכל סוגי הדיונות. ההבדלים בכיסוי הצומח, בעושר המינים ובהרכב ובמיקום של חברות הצומח באו לידי ביטוי ברמת הדיונה, ברמת

המדורנות השונים וברמת הכתמים – פתוח, בין השיחים, ומתחת ל"שיח". ההתייחסות לקני מידה מרחביים שונים חשובה מאחר שהיא מאפשרת להבין טוב יותר את התהליך שבו הדיונה הופכת מדיונה נודדת ליציבה ומקובעת לאורך הזמן (Bird 2020; Bar (Kutiel) & Dorman 2021).

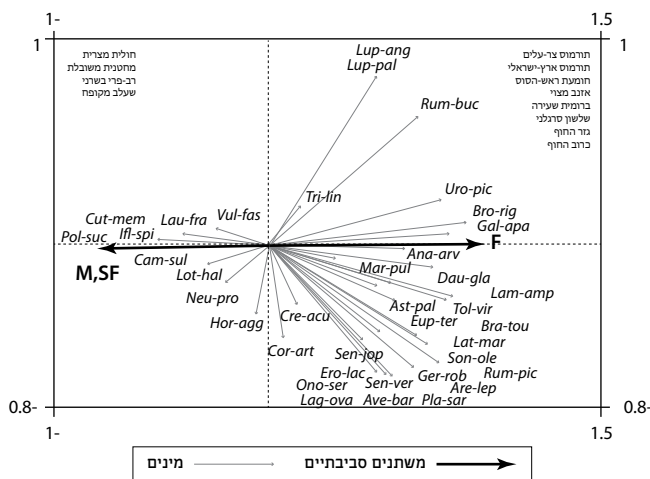
## רמת הדיונה והמדורן

כיסוי הצומח החד-שנתי ומספר המינים עולים במובהק בתהליך ההתייצבות של הדיונה. הכיסוי הממוצע של הצמחים החד-שנתיים בדיונות הנודדות מגיע לכ-2% ומספר המינים הממוצע לכ-6. הצמחים החד-שנתיים בדיונות הנודדות מתקבצים בעיקר בסמיכות, בין או מתחת לצמחים הרב-שנתיים, תלוי במבנה העל-אדמתי שלהם ובצורת החיים שלהם (עשבוני או מעוצה). כזכור, הצמחים הרב-שנתיים שולטים בדיונות הנודדות ברכס הדיונה או במדורן החסוי מהרוח. מעט מאוד צמחים רב-שנתיים נוכחים במדורן הפונה לרוח בשל התנאים הקשים יחסית השוררים בו. הצמחים החד-שנתיים המאפיינים את הדיונות הנודדות הם חולית מצרית, שלשון חופי ומחטנית משובלת (*Ifloga spicata*). עם העלייה בכיסוי הצומח הרב-שנתי עולה גם הכיסוי של הצמחים החד-שנתיים. מספר המינים החד-שנתיים הכולל בדיונות המיוצבות למחצה מגיע לכ-24 מינים, ומאפיינים אותן ניסנית שיכנית, לוטוס שעיר (*Lotus halophilus*), אלית המפרק (*Corynephorus articulates*), רב-פרי בשרני ושעלב מקופת. מספר המינים המרבי, כ-45 מינים, נמצא בדיונות המיוצבות. חלקם אופייניים לבתי גידול חוליים, כמו גזר החוף (*Daucus glaber*), פעמונית גפורה (*Campanula sulphurea*), כרוב החוף (*Brassica tournefortii*), לשון-שור מגובבת (*Hormuzakia aggregate*) וחומעת ראש-הסוס, וחלקם גדלים בבתי גידול אחרים באזור היס-תיכוני, כמו אזוב מצוי (*Urospermum picroides*), ברומית עקרה (*Bromus sterilis*), מרגנית השדה (*Anagallis arvensis*) וגזיר מזיק (*Torilis arvensis*) (Kutiel 1998a; Pollack Perry 2008; Bar (Kutiel) & Dorman 2021). מספר המינים הממוצע לדיונה וכן מספר המינים המאפיינים כל סוג של דיונה משתנים מגוש חולות אחד למשנהו לאורך מישור החוף, אך המגמות נשארות בעינין.

חברות הצומח החד-שנתי בדיונות נודדות שונות במובהק מאלו שבדיונות המיוצבות. לעומת זאת, בדיונות המיוצבות למחצה המצב מורכב מאחר שחלק מהן דומות יותר לדיונות המיוצבות ואחרות דומות יותר לדיונות הנודדות; בהתאם לכך גם הרכב המינים (Pollack Perry 2008; Bar (Kutiel) & Dorman 2021).



איור 13: מידת הדמיון בין הרכב הצמחים החד-שנתיים בחברות הצומח החד-שנתי בדיונות נודדות (M), מיוצבות למחצה (SF) ומיוצבות (F) בשמורת חולות ניצנים (Pollack & Perry 2008)



ההבדלים בין המדרונות השונים בכל טיפוס דיונה, מבחינת כיוון הצומח, מספר המינים והרכב חברת הצמחים קטנים למדי ואינם מובהקים, להוציא הבדלים מובהקים זעירים במספר המינים בין המדרון הפונה לרוח לזה שחסוי מהרוח בדיונות הנודדות ובדיונות המיוצבות (Bar (Kutiel) & Dorman 2021).

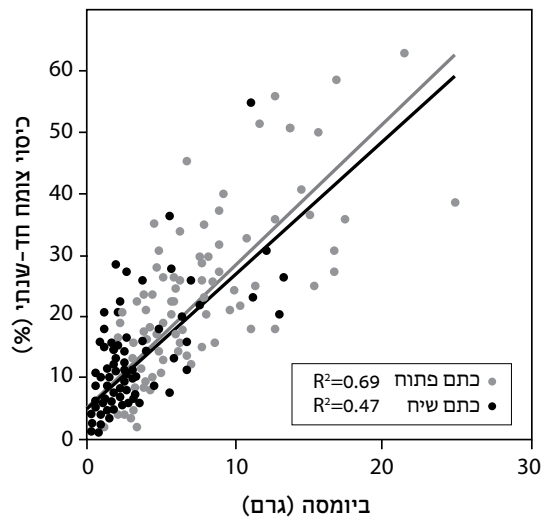
## רמת הכתם

בכל הדיונות, ברמות הייצוב השונות, קיימים שני סוגי כתמים שבהם מתבססים הצמחים החד-שנתיים: ה"כתם הפתוח" שבין הצמחים הרב-שנתיים ו"כתם השיח" שמתחת לחופותיהם. הגורם המגביל הנפוץ מתחת לחופות הצמחים הוא האור (Pollack Perry 2008; Seifan et al. 2010; Bar (Kutiel) & Dorman 2021). כמות האור שחודרת מבעד לחופה תלויה במבנה שלה. החופה של רותם המדבר, לדוגמה, אינה צפופה כלל בהשוואה לחופה של צמח בוגר של לענה חד-זרעית, לכן צפוי שמספר המינים החד-שנתיים מתחת לחופה של רותם המדבר יהיה גדול מזה שמתחת לחופה של לענה חד-זרעית (איור 12).

גורמים מגבילים נוספים הם אפקט האלולופתיה שקיים מתחת לצמחי הלענה החד-זרעית, והעובי והכמות (ביומסה) של שכבת הנשר מתחת לחופה, שעלולים למנוע מזרעי צמחים אחרים להגיע אל הקרקע, לנבוט ולהתבסס (Yu et al. 2008; Xiong & Nilson 1999; Bar (Kutiel) et al. 2016).

פולק פרי (Pollack Perry 2008) השוותה את כיסוי הצומח ומספר המינים החד-שנתיים ליחידת דגימה בכתמים הפתוחים ותחת כמה מיני צמחים רב-שנתיים בחולות ניצנים: לענה חד-זרעית, ידיד החולות, דנתוניית החולות, לוענית החולות ורותם המדבר. מינים אלו שונים במבנה (גובה, קוטר וצפיפות חופה) ובצורת החיים של הצמח (מעוצה או עשבוני) בכל אחת מרמות ייצוב הדיונה (נודדת, מיוצבת למחצה ומיוצבת). היא מצאה ששיעור הכיסוי של הצמחים החד-שנתיים ומספר המינים שלהם ברוב המקרים ובאופן מובהק נמוכים יותר בכתמים תחת צמחי לענה חד-זרעית בהשוואה לצמחים הרב-שנתיים האחרים, ואף בהשוואה לכתמים הפתוחים (איור 12).

מנתוני שיעור הכיסוי והביומסה של הצמחים החד-שנתיים בכתמים הפתוחים ובכתמים שמתחת לשיח בשמורת החולות בניצנים עולה שקיים יחס ישר בין כיסוי הצומח לביומסה. אלא שבמקרה של הכתמים הפתוחים, הכיסוי והביומסה גבוהים הרבה יותר מאשר במקרה של הכתמים מתחת לשיחים (איור 14; Pollack Perry 2008).



איור 14: הקשר בין אחוז כיסוי הצומח החד-שנתי לבין הביומסה שלו בכתמים שיחניים ובכתמים פתוחים בדיונות בחולות ניצנים (Pollack Perry 2008)

כאמור, צמחים חד-שנתיים מתבססים על הדיונה רק לאחר שקיימים עליה צמחים רב-שנתיים. מידת ההשפעה (חיובית או שלילית) של הצמחים הרב-שנתיים על המינים החד-שנתיים נבדקה באופן אובייקטיבי בעזרת מדד רמת ההקלה (FL, Facilitation Level), שפותח למטרה זו עבור דיונות החוף. ניתן לבדוק את רמת ההקלה בעזרת משתנים שונים. פולק פרי (Pollack Perry 2008) בחרה לבדוק זאת בעזרת המשתנה "עושר המינים", משום

חשיבותו הרבה למגוון הביולוגי. לחישוב רמת ההקלה עבור כל דיונה נדרשים הנתונים שלהלן: מספר המינים ליחידת דגימה ב"כתם הפתוח" (במקרה של המחקר של פולק פרי, גודל הדגימה עבור צמחים חד-שנתיים היה  $40 \times 40$  ס"מ), מספר המינים ב"כתם השיח" ומספר המינים ליחידת דגימה במדרון הפונה לרוח בדיונה נודדת, שיש בו מעט מאוד צמחים רב-שנתיים (בעיקר לענה חד-זרעית), שישמש מישור ייחוס. המדד מחושב באמצעות הנוסחאות שלהלן:

$$FLod_i = sod_i / somw; FLbd_i = sbd_i / somw$$

שבהן:

$d_i$  — רמת ההקלה עבור הכתם הפתוח בדיונה  $d_i$

$d_i$  — רמת ההקלה עבור כתם השיח בדיונה  $d_i$

mw — הפנות הפונה לרוח בדיונה נודדת

b — כתם שיח

o — כתם פתוח

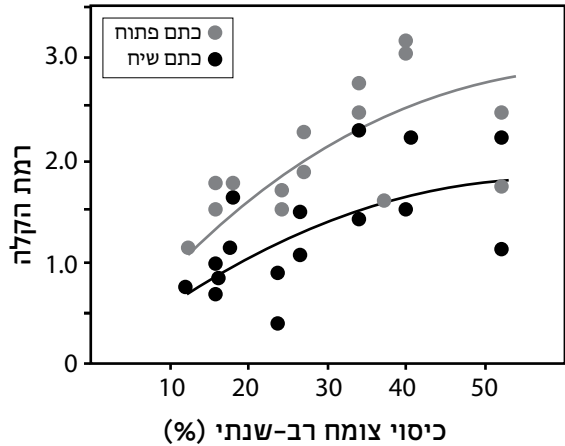
s — מספר המינים הממוצע ליחידות הדגימה

$sod_i$  — מספר ממוצע של מינים ליחידת דגימה עבור הכתם הפתוח בדיונה  $d_i$   
בשנה מסוימת

$sbd_i$  — מספר ממוצע של מינים ליחידת דגימה עבור כתם השיח בדיונה  $d_i$   
בשנה מסוימת

somw — מספר ממוצע של מינים ליחידת דגימה עבור הכתם הפתוח בפנות הפונה לרוח בדיונה נודדת בשנה מסוימת

ערכי רמת הקלה של 0-1 מצביעים על השפעה שלילית של הצמחים הרב-שנתיים על תפוצת הצמחים החד-שנתיים, ואילו ערכים גדולים מ-1 מצביעים על השפעה חיובית. כשמשווים את רמת ההקלה בכתמים הפתוחים לזו שקיימת בכתמים שמתחת לשיחים ניכר בבירור שההשפעה של השיחים על הצמחים החד-שנתיים בכתמים הפתוחים גדולה במובהק מהשפעתם על הצמחים בכתמים שמתחת לשיח (איור 15).



איור 15: השפעת הצומח הרב-שנתי על הצמחים החד-שנתיים בכתמים הפתוחים ובכתמים מתחת לשיחי הלענה כתלות בכיסוי הצומח הרב-שנתי, כפי שהיא מתבטאת ברמת ההקלה;  $R^2 = 0.74$ ;  $p \leq 0.002$  (Pollack Perry 2008)

## מדד הזיקה של מין ומאסף של מינים אופייניים לרמת הנדידה של הדיונה

אחד המדדים הנפוצים והפשוטים להגדרת רמת הנדידה של דיונה (או רמת הייצוב שלה) הוא הערכת אחוז כיסוי הצומח שעליה (הצומח הרב-שנתי או הקרום הביוגני, תלוי במיקום הגאוגרפי של הדיונות). זאת משום שהצומח אחראי להפחתת תנועת החול, ולכן, ככל שאחוז הכיסוי גבוה, רמת הייצוב של הדיונה עולה. מדד זה מוכיח את עצמו במצבי קיצון – בדיונות נודדות ובדיונות מיוצבות, אך לא בצורה מובהקת במצבי הביניים – בדיונות מיוצבות למחצה. כפי שצוין לעיל, בקבוצה זו חלק מהדיונות דומות יותר לדיונות נודדות ואחרות דומות יותר למיוצבות. כיום, הדיונות המיוצבות למחצה לאורך מישור החוף בישראל מהוות כשני שלישים מכלל הדיונות באזור זה.

גם במחקרים שלנו בדיונות החוף ובחולות הנגב המערבי השתמשנו שנים רבות באחוז כיסוי הצומח כמדד לדרגת הייצוב של הדיונה. באיור 8 ניתן לראות שאחוז כיסוי הצומח של אחת מהדיונות הנודדות במישור החוף הוא 16%, וזה גם אחוז הכיסוי על אחת מהדיונות המיוצבות למחצה. אולם פיזור הצומח בכל אחת מהדיונות המוזכרות שונה לחלוטין. עובדה זו אילצה אותנו לחשוב על מדד אחר, רגיש יותר, שיוכל לתת לכל דיונה באשר היא ערך שמבטא את רמת הנדידה שלה באופן אובייקטיבי.

במסגרת מחקרה של רמות (2007) בשמורת חולות ניצנים פיתחנו מדד שקובע עד כמה מאסף המינים בדיונה מסוימת דומה למאסף בדיונה נודדת טיפוסית (DAI, Dune Assemblage Index). דיונה נודדת טיפוסית הוגדרה על סמך תצפיות שדה רב-שנתיות, שבהן נמצא שמינים מסוימים של צמחים חד-שנתיים

ופרוקי רגליים נמצאים בה בשכיחות גבוהה מאוד בהשוואה לדיונות מיוצבות למחצה ודיונות מיוצבות. ככל שמאסף המינים וצפיפותם (מספר פרטים או אחוז כיסוי, במקרה של צמחים חד-שנתיים) בדיונה מסוימת דומים לאלו של דיונה נודדת טיפוסית מתקבל ערך גבוה יותר במדד, ואילו כאשר ערך המדד שואף ל-0 אסופת המינים שונה לחלוטין מזו של דיונה נודדת טיפוסית, ובפועל מדובר בדיונה מיוצבת. דיונה שנראית נודדת אבל אסופת המינים שלה שונה מזו של דיונה נודדת טיפוסית לא תוגדר כדיונה נודדת מבחינה אקולוגית. כדי לחשב את מדד מאסף המינים יש להתייחס לכל המינים וצפיפותם. המדד בוחן את הצפיפות של כל מין ביחס לזיקה שלו לדיונה נודדת טיפוסית, כך שמינים שנמצאים רק בדיונות נודדות מעלים את ערך המדד ומינים שאינם נמצאים בדיונות נודדות מורידים את ערך המדד.

בשלב הראשון פיתחנו מדד שמבטא את זיקתו של המין הבודד לדיונה נודדת טיפוסית (SSI, Shifting Sandiness Index). ערכי המדד נעים בין 0 ל-1: SSI=0 עבור מינים בעלי זיקה לדיונות מיוצבות, ו-SII=1 עבור מינים בעלי זיקה לדיונות נודדות. על בסיס חישוב ה-SII עבור כל מין נקבעה גם הזיקה לדיונה נודדת טיפוסית של מאסף המינים בכל דיונה (DAI). מדד ה-SII מתחשב בצפיפות של כל מין בכל אחת מהדיונות הנחקרות, ולכן מהימנותו עולה ככל שבסיס הנתונים כולל מספר גדול יותר של דיונות. המדד, כאמור, פותח עבור מיני צמחים חד-שנתיים וכן עבור פרוקי רגליים, שתי קבוצות בעלות רגישות גבוהה במיוחד לתנאי סביבה בקנה מידה של מיקרו- בית גידול. בפרק זה נתייחס לצמחים החד-שנתיים, שנמצא שרגישותם לתנאי הסביבה גבוהה יותר מאשר רגישותם של פרוקי הרגליים (רובינשטיין 2010; Rubinstein et al. 2013).

ה- SSI עבור מין מסוים j מחושב כך:

PPC<sub>Ni</sub> שווה לכיסוי הצומח הרב-שנתי בדיונה i מחולק בכיסוי הצומח הרב-שנתי המרבי שנמצא על אחת מהדיונות מתוך כלל הדיונות שנחקרו בניצנים (PPC<sub>max</sub> / PPC<sub>i</sub>); A<sub>i</sub> הוא הצפיפות (או אחוז הכיסוי, במקרה של

$$SSI_j = 1 - \left( \frac{\sum_{i=1}^n PPC_{Ni} \cdot A_i}{\sum_{i=1}^n A_i} \right)$$

צמחים חד-שנתיים) של מין מסוים j בדיונה i. SSI הוא מדד עבור מין j שסוכם את כלל הצפיפות (או אחוז הכיסוי) שלו בכל הדיונות.

מכאן שעבור מינים בעלי זיקה לדיונות נודדות בעלות כיסוי צומח רב-שנתי שואף לאפס (PPC<sub>i</sub>=0 בכל הדיונות), SSI=1, ועבור מינים של דיונות מיוצבות (כאשר PPC<sub>i</sub>=1 בכל הדיונות) SSI=0. לצורך פיתוח המדד הבא, מדד מאסף המינים בדיונה, נורמל מדד ה-SII באופן זה:

$$SSIN_j = \frac{SSI_j}{SSI_{max}}$$

SSi<sub>j</sub> הוא מדד ה-SSi של מין j, ו-SSi<sub>max</sub> הוא מדד ה-SSi הגבוה ביותר שחושב עבור מין כלשהו באזור המחקר.

כפי שצוין לעיל, כדי לקבוע את זיקת מאסף המינים בדיונה מסוימת למאסף בדיונה נודדת טיפוסית, או במילים אחרות – את מידת הדמיון של מאסף המינים בכל אחת מהדיונות הנחקרות למאסף המינים שקיים בדיונה נודדת טיפוסית, פותח מדד מאסף המינים בדיונה

$$DAI_i = \frac{\sum_{j=1}^s SSIN_j \cdot A_j}{\sum_{j=1}^s A_j}$$

(DAI). גם ערכי מדד זה, המחושב עבור כל דיונה, נעים בין 0 ל-1: 0 מייצג מאסף של מינים המוגבלים בתפוצתם לדיונות מיוצבות ואילו 1 מייצג מאסף מינים שנפוצים רק בדיונות נודדות ("הדיונות הטיפוסיות", שבהן כל המינים בעלי זיקה לחול נודד). ה-DAI מחושב כך:

DAI<sub>i</sub> הוא ערך ה-DAI עבור דיונה SSIN<sub>j</sub>, i הוא מדד ה-SSi המנורמל עבור מין מסוים j ו-A<sub>i</sub> הוא הצפיפות עבור אותו מין j בדיונה i. המדד הוא למעשה המכפלה של שכיחות המין בדיונה מסוימת בזיקה שלו לדיונות נודדות, ביחס לשכיחות הכוללת של כל המינים הקיימים בדיונה זו. מאחר שבחישוב ה-SSi וגם בחישוב ה-DAI של דיונה מסוימת i נלקח בחשבון כיסוי הצומח הרב-שנתי של אותה הדיונה, קיים חשש למעגליות הטיעון. כדי למנוע זאת התבססנו על שיטת leave-one-out cross-validation (Kupfer & Farris 2007). על סמך שיטה זו, ערך ה-DAI עבור דיונה מסוימת i חושב על בסיס ערכי ה-SSi שהתקבלו עבור כל הדיונות להוציא אותה דיונה i. ככל שבסיס הנתונים יכול מספר גדול יותר של דיונות, כך יקטן ההבדל בין מדד DAI המתוקן לבין מדד DAI ללא התיקון. מהימנותו של מדד ה-DAI נבדקה באמצעות בחינת התאמתו למצבים תיאורטיים שונים על בסיס כמה תרחישי קיצון. במקרים אלה חושבו ערכי המדד על סמך שני מינים שהם סמנים לדיונות נודדות ושני מינים שהם סמנים לדיונות מיוצבות. המהימנות נבדקה גם באמצעות חישוב המדד לפי מטריצה אקראית של ערכי צפיפות (A) שונים. נוסף על כך נבדקה רגישותו של המדד על סמך תגובתו לנוכחותם או להעדרם של מינים בודדים, באמצעות חישוב מדד ה-DAI מחדש ללא התחשבות בנתונים שהתקבלו עבור המין הנבחן. חישוב ההפרש בין המדד כפי שהוא מחושב עם המין הנבחן ובין המדד שמחושב בלעדיו מספק הערכה של השפעתו על המדד. בדרך זו נבחנו כמה מיני מפתח המייצגים את מגוון עקומות התפוצה בדיונות. בכל המבחנים האלה נמצא שהמדד אכן מהימן. קיים גם קשר בין מדד הזיקה של מין לחולות נודדים לבין תפוצתו הביוגאוגרפית. מינים בעלי תפוצה דרומית בארץ (סהרו-ערבית), קרי מינים החיים באזורים צחיחים, מעדיפים דיונות נודדות במישור החוף, ואילו מינים

טבלה 6: ערכי הזיקה לחולות נודדים (SSI) של מיני צמחים חד-שנתיים בחולות ניצנים (1 מבטא זיקה לחולות נודדים ו-0 מבטא זיקה לחולות מיוצבים). ערכי SSIN הם ערכי SSI מנורמלים (רובינשטיין 2010; Rubinstein 2013)

SSIN	SSI	שם מדעי	שם עברי
0.03	0.02	<i>Bromus rigidus</i>	ברומית שעירה
0.03	0.02	<i>Anagallis arvensis</i>	מרגנית השדה
0.02	0.02	<i>Asphodelus tenuifolius</i>	עירית צרת-עלים
0.03	0.03	<i>Urospermum picroides</i>	אזנב מצוי
0.06	0.04	<i>Rumex bucephalophorus</i>	חומעת ראש-הסוס
0.10	0.07	<i>Brassica tournefortii</i>	כרוב החוף
0.10	0.08	<i>Avena barbata</i>	שיבולת-שועל מתפרקת
0.15	0.12	<i>Arenaria leptoclados</i>	ארנריה מצויה
0.16	0.12	<i>Geranium robertianum</i>	גרניון הארגמן
0.19	0.14	<i>Campanula sulphurea</i>	פעמונית גפורה
0.19	0.15	<i>Ononis serrata</i>	שברק משונן
0.27	0.21	<i>Daucus glaber</i>	גזר החוף
0.30	0.23	<i>Erodium laciniatum</i>	מקור-חסידה מפוצל
0.34	0.26	<i>Rumex pictus</i>	חומעה מגוידת
0.45	0.35	<i>Corynephorus articulatus</i>	אלית המפרק
0.47	0.37	<i>Maresia pulchella</i>	מרסיה יפהפייה
0.47	0.37	<i>Crepis aculeata</i>	ניסנית שיכנית
0.52	0.41	<i>Hormuzakia aggregata</i>	לשון-שור מגובכת
0.65	0.50	<i>Senecio joppensis</i>	סביון יפו
0.67	0.52	<i>Lotus halophilus</i>	לוטוס שעיר
0.70	0.54	<i>Polycarpon succulentum</i>	רב-פרי בשרני
0.77	0.60	<i>Ifloga spicata</i>	מחטנית משובלת
0.91	0.71	<i>Trisetaria koelerioides</i>	שלשון חופי
1.00	0.78	<i>Cutandia memphitica</i>	חולית מצרית

בעלי תפוצה רחבה מאוד במגוון אזורים אקלימיים מעדיפים דיונות יציבות (רמות 2007; Rubinstein et al. 2013).

בטבלה 6 מופיעים ערכי מדד הזיקה לדיונות נודדות של 24 מיני צמחים חד-שנתיים נפוצים. ניכר בכירור שהערכים הגבוהים שייכים למינים שמאפיינים את הדיונות הנודדות והנודדות למחצה, כמו חולית מצרית, שלשון חופי ומחטנית משובלת, והערכים הנמוכים מיוחסים למינים ים-תיכוניים שנמצאים על הדיונות המיוצבות, כמו ברומית שעירה, מרגנית השדה ועירית צרת-עלים (*Asphodelus tenuifolius*). מתוך הערכים שהתקבלו עבור הצמחים החד-שנתיים הערך הגבוה ביותר התקבל עבור חולית מצרית: 0.78. כלומר המין הזה שכיח בדיונות נודדות, אך ניתן למוצאו גם בדיונות מיוצבות למחצה. במקרה של פרוקי הרגליים התקבל ערך  $SSI=1$  עבור מין אחד בלבד, שנצית חולות (*Scarites striatus*), שנלכדה בכל השנים רק בדיונות נודדות (טבלה 9). הערך הנמוך ביותר שחושב עבור צמח חד-שנתי הוא 0.02; מינים שעבורם התקבל ערך זה ימצאו ברוב המקרים בדיונות מיוצבות בלבד. כפי שכבר צוין לעיל, הדיונות המיוצבות למחצה מאכלסות מינים שאופייניים הן לדיונות נודדות והן לדיונות מיוצבות, ומכאן נובעים ערכי הזיקה לחול נודד. כמו כן, מיני צמחים חד-שנתיים בעלי  $SSI$  נמוך, כמו

טבלה 7: ערכי DAI לחברות (= מאספי מינים) של צמחים חד-שנתיים ושל פרוקי רגליים בדיונות נודדות, נודדות למחצה ומיוצבות, עבור 10 דיונות בשמורת חולות ניצנים (רובינשטיין 2010; Rubinstein et al. 2013)

סוג הדיונה	DAI של חברות צמחים חד-שנתיים	DAI של חברות פרוקי רגליים
נודדת	0.73	0.70
נודדת	0.62	0.65
נודדת	0.62	0.61
מיוצבת למחצה	0.54	0.62
מיוצבת למחצה	0.45	0.53
מיוצבת למחצה	0.50	0.51
מיוצבת למחצה	0.54	0.62
מיוצבת	0.42	0.58
מיוצבת	0.30	0.57
מיוצבת	0.37	0.53

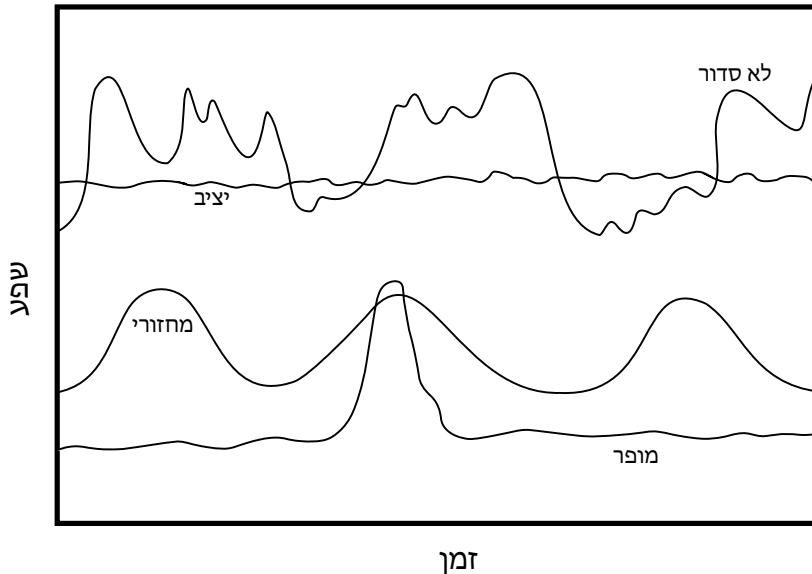


ברומית שעירה, מרגנית השדה, גרניון הארגמן (*Geranium robertianum*), אלית המפרק וחומעה מגוידת, מאפיינים דיונות מיוצבות והם בעלי תפוצה ים-תיכונית, ואילו מינים בעלי SSI גבוה, כמו רב-פרי בשרני, מחטנית משובלת וחולית מצרית, הם בעלי תפוצה מדברית, סהרו-ערבית. מדד ה-DAI, שמכמת את רמת הזיקה של חברת הצמחים לדיונה נודדת שיפוסית על בסיס הרכב המינים וצפיפותם, מראה גם הוא שערכי ה-DAI הגבוהים ביותר מתקבלים עבור דיונות נודדות והנמוכים ביותר עבור דיונות מיוצבות (טבלה 7).

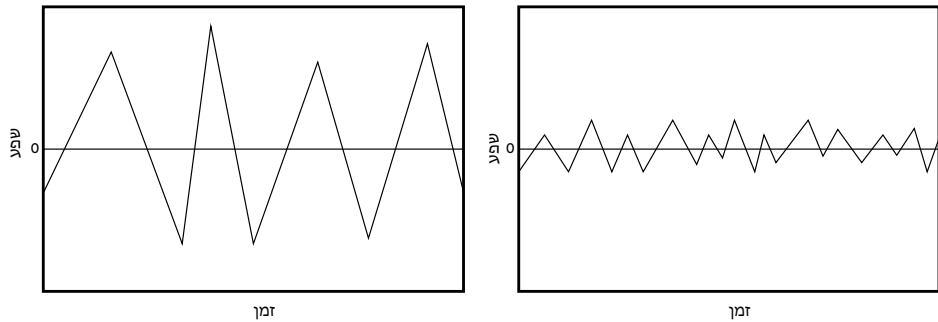
## יציבות עיתית של חברות צמחים חד-שנתיים

יציבות עיתית, קרי מידת ההתמדה (persistence) בתכונות של אוכלוסייה, חברה או מערכת אקולוגית, יכולה להיות מוגדרת על בסיס רמת התנודות של משתנה או תפקוד (function) לאורך זמן – לדוגמה מספר הפרטים, אחוז הכיסוי, מספר המינים, רמת היצרניות או ההרכב (Grimm & Wissel 1997). התנודות יכולות להיות יציבות או מתפרצות, מחזוריות או לא סדירות (איור 16).

כדי לבטא באמצעות ערך מספרי את מידת התנודתיות לאורך זמן אפשר להשתמש במקדם ההשתנות (coefficient of variance): תוצאת החילוק של הממוצע של המשתנה או התפקוד לאורך הזמן בסטיית התקן העיתית (Wang et al. 2016). כאשר פיזור המשתנה עם הזמן קטן יותר, קרי



איור 16: דגמים דינמיים של אוכלוסיות או חברות שמשנותות כתלות במשתנה או בתפקוד עם הזמן



איור 17: שני מקרי קיצון המתארים את רמת הסטיות מהממוצע (קו ה-0) של משתנה כלשהו (מספר הפרטים, מספר המינים, ביומסה וכדומה) ברמת האוכלוסייה או ברמת החברה עם הזמן

קרוב לממוצע, האוכלוסייה או החברה יציבה יותר, וההפך כאשר הפיזור של המשתנה רחוק מהממוצע (איור 17).

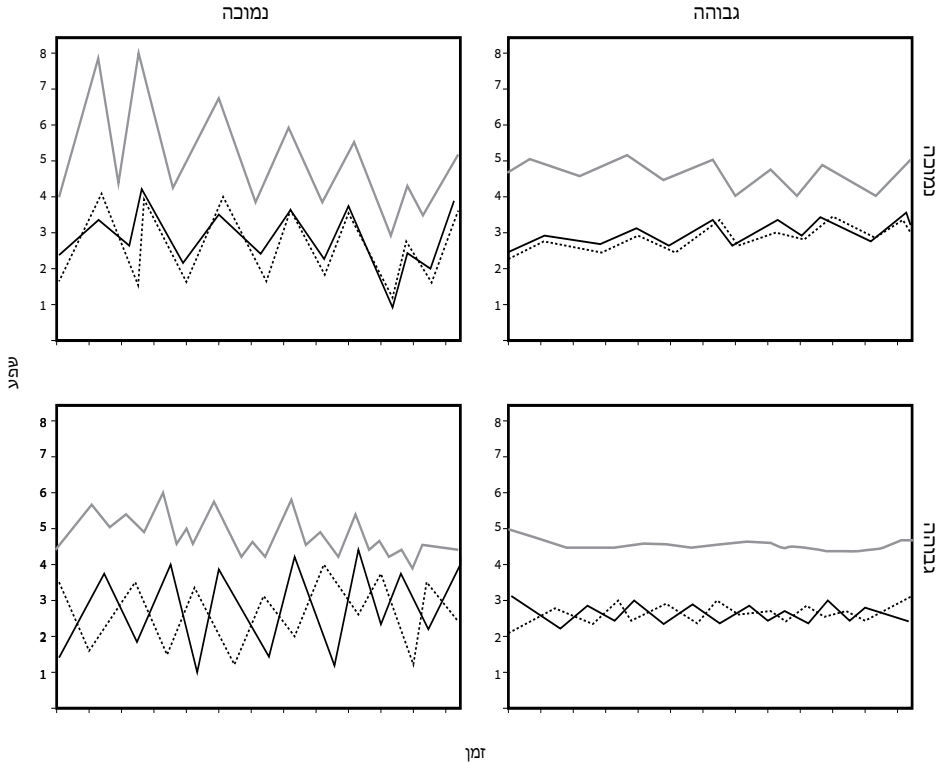
היציבות של חברת צמחים או בעלי חיים תלויה בממוצע התנודות של כלל אוכלוסיותיהם של המינים השונים שמרכיבים אותה לאורך זמן. כאשר ממוצע התנודות גבוה החברה נחשבת בלתי יציבה, ולהפך – כאשר ממוצע התנודות נמוך היא נחשבת יציבה. הממוצע תלוי גם בהתנהגות העיתית של כל אוכלוסייה – התנהגות סינכרונית (synchrony), שמבטאת תאימות בזמן של כלל המינים, קרי מצב שבו העלייה והירידה במשתנה או בתפקוד מתרחשות באותו מקום ובאותה תקופה; או התנהגות שאינה מסונכרנת (asynchrony), שמבטאת אי-תאימות בין המינים, קרי העלייה והירידה במשתנה או בתפקוד אינן מתרחשות באותו זמן ובאותו מקום (איור 18). בדרך כלל, ככל שהתאימות בין אוכלוסיות המינים נמוכה יותר, כך ההשפעה של עושר (מספר) המינים על יציבות החברה גדולה יותר (Wang et al. 2019). למרות זאת, קיימים גורמים נוספים שמשפיעים על יציבותה של החברה: גורמים סביבתיים (לדוגמה רמת המשאבים) וגורמים שתלויים באופן ניצול המשאבים על ידי האורגניזמים או במערכת יחסי הגומלין בין המינים, כמו תחרות, טפילות או הדדיות (Bird et al. 2021).

יציבותו של הרכב החברה לאורך הזמן יכול להיקבע גם בעזרת אורדינציה המבטאת את המרחק של הרכב החברה בכל שנה מהממוצע הרב-שנתי. ככל שהמרחקים קצרים יותר – ההרכב יציב לאורך זמן, ולהיפך (איור 19).

הקשר בין עושר המינים לבין יציבותה של חברת אורגניזמים שנוי במחלוקת. יש הטוענים שהקשר חיובי: ככל שיש יותר מינים החברה יציבה יותר בגלל ריבוי הקשרים ביניהם (Odum & Odum 1959; Tilman 1999). אחרים סבורים שככל שמספר המינים גדול יותר המורכבות בחברה

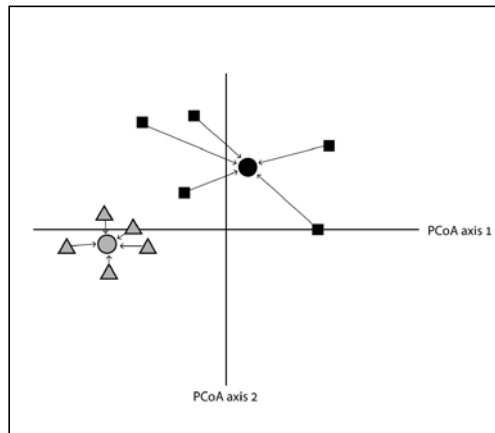
יציבות חברה

אי תאימות בזמן



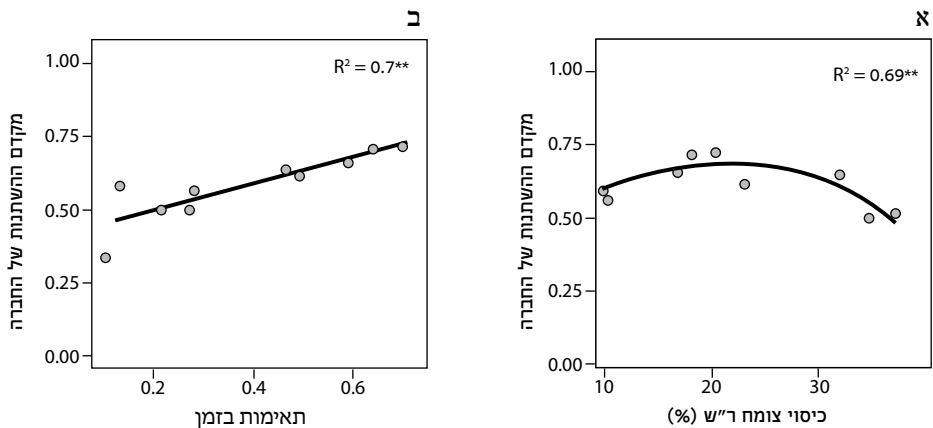
איור 18: דוגמה לארבע חברות, שכל אחת מהן מורכבת משתי אוכלוסיות, שמתאפיינות ברמות שונות של סטייה מהמוצע ואי-תאימות בזמן. שני הקווים התחתונים מייצגים את השינויים בזמן בכל אחת משתי האוכלוסיות, והקו העליון הוא סכום הסטיות מהמוצע של שתי האוכלוסיות, שמבטא את מידת היציבות של החברה (Bird et al. 2021)

איור 19: שתי חברות שונות זו מזו במרחב האורדינציה. בחברה אחת הסטיות השנתיות מהמוצע גדולות (יציבות נמוכה לאורך זמן) ואילו בחברה השנייה הסטיות קטנות (יציבות גבוהה לאורך זמן). כל חץ מייצג את הסטייה מהמוצע בשנה x



גדלה, ולכן ההסתברות לשיבושים ביחסי הגומלין בין המינים גדלה אף היא. מכאן צפוי שהקשר בין עושר מינים ויציבות חברה יהיה שלילי (May 1972). לעומת זאת, גרייס (Grime 1987) טוען שיציבותה של חברה אורגניזמים נקבעת על ידי המינים בעלי החשיבות התפקודית הגבוהה ביותר בתוך החברה (functional species), ולא על ידי כלל המינים.

במחקר שנערך בשמורת חולות ניצנים חושב מקדם ההשתנות של חברות הצמחים החד-שנתיים בדיונות חופיות מרמות ייצוב שונות (נודדות, מיוצבות למחצה ומיוצבות), בהתבסס על הכיסוי השנתי הממוצע של כל אחת מאוכלוסיות המינים שמרכיבות את חברת הצמחים בדיונה לאורך 12 השנים שנבחנו. כדי לבחון מה משפיע על מקדם ההשתנות של החברה נבדק הקשר בינו ובין כמה משתנים: (א) עושר המינים הממוצע של הצמחים החד-שנתיים; (ב) אחוז הכיסוי של הצומח הרב-שנתי, שמבטא בפועל את כלל גורמי הסביבה; (ג) שיעור הכיסוי המשוקלל של כל אוכלוסיות המינים החד-שנתיים בכל אחת מרמות הייצוב של הדיונות; (ד) מידת התאימות בזמן בין אוכלוסיות המינים בכל אחת מהחברות (Bird et al. 2021). התוצאות הראו שהיציבות העיתית של חברות הצמחים החד-שנתיים בכל הדיונות מושפעת בעיקר מאחוז הכיסוי של הצומח הרב-שנתי (= רמת יציבות הדיונה) וממידת התאימות בזמן בין אוכלוסיות מיני הצמחים החד-שנתיים (איור 20). בדיונות המיוצבות למחצה נמצא שהיציבות כתלות בכיסוי הצומח (20%-25%) נמוכה יחסית (מקדם ההשתנות סביב הערך 0.7). מקדם ההשתנות גבוה יחסית (מעל 0.5) בכל טיפוס הדיונות (איור 20א), והסיבה לכך יכולה להיות השונות הגדולה בין



איור 20: הקשר בין מקדם ההשתנות העיתית של חברת הצמחים החד-שנתיים ובין (א) אחוז הכיסוי הממוצע של הצומח הרב-שנתי; (ב) מידת התאימות בזמן בין אוכלוסיות מיני הצמחים החד-שנתיים בחברה (כיסוי הצומח = רמת יציבות הדיונה; מקדם ההשתנות העיתית = מידת השונות העיתית; תאימות נמוכה = אי-תאימות גבוהה) (Bird et al. 2021)

הדיונות המיוצבות למחצה. תאימות נמוכה בזמן (= אי-תאימות גבוהה) נמצאה בדיונות הנודדות ובחלק מהדיונות המיוצבות למחצה, שדומות יותר לדיונות הנודדות: מקדם ההשתנות של חברת הצמחים החד-שנתיים בדיונות הללו הוא הנמוך ביותר (0.4-0.6) כאשר ערכי התאימות בזמן נמוכים יותר (0.3) (איור 20). המסקנה היא שהיציבות של חברות הצמחים החד-שנתיים אינה נקבעת על ידי עושר המינים, אלא תלויה ביחסי הגומלין בין המינים השונים ובתגובה שלהם לתנאי הסביבה המוכתבים על ידי הצמחים הרב-שנתיים (Bird et al. 2021).

## בנק הזרעים של מינים חד-שנתיים בקרקע

זרעים מצטברים בקרקע עד לעומק של 15-20 ס"מ. במאגר הזה, שמהווה את בנק הזרעים של הצמח או של כלל הצמחים בחברת הצמחים במקום מסוים, מבחינים בין זרעים תמידיים (persistent seeds) לזרעים חולפים (transient seeds). זרעים תמידיים הם בעלי מנגנוני תרדמה פיזיולוגיים או פיזיקליים שמגינים על העובר שבזרע מפני אוכלי זרעים, והם נשארים בקרקע למשך תקופות ארוכות (לדוגמה, זרעים של צמחים ממשפחת הקטניתיים). לזרעים חולפים (כמו בחלק מהמינים ממשפחת המורכבים) אין מנגנונים כאלה, ולכן הם נובטים בהתאם לתנאי הסביבה בעיקר בשנה הראשונה להיווצרותם, ולפעמים בשנה השנייה (Thompson & Grime 1979; Dalling et al. 2011). לזרעים תמידיים יש יתרון חשוב בתנאי אקלים לא יציבים שאינם ניתנים לחיזוי, כמו התנאים המאפיינים מדבריות (Pake & Venable 1996); באזורים יובשניים למחצה, כמו אזורים שבהם שורר אקלים ים-תיכוני (Peco et al. 2003); ובאזורים שיש בהם שרפות באופן תדיר (Leishman & Westoby 1998). למרות זאת, נמצאו זרעים תמידיים בקרקע גם בתנאי לחות (Dalling et al. 2011).

זרעים תמידיים פיתחו במהלך האבולוציה התאמות שמאפשרות להם לשרוד תקופה ארוכה בקרקע: התאמות מכניות ופיזיולוגיות לנביטה, מנגנוני תרדמה ועמידות לפתוגנים (Cerabolini et al. 2003). זרעים אלו בדרך כלל קטנים יותר מזרעים חולפים, וכך הם יכולים לחדור בקלות יחסית לתוך הקרקע ולשהות בה תקופות ממושכות מבלי שייאכלו על ידי בעלי חיים שניזונים מזרעים (Moles et al. 2000; Thompson et al. 2001; Peco et al. 2003). למרות זאת, יש מינים שבהם הקשר שתואר לעיל בין סוג הזרעים – תמידיים או חולפים – ובין גודל הזרעים וצורתם או הזיקה שלהם לבתי גידול מסוימים אינו נשמר.

ככלל, בדיקת בנק הזרעים בקרקע אינה מלאכה קלה, ובייחוד בדיונות. היא דורשת איסוף דגימות רבות של קרקע ונשר, ניפוי הזרעים וזיהויים,

טבלה 8: משקל יבש וגודל ממוצע של זרעי מינים שנמצאו ב-120 דגימות של קרקע שנלקחו מעומק של 5-0 ס"מ ומשכבת נשר הצמחים מעל לכל דגימה בדיונה מיוצבת בשמורת פולג (Yu et al. 2007)

ניכחות בשכבת הנשר	קוטר ממוצע לזרע (מ"מ)	משקל יבש ממוצע לזרע (mg)	צורת חיים	משפחה	מין
					זרעים תמידיים + זרעים חולפים
	0.99	0.51	ח"ש	רקפתיים	מרגנית השדה <i>Anagallis arvensis</i>
	1.04	0.235	ח"ש	מורכבים	קחווץ החוף <i>Anthemis leucanthemifolia</i>
+	3.05	18.98	ר"ש	שושניים	אספרג ארוך-עלים <i>Asparagus stipularis</i>
	2.28	0.39	ח"ש	מורכבים	ניסנית החוף <i>Crepis aculeata</i>
+	2.10	2.54	ח"ש	פרפרניים	פרסה דלת-תרמילים <i>Hippocrepis unisiliquosa</i>
	1.97	3.68	ח"ש	פרפרניים	כליינית מצויה <i>Hymenocarpus circinnatus</i>
	4.29	55.4	ח"ש	פרפרניים	טופח נאה <i>Lathyrus marmoratus</i>
	0.86	0.33	ח"ש	פרפרניים	לוטוס שעיר <i>Lotus halophilus</i>
+	1.78	2.2	ח"ש	פרפרניים	אספסת כדורית <i>Medicago constricta</i>
	1.87	3.54	ח"ש	פרפרניים	שברק קצר-פרח <i>Ononis viscosa</i>
	1.23	0.84	ר"ש	ציפורניים	אלמוות הכסף <i>Paronychia argentea</i>
	1.36	0.65	ר"ש	לחכיים	לחך מלבין <i>Plantago albicans</i>
	1.02	0.35	ח"ש	ציפורניים	רב-פרי בשרני <i>Polycarpon succulentum</i>

נוכחות בשכבת הנשר	קוטר ממוצע לזרע (מ"מ)	משקל יבש ממוצע לזרע (mg)	צורת חיים	משפחה	מין
	2.97	4.39	ח"ש	סוככיים	גזרנית החוף <i>Pseudorlay pumila</i>
+	4.75	94.56	ר"ש	פרפרניים	רוחם המדבר <i>Retama raetam</i>
	1.37	0.34	ח"ש	ארכוביתיים	חומעת ראש-הסוס <i>Rumex bucephalophorus</i>
	2.01	0.175	ח"ש	מורכבים	סביון אביבי <i>Senecio vernalis</i>
	0.68	0.15	ח"ש	ציפורניים	ציפורנית מגוונת <i>Silene colorata</i>
	0.85	0.28	ח"ש	פרפרניים	תלתן חקלאי <i>Trifolium campestre</i>
+	1.70	2.56	ח"ש	פרפרניים	תלתן ארץ-ישראלי <i>Trifolium palaestinum</i>
+	1.65	1.77	ח"ש	פרפרניים	גרגרנית גלילנית <i>Trigonella cylindracea</i>
	3.34	1.55	ר"ש	שושניים	צבעוני ההרים <i>Tulipa agenensis</i>
					<b>זרעים תמידיים בלבד</b>
+	2.40	2.088	ח"ש	מורכבים	חרצית עטורה <i>Chrysanthemum coronarium</i>
	7.40	147.37	ר"ש	סנטליים	שבטן לבן <i>Osyris alba</i>
					<b>זרעים חולפים בלבד</b>
	1.22	0.58	ר"ש	שושניים	שום קצר <i>Allium curtum</i>
	1.26	0.80	ח"ש	דגניים	בת-חול ארץ-ישראלית <i>Ammochloa palaestina</i>
	2.20	9.12	ח"ש	דגניים	שיכולת-שועל מתפרקת <i>Avena barbata</i>

נוכחות בשכבת הנשר	קוטר ממוצע לזרע (מ"מ)	משקל יבש ממוצע לזרע (mg)	צורת חיים	משפחה	מין
	0.43	0.04	ח"ש	ציפורניים	ארנריה מצויה <i>Arenaria leptoclados</i>
	5.19	7.29	ח"ש	דגניים	ברומית שעירה <i>Bromus rigidus</i>
	1.27	0.76	ח"ש	פרפרניים	כתרון עקרבי <i>Coronilla scorpioides</i>
	1.32	0.25	ח"ש	דגניים	אדמדמת פלשתית <i>Cutandia philistaea</i>
	1.94	1.98	ר"ש	גמאיים	גומא מגובב <i>Cyperus conglomeratus</i>
	2.45	2.44	ח"ש	גרניים	מקור-חסידה חלק <i>Erodium alnifolium</i>
	0.81	0.31	ח"ש	פואתיים	דבקת פלשת <i>Galium philistaeum</i>
	0.51	0.038	ח"ש	מורכבים	מחטנית משוכלת <i>Ifloga spicata</i>
	1.38	0.63	ח"ש	מורכבים	זנב-ארנבת ביצני <i>Lagurus ovatus</i>
	0.08	0.045	ח"ש	מצליבים	מרסיה יפהפייה <i>Maresia pulchella</i>
	1.30	0.39	ח"ש	נוריתיים	קצח השדה <i>Nigella arvensis</i>
	0.86	0.07	ח"ש	פרגיים	פרג נחות <i>Papaver humile</i>
	0.64	0.057	ר"ש	מורכבים	צמרנית הסלעים <i>Phagnalon rupestre</i>
	1.21	0.605	ח"ש	לחכיים	לחך בשרני <i>Plantago sarcophylla</i>
	2.30	4.56	ר"ש	שפתניים	פרסיון גדול <i>Prasium majus</i>
	1.24	0.26	ח"ש	מורכבים	מרור הגינות <i>Sonchus oleraceus</i>



עבודה מבוקרת בתנאי מעבדה לבדיקת חיוניות הזרעים וחלוקתם לתמידיים וחולפים על בסיס הופעת נביטה או אי-הופעתה. מנובמבר 2000 עד אפריל 2001 בוצע מחקר בזעיר אנפין בדיונה מיוצבת בשמורת פולג, שהניב 4 מאמרים (Sternberg et al. 2004; Yu et al. 2007; Yu et al. 2008; Yu et al. 2009). מטרתו של המחקר הייתה לאפיין את בנק הזרעים בקרקע ולמצוא את הקשר בין סוג הזרעים ובין גודלם, משקלם היבש וצורתם, וכן את הקשר שלהם לתנאי האקלים. במשך 5 חודשים נערך מעקב אינטנסיבי אחר נבטים לצורך זיהוי המינים. כמו כן נאספו 120 דגימות של קרקע מעומק 5-0 ס"מ ושל שכבת הנשר שמעל לכל דגימה, לצורך זיהוי הזרעים על מיניהם ובדיקה של תכונותיהם (משקל יבש, גודל וצורה) ושל מידת חיוניותם בתנאים מבוקרים במעבדה. זוהו 54 מינים, וזרעיהם של המינים השכיחים ביותר בבנק הזרעים מתוארים בטבלה 8. כצפוי מדיונה מיוצבת, חלק ניכר מהמינים הם בעלי תפוצה ים-תיכונית – מזרח ים-תיכונית. למחצית מהמינים נמצאו זרעים תמידיים וחולפים בעת ובעונה אחת, וחלק נכבד ממינים אלה השתייכו למשפחת הפרפרניים. למינים רבים במשפחה זו יש זרעים "קשים" בעלי קליפה עבה שאינה מאפשרת חדירת מים. המחצית האחרת של המינים הייתה בעלת זרעים חולפים. רק בשני מינים, חרצית עטורה ושבתן לבן, נמצאו זרעים תמידיים בלבד. מרבית הזרעים התמידיים היו גדולים הרבה יותר מהזרעים החולפים, אף שבדרך כלל הזרעים התמידיים קטנים יותר. לזרעים גדולים ותמידיים יש יתרון עבור מיני צמחים שמותאמים לחיים בתנאי סביבה קשים, כמו אלה הקיימים בדיונות: זרעים אלו נובטים ומשלימים מחזור חיים רק כשהתנאים הסביבתיים מיטביים עבורם. כמו כן, טווח ההפצה שלהם מוגבל לאזור הדיונות בגלל גודלם, ולכן גדלים הסיכויים שלהם לנבוט ולהשלים מחזור חיים במקומות שבהם צמחי האם הצליחו להתבסס וליצור זרעים. נוסף על כך, זרעים תמידיים גדולים ימצאו בכתי גידול שבהם ההסתברות לטריפה (אכילת הזרעים על ידי בעלי חיים אוכלי זרעים) קטנה, כמו בדיונות, שבהן מספר המינים אוכלי הזרעים קטן יחסית (Yu et al. 2007; Kavanagh & Burns 2014). מבדיקת הקשר בין גודל הזרעים התמידיים לתפוצה שלהם עולה שזרעים תמידיים קטנים וקומפקטיים ימצאו בדרך כלל בבנק הזרעים באזורים לחים, ואילו זרעים תמידיים גדולים ימצאו באזורים יובשניים ויובשניים למחצה (Yu et al. 2007).

כצפוי, בנק הזרעים בקרקע הטרוגני במרחב: עשיר במינים וביצירות בכתמים הפתוחים שבין השיחים, דל יחסית מתחת לשיחים ודל עוד יותר במקומות שבהם הקרקע הודקה בידי האדם ליצירת שבילים (Sternberg et al. 2004; Yu et al. 2008; Yu et al. 2009). דריכה על ידי בני אדם ובעלי חיים מקטינה את מגוון הזרעים בקרקע (במיוחד של המינים

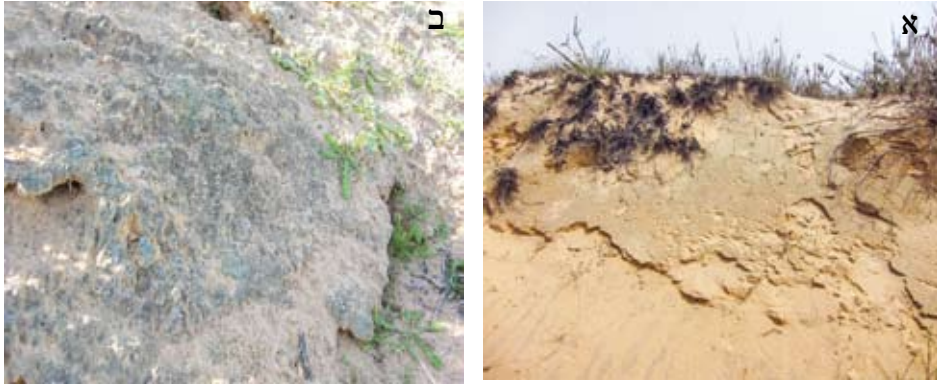
הרב-שנתיים) ומונעת מחלקם לנבוט, אך למינים ממשפחת הפרפרניים יש עדיפות בתנאים אלו. במיקרו-בית הגידול הזה יש קשר מובהק בין עושר המינים לפרודוקטיביות, בעוד בשני בתי הגידול האחרים – מתחת לשיחים ובכתמים פתוחים בין השיחים – הקשר אינו מובהק (Yu et al. 2008; Yu et al. 2009).

## קרומים ביוגניים

קרומים ביוגניים הם קרומים בעובי של מילימטרים בודדים שנוצרים על פני הקרקע באזורים צחיחים (חמים וקרים) וצחיחים למחצה, ומורכבים ממיקרואורגניזמים, כמו אצות, חזויות, חיידקי קרקע וטחבים (West 1990). באזורים שבהם כמות המשקעים השנתית הממוצעת נמוכה מ-100 מ"מ שולטים בעיקר קרומים של חיידקים כחוליים (Cyanobacteria) וחזויות, שנחשבים עמידים מאוד לתנאי סביבה קשים. כאשר כמות המשקעים השנתית הממוצעת היא 100-300 מ"מ ניתן למצוא בתוך הקרומים הללו גם טחבים (Kutiel 1998b; Ram & Aaron 2007).

קרומים אלה מתפתחים גם על גבי דיונות (תמונה 22). התבססותם תלויה במהירות הרוח, במרקם הקרקע בשכבה העליונה בכמות המשקעים ובנוכחות צמחים עילאיים (Kinast et al. 2013; Amir et al. 2014; Rozenstein et al. 2014; Zaddy et al. 2014). עם התבססותם מתחיל ייצוב הדיונה. הקרום יוצר שכבה דקה, אטימה במידה רבה ומחוספסת בפני השטח, שמונעת את הסחיפה האאולית של החול ולוכדת חלקיקי סילט וחרסית על פניה (Zaddy et al. 2014).

באזורים צחיחים הקרום הביוגני הוא המרכיב השולט העיקרי בדיונות, והוא מכסה שטחים גדולים באופן רציף (West 1990; Belnap & Lange 2001; Kinast et al. 2013). באזורים גשומים יותר, כמו בדיונות מישור החוף, הצמחים העילאיים הם המרכיב השולט והקרומים הביוגניים מופיעים בנישות מקוטעות במרחב הדיונה (Kutiel 1998b). מתחת לשיחים מצטברת כמות גדולה יחסית של מקטע עדין וחומר אורגני בהשוואה לשטח הפתוח, והם גורמים לעלייה בלחות הקרקע בשכבה העליונה. כמו כן, שיעור ההתאיידות הנמוך יחסית מתחת לשיחים תורם גם הוא למשטר המים הטוב (Tielboerger & Kadmon 1995), עובדה שמיטיבה עם הטחבים. לעומת זאת, בשטח שבין השיחים התנאים בפני הקרקע קשים (לחות קרקע שמשנתנה באופן קיצוני, טמפרטורות גבוהות וקרינה חזקה) ובו קיימים לפעמים קרומים של חיידקים כחוליים, בעיקר בדיונות מיוצבות למחצה (קוטיאל ועמיתים 1996). כתמי הכחוליות יחד עם הצומח העילאי מגדילים עוד יותר את חספוס פני השטח, מקטינים את מהירות הרוח ותנועת החול ומגדילים את כמות המקטע



תמונה 22: קרומים ביוגניים בניצנים (א) ובניצנה (ב) (צילום: פועה בר)

העדין בפניו. משטר המים בפני הקרום טוב יותר וכמות החומר האורגני גבוהה יותר בהשוואה לכתמים הפתוחים שאין בהם קרום של כחוליות (Zaady & Offer 2010). בתנאים אלו מתפתחים צמחים חד-שנתיים על הקרום. במצב הזה יש לצמחים החד-שנתיים יתרון על פני הנבטים של הצמחים הרב-שנתיים, שהתפתחותם איטית ודרישותיהם גדולות יותר (קוטיאל ועמיתים 1996).

בשלב זה של תהליך ייצוב הדיונה הצומח החד-שנתי נעשה הגורם המשפיע ביותר על התהליכים הקרקעיים והגאומורפיים המתחוללים על פניה. הצמחים החד-שנתיים לוכדים את האבק האאולי ותורמים חומר אורגני לקרקע. הכחוליות אינן עומדות בתחרות עימם (West 1990) ובסופו של דבר נעלמות מהשטח.

לקרומים הביוגניים, ובייחוד לכחוליות, יש תפקיד מכריע בייצוב הדיונה. הדבר בולט במיוחד באזורים צחיחים, כמו חולות הנגב המערבי (דנין ועמיתים 1990; Amir et al. 2014; Kinast et al. 2013). בתנאי יובש רציפים ומתמשכים השיחים נעלמים ואיתם כל שאר הצמחים הרב-שנתיים, ואת מקומם תופסים הקרומים הביוגניים, כשם שקרה בדיונות חלמיש בנגב (Kinast et al. 2013; Siegal et al. 2013). מכאן שלהעמקת הידע על הרכב הקרומים ועל הדינמיקה שלהם בזמן ובמרחב יש חשיבות לאור התחזיות לתקופת יובש ממושכת באזורנו בגין שינויי אקלים, כפי שצפוי על בסיס משקעים סדימנטליים בפרופיל ים המלח (Goldstein et al. 2020).

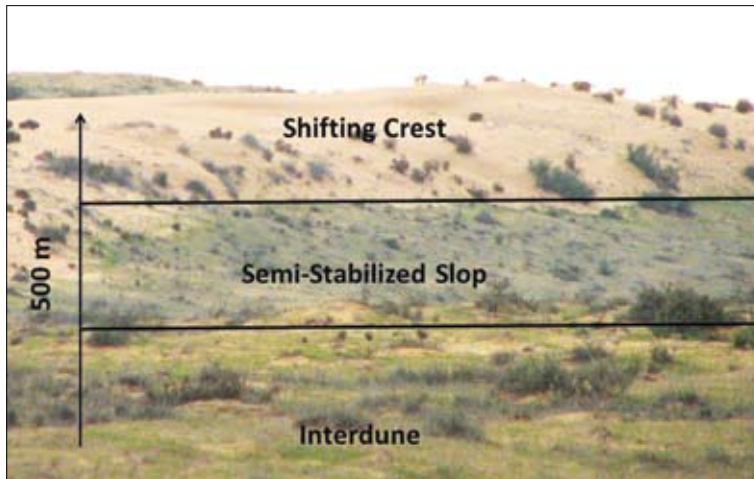
## פרוקי רגליים

כשמונים אחוזים מכלל מיני בעלי החיים המוכרים לנו כיום על פני כדור הארץ כלולים במערכת פרוקי הרגליים (Zhang 2013 ; Arthropoda). פרוקי הרגליים הם חסרי חוליות בעלי שלד חיצוני, והגוף והגפיים שלהם מחולקים לפרקים. בקבוצה זו כמה תת-מערכות ואחת מהן היא השש-רגלים (Hexapoda), שהקבוצה הגדולה ביותר בה היא מחלקת החרקים. מיני החרקים מהווים כשלושה רבעים (למעלה ממיליון מינים מתוארים) מכלל המינים הידועים בתת-מערכה זו, וכשליש מהם נמנים עם סדרת החיפושיות (Zhang 2013 ; Coleoptera). בישראל ידועים כ-6,000 מינים של חיפושיות מכ-90 משפחות (אריאל לייב לאוניד פרידמן, מנהל אוסף החיפושיות במוזיאון הטבע ע"ש שטיינהרדט, מידע בע"פ). מבין המינים שחיים בחולות החוף, שתי המשפחות שאליהן משתייכים המינים הרבים ביותר הן השחרוריתיים (Tenebrionidae) והרצניתיים (Carabidae; רמות 2007 ; Bird et al. 2017).

מערכת פרוקי הרגליים, שמיוצגת על ידי מספר המינים ומספר הפרטים הגדול ביותר מבין בעלי החיים בכל בית גידול יבשתי באשר הוא, ממלאת תפקידים מרכזיים בקיומה של כל מערכת אקולוגית. לכן, מין או קבוצת מינים ממערכת זו יכולים לשמש כמדד ביולוגי (ביו-אינדיקטור, מין או קבוצת מינים שמשקפים באופן מובהק את התנאים הביזויים והאביוטיים של הסביבה) ללימוד התנאים הסביבתיים והשינויים במרחב ובזמן המתרחשים במערכות אקולוגיות (מנדליק ועמיתים 2004 ; Kremen et al. 1993 ; Kim 1993).

מחקרים הראו כי ההבדלים בין חברות פרוקי הרגליים בדיונות חופיות ברחבי העולם תלויים בתכונות של מקרו- ומיקרו-בתי הגידול: סוג הקרקע ומאפייניה, המרחק משפת הים אל פנים היבשה, הכיסוי וההרכב של הצומח ורמת השימור או מאפייני ההפרה של בית הגידול (Slobodchikoff & Doyen 1977; Masson & McLachlan 1990; Pollet & Grootaert 1996; Mattoni et al. 2000; Carpaneto & Fattorini 2003; Longcore 2004; Eyre & Luff 2004; Bonte 2004). ההבדלים הללו באים לידי ביטוי בהרכב החברות ובשיעור תחלופת המינים (beta diversity) הגבוה והמובהק כאשר משווים בין מקרו או בין מיקרו-בתי הגידול השונים באזורים של דיונות חופיות.

בישראל נערכו מעט מאוד מחקרים מעמיקים המתארים חברות דיונות חול המורכבות מכמה מחלקות של פרוקי רגליים שוכני קרקע על בסיס איסוף נתונים לאורך שנים רבות. רוב המחקרים מסוג זה נערכו בדיונות מישור החוף.



תמונה 23: שלושת מיקרו-בתי הגידול שמאפיינים את הדיונות האורכיות, המיוצבות למחצה, במערב הנגב: חולות נודדים ברכס הדיונה, מדרון מיוצב למחצה ושקע למרגלות הדיונה (צילום: פועה בר)

בחולות מערב הנגב נערכו שני מחקרים כאלה, והם בדקו את הקשר בין הרכב המינים לאחוז כיסוי הצומח ומאפייני מיקרו-בית הגידול. רנן ועמיתיו (Renan et al. 2020; 2011) מצאו שקיימות שלוש חברות שונות של פרוקי רגליים בדיונות האורכיות והמיוצבות למחצה, שכל אחת מהן מאפיינת מיקרו-בית גידול שונה: (1) הרכסים החוליים והנודדים בראש הדיונה, שבהם כיסוי הצומח נמוך מ-5%, מאופיינים בחברה של מינים ייחודיים לחול נודד. רובם אנדמיים ונעדרים כמעט לחלוטין מיחידות נוף מיוצבות סמוכות; (2) השקעים המישוריים שבין הדיונות, שמכוסים בקרומים ביוגניים ובשיחי יפרוק המדבר (*Anabasis articulata*) בכיסוי של כ-30%, מאופיינים בעיקר בפרוקי רגליים ממינים בעלי תפוצה רחבה בנגב ובאזורים אחרים בארץ, ללא קשר לדיונות. מספר הפרטים בשקעים נמוך יחסית למספר המינים בשני מיקרו-בתי הגידול האחרים; (3) המדרונות של הדיונות, שמכוסים בתחתיתם בעיקר בצומח חד-שנתי בכיסוי של כ-15%, מאופיינים בחברה עשירה שמורכבת מנציגים משתי יחידות הנוף הסמוכות – הרכסים והשקעים – בעלי זיקה לסביבה חצי מיוצבת (תמונה 23).

אייל ומרקל (Ayal & Merkl 1994), שהתמקדו בחיפושיות ממשפחת השחרוריתיים, לא מצאו הבדל בהרכב המינים בין דיונות נודדות, שבהן כיסוי הצומח מגיע ל-5%, לבין שדות החול המיוצבים הסמוכים לדיונות, שבהם כיסוי הצומח הוא 10%. למרות זאת, הם מצאו הבדל מובהק בין המינים של הדיונות ושדות החול המיוצבים למינים של מישורי הלס הסמוכים. שנס

ועמיתיו (Shanas et al. 2011), שעבדו בדיונות החול בדרום הערבה משני צידי גבול ישראל-ירדן, מצאו גם הם שחברות החיפושיות בדיונות החול בערבה ובעבר הירדן דומות, אך שונות במובהק מחברות החיפושיות ביחידות נוף אחרות בערבה ובעבר הירדן. שני המחקרים שמוזכרים לעיל הראו הפרדה ברורה בין חברות פרוקי רגליים או חברות של חיפושיות שנמצאות על קרקע חולית, ובין חברות שנמצאות על קרקעות סמוכות אחרות, כגון לס ואלוביוס: על החול נמצאים מינים ממשפחות שונות בעלי התאמות לחיים בחול. אולם שני המחקרים הללו התייחסו להבדלים בין דיונות החול לקרקעות שסביבן, ולא להבדלים בין מיקרו-בתי הגידול בדיונות החול עצמן (Renan et al. 2020).

המידע על חברות פרוקי הרגליים בדיונות החול במישור החוף היה מועט למדי עד שנת 2005, וכלל תיאורים של מינים בודדים שלא לוו במדדים כמותיים, כמו מספר הפרטים למין ומידת הזיקה של המינים לרמת היציבות של הדיונה ולכיסוי הצומח (רודיך ופרג'ון 1999; המשרד לאיכות הסביבה 2003; 2004; Pragai 2004; Pavliček et al. 1997; Simon 1988). בפרק המתייחס לפרוקי רגליים במסמך המדיניות לשימור חולות החוף (המשרד לאיכות הסביבה 2003) מוזכרים רק 24 מינים מסדרות וממשפחות שונות, וכן בתי הגידול שבהם נמצאו. נתונים על פרוקי רגליים שנאספו בשמורת חולות ניצנים בשנים 2005-2019 הניבו כמה מאמרים חשובים בקנה מידה מקומי ועולמי, שהתייחסו לכלל פרוקי הרגליים בבית גידול זה, ובייחוד לחיפושיות, ולקשר שלהם לכיסוי הצומח ולמידת יציבות הדיונות בקני מידה שונים: דיונה, מדרון, כתמים פתוחים וכתמים מתחת לשיחים (רמות 2007; רובינשטיין 2010; Rubinstein et al. 2013; Bird et al. 2017; Bird et al. 2020).

## מינים ועונת פעילות

רמות (2007) אספה נתונים על פרוקי רגליים שוכני קרקע במשך שנתיים רצופות בכל ארבע העונות (קיץ, סתיו, חורף ואביב) בכל שנה, מ-20 דיונות במצבי ייצוב שונים (5 נודדות, 6 מיוצבות למחצה ו-9 מיוצבות) בשמורת חולות ניצנים. בכל דיונה פוזרו 30 מלכודות נפילה: 10 מלכודות במדרון הפונה לרוח, 10 במדרון החסוי מהרוח ו-10 ברכס הדיונה; בכל אחד מהמקומות הללו 5 מלכודות הונחו מתחת לשיחי לענה חד-זרעית ו-5 מלכודות הונחו בשטח הפתוח שבין השיחים. במהלך התקופה הזו נמצאו 131 מינים של פרוקי רגליים שחיים על פני הקרקע, השייכים ל-6 מחלקות, 10 סדרות ויותר מ-30 משפחות. שתי המשפחות בעלות מספר המינים הגדול ביותר הן משפחת השחרוריתיים (24 מינים) ומשפחת הרציניתיים (13 מינים). 37 מינים נוספים הוגדרו ברמה של morphospecie (הגדרה של מינים לא מוכרים על בסיס הבדלים מורפולוגיים בינם ובין מינים

דומים ומוגדרים). ברוב מיני פרוקי הרגליים (כ-100) תועדה פעילות מצטברת נמוכה עד בינונית (0.001-0.01 פרטים למלכודת אחת ביום אחד); פעילות נמוכה שקולה למציאת פרט אחד בדיונה (שבה 30 מלכודות) פעם ב-3 ימים עד פעם ב-30 ימים. אצל כרבע מהמינים (32) תועדה פעילות בינונית עד גבוהה (0.01-0.6 פרטים למלכודת אחת ביום אחד); פעילות גבוהה שקולה למציאת כמה פרטים ממין מסוים בדיונה ביום אחד עד מציאת כמה פרטים בכל מלכודת. מגמה זו משקפת את מספר הפרטים שנלכדו מכל מין: במחצית מהמינים (69) נלכדו 10 פרטים או פחות, והם מהווים כשני אחוזים מכלל הפרטים שנלכדו. מינים שרק פרטים ספורים מהם נלכדים אינם יכולים לשמש כמינים מאפיינים של רמות ייצוב של דיונות או של כתמים (פתוח ושיח). אייל ומרקל (Ayal & Merkl 1994), לדוגמה, מצאו שרק אצל 9 מתוך 19 מינים של חיפושיות ממשפחת השחרוריתיים בחולות משאבים שבמערב הנגב תועדה פעילות גבוהה מ-0.05. תשעת המינים הללו היו אחראים ל-90% מכלל הפעילות, ולכן הם יכולים לשמש כמינים מאפיינים של הדיונות שנחקרו. יש לציין שרמת הפעילות של מין יכולה בדרך כלל לשמש גם מדד לצפיפותו, כיוון ששתייהן מקבילות וניכרות בהן מגמות דומות. רמות (2007) מצאה שהעונה הטובה ביותר לדגום פרוקי רגליים, ובעיקר חיפושיות, היא האביב (אפריל-מאי), מאחר שבעונה זו מספר המינים וצפיפותם הם הגבוהים ביותר בהשוואה לעונות השנה האחרות. עונת האביב באזור הים התיכון מתאפיינת בתנאי מזג אוויר נוחים ובשפע של יצרנות ראשונית. ככלל ידוע שפרוקי רגליים באזורים צחיחים מכוונים את שלבי התזונה בגלגול שלהם, בעיקר בשלב הזחל (במקרה של גלגול מלא) או בשלב הנימפה (במקרה של גלגול חסר), לעונת האביב, שמתאפיינת בשפע של מזון (Matthews 1976).

איסוף הנתונים על פרוקי רגליים שוכני קרקע בדיונות (נוודות, מיוצבות למחצה ומיוצבות) של שמורת חולות ניצנים נמשך 12 שנים נוספות לאחר העבודה של רמות (14 שנים בסך הכול), ונערך באביב (אפריל-מאי) של כל שנה ובאותה השיטה. בחלק זה של המחקר נבדקו בעיקר חיפושיות. נמצאו 82 מינים של חיפושיות שוכנות קרקע בדיונות השונות (Bird et al. 2017). מעריכים שיש כ-100 מינים של חיפושיות שוכנות קרקע בדיונות אלה, משום שיש מינים נדירים שלא נלכדו במלכודות (אלי גרונר, מידע בע"פ). אריאל לייב לאוניד פרידמן (שיחה בע"פ), שאוסף חיפושיות בחולות ניצנים בשיטת נפנוף רשת לכידה, סבור כי בשמורה חיים לפחות כ-300 מיני חיפושיות במגוון בתי גידול, שכוללים בין השאר שקעים בין דיונות, מישורי חול ורכסי כורכר. גראך (Grach 2014) מצא בשמורה יותר מ-250 מיני חרקים, שנלכדו בשיטות שונות שנעשה בהן שימוש עבור חרקים מעופפים (רשתות לכידה ומלכודות מלייז).

# השפעת רמת היציבות של הדיונה על ההרכב של חברות פרוקי רגליים והזיקה שלהן לחול נודד

## רמת הדיונה

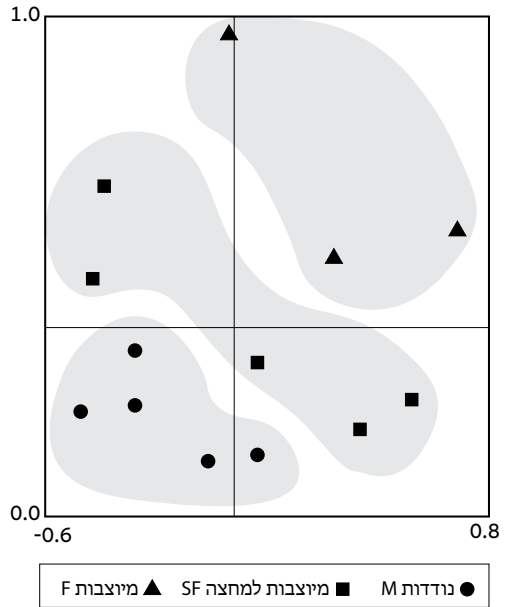
רמות (2007) מצאה שמספר המינים ומידת הצפיפות הממוצעת של כלל פרוקי הרגליים שוכני הקרקע בחולות ניצנים, שנבדקו במהלך שנתיים רצופות, אינם שונים באופן מובהק בין רמות הייצוב השונות של הדיונות: נודדות, מיוצבות למחצה ומיוצבות (אם כי קיימת מגמה של עלייה בצפיפות עם העלייה בכיסוי הצומח). אולם אם מתמקדים בחיפושיות בלבד ניכר כי קיימים הבדלים מובהקים בצפיפות הפרטים, במספר המינים ובמגוון המינים ( $H'$  Shannon Index) בין רמות הייצוב השונות של הדיונות. בירד ועמיתיה (Bird et al. 2017), שעבדו גם הם בחולות ניצנים, מצאו שהצפיפות הכוללת של פרטי החיפושיות לאורך 12 השנים שנבדקו הייתה הגבוהה ביותר בדיונות המיוצבות, שבהן כיסוי הצומח הוא הגבוה ביותר, ומן הסתם גם הביומסה והפרודוקטיביות (כושר הייצור הצמחי) של הצמחים. לעומת זאת, מספר מיני החיפושיות והמגוון שלהם היו גבוהים יותר דווקא בדיונות הנודדות, בנגוד למצופה, וביחס הפוך לצפיפות הכוללת של הפרטים ולרמת הפרודוקטיביות של הצמחים. יכולות להיות לכך כמה סיבות, כמו שונות מרחבית וניגודיות גדולה יותר בדיונות נודדות (כמו כתמי צומח של ידיד החולות ולענה חד-זרעית לעומת כתמים חשופים מצומח, ומדרון פונה לרוח לעומת מדרון חסוי מהרוח) בהשוואה לדיונות מיוצבות, שבהן השונות המרחבית קטנה יחסית; ובעיקר תחרות גדולה יותר על משאבי מזון בדיונות המיוצבות, שמתבטאת במספר מצומצם של מיני חיפושיות שולטות עם מספר גדול של פרטים לכל מין (Huston 1979; 2014). תנאי סביבה קשים יכולים להיות גורם מניע במהלך האבולוציה ליצירת מגוון אסטרטגיות להתאמה לתנאי סביבה בלתי ניתנים לחיזוי (Ciccarelli 2015).

במחקרה של פרגאי (Pragai 2004) ובמחקרם של פרגאי וזיו (Pragai & Ziv 2021) נבדק הקשר בין מגוון מיני השחרוריות לכושר הייצור של הצומח בבתי גידול חוליים לאורך מפל אקלימי בישראל, שמשתרע לאורך 360 ק"מ שבהם ממוצע המשקעים השנתי הוא 30-585 מ"מ. נמצא שהקשר הזה מתואר באמצעות עקום בצורת פעמון, ששיאו באזור שבו כמות הגשם הממוצעת בשנה היא 300 מ"מ. מגמה דומה התקבלה גם בקנה מידה מקומי עבור כל בית גידול בנפרד: המגוון הגיע לשיאו באזור של הפרודוקטיביות הצמחית הממוצעת. תוצאות דומות התקבלו גם עבור חברות של נמלים לאורך המפל



האקלימי מצפון מישור החוף ועד לחולות מערב הנגב (שגב 2010). מגמה כזו ניתן להסביר בעזרת התיאוריות של גריים (Grime 1979) וטילמן (Tilman 1982), שלפיהן הגורמים האביוטיים באזורים בעלי פרודוקטיביות נמוכה הם הגורמים המגבילים שבגינם מספר המינים נמוך. ככל שהתנאים הסביבתיים משתפרים כך גדל מספר המינים, אך הוא קטן במידת מה באזורים שבהם הפרודוקטיביות היא הגבוהה ביותר, כיוון שהגורמים המגבילים באזורים אלה הם הגורמים הביוטיים, קרי יחסי הגומלין בין המינים, כמו תחרות על משאבים. בפועל, אזורי הביניים בעקומת הפעמון מייצגים אזורי מעבר (אקוטון) בין חברות שמאפיינות אזורים בעלי פרודוקטיביות נמוכה ובין חברות שאופייניות לאזורים בעלי פרודוקטיביות גבוהה. לכן, באזורי הביניים אנו מוצאים את עושר המינים הגדול ביותר, כיוון שיש בהם מינים גם מאזורים בעלי פרודוקטיביות נמוכה וגם מאזורים בעלי פרודוקטיביות גבוהה. מגמה דומה התקבלה גם עבור כמה מיני צמחים חד-שנתיים לאורך מפלים אקלימיים באזורים שבהן הקרקעות אינן חוליות (Kutiel et al. 1980; 1995; 1998; Naveh & Whittaker 1980). לעומת זאת, גרונר ונובופלנסקי (Gröner & Novoplansky 2003) הראו על בסיס ניתוח מאגר גדול של נתונים עבור כלל בעלי החיים, שהקשר בין מספר המינים לפרודוקטיביות מתואר באמצעות קו חיובי ישר, קרי ככל שכושר הייצור גבוה יותר מספר המינים גדול יותר. הקשר בין פרודוקטיביות למגוון המינים מורכב ותלוי בגורמים שונים, כמו הקבוצה הטקסונומית הנבחנת, מאפייני בית הגידול, שיטות איסוף הנתונים וגודל המדגם. במקרה של דיונות החוף, מגוון מיני הצמחים החד-שנתיים בקנה מידה של כל אתר בנפרד גדל עם העלייה באחוז הכיסוי של הצומח הרב-שנתי, וההפך עבור החיפושיות שוכנות הקרקע. אין ספק שריבוי מיני החיפושיות בדיונות נודדות, שהן דלות במשאבים, הוא תמוה, אך הוא מעניין כשלעצמו ומעורר שאלות רבות גם בתחום האבולוציה, שקשורות להתאמת מינים לבתי גידול מסוימים, בעיקר כאלה שהתנאים בהם קשים.

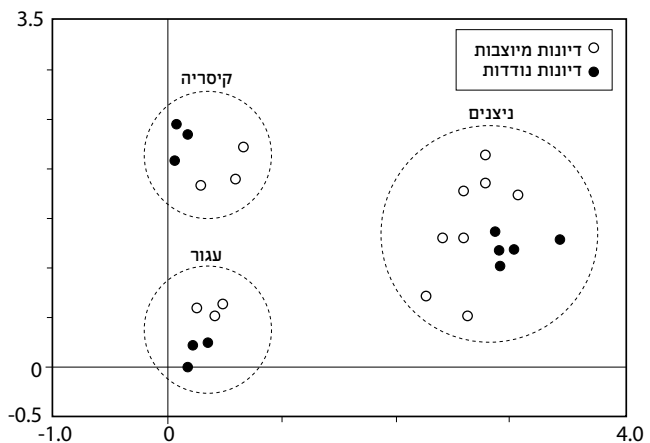
הרכב המינים של חברות פרוקי הרגליים משתנה באופן מובהק עם השינוי בכיסוי הצומח במעבר מדיונות נודדות, שבהן כיסוי הצומח נמוך, לדיונות מיוצבות למחצה ולדיונות מיוצבות. ההבדלים בהרכב החברה בין דיונות נודדות לדיונות מיוצבות בולטים מאוד, ובדיונות המיוצבות למחצה החברה חופפת במידה מה הן את זו שבדיונות הנודדות והן את זו שבדיונות המיוצבות (רמות 2007; Bird et al. 2017; איור 21). ההבדלים בהרכב החברות כתלות בכיסוי הצומח נמצאו בכל עונות השנה והם בולטים במיוחד בעונת האביב, כאשר עושר המינים ומידת הפעילות של פרוקי הרגליים נמצאים בשיאם (רמות 2007). דאפי (Duffey 1968), לדוגמה, שחקר חברות עכבישים בדיונות חופיות



איור 21: מידת הדמיון בין חברות פרוקי רגליים בדיונות נודדות (M), בדיונות מיוצבות למחצה (SF) ובדיונות מיוצבות (F), המיוצגת על ידי אורדינציה של נתונים מ-10 חודשי דיגום (בעיקר בקיץ ובאביב) במהלך שנתיים רצופות (2004-2006) בחולות ניצנים (רמת 2007)

בהולנד, מצא גם הוא שההבדלים בין החברות בבתי הגידול השונים ברורים יותר בעונת האביב.

רנן (2007) אסף נתונים מדיונות נודדות ומדיונות מיוצבות, בחולות קיסריה ובחולות ניצנים במישור החוף ובחולות עגור בנגב המערבי, במטרה לבדוק את מידת הדמיון בין חברות פרוקי הרגליים בשלושת האתרים, שמרוחקים זה מזה כ-50-60 ק"מ. האיסוף נעשה בסתיו 2005 ובסתיו ואביב 2006, באותה השיטה שבה נאספו פרוקי הרגליים בחולות ניצנים במשך 14 שנים. התוצאות הראו שבחולות קיסריה קיים הבדל מובהק בין חברות פרוקי הרגליים בדיונות נודדות לחברות בדיונות מיוצבות, וככלל, חברות פרוקי הרגליים בחולות קיסריה



איור 22: מידת הדמיון בין חברות פרוקי רגליים בדיונות נודדות ובדיונות מיוצבות בשני אתרים במישור החוף (חולות קיסריה וחולות ניצנים) ובאתר אחד בחולות הנגב המערבי (חולות עגור) (רנן 2007)

שונות במובהק מהחברות בחולות ניצנים ומאלה שבחולות עגור (איור 22). כמו כן, מספר המינים שנלכדו בחולות קיסריה היה גבוה יותר ממספר המינים בשני האתרים האחרים. כזכור, הדיונות המיוצבות בחולות קיסריה שונות במובהק בהרכב הצומח הרב-שנתי והחד-שנתי ממקבילותיהן בחולות ניצנים. ההבדלים הללו ברמה האזורית חשובים ומעניינים בהקשר של שמירת טבע. השוני בהרכב המינים בין דיונות ברמות ייצוב שונות נובע לא רק מאחוז כיסוי הצומח הרב-שנתי אלא גם ממידת ההתאמה של מינים מסוימים לבית גידול מסוים, כלומר מידת יכולתם לחיות בתנאים מסוימים. לדוגמה, בקרב הזבובאים החיים בדיונות יש מינים שזקוקים לתצורת צומח מסוימת לצורך ציד או מחיה; מינים אחרים זקוקים ללחות באוויר ולקרקע חדירה ולחה לצורך הטלת הביצים שלהם (Pollet & Grootaert 1996). מינים מסוימים ממשפחת השחרוריתיים, הידועים כהלופיליים (אוהבי סביבה מלוחה), מעדיפים את הדיונות הקרובות לים (Carpaneto & Fattorini 2003). הרכב החברה מושפע מהרכב המינים אך גם מצפיפותם. הבדלים בהרכב החברות בין דיונות



תמונה 24: שיטות שונות ללכידה של פרוקי רגליים מותאמות לקבוצות שונות ולשלבי חיים שונים: (א) מלכודת מלייז לחרקים מעופפים. בצילום פרופ' מיכאל ארווין מאוניברסיטת אילינוי, ארה"ב, ד"ר אמנון פריידברג (ז"ל) מאוניברסיטת תל אביב וד"ר קונסטנטין גראך; (ב) מלכודת נפילה ללכידת פרוקי רגליים שחיים על פני הקרקע; (ג)-(ד) מלכודות הגחה עבור לכידת פרטים של פרוקי רגליים בשלבים הראשונים להתפתחותם. בצילום: עדי רמות, סטודנטית לתואר שני, שחקרה את חברות פרוקי הרגליים בניצנים, וד"ר אלי גרונו (צילום: פועה בר)

נוודות ליציבות נמצאו גם עבור חרקים מעופפים, שנתפסו במלכודות מלייז (מלכודות קבועות מעל הקרקע שמשמשות ללכידה ולאיסוף של חרקים מעופפים; תמונה 24), והם בולטים בעיקר בעונת הקיץ. למרות זאת לא נמצאו הבדלים במספר המינים, בשפע הפרטים או במדד המגוון של סימפסון (Simpson Index), מדד המביא בחשבון את מספר המינים בבית הגידול והתרומה היחסית של כל מין לחברה; (Grach 2014). גם על בסיס לכידה במלכודות הגחה (מלכודות שלוכדות פרטים בשלבים מוקדמים של התפתחותם מתוך הקרקע; תמונה 24), נראה שיש מינים מעופפים שמתפתחים בתוך החול בדיונות נודדות, והם שונים מהמינים האופייניים לדיונות יציבות (Grach 2014). ברור שמינים מעופפים מגיעים לכל הדיונות, אולם מספרם גבוה יותר בדיונות המועדפות עליהם.

שלושה מינים של העש הקטן אלוקליטה (*Alloclita recisella*, Lepidoptera: Cosmopterigidae) נמצאו רק בדיונות נודדות. זחלים של סוג העש הזה יוצרים תעלות בתוך החול בכתמים הפתוחים (תמונה 25). מינים נוספים שנמצאו כאינדיקטורים של דיונות נודדות הם הזכוב שְחֶמְטָן (*Blaesoxipha delilah*, Diptera: Sarcophagidae), שהוא טפיל על השחרורית ארודית החולות; ומינים שונים של זכובי טרפן (Diptera:)



תמונה 25: שלושה מיני עשים מהסוג אלוקליטה (*Alloclita*), אשר מטילים את ביציהם בתוך החול. הלוות נעות בתוך החול תוך יצירת תעלות עד להפיכתן לבוגרים שחיים על פני הקרקע (צילום: קונסטנטין גראך)



תמונה 26: מיני חרקים מעופפים שמחזור החיים שלהם ומזונם תלויים בחולות חשופים מצומח. (א)-(ב) השֶחֶמֶטָן, טפיל של ארודית החולות, מטיל את ביציו בטרף הנאכל על ידי הארודית. מהביצים בוקעות רימות שמתפתחות בגוף הארודית וניזונות ממנה עד שהן מוכנות לעבור לשלב הגולם. בשלב זה עוזבת הרימה את מקור המזון ועוברת לאדמה, שם היא מתגלמת (צילום: עוז ריטנר); (ג)-(ד) מין של טרפן (*Promachus griseiventris*) מטיל את ביציו בתוך פקעת של קצף על הצמח גור החוף; (ה)-(ו) שני מינים לא מוגדרים של טרפני חול מהסוג *saropogon*, שמטילים את ביציהם בחול (צילום: עמיר ויינשטיין)

*Saropogon* (Asilidae): המין *Promachus griseiventris*, טרפן מהסוג *Saropogon* וטרפן חול מהסוג *stichopogon*, שנמצאים בדיונות הנודדות (Grach 2014); תמונה 26).

ערכי DAI, המדד שהוגדר כזיקה של מאסף המינים לדיונות נודדות (ראו בסעיף "מדד הזיקה של מין ומאסף של מינים לרמת הנדידה של הדיונה" בפרק "צמחים חד-שנתיים"), עבור חברות פרוקי הרגליים גבוהים בדיונות

נוודות ונמוכים עבור הדיונות המיוצבות, בדומה למה שנמצא עבור צמחים חד-שנתיים. טווח ערכי המדד רחב יותר בצמחים חד-שנתיים (0.30-0.73) מאשר בפרוקי רגליים (0.51-0.70; טבלה 7), ובהתאם ההבחנה בין רמות הייצוב של הדיונות על סמך ערכי DAI ברורה יותר בצמחים מאשר בפרוקי רגליים. ההבדל נובע ככל הנראה מהניידות של פרוקי הרגליים, המאפשרת להם לנוע בין הדיונות, ובגללה רוב המינים נוכחים בכל הדיונות אבל ברמות פעילות שונות; צמחים, לעומת זאת, הם קבועי מקום, וחלק ממיני הצמחים החד-שנתיים ימצאו רק בטיפוס אחד של דיונות בהשוואה למינים אחרים. כמו כן, היחידה הטקסונומית של פרוקי הרגליים עשירה מאוד במינים בהשוואה למספר המינים של הצמחים החד-שנתיים, בעיקר אלו שנמצאו בדיונות בכלל ובניצנים בפרט, ולכן ההשוואה בין ערכי ה-SSI וה-DAI עבור פרוקי הרגליים לעומת הצמחים החד-שנתיים אינה רלוונטית. בפועל, במקרה של דיונות החוף בישראל הצמחים החד-שנתיים יכולים לייצג טוב יותר את הזיקה של החברות לחול נודד, ובעקבות כך את רמת הייצוב של הדיונה, מאחר שטווח הערכים של מדדי ה-SSI וה-DAI רחב יותר מהטווח שהתקבל עבור פרוקי הרגליים.

קיומן של רמות ייצוב שונות של דיונות, שנקבעות בעיקר על פי אחוז כיסוי הצומח הרב-שנתי, תורם להטרוגניות הנופית ולמגוון הביולוגי של דיונות החוף. אמנם לא נמצאו הבדלים מהותיים במספר ובצפיפות של מיני פרוקי הרגליים בין רמות הייצוב השונות של הדיונות, אך נמצאו הבדלים ניכרים בהרכב החברות. מהמחקרים על דיונות בישראל עולה כי הסיבה למגוון הביולוגי הרחב, המתבטא בעשרות מיני חיפושיות ובמאות מינים של פרוקי רגליים החיים בחול, נעוצה במספר המינים הגבוה בקנה מידה מקומי, כלומר ברמת הדיונה ( $\alpha$  diversity); ובהבדל הגדול בין הדיונות באותו אזור, הנבדלות בכיסוי הצומח (שינוי מרחבי מקומי), וכן בהבדל בין דיונות באזורים שונים בארץ (שינוי במרחב גדול), שיחד מבטאים את השונות המרחבית ( $\beta$  diversity). שני מרכיבים אלו של המגוון הביולוגי,  $\alpha$  ו- $\beta$ , תורמים יחד למגוון הלאומי העשיר ( $\gamma$  diversity) של פרוקי רגליים בדיונות מישור החוף (רמות 2007; Bird et al. 2017).

יציבותן של חברות החיפושיות בדיונות השונות בשמורת חולות ניצנים במהלך 12 השנים של איסוף הנתונים מושפעת מאחוז כיסוי הצומח הרב-שנתי (= רמת ייצוב הדיונה) וממידת התאימות בזמן בין המינים (איור 23). ככל שאחוז כיסוי הצומח הרב-שנתי נמוך יותר (<20%), דיונות נודדות וחלק מהדיונות המיוצבות (למחצה) כך היציבות של החברה גבוהה יותר (ערכי מקדם ההשתנות <0.50; איור 23א). כמו כן, אי-תאימות גבוהה בזמן בין המינים (= ערכי תאימות בזמן נמוכים, <0.3) אשר משפיעה אף היא על



תמונה 27: מיני פרוקי רגליים בעלי זיקה גבוהה לדיונות נודדות ולדיונות יציבות (התמונות המסומנות ב-\* צולמו בידי עמיר ויינשטיין, שאר התמונות צולמו בידי פועה בר)



תיקן חול מצרי  
*Heterogamodes hebraica*



נתוזית  
*Cardiophorus reitteri*



פימלית החולות  
*Pimelia angulata*



עקרב-חול דק-לסת  
*Buthacus leptochelys*



פשפש החומעה  
(שם זמני. מין לא מוגדר)



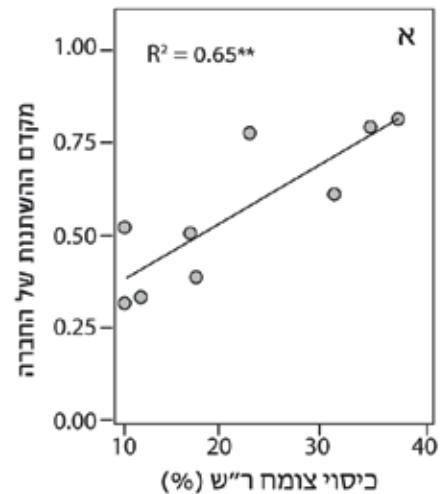
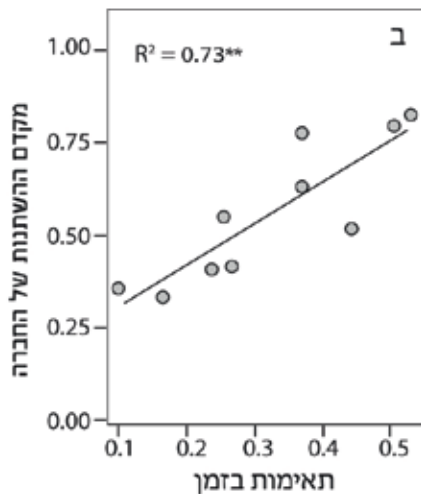
ארודית  
*Erodius dejeani*



רצה שרונית\*  
*Graphipterus sharonae*



בלאפס  
*Blaps cribrosa*



איור 23: הקשר בין מקדם ההשתנות העיתית של חברת פרוקי הרגליים ובין (א) אחוז הכיסוי הממוצע של הצומח הרב-שנתי; (ב) מידת התאימות בזמן בין אוכלוסיות מיני פרוקי הרגליים בחברה (כיסוי צומח = רמת היציבות של הדיונה; מקדם ההשתנות העיתית = מידת השונות העיתית; תאימות נמוכה = אי-תאימות גבוהה) (Bird et al. 2021)

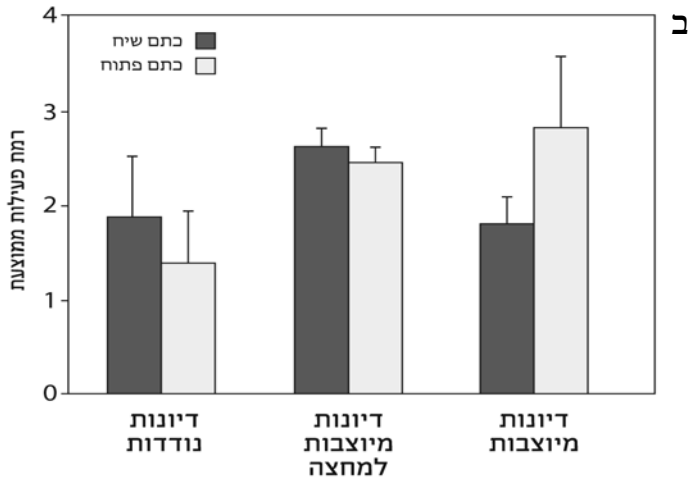
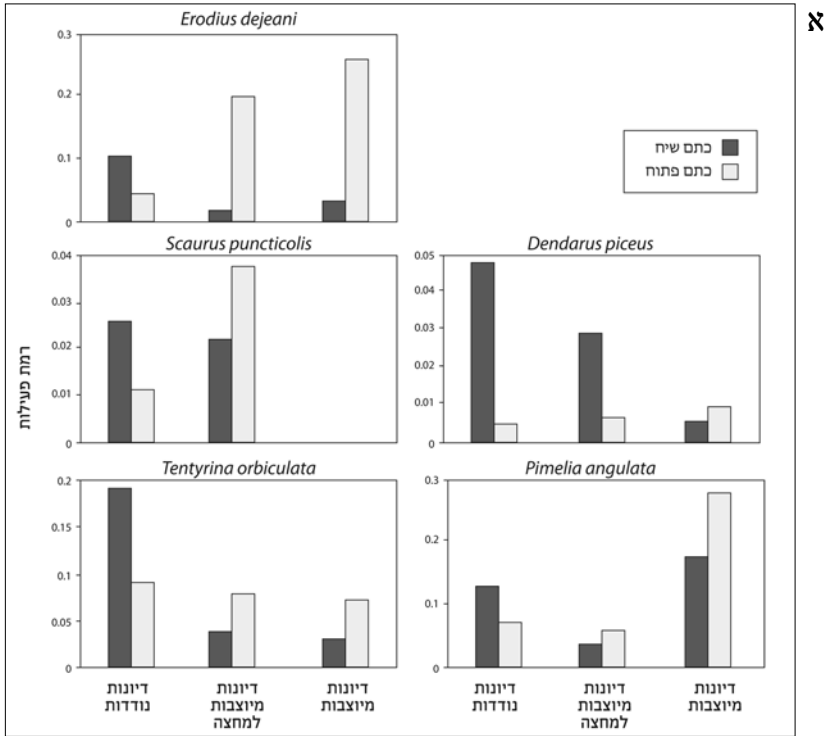


יציבותן של חברות החיפושיות בדיונות השונות (ערכי מקדם ההשתנות נמוכים ( $< 0.50$ ; איור 23): כפי שתואר לעיל, יש מינים שפעילים בתקופות שונות של השנה, וכן קיימות גילדות שונות שכל אחת מנצלת טווח משאבים אחר. מינים מסוימים נעלמים כשתנאי הסביבה משתנים, ולעומתם מינים אחרים מופיעים בהתקיים אותם תנאים משתנים. עם זאת, יש לזכור שאם השינויים הללו ייצרו תנאים הנמוכים מערכי הסף המאפשרים את קיומם של מינים מסוימים לאורך פרקי זמן ארוכים תיגרם ירידה של ממש בגודל האוכלוסיות של אותם מינים, אף עד כדי היעלמותם המלאה (Columbus 2013). ירידה במספר המינים עלולה להיות מלווה בירידה ברמת האי-תאימות, שתתבטא בירידה ביציבות החברה.

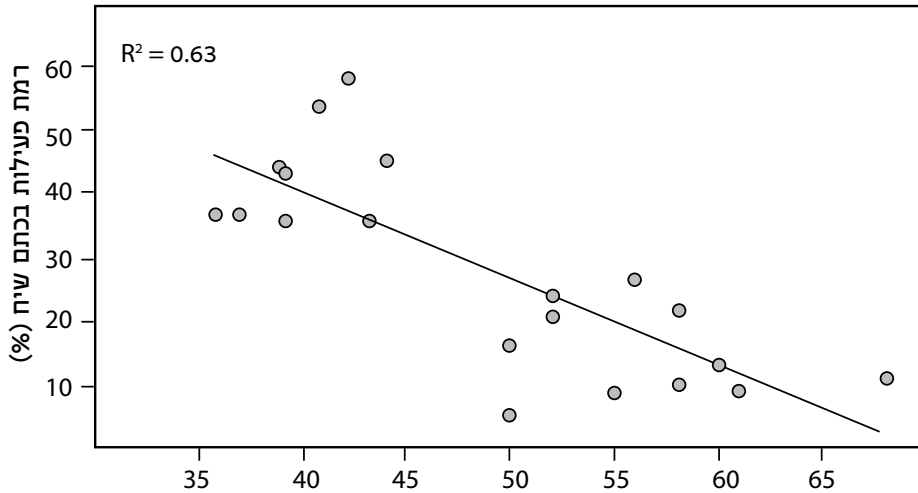
## רמת הכתם

פרוקי רגליים, בדומה לצמחים חד-שנתיים, יכולים לבטא טוב יותר שינויים סביבתיים בקנה מידה של מיקרו-בתי גידול מאשר אורגניזמים אחרים, גדולים יותר. גם במקרה הזה, כמו במקרה של הצמחים החד-שנתיים, נבדקה רמת הפעילות של מינים בודדים ושל כלל המינים בכתמים מתחת לשיח (בעיקר תחת לענה חד-זרעית) ובמקביל בכתמים הפתוחים הסמוכים לכתמי השיחים. ההתייחסות לכתמים מעשירה את הידע על הקשר בין האורגניזם לתנאי הסביבה ועל הפיזור העיתי והמרחבי שלו בדיונה. לדוגמה, רמת הפעילות של מיני חיפושיות מסוימים, כמו פימלית החולות (*Pimelia angulata syriaca*), ארודית (*Erodium dejeani*) ו-*Dendarus piceus*, כולם ממשפחת השחרוריתיים (תמונה 27), גבוהה יותר בדיונות נודדות מתחת לחופותיהם של צמחים רב-שנתיים, כמו ידיד החולות ולענה חד-זרעית, בהשוואה לכתם הפתוח, שהוא הכתם השכיח. לעומת זאת, בדיונות מיוצבות למחצה ובדיונות מיוצבות, שבהן כיסוי הצומח גבוה, ימצאו אותם מינים בכתמים הפתוחים, שהם הנדירים בדיונות הללו, בעיקר בדיונות המיוצבות (איור 24א). מגמה דומה ניכרת גם בקנה המידה של הדיונה ברמת החברה של כלל פרוקי הרגליים: בדיונות נודדות רמת הפעילות של כל החברה גבוהה יותר בכתמי השיחים, ואילו בדיונות מיוצבות רמת הפעילות מתחת לשיחים יורדת ועולה באופן משמעותי בכתמים הפתוחים (איור 24ב).

נמצא קשר שלילי בין שיעור הפעילות של כלל פרוקי הרגליים בכתמים שמתחת לשיחים לבין אחוזי כיסוי הצומח הרב-שנתי בדיונה (איור 25). התופעה של העדפת הכתם השיחי בדיונות נודדות או הכתם הפתוח בדיונות מיוצבות (איור 24) ידועה באקולוגיה כ"העדפת הכתם הנדיר" (rare microhabitat preferences). תופעה זו אופיינית למינים בעלי פוטנציאל תחרותי נמוך בחברה (Calatayud et al. 2020). פטוריני וקרפנטו (Fattorini & Carpaneto 2001) וגם ווארד וסילי (Ward & Seely 1996) מצאו



איור 24: (א) רמת הפעילות של מינים שונים בכתם פתוח (עמודות בהירות) ובכתם השיח (עמודות כהות), בדיונות ברמות יציבות שונה ("העדפת הכתם הנדיר"); (ב) רמת פעילות ממוצעת של סך כל מיני פרוקי הרגליים בכתמים שיחיים (עמודה כהה) ובכתמים פתוחים (עמודות בהירות) בכל אחד מטיפוסי הדיונות (רמות 2007)



איור 25: הקשר בין רמת הפעילות (%) של פרוקי רגליים בכתמים מתחת לשיחים לבין אחוזי כיסוי הצומח הרב-שנתי בדיונה (רמות 2007)

שמיני שחרוריות אוהבי חום (thermophile) ופעילי יום, שחיים בדיונות חוף, מווסתים את חום גופם באמצעות חלוקת הפעילות בין שני סוגי הכתמים. שלף וגרונר (Shelef & Groner 2011), שעבדו בעבדת (אזור צחיח) ובלהבים (אזור צחיח למחצה) במקביל, הראו שחיפושיות שחיות בתנאים של אקלים צחיח וכיסוי צמחי נמוך מעדיפות את כתם השיח, שהוא הכתם הנדיר יותר. באזורים הללו צפיפות השיחים נמוכה ומבנה השיחים הוא כזה שהענפים וגם העלים מבודרים, ויוצרים חופה שמאפשרת חדירה של קרני השמש. בתנאים הללו הכתם השיחי הוא בית הגידול המיטבי עבורן, מאחר שהשיח מספק צל חלקי שמאפשר לחיפושיות ליהנות מטמפרטורות חמות וקרינה נמוכה במהלך היום, ומחום במהלך הלילה. לעומת זאת, בתנאי אקלים צחיח למחצה הכיסוי וצפיפות החופה של השיחים גבוהים יותר מאשר בתנאי אקלים צחיח, ולכן החיפושיות נהנות משני סוגי הכתמים לפי תנאי מזג האוויר היומי: בכתם הפתוח הן מנצלות את חום השמש בשעות הבוקר המוקדמות ואת צל השיחים בשעות הצהריים, ובשעות הלילה הן מנצלות את החום שמתחת לשיחים. מלבד ההגנה מפני גורמים אביוטיים מגבילים, הכתמים לסוגיהם מספקים מזון שונה שכמותו יכולה להשתנות במרחב ובזמן כתלות בתנאים בכל שנה. לדוגמה, חיפושיות ממשפחת השחרוריתיים, כמו ארודית ופימלית, מעדיפות את הדיונות המיוצבות, אך אפשר למצוא גם בדיונות הנודדות בצפיפות נמוכה יותר. המינים הללו נחשבים אוכלי כול (רמות 2007; Fattorini & Carpaneto 2001), אף שבפועל הם ניזונים בעיקר מנשר צמחים (דטריבורים). סביר להניח שבדיונות הנודדות הם נעזרים בשיחים בעיקר לצורך הגנה ואולי אף כמקור מזון, אך



תמונה 28: (א) נמלת קציר חולית (צילום: עוז ריטנר); (ב-ד) מרבדים של חומעה מגוידת וחומעה עטויה בשנה גשומה, בדיונות מיוצבות שהוסר מהן הצומח הרב-שנתי באופן חלקי בשמורת חולות ניצנים, ובהם קיני נמלים של נמלת קציר חולית עם פירותיהם של שני המינים הללו (צילום: פועה בר)

בדיונות המיוצבות הם מוצאים מזון מגוון בשפע בכתמים הפתוחים, שעשירים במגוון צמחים חד-שנתיים ובכיומסה גבוהה בתקופת האביב (רמות 2007; Pollack Perry 2008). גם נמלת הקציר החולית (*Messor arenarius*), אשר ניזונה מזרעים, מראה העדפה ברורה לכתם הפתוח בדיונות המיוצבות (אבידב 1968). בתקופת האביב, בעיקר לאחר שנה גשומה, השטחים הפתוחים בדיונות המיוצבות מכוסים בשפע של מינים חד-שנתיים, ושני מיני החומעה (מגוידת ועטויה) בולטים בצבעם האדום. בשנה כזו ניתן לראות קינים רבים שסביב פתחיהם שפע של זרעי חומעה עטויה וחומעה מגוידת (תמונה 28). בשנים לא גשומות שבהן כיסוי הצומח החד-שנתי בשטחים הפתוחים דל, הנמלים אוספות זרעים מתחת לשיחים (Wilby & Shachak 2000). הכתמים השונים יכולים גם לספק מקומות קינון (Strong et al. 1984; Polis et al. 2004; Tews et al. 1997; Groner & Ayal 2001).

נראה שפרוקי הרגליים זקוקים הן לכתם הפתוח והן לזה השיחי בכל טיפוסי הדיונות, שנבדלות באחוזי הכיסוי של הצומח הרב-שנתי. מעט מאוד מהמינים ימצאו רק בכתם מסוג אחד או בדיונה מסוג אחד. המין היחיד

שנמצא בחולות ניצנים שאינו מראה העדפה לכתם הנדיר שייך לסוג בלאפס (*Blaps cribrosa*; תמונה 27). מין זה שכיח בדיונות המיוצבות ומעדיף את הכתם השיחי. זהו הגדול ביותר מבין השחרוריות שנמצאו בשטח, והיחיד שאינו בעל זיקה לבית הגידול החולי. יכולת החפירה שלו בחול אינה טובה כמו של האחרים, ולכן הוא מסתתר במחילות של מכרסמים שנמצאות תחת השיחים (אלי גרונר, מידע בע"פ). הזיקה של מין הבלפס הזה לכתם השיחי יכולה לנבוע מעצם האטרקטיביות שלו לטורפים, בשל גודלו (Groner & Ayal 2001), או מכך שמין זה אינו שייך למיני החיפושיות אוהבות החום; שתי ההשערות לא נבדקו עד כה עבור מין זה. אובוך וקריסטין (Obuch & Kristín 2004) מצאו שפרטים מהסוג *Blaps* נטרפים על ידי דורסי לילה באזורים יובשניים במזרח התיכון. בכל מקרה, *B. caribosa* מצויד במנגנון הגנה בצורת חומר דוחה (benzoquinone) שהוא מפריש כאשר הוא נמצא בסכנה (Ikan et al. 1970). לפימלית החולות, לעומת זאת, יש זיקה לבית גידול חולי, היא אוהבת חום ושכיחה גם כן בדיונות המיוצבות, אבל בכתם הפתוח. במקרה של סכנה הפימלית מסוגלת לחפור מחילה תוך שניות בודדות (עדי רמות, תצפית אישית). למרות כל האמור לעיל, הידע שלנו על המינים בעלי הזיקה לכתם הנדיר, שמשתנה עם העלייה בהתייצבות של הדיונה, מוגבל מאוד. למרות זאת, ניתן להסיק שנוכחות שני סוגי הכתמים, פתוח ושיחי, וכן מבנה השיח (גודלו וצפיפותה של החופה), מכתיבים את התפוצה המרחבית וההתנהגות של החיפושיות במהלך היממה ועונות השנה, ואת מגוון המינים הרחב (Shelef & Groner 2011).

## רמת המין

מדד הזיקה לחול נודד מחלק את מיני פרוקי הרגליים באופן ברור לשלוש קבוצות עיקריות: זיקה גבוהה לדיונות נודדות, זיקה לדיונות מיוצבות למחצה וזיקה לדיונות מיוצבות. חלק מהמינים יכולים לשמש כביו-אינדיקטורים לכל אחת מרמות הייצוב של הדיונות. לדוגמה, החיפושית שנצית (תמונה 29) נוכחת רק בדיונות נודדות עם זיקה גבוהה לכתם השיחי. מינים אחרים, כמו נתוזית (*Cardiophorus reitteri*), נווטת חולות (*Cataglyphis sabulosa*) ותיקנחול עברי (*Heterogamodes hebraica*) (תמונה 27) מעדיפים דיונות נודדות, אך אפשר למצואם בצפיפות נמוכה עד נמוכה מאוד בשאר טיפוסים הדיונות. במינים הללו מדד הזיקה לחול נודד מקבל ערך גבוה מאוד (0.92-0.85; טבלה 9). לעומת המינים הללו, מינים כמו פימלית החולות ורצה שרונית (*Graphipterus sharonae*) מאפיינים דיונות מיוצבות, ועבורם ערכי מדד הזיקה לחול נודד נמוכים מאוד (0.36 ו-0.39, בהתאמה). גם לדיונות המיוצבות למחצה יש אי אלו מינים מאפיינים, כמו עקרבחול דק לסת (*Buthacus leptochelys*; תמונה 27), שערך מדד הזיקה לחול שלו הוא 0.72.

טבלה 9: ערכי מדד הזיקה לחול נודד (SSI) עבור כמה ממיני פרוקי הרגליים ועונת השיא בפעילותם. 1 – זיקה מרבית לחול נודד (דיונה נודדת); 0 – זיקה מרבית לחול מיוצב (דיונה מיוצבת; רמות 2007)

עונת השיא של הפעילות	ערך מדד הזיקה לחול נודד (SSI)	משפחה וסדרה	מין
אביב	0.94	Anthicidae דמויי נמליים, חיפושיות	<i>Mecynotarsus bison</i>
אביב	0.92	Anthicidae דמויי נמליים, חיפושיות	<i>Amblyderus sabulosus</i>
אביב	0.92	Carabidae רצניתיים, חיפושיות	<i>Scarites striatus</i> שנצית חולות
אביב	0.86	Elateridae נתוזיתיים, חיפושיות	<i>Cardiophorus reitteri</i> נתוזית
אביב	0.85	Formicidae נמלים, דבוראים	<i>Cataglyphis sabulosa</i> נווטת חולות
אביב	0.81	Tenebrionidae שחרוריתיים, חיפושיות	<i>Eurycaulus henoni</i>
אביב	0.79	Carabidae רצניתיים, חיפושיות	<i>Cymindis andreae</i>
סתיו	0.75	Corydiidae תיק נחוליים, תיקנאים	<i>Heterogamodes hebraica</i> תיקנחול עברי
אביב	0.74	Tenebrionidae שחרוריתיים, חיפושיות	<i>Stenosis dilutipes</i>
סתיו	0.73	Tenebrionidae שחרוריתיים, חיפושיות	<i>Dendarus piceus</i>
קיץ	0.72	Buthidae בותוסיים, עקרבאים	<i>Buthacus leptochelys</i> עקרבחול דק לסת
אביב	0.39	Tenebrionidae שחרוריתיים, חיפושיות	<i>Pimelia angulata</i> פימלית החולות
חורף-אביב	0.37	Carabidae רצניתיים, חיפושיות	<i>Carabus impressus</i>

מין	משפחה וסדרה	ערך מדד הזיקה לחול נודד (SSI)	עונת השיא של הפעילות
<i>Cheirodes Asperula</i>	Tenebrionidae שחרוריתיים, חיפושיות	0.36	אביב
<i>Graphipterus sharonae</i> רצה שרונית	Carabidae רצניתיים, חיפושיות	0.36	אביב
<i>Platyderus languidus</i>	Carabidae רצניתיים, חיפושיות	0.33	חורף
<i>Calathus melanocephalus</i>	Carabidae רצניתיים, חיפושיות	0.32	חורף
<i>Orthomus longior</i>	Carabidae רצניתיים, חיפושיות	0.30	חורף-אביב
<i>Cholevinus pallidus</i>	Leiodidae חיפושיות	0.26	חורף
<i>Ocypus ophthalmicus</i>	Staphylinidae קצררפיתיים, חיפושיות	0.25	חורף

פרוקי רגליים רגישים מאוד לתנאי אקלים, ובעיקר למשקעים. משום כך פעילותם משתנה ברמה העונתית וברמה השנתית, למשל בשנת בצורת לעומת שנה רגילה (Matthews 1976). מרבית המינים שנמצאו בחולות ניצנים פעילים בתקופת האביב. נמצא קשר בין מדד הזיקה לחול נודד לבין העונה שבה פעילות המין בשיאה: מינים עם ערך גבוה עד גבוה מאוד במדד פעילים בעונות החמות, מהאביב עד הסתיו, ומאפיינים בתי גידול חוליים באזורים בעלי אקלים יבש או יבש למחצה במזרח הים התיכון, הלבנט. לעומתם, מינים עם ערך נמוך במדד הזיקה לחול נודד פעילים בעיקר בחורף, העונה הקרה, ונפוצים באזורים לחים למחצה וקרים סביב הים התיכון, באירופה ובמרכז אסיה (טבלה 9).

בירד ועמיתיה (Bird et al. 2017) הגדירו 11 מיני חיפושיות כביו-אינדיקטורים לרמות ייצוב שונות של דיונות: 4 מינים שמאפיינים דיונות נודדות, מין אחד שמאפיין דיונות נודדות ומיוצבות למחצה, 2 מינים עבור דיונות מיוצבות למחצה, 4 מינים לדיונות מיוצבות למחצה ולמיוצבות ומין אחד לדיונות מיוצבות (טבלה 10). מינים שנמצאו רק בטיפוס אחד של דיונות הם ביו-אינדיקטורים טובים עבור אותן הדיונות. קשה לומר זאת בביטחון עבור מינים שנמצאו בשני טיפוס דיונות.

טבלה 10: מיני חיפושיות שנמצאו בחולות ניצנים, עם ערך הזיקה לחול, טיפוס הדיונה המועדף, רמת ההזנה (הרמה הטروفית) שאליה הם משתייכים והתפוצה הגאוגרפית (Bird et al. 2017)

תפוצה גאוגרפית	רמת הזנה (level tropic)	ערך מדד הזיקה לחול (SSI)	סוג הדיונה המועדף	משפחה	מין
אפריקה, האיים הקנריים, ערב הסעודית, ירדן, דרום-מזרח אגן הים התיכון	טורפים	0.94	נוודת	Anthicidae דמויי נמלים	<i>Mecynotarsus bison</i>
צפון אפריקה, ערב הסעודית, חצי האי סיני, ישראל	טורפים	0.92	נוודת	Carabidae רצניתיים	<i>Scarites striatus</i> שנצית חולות
קפריסין, סוריה, ישראל	צמחוניים	0.91	נוודת	Elateridae נתוזיתיים	<i>Cardiophorus reitteri</i> נתוזית
חצי האי סיני, ישראל	מפרקים	0.77	נוודת	Tenebrionidae שחרוריתיים	<i>Scaurus puncticollis</i>
צפון אפריקה, סוריה, קפריסין, ערב הסעודית, עיראק, חצי האי סיני, ירדן, ישראל	מפרקים	0.78	נוודת ומיוצבת למחצה	Tenebrionidae שחרוריתיים	<i>Eurycaulus henoni</i>
חצי האי סיני, סוריה, לבנון, ירדן, ישראל	מפרקים	0.73	מיוצבת למחצה	Tenebrionidae שחרוריתיים	<i>Dendarus piceus</i>
לבנון, חצי האי סיני, ישראל	צמחוניים	0.49	מיוצבת למחצה	Curculionidae חדקוניתיים	<i>Achradidius ochraceus</i>



תפוצה גאוגרפית	רמת הזנה tropic) (level	ערך מדד הזיקה לחול (SSI)	סוג הדיונה המועדף	משפחה	מין
אפריקה, ערב הסעודית, איראן, עיראק, חצי האי סיני, ירדן, ישראל	מפרקים	0.48	מיוצבת למחצה ומיוצבת	Tenebrionidae שחרוריתיים	<i>Mesostena angustata</i>
ישראל (אנדמי למישור החוף)	צמחוניים	0.48	מיוצבת למחצה ומיוצבת	Scarabidae זבליתיים	<i>Brenskiella flavomicans</i>
לבנון, חצי האי סיני, ישראל	טורפים	0.39	מיוצבת למחצה ומיוצבת	Carabidae רצניתיים	<i>Carabus impressus</i> רצה סגלגלה
צפון אפריקה, חצי האי סיני, ישראל	טורפים	0.30	מיוצבת	Carabidae רצניתיים	<i>Graphipterus sharonae</i> רצה שרונית

ידוע על קיומם של 22 מיני פרוקי רגליים שתפוצתם בישראל מוגבלת לחולות מישור החוף, חלקם אנדמיים לישראל וללבנט. בין המינים הללו בולטים במספרם אלה שמשתייכים למחלקת החיפושיות, ורובם שייכים למשפחת השחרוריתיים והרצניתיים (טבלה 11). משום כך מרבית המחקרים שנערכו בעולם על פרוקי רגליים בדיונות התמקדו בחיפושיות. יש מינים ממשפחת השחרוריתיים שמאפיינים דיונות מיוצבות עם ערך נמוך במדד הזיקה לחול נודד, כמו ארודית ופימלית החולות, אך יש גם מינים עם ערך גבוה במדד הזיקה לחול נודד שמאפיינים בעיקר דיונות מיוצבות למחצה, כמו *Eurycaulus henon* ו-*Dendarus piceus*. בשני המקרים החיפושיות משתייכות לגילדות של המפרקים (ניזונים מרקבובית). לעומתם, המינים במשפחת הרצניתיים שייכים לגילדת הטורפים, אך גם במקרה הזה יש מינים עם ערך נמוך במדד הזיקה לחול נודד, כמו *Orthomus* ו-*Platyderus languidus* עם ערך גבוה, כמו שנצית חולות ו-*Mecynotarsus bison* (רמות 2007). שני המינים האחרונים מעדיפים את הדיונות הנוודות, שכיסוי הצומח בהן נמוך.

טבלה 11: בית גידול אופייני, תפוצה גאוגרפית ומדר הזיקה לחול נודד (SSI) של מיני פרוקי רגליים שתפוצתם מוגבלת לחולות מישור החוף בישראל (רמות 2007)

\* ציון רמת ייצוב הדיונה המועדפת ללא ערך SSI בגלל לכידה של פרטים מועטים בלבד

מדר זיקה לחול נודד (SSI)	תפוצה גאוגרפית	בית גידול אופייני	משפחה	מין	קבוצה
0.92	דרום-מזרח הים התיכון	יובשני, חולי	Anthicidae דמויי נמליים	<i>Amblyderus sabulosus</i>	מינים אנדמיים ללבנט עם מדר זיקה לחול נודד גבוה מ-0.5 (כיסוי צומח נמוך)
0.86	ישראל, סוריה, קפריסין	לח למחצה, חולי	Elateridae נתוזיתיים	<i>Cardiophorus reitteri</i> נתוזית	
0.73	מצרים (סיני), סוריה, לבנון, ירדן, ישראל	יובשני, חולי	Tenebrionidae שחוריתיים	<i>Dendarus piceus</i>	
0.50	ישראל, סוריה	יובשני, חולי	Tenebrionidae שחוריתיים	<i>Cabirutus rotundicollis</i>	
0.75	ישראל	יובשני, חולי	Corydiidae תיקנחוליים	<i>Heterogamodes hebraica</i> תיקנחול עברי	
0.66	ישראל, צפון אפריקה, סוריה, לבנון	יובשני, חולי	Formicidae נמליים	<i>Messor arenarius</i> נמלת קציר חולית	
0.85	ישראל, חצי האי ערב	יובשני, חולי	Formicidae נמליים	<i>Cataglyphis subulosa</i> נווטת חולות	
0.72	ישראל, מצרים (סיני), ירדן	יובשני, חולי	Buthidae בותסיים	<i>Buthacus leptochelys</i> עקרב חול דק לסת	

מדר זיקה לחול נודד (SSI)	תפוצה גאוגרפית	בית גידול אופייני	משפחה	מין	קבוצה
0.29	דרום-מזרח הים התיכון	יובשני, חולי	Anthicidae דמויי נמלים	<i>Notoxus syriacus</i>	מינים אנדמיים ללבנט עם מדר זיקה לחול נודד נמוך מ-0.5 (כיסוי צומח גבוה)
0.37	ישראל, מצרים (סיני), לבנון	לח למחצה, חולי	Carabidae רצנתיים	<i>Carabus impressus</i>	
* דיונות מיוצבות	ישראל	לח למחצה, חולי	Chrysomelidae עליתיים	<i>Chrysolina ruffoi benjaminica</i>	
0.48	ישראל, מצרים (סיני), לבנון	יובשני, חולי	Tenebrionidae שחרורתיים	<i>Pimelia angulata</i> פימלית החולות	
0.47	ישראל, ירדן, סוריה, לבנון	לח למחצה, חולי	Tenebrionidae שחרורתיים	<i>Pimelia nazarena</i>	
0.94	אפריקה, האיים הקנריים, חצי האי ערב, ירדן, דרום-מזרח הים התיכון	יובשני, חולי	Anthicidae דמויי נמלים	<i>Mecynotarsus bison</i>	מינים בעלי תפוצה רחבה עם מדר זיקה לחול נודד גבוה מ-0.5
* דיונות מיוצבות למחצה	אירופה, מזרח הים התיכון, מרכז אסיה	לח למחצה, חולי	Glaresidae	<i>Glaresis rufa</i>	
0.72	סביב הים התיכון	יובשני, חולי	Tenebrionidae שחרורתיים	<i>Ammobius rufus</i>	
0.74	סביב הים התיכון	יובשני, חולי	Tenebrionidae שחרורתיים	<i>Stenosis dilutipes</i>	
* דיונות מיוצבות	אירופה, צפון-מזרח הים התיכון	לח למחצה, חולי	Chrysomelidae עליתיים	<i>Longitarsus echii</i>	
0.26	דרום-מזרח הים התיכון, קווקז, מרכז אסיה	לח למחצה, חולי	Leiodidae	<i>Cholevinus pallidus</i>	
0.38	אירופה, סביב הים התיכון	לח למחצה, חולי	Scarabaeidae זבליתיים	<i>Brindalus porcicollis</i>	
0.25	אירופה, מזרח הים התיכון	לח למחצה, כלל-אזורי	Staphylinidae קצרחרפיתיים	<i>Ocypus ophthalmicus</i>	

## שנצית חולות ורצה שרונית

שנצית חולות היא מין אופייני מובהק לדיונות נודדות ואילו רצה שרונית היא מין אופייני לדיונות מיוצבות, ועליהן ארחיב את המידע.

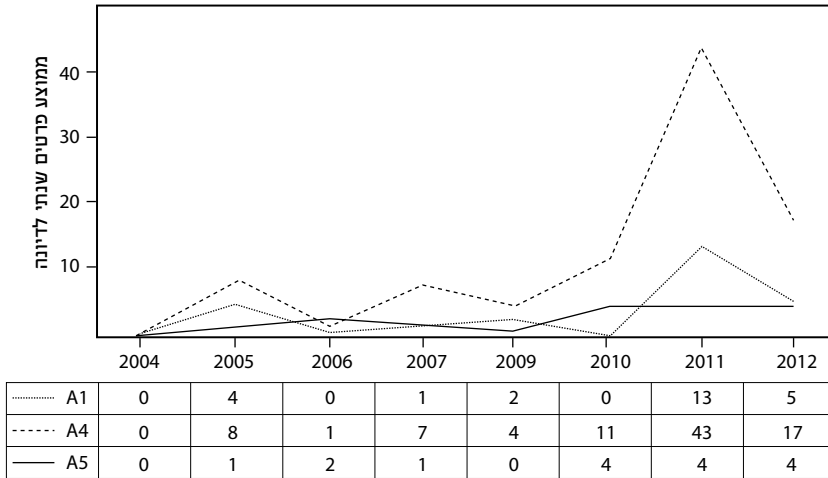
שנצית חולות (תמונה 29א) היא חיפושית ממשפחת הרצניתיים, שכל המינים הנמנים עימה טורפים. המין תואר בשנת 1825 (Balkenoh 2003), אך מאז לא נערך עליו מחקר מעמיק. היא נפוצה בצפון אפריקה, בערב הסעודית, בחצי האי סיני ובישראל. בארץ היא מוכרת מחולות מישור החוף וצפון-מערב הנגב. היא מהגדולות בחיפושיות הארץ, וגודל גופה יכול להגיע לכ-5 ס"מ. היא נקראת שנצית על שום השנץ במרכז גופה. היא מצוידת בזוג לסתות גדולות וחזקות, שבעזרתן היא יכולה לפצח גם שבלולים ומעטה גוף של חיפושיות אחרות (תמונה 29ב). הרגליים הקדמיות שטוחות ובעלות זיזים, ומותאמות להזזה ולגריפה של חול.



תמונה 29: (א) שנצית חולות (צילום: פועה בר); (ב) חלקה הקדמי של השנצית עם זוג הלסתות הגדולות שלה (צילום: עוז ריטנר)

השנצית פעילה בחודשים שבין אוקטובר לאפריל במישור החוף, ובין פברואר לאפריל בחולות צפון הנגב (עוז ריטנר, מידע בע"פ). היא פעילה בלילה ובשעות הבוקר המוקדמות: שעות הפעילות שנצפו בשבי הן 03:00-23:00, ומאוחר יותר ב-5:30 בבוקר. מתצפיות שדה עולה שב-8 בבוקר היא כבר איננה בפני השטח (מידע מחולות ניצנים שלא פורסם). היא נוהגת לחפור מחילות בחול היבש ובהן היא מוצאת מחסה בשעות היום. תפוצתה הגאוגרפית חופפת לתפוצתה של רצה שרונית, שגם היא שייכת למשפחת הרצניתיים, אבל הן אינן נמצאות על אותן דיונות: רצה שרונית תלויה בכיסוי הצומח ומצויה רק בדיונות המיוצבות, ואילו השנצית נמצאת רק בדיונות נודדות.

מספר הפרטים הממוצע של שנציות בדיונות הנודדות קטן יחסית והוא משתנה עם השנים וגם בין דיונות נודדות שונות (איור 26). יכולות להיות לכך סיבות רבות, לדוגמה כמות הגשם השנתית. 2011 הייתה שנה גשומה



איור 26: מספר פרטים ממוצע של שנצית החולות בשנים שונות  
ובדיונות נודדות שונות (ברמן 2012)

מאוד וייתכן שהדבר השפיע על כמות המזון הזמינה בדיונה עבור השנצית. ייתכן גם שפעילות הצבא באזור שבו נמצאות הדיונות הנודדות משפיעה על מספר הפרטים בדיונה. מן הסתם הנושא דורש מחקר על חיפושית מעניינת זו שהידע עליה חסר.

רצה שרונית (תמונה 27) היא מין חדש למדע, והוגדרה ב-2018 על ידי רנן ועמיתיו (Renan et al. 2018). עד אז נחשב המין שחי בחולות ניצנים כרצה מצוירת. היא ניזונה מחרקים ובעיקר מנמלים גדולות. רצה שרונית אנדמית לאזורנו ונפוצה במישור החוף, על כורכרים ודיונות מיוצבות בכיסוי צומח גבוה, מנחל אלכסנדר בצפון ועד לאזור אל-עריש בדרום. אפשר למצוא פרטים בודדים כבר במרחק 50 מ' מקו החוף, אך אוכלוסיות צפופות מצויות מזרחה יותר. בעבר הייתה נפוצה לאורך כל מישור החוף, אך כיום בעקבות הבנייה האינטנסיבית ושאר פעילויות האדם באזור היא נעדרת ממקומות רבים, כמו כפר ביל"ו, רחובות, נס ציונה, בת ים, חולון, תל אביב, רמת גן ובני ברק (Renan et al. 2018). ככל הנראה היא נעדרת גם מרצועת עזה ומצפון-מזרח מצרים.

## נמלים

בעולם ידועים כ-10,000 מינים של נמלים שמשתייכים ל-15 תת-משפחות. לנמלים יש חשיבות רבה במערכות אקולוגיות, ואחד התפקידים החשובים שלהן הוא הפצת זרעים על ידי מינים אוכלי זרעים, כמו נמלת הקציר (תמונה 28). נמלת הקציר החולית היא מין נפוץ בחולות החוף ומערב הנגב,

ובין השאר מפיצה זרעים של מינים שמוגדרים כמינים פולשים, כמו טיונית החולות, חמנית מצויה ושיטה כחלחלה (תמונה 39).

ניתן לחלק את מיני הנמלים לשתי קבוצות עיקריות מבחינת הרכב המזון: מינים אוכלי זרעים ומינים טורפים ואוכלי פגרים. בחולות מישור החוף ומערב הנגב חיים שבעה מיני נמלים המוגדרים כאוכלי זרעים וחמישה מינים המוגדרים כטורפים ואוכלי פגרים, ששייכים לסוג נווטת (*Cataglyphis*; Segev 2010). יש מינים שנמצאים בדיונות לאורך מישור החוף כולו ומערב הנגב, ויש כאלה שאופייניים לאזור מסוים לאורך המפל האקלימי הזה. כמו כן, יש מינים בעלי תפוצה רחבה שאינם מוגבלים רק לדיונות, כמו נווטת שחורה (*Cataglyphis niger*) ונמלת קציר שחורה (*Messor ebeninus*), ויש מינים שמותאמים לחול, כמו נמלת קציר חולית (*Messor arenarius*) וקוצנית חולות (*Leptothorax arenarius*); קוגלר 1989, עופר 2000; תמונה 27).

כמו שאר האורגניזמים החיים בדיונות בתנאים מגבילים לא מעטים, גם לנמלים יש התאמות התנהגותיות ופיזיולוגיות לחיים בדיונות, כמו צבע גוף שחור, התאמה לפעילות בשעות הקרות של היום, קיום שערות ארוכות "נושאות חול" (*psammopohre*) בחלקים שונים של הגוף, אשר עוזרות בהוצאת חול מהמחילות, רגליים ארוכות שתפקידן להרחיק את הגוף מפני הקרקע כשהטמפרטורות גבוהות, וכוללניות בהעדפת מזון. שגב (Segev 2010), שחקר מיני נמלים וחברות נמלים בחולות מישור החוף והנגב המערבי בקנה מידה אזורי ומקומי, מצא שעושר מיני הנמלים לאורך חולות החוף ועד חולות הנגב המערבי תלוי ברמת היצרנות הצמחית. הקשר הזה אינו ליניארי, אלא מתואר בעזרת עקום דמוי פעמון: מספר מיני הנמלים עולה עם העלייה בכמות הגשם והעלייה המקבילה ברמת היצרנות הראשונית, עד לנקודה שבה חלה ירידה במספר המינים בשל הירידה בהטרוגניות הסביבתית, שנובעת מכיסוי צומח גבוה (Tilman, 1982; Rosenzweig & Abramsky 1993; Pragai 2004). כמו כן, גורמים שקשורים בפעילות האדם, במקרה הזה רמת עיור גבוהה באזורי החוף שמלווה בקיטוע והרס של בתי הגידול האופייניים למיני נמלים חוליים, עלולים להשפיע גם הם על ירידה בעושר המינים (Segev 2010). מספר המינים הגבוה ביותר לאורך חולות החוף ומערב הנגב, 11 מינים, נמצא בחולות זיקים (שהם חלק מגוש חולות נתיב העשרה), שם כמות המשקעים השנתית הממוצעת היא 300 מ"מ (שם). חולות זיקים גובלים בחולות פתחת שלום (180 מ"מ משקעים בממוצע לשנה) ונמצאים באזור המפגש של שני חבלים פיטוגאוגרפיים, הים-תיכוני והסהרו-ערבי. מצפון לפתחת שלום נצפו בעיקר מינים ים-תיכוניים, כמו גחונית מבריקה (*Apaeogaster splendida*),

נווטת דו-גונית (*Cataglyphis nodus*) ונמלת קציר שחורה, מינים שנפוצים גם בבתי גידול שאינם חוליים. מדרום לחולות זיקים נמצאו המינים הסהרו-ערביים, כמו קוצנית חולות (*Leptothorax arenarius*), נמלת קציר חולית ונמלת קציר מצרית (*Messor aegyptiacus*), שאופייניים לבתי גידול חוליים ולקרקות לס בנגב (קוגלר 1989). אזורי מעבר בין שני חבלים ביוגאוגרפיים (ecotones) עשירים בדרך כלל במיני צמחים ובעלי חיים, בגלל ההטרוגניות המרחבית והעיתית שלהם (Kutiel et al. 1995).

הרכב מיני הנמלים בחולות מישור החוף ובחולות הנגב המערבי והערבה דומה, עובדה שמרמזת על כך שהרכב מיני הנמלים בבתי הגידול החוליים בישראל מושפע בקנה מידה אזורי מתהליכים אקולוגיים יותר מאשר מתהליכים אבולוציוניים הקשורים בבידוד והתמיינות של מינים (Segev 2010). בין המינים יש מינים שולטים – מינים טריטוריאליים המגינים בתוקפנות על אתרי הקינון או על מרחב שיחור המזון. לעומתם יש מינים שאינם שולטים, שמתקיימים בחברת הנמלים הודות לייעילותם הגבוהה במציאת משאבי מזון או לגניבת משאבי מזון מהמינים השולטים (Davidson 1998; Retana & Cerdá 2000). התחרות בין המינים תתבטא בהתנהגות השיחור של המינים בזמן ובמרחב, ובהתפשרות על איכות משאבי המזון (Schoener 1974; Retana & Cerdá 2000).

נמלת הקציר החולית שכיחה בחולות מישור החוף ובחולות מערב הנגב והערבה (עופר 2000; Segev 2010; Hill 2003). זהו מין מדברי הנפוץ בצפון אפריקה, במדבר סיני, בישראל, בסוריה ובלבנון. היא מותאמת לבתי גידול חוליים, ובצד הגחוני של ראשה יש שערות נושאות חול. היא כוללנית מבחינת העדפת מזון, אך מתמחה בעיקר באיסוף ובאכילה של זרעים ממגוון מיני צמחים. לרוב היא משחרת למזון באופן יחידני ולפעמים בקבוצות. היא בונה קינים אופקיים, קרוב יחסית לפני הקרקע, עם פתחי קן במרחקים גדולים (20 מ' ויותר). נמלה זו פעילה בטווח רחב של טמפרטורות, כולל בטמפרטורות נמוכות. בחולות משאבים שבמערב הנגב מין זה אינו נחשב למין שולט מבחינה התנהגותית בהשוואה לשני מינים דומיננטיים שקיימים באזור: לבובית שחורה (*Crematogaster inermis*) ומין מהסוג מורית (*Monomorium* sp.); עופר 2000). למרות זאת, נמלת הקציר החולית שכיחה יותר מבחינת מספר הפרטים (numerically dominant; Davidson 1998) בהשוואה למינים השולטים, שהיכולת התחרותית שלהם גבוהה משלה. כל זה מתאפשר הודות לתחרות ניצול, תחרות המתנהלת ללא אינטראקציה ישירה בין נמלת הקציר ושני המינים האחרים, כך שהמזון נצרך על ידי כל אחד מהמינים בזמנים שונים ו/או בייעילות שונה. באוכלוסיית נמלת הקציר החולית יש שונות גדולה בגודל הגוף של הפועלות (5-15 מ"מ), עובדה שמאפשרת להן לשאת לקן מגוון

רחב של זרעים בגדלים שונים, כתלות בגודל הגוף. כמו כן, התאמתה לטווח רחב של טמפרטורות, בהשוואה לשני המינים הדומיננטיים, מאפשרת לה לשחרר ביעילות גבוהה בטמפרטורות נמוכות (13-16 מעלות צלסיוס) בהשוואה לשני המינים האחרים, שפעילים בטמפרטורות של 22-23 מעלות צלסיוס. עובדות אלה מסבירות את יכולתם של שלושת המינים לחיות יחדיו במערכת של תחרות מפריעה (תחרות המאופיינת באינטראקציה ישירה בין המינים) בין המינים השולטים ותחרות של ניצול יעיל מצד נמלת הקציר (Segev & Ziv 2012; Segev et al. 2014).



## זוחלים

זוחלים (Reptilia) הם קבוצה של חולייתנים שמונה כ-11,570 מינים, שחיים במגוון אזורים אקלימיים ובתי גידול יבשתיים ומימיים (Uetz 2021). בארץ יש 97 מיני זוחלים (Meiri et al. 2019). הם שייכים לארבע סדרות, ושתי הסדרות הגדולות הן סדרת הקשקשאים, שבה נכללים לטאות ונחשים, וסדרת הצבים. המאפיינים העיקריים של הזוחלים הם קשקשים עשויי קרטין המכסים את גופם, והיותם פויקילותרמיים (מה שמכונה בשפה העממית במונח השגוי "בעלי דם קר"), כלומר הם מווסתים את חום גופם באמצעות שינויים בהתנהגות שלהם במהלך היממה והעונות.

מיני הזוחלים שחיים בחולות נודדים פיתחו התאמות לגורמים המגבילים האופייניים לדיונות חול (העדר מים זמינים, טמפרטורות גבוהות בשכבה העליונה של החול ותשתית לא יציבה של חול נודד). העדר בלוטות זיעה, ניצול נוזלים מהמזון, הפחתת נפח המים בשתן והימנעות מהלחחה הם תכונות שעוזרות לזוחלים להתמודד עם מגבלת המים הזמינים. הקרטין שמרכיב את הקשקשים מכסים את גופם עשוי מחלבונים בלתי מסיסים ועמידים לטמפרטורות גבוהות. הימנעות מפעילות בשעות החמות, הסתתרות בתוך מחילות או קבירה חלקית בחול, הגבהת הגוף מעל החול ופעילות בצל הם מאפיינים התנהגותיים שעוזרים להם להתמודד עם הטמפרטורות הגבוהות של האוויר ופני הקרקע. התחפרות בחול והתאמות לנשימה בתוכו, תנועה לוליינית על החול (בחלק ממיני הנחשים; תמונה 30) והגדלת שטח הפנים של הגפיים והגחון למניעת בזבוז אנרגיה בזמן התנועה עוזרים להם לנוע בחול הלא יציב והנודד.



תמונה 30: כף רגל של שנונית חולות ונחש חולות מתחפר בתוך הקרקע (צילום: בועז שחם)

כמו צמחים ובעלי חיים אחרים שחיים על חולות, גם הזוחלים החיים בדיונות נחלקים לשתי קבוצות עיקריות: מינים בעלי זיקה גבוהה לחול נודד, שמותאמים לבית הגידול החולי (psammophiles) ומינים סתגלניים (generalists species). כמו כן, יש מינים שחולות מישור החוף הם גבול תפוצתם הצפוני ביותר (כמו מטבעון מדברי, *Spalerosophis diadema*; תמונה 31) ויש גם מינים נדירים (כמו נחש כיפה; תמונה 31). במישור החוף יש רק מין אנדמי אחד, הלטאה שנונית השפלה (*Acanthodactylus schreiberi*; תמונה 32). הגדרתה הטקסונומית שנויה במחלוקת, אך ברור שהיא לכל הפחות תת-מין אנדמי לקרקעות חוליות ולכורכרים של מישור החוף, מרצועת עזה ועד חופי דרום לבנון.

דגם התפוצה של מיני הזוחלים בעלי זיקה לבית גידול חולי בדיונות החוף מעניין בהשוואה לדגם התפוצה באזורים חוליים אחרים בישראל. בחולות מערב הנגב ידועים 13 מינים בעלי זיקה גבוהה לחולות, רובם ממוצא סהרי, ושבעה מהם נמצאים בדיונות מישור החוף. זהו דגם תפוצה המצביע על כך שהמינים הללו "נדדו" עם השנים בעקבות נדידת החול, ממקורו בשפך הנילוס בדרום-מערב צפונה לאורך מישור החוף של סיני ושל ישראל. נוסף על המינים הללו, שני מינים נוספים בעלי זיקה לבתי גידול מדבריים (לאו דווקא חולות) מצויים גם במישור החוף, אבל במקרה הזה רק בבתי גידול חוליים: ישימונית מצויה (*Stenodactylus sthenodactylus*) ומטבעון מדברי (תמונה 31). מין נוסף שאינו מוגבל לבתי גידול חוליים, אך משגשג בהם במיוחד, הוא ארבע-קו מובהק (*Psammophis schokari*; תמונה 31). ככל שעולים צפונה לאורך מישור החוף, מספר המינים החוליים או המדבריים הולך וקטן ומשקלם של המינים הסתגלניים בתוך מאסף מיני הזוחלים עולה. גבול התפוצה הצפוני של חלק מהמינים הללו היה בעבר נחל הירקון, וכיום בשל הפיתוח המואץ באזור זה נדד הגבול אל מדרום לגוש דן, אל השרידים של חולות חולון וראשון לציון. זהו גבול התפוצה הצפוני של המינים שנונית חולות (*Lytrothynchus*; תמונה 32), נחש חולות (*Acanthodactylus scutellatus*; תמונה 32), מטבעון מדברי (תמונה 31) וכוח אפור (*Varanus griseus*; תמונה 32). החלק הצפוני של חולות ניצנים (סמוך לדרום אשדוד) הוא גבול התפוצה הצפוני של המינים נחש כיפה ומדברית פסים (*Mesalina olivieri*), וחולות נתיב העשרה הם גבול התפוצה הצפוני של המין שנונית ארוכת כף (*Acanthodactylus aegyptius*; תמונה 32). (ובן-דוד 2019).

לאורך מישור החוף נמצאו 37 מיני זוחלים יבשתיים (פרלברג ועמיתים 2006; בועז שחם, מידע בע"פ). בחולות ניצנים נמצאו 23 מיני זוחלים



נחש כיפה  
*Macroprotodon cucullatus*



מטבעון מדברי  
*Spalerosophis diadema*



נחש חולות  
*Lytorhynchus diadema*



ארבע-קו מובהק  
*Psammophis schokari*



ישימונית מצויה  
*Stenodactylus sthenodactylus*



נחשית חולות  
*Sphenops sepsoides*



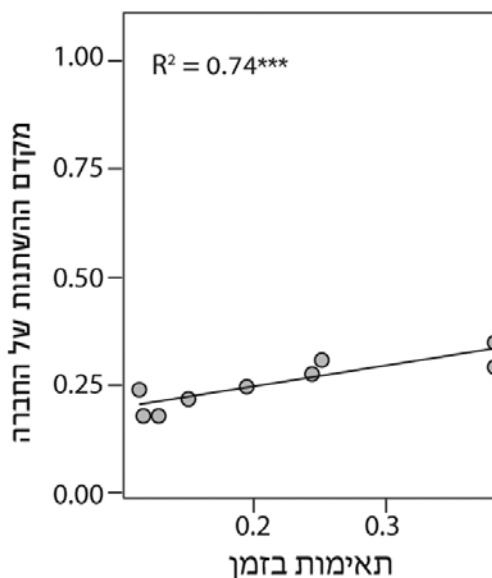
נחשית עינונית  
*Chalcides ocellatus*

תמונה 31: מיני זוחלים בעלי תפוצה מדברית שנמצאים בדיונות של מישור החוף: מטבעון מדברי, נחש כיפה, ארבע-קו מובהק, נחש חולות, נחשית חולות וישימונית מצויה; מין סתגלן: נחשית עינונית (צילום: בועז שחם)

יבשתיים בכל סוגי הדיונות: 12 מיני לטאות, 10 מיני נחשים ומין אחד של צב. כשליש מסך כל המינים הם בעלי תפוצה מדברית והשאר מוגדרים כמינים סתגלנים, שנפוצים במגוון רחב של בתי גידול (טבלה 12). שיעור המינים המדבריים הגבוה ביותר נמצא בדיונות הנודדות, והוא הולך וקטן עם העלייה בייצוב הדיונות (Shacham 2010).

שישה מתוך 23 המינים שנמצאו בחולות ניצנים שכיחים מאוד: המינים המדבריים נחושית חולות (*Chalcides sepsoides*), ישימונית מצויה, שנונית חולות ונחש חולות (תמונה 31, 32, טבלה 13), ושני מינים סתגלניים: נחושית עינונית (*Chalcides ocellatus*; תמונה 31) ושנונית השפלה. שנונית חולות נפוצה בעיקר בדיונות נודדות ומיוצבות למחצה, ואילו תת-המין הסורי של שנונית השפלה, נחושית עינונית ונחש חולות שכיחים יותר בדיונות מיוצבות למחצה ובדיונות מיוצבות. שני מינים, נחושית חולות וישימונית מצויה, נפוצים באופן דומה בכל רמות הייצוב של הדיונות (Shacham 2010). בחולות מישור החוף נמצאו 14 מינים בדיונות נודדות ו-23 מינים בדיונות מיוצבות למחצה ומיוצבות, וחלק מהם נמצאו גם בדיונות הנודדות.

מניתוח הנתונים שנאספו במשך השנים עולה כי חברת הזוחלים (הרכב ומספר מינים) אינה מושפעת מאחוז כיסוי הצומח בדיונות, בהשוואה לקבוצות האורגניזמים השונות שנבדקו (צמחים חד-שנתיים, פרוקי רגליים ומכרסמים). יציבותן של חברות הזוחלים מושפעת מאי-התאימות בזמן בין המינים (איור 27). רוב מיני הזוחלים הם סתגלנים, אך ייתכן שלכל מין או למינים מסוימים יש נישה שאינה תלויה בסוג הדיונה.



איור 27: הקשר בין מקדם ההשתנות העיתית של חברת הזוחלים למידת התאימות בזמן בין אוכלוסיות מיני הזוחלים (מקדם ההשתנות העיתית = מידת השונות העיתית; תאימות נמוכה = אי-תאימות גבוהה) (Bird et al. 2021)

טבלה 12: מיני הזוחלים שנמצאו בשמורת חולות ניצנים ושיעור שכיחותם (אחוז התצפיות שבהן נוכח המין מתוך כלל התצפיות שנעשו בדיונות באותה רמת ייצוב) בכל אחת מרמות הייצוב של הדיונות: נודדות, מיוצבות למחצה ומיוצבות (Shacham 2010)

שם עברי	שם מדעי	תפוצה	שכיחות בדיונות נודדות (%)	שכיחות בדיונות מיוצבות למחצה (%)	שכיחות בדיונות מיוצבות (%)
נחושית חולות	<i>Chalcides sepsoides</i>	מדברי	91	96	100
ישימונית מצויה	<i>Stenodactylus sthenodactylus</i>	מדברי	94	98	93
נחושית עינונית	<i>Chalcides ocellatus</i>	סתגלן	30	80	80
שנונית השפלה תת-מין סורי	<i>Acanthodactylus schreiberi syriacus</i>	סתגלן	15	73	95
שנונית חולות	<i>Acanthodactylus scutellatus</i>	מדברי	97	88	7
נחש חולות	<i>Lytorhynchus diadema</i>	מדברי	42	76	63
נחש כיפה	<i>Macroprotodon cucullatus</i>	מדברי	24	41	39
מטבעון מדברי	<i>Spalerosophis diadema</i>	מדברי	12	39	41
נחשיל מצוי	<i>Xerotyphlops vermicularis</i>	סתגלן	9	37	37
ארבע-קו מובהק	<i>Psammophis schokari</i>	מדברי	12	27	20
חומט פסים	<i>Heremites vittata</i>	סתגלן	0	8	37

שם עברי	שם מדעי	תפוצה	שכיחות בדיונות נודדות (%)	שכיחות בדיונות מיוצבות למחצה (%)	שכיחות בדיונות מיוצבות (%)
צב יבשה מצוי	<i>Testudo graeca</i>	סתגלן	3	12	15
צפע מצוי	<i>Daboia palaestinae</i>	סתגלן	0	10	20
חומט גמר	<i>Ablepharus rueppellii</i>	סתגלן	0	8	15
זיקית	<i>Chamaeleo chamaeleon</i>	סתגלן	12	4	10
חנק	<i>Eryx jaculus</i>	סתגלן	0	2	17
תלום-קשקשים מצוי	<i>Malpolon insignitus</i>	סתגלן	0	2	17
זעמן שחור	<i>Dolichophis jugularis</i>	סתגלן	0	4	5
שממית עצים	<i>Mediodactylus kotschy</i>	סתגלן	0	4	5
מדברית פסים	<i>Mesalina olivieri</i>	מדברי	3	4	0
קמטן	<i>Pseudopus apodus</i>	סתגלן	0	2	5
זעמן זיתני	<i>Platyceps collaris</i>	סתגלן	0	0	2
כוח אפור	<i>Varanus griseus</i>	מדברי	0	2	0

טבלה 13: תפוצה, מזון עיקרי, זמני פעילות, אורך, מצב שימור ופרטים אחרים עבור מיני זוחלים בעלי זיקה לחולות החשובים לשמירת הטבע

מין	תפוצה בארץ	תפוצה בחולות החוף	מזון עיקרי	זמני פעילות	אורך מרבי (ס"מ)	מצב שימור	תכונות אחרות
נחושית חולות	חולות החוף, הנגב, הערבה	מחוף הבונים עד חולות ניצנים	חרקים	לילה	17	NT Near Threatened בסיכון נמוך	פסמופיל אובליגטורי, חי בדרך כלל מתחת לפני החול
ישימונית מצויה	חולות החוף, נגב, מדבר יהודה, בקעת הירדן	לאורך כל החוף	חרקים	לילה	10	LC Least Concern לא בסיכון	פסמופיל רק בחולות החוף
שנונית השפלה	חולות החוף	מחוף אכזיב עד גבול רצועת עזה	חרקים	יום	29	CR Critically Endangered בסכנת הכחדה חמורה	אנדמי (חולות החוף, צפון סיני, דרום לבנון)
שנונית חולות	חולות החוף, מערב הנגב	מחולות ראשון לציון ודרומה	חרקים	יום	21	NT Near Threatened בסיכון נמוך	פסמופיל אובליגטורי
נחש חולות	חולות החוף, הנגב, הערבה	מחולות ראשון לציון ודרומה	לטאות	לילה	50	NT Near Threatened בסיכון נמוך	פסמופיל אובליגטורי
נחש כיפה	חולות החוף, נגב מערבי	מחולות אשדוד עד גבול רצועת עזה	יונקים, קטנים, לטאות	לילה	55	LC Least Concern לא בסיכון	נדיר. אנדמי לאגן הים התיכון
מטבעון מדבר	חולות חוף, נגב, מדבר יהודה	מחולות ראשון לציון ודרומה	מכרסמים	פעיל לילה בקיץ ופעיל יום בחורף	150	LC Least Concern לא בסיכון	חולות החוף הם גבול תחום התפוצה הצפוני שלו. פסמופיל רק בחולות החוף
כוח אפור	חולות חוף, נגב, ערבה, כיכר ים המלח	חולות ראשל"צ, חולות פלמחים, חולות ניצנים	מכרסמים, חלזונות, חרקים, צבים, לטאות	יום	150	NT Near Threatened בסיכון נמוך	הלטאה היחידה בישראל השוקעת בתרדמת חורף

## לטאות אופייניות לדיונות חוף בישראל

שנונית חולות ושנונית השפלה הן שתי לטאות אופייניות לחולות החוף, ותפוצתן ויחסי הגומלין ביניהן מעניינים בקנה מידה אזורי ובקנה מידה מקומי. תת-המין הסורי של שנונית השפלה אנדמי לאזורנו, ומצוי בחבל עזה ולאורך החוף עד לבנון. שנונית החולות נפוצה בחולות צפון אפריקה, בערב הסעודית ובישראל.

בגוש החולות שמצפון לתל אביב תימצא רק שנונית השפלה. זוהי הלטאה היחידה באזור זה שחיה בדיונות, והיא מופיעה בדיונות ברמות יישוב שונות: נודדות, מיוצבות למחצה ומיוצבות. רמת הפעילות שלה ואסטרטגיית השיחור למזון הן תוצאה של שילוב שני גורמים: כמות המזון (בעיקר פרוקי רגליים למיניהם; טבלה 13), שהולכת וגדלה עם העלייה בכיסי הצומח, וסכנת הטריפה, שגם היא עולה עם העלייה בכמות המזון. רנן (Renan 2010) ורנן ובוסקילה (Renan & Bouskila 2010) מצאו שבדיונות הנודדות, שבהן כמות המזון קטנה ולכן מספר הטורפים קטן, רמת הפעילות של שנונית השפלה בשטחים הפתוחים היא הגבוהה ביותר, ובהם היא משחרת לטרף בצורה פעילה. בדיונות המיוצבות למחצה, שבהן מצוי מזון רב ובעקבות כך מספר הטורפים גדול יחסית, רמת הפעילות יורדת בצורה חדה. מאחר שהמזון מצוי בשפע יחסי, היא נוטה יותר לשחרר למזון מהמארב כדי להימנע מטריפה. בדיונות המיוצבות רמת הפעילות של שנונית השפלה דומה לזו שבדיונות המיוצבות למחצה, ומאחר שכמות המזון גדולה מאוד היא חוזרת שוב לשיחור פעיל בכתמים הפתוחים שבין השיחים, לפרקי זמן קצרים.

בחולות ניצנים חיים שני מיני השנוניות: שנונית השפלה נפוצה בעיקר בדיונות המיוצבות, ואילו שנונית חולות, מין עם זיקה גבוהה לחולות נודדים (פסמופיל אובליגטורי), נפוצה בעיקר בדיונות הנודדות. בשנים שבהן תנאי האקלים ממוצעים, כשהמזון מצוי בשפע יחסי, ניתן למצוא את שני מיני השנונית יחד באותה דיונה בשכיחות שונות, כשהם חולקים את המשאבים באופן שונה. אולם בשנות בצורת, כשהמזון מוגבל ונמצא בחסר, יש לשנונית החולות יתרון על שנונית השפלה בשל התאמתה ליובש, ולכן האחרונה תימצא בדיונות המיוצבות ואילו שנונית החולות בדיונות המיוצבות למחצה והנודדות (אביטל 1981). מכאן שבחולות מישור החוף הדרומי שני מיני השנונית הם סמנים טובים לכמות המזון הקיימת, ומן הסתם לרמת יציבות הדיונה: שנונית חולות אופיינית לחולות נודדים, וכשאלה מתכסים בצומח ומתייצבים מחליפה אותה שנונית השפלה בדיונות המיוצבות (Shacham 2010).

מיני לטאות, כמו בעלי חיים רבים, מבליים זמן רב בחיפוש אחר מזון. פעילות זו צורכת אנרגיה וחושפת אותם לטורפיהם. הצורך ביעול התשומות האנרגטיות (השקעה מינימלית בחיפוש מזון לצד רווח אנרגטי גדול שמופק



מהמזון) תוך הקטנת סיכון החשיפה לטורפים היה מניע אבולוציוני לפיתוח דפוסי התנהגויות שונים, צבעי הסוואה, בחירת בתי גידול מתאימים ועוד (Lima 1998). בעל החיים צריך לאזן בין רמת הפעילות שלו בשיחור המזון, אופן השיחור ובחירת בית הגידול הטוב ביותר, כדי להגדיל את סיכויי ההישרדות שלו (Werner et al. 1990; Cooper & Whiting 1999; Hawlena 2009), ובה בעת לדעת כיצד להתחמק מהטורף שלו או להקטין את החשיפה אליו (Zahavi & Zahavi 1999, Hawlena 2009).

רנן (Renan 2010) בחנה את התנהגות השיחור למול סיכון הטריפה של שנונית השפלה בחולות קיסריה ובחולות ניצנים. היא מצאה שרמת הפעילות וזמני השהייה שלה בשטחים הפתוחים בדיונות הנודדות גבוהים באופן מובהק מרמת הפעילות ומזמני השהייה בכתמים הפתוחים בדיונות המיוצבות למחצה, ובייחוד מרמת הפעילות וזמני השהייה בדיונות המיוצבות. זמינות החרקים שהשנונית ניזונה מהם קטנה הרבה יותר בדיונות הנודדות בהשוואה לדיונות המיוצבות יותר (רנן 2007; רמות 2007), לכן משך החיפוש אחר המזון ארוך יותר (Reichmann 1998). בדיונות הנודדות, שבהן כיסוי הצומח נמוך וזמינות המזון נמוכה, סיכון הטריפה נמוך מאשר בדיונות המיוצבות, שבהן כיסוי הצומח גבוה והמזון מצוי בשפע (Boochnik 2001). לכן, בדיונות הנודדות בקיסריה שנונית השפלה פעילה יותר בשטח הפתוח, שם היא אורבת לטרף שלה ומחכה ללכוד אותו בעודה בפתח המחילה או מתחת לשיח. לעומת זאת, בדיונות המיוצבות משך הפעילות בשטח הפתוח קצר יותר והשנונית טורפת את מזונה תוך כדי תנועה. בחולות ניצנים, שבהם שנונית החולות שכיחה מאוד בדיונות הנודדות, תעדיף שנונית השפלה את הדיונות המיוצבות למחצה והמיוצבות – שפע של מזון ותחרות אפסית שמפצה על הסיכון הגבוה לטריפה. כמו כן, רמת הפעילות שלה בניצנים גבוהה מזו שבחולות קיסריה – ייתכן משום שבשני האתרים הרכב שונה של פרוקי רגליים, ובהם החרקים (רנן 2007), או בשל הבדלים בשפעתם. פרטים צעירים של שנונית השפלה פעילים יותר מפרטים מבוגרים ומבלים זמן רב יותר בשטח הפתוח באופן מובהק, אך התנהגות השיחור שלהם אינה שונה מזו של המבוגרים. בעבודה של שחם (Shacham 2010) נמצאה עדות לפשרה (trade-off) הקיימת אצל נחושית החולות בין סיכון טריפה לבין הצלחת השיחור לטרף כתלות במאפייני בתי גידול שונים בחולות. התדירות של שבירת הזנב או חידושו באוכלוסיית הנחושית היא מדד לסיכון הטריפה. הנתונים הראו שככל שהנוף חשוף יותר (חולות נודדים) שיעור פציעות הזנב יותר גבוה יותר במין זה, קרי הסכנה של מפגש עם טורף גבוהה יותר; בה בעת, ככל שהנוף חשוף יותר המצב הגופני של הנחושיות טוב יותר (לפי חישוב של body mass index). כלומר, ניכרת כאן נטילת סיכון גבוה יותר בתמורה לפוטנציאל

גדול יותר של צבירת מסת גוף, ככל הנראה על רקע הפחתה של תחרות תוך-מינית על המזון.

בחולות דרום מישור החוף נותרו אוכלוסיות קטנות מאוד של הלטאה כוח אפור, אחת הגדולות והמרשימות בלטאות ישראל, הנחשבת טורף-על במערכת האקולוגית של החולות. זו לטאה פעילה בשעות היום וחובבת חום, ולכן פעילותה מוגבלת לחודשי הקיץ. הנראות שלה בשטח נמוכה, אך עקבותיה ניכרים מאוד. מין זה נכנס לרשימת המינים האדומים בישראל.

בסקרים שנערכו בשנים האחרונות (שחם ובן-דוד 2019; בן-דוד ועמיתים 2020) להערכת השכיחות (מספר הפרטים) של המין בחולות דרום מישור החוף נמצא קשר מובהק בין נוכחות הכוח האפור ובין פעילות רכבי שטח, רמת כיסוי הצומח ושטח ה"אי" החולי. מספר הפרטים הגבוה ביותר של כוח אפור נמצא בחולות של מטווח 24 (חולות ראשון לציון) ובשמורת חולות פלמחים, שניהם שטחים בשימוש צה"ל שבהם חסומה או מוגבלת הגישה לתנועת אזרחים (רגלית או רכובה). לא ברור מה היה גבול התפוצה הצפוני של הכוח האפור בארץ בעבר, אך ידוע שעד שנות ה-80 של המאה ה-20 התקיימה אוכלוסייה של הכוח האפור בחולות חולון (Stanner & Mendelsohn 1987), ומאז היא נכחדה. כיום גבול התפוצה הצפוני של המין בחולות מישור החוף הוא חולות ראשון לציון.



תמונה 32: למעלה מימין: שנונית חולות; משמאל: שנונית השפלה (צילום: אביעד בר); למטה: כוח אפור (צילום מימין: בעוז שחם, צילום משמאל: אביעד בר)

בכל אחת מקבוצות האורגניזמים שנבדקו בחולות מישור החוף ובחולות מערב הנגב ניכר כי כאשר החולות עוברים תהליך של התייצבות, מינים סתגלנים (גנרליסטים) מחליפים בהדרגה את המינים האופייניים לחולות. בזוחלים, לדוגמה, חלה ירידה בשכיחות מיני הנחשים החוליים או המדבריים, כגון נחש חולות ומטבעון מדבר, ועלייה בנוכחות מינים סתגלנים, כגון חנק ועין חתול חברבר. למעשה, חברות הזוחלים של החלקים הצפוניים של חולות החוף, דוגמת חולות קיסריה, מספקות תחזית למה שעשוי לקרות לחברות הזוחלים של דרום מישור החוף אם תהליך התייצבות החולות ימשיך ויגבר לאורך זמן (שחם 2019).

## יונקים קטנים: מכרסמים

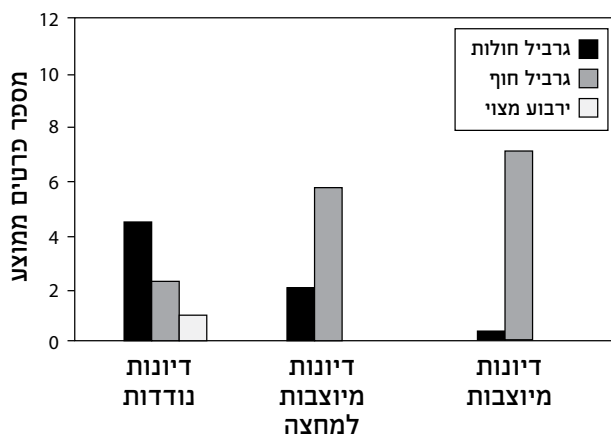
עושר המינים של מכרסמים (Rodentia) בדיונות החוף מצומצם למדי בהשוואה לצמחים, וכמוכן בהשוואה למספר המינים של פרוקי רגליים, ומסתכם בארבעה מינים עיקריים (תמונה 33): (א) גרביל החוף תת-מין אלנבי (*Gerbillus* הנפוץ מתוניסיה ועד ישראל (Zahavi & Wahrman 1957; Harrison), תת-מין אנדמי לישראל שהתפתח מגרביל החוף, (Osborn & Helmy 1980; 1972). בארץ הוא נפוץ בעיקר על דיונות מיוצבות למחצה ומיוצבות לאורך מישור החוף, מחולות קיסריה ועד חולות ניצנים, ובחולות הנגב המערבי; (ב) גרביל חולות (*Gerbillus pyramidum*), הנפוץ לאורך החופים הצפוניים של צפון אפריקה, סיני וישראל (Harrison 1972). בארץ נפוץ על דיונות נודדות מדרום לתל אביב ובחולות הנגב (Mendelssohn & Yom-Tov 1999). ישראל היא גבול התפוצה הצפונית של מין זה; (ג) מריון חולות (*Meriones sacramenti*), מין אנדמי לאזור החוף של צפון סיני (מצרים) ולישראל, והיונק היחיד שאנדמי לישראל (Zahavi & Wahrman 1957). בחולות החוף תפוצתו מוגבלת לדיונות שמדרום



תמונה 33: ארבעת מיני המכרסמים הנפוצים בדיונות החוף בישראל.  
א. גרביל החולות, ב. ירבוע מצוי, תת-מין חולות, ג. גרביל החוף  
ד. מריון החולות (צילום: אורי פארו)

לתל אביב. הוא גדול בהשוואה למינים שהוזכרו לעיל, ומשקלו הממוצע מגיע לכדי 120 ג'; וירבוע מצוי תת-מין החולות (*Jaculus jaculus schlueteri*), נמצא היום רק בחולות ניצנים (Yom-Tov 1991), אך בעבר היה מצוי עד חולות תל אביב (פרלברג ועמיתים 2006). כל המינים פרט למריון החולות מוגדרים כמינים פגיעים (Vulnerable, VU) שקיימת סכנה לעתידם באזורנו (דולב ופרבולוצקי 2002).

ירבוע מצוי תת-מין החולות שוכן רק בדיונות נודדות. שני מיני הגרבילים מופיעים בכל הדיונות, נודדות, מיוצבות למחצה ומיוצבות, בשכיחות שונות: גרביל החולות מצוי בשכיחות גבוהה בדיונות הנודדות, ואילו גרביל החוף תת-מין אלנבי שכיח מאוד בדיונות המיוצבות. שני המינים הללו נמצאים גם בדיונות המיוצבות למחצה, ושם אוכלוסיית גרביל החוף גדולה מאוכלוסיית גרביל החולות (איור 28). במצב זה שני המינים חולקים את מרחב השיחור ואת זמן השיחור, בשונה מהמצב שבו כל אחד מהמינים נמצא על סוג דיונה שונה (Ziv et al. 1993; Wasserberg et al. 2006), כדי להימנע מתחרות. העדפת הכתם הנדיר קיימת אצל גרביל החולות, בדיונות הנודדות הוא מעדיף את הכתם השיחי ובדיונות המיוצבות למחצה והמיוצבות הוא מעדיף את השטח הפתוח. לעומת זאת, גרביל החוף מחלק את הזמן באופן שווה בין הכתם הפתוח לבין הכתם השיחי (עמוס בוסקילה, מידע בע"פ). שני מיני הגרבילים, חולות וחוף, מותאמים להליכה על החול: כפות הרגליים שלהם מכוסות בשיער קשה כדי להגדיל את שטח המגע עם החול. שניהם פעילי לילה. גרביל החולות שוקל כ-40 ג' והוא גדול כמעט פי 2 מגרביל החוף, ששוקל כ-25 ג' (Yom-Tov 1991).



איור 28: זיקתם של שלושה מיני מכרסמים שכיחים לדיונות ברמות ייצוב שונות (נודדות, מיוצבות למחצה ומיוצבות; עמוס בוסקילה, מידע בע"פ)

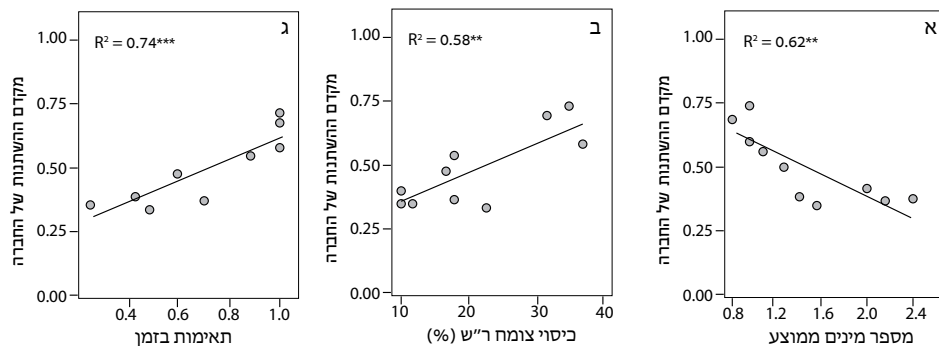
נוכחותם של שני מיני הגרבילים, גרביל חולות וגרביל החוף, בדיונות המיוצבות למחצה עוררה שאלות רבות, כמו מהו בית הגידול הראשוני המועדף על כל אחד מהמינים וכיצד שניהם חיים יחד באותו בית גידול אף שאחד גדול בממדיו מהשני. התשובות לשאלות הללו התפרסמו בכמה מאמרים עוקבים, ובכל אחד מהם הוצע מנגנון אחר או מתוחכם יותר. יום-טוב (Yom-Tov 1991) בדק את גודל הגולגולת ואורך השיניים בלסת העליונה של פרטים רבים של שני המינים שנמצאו באוספים של המוזיאונים באוניברסיטה העברית ובאוניברסיטת תל אביב. הוא הסיק ששני המינים הללו ניזונים ממזונות שונים: גרביל החולות, הגדול יותר, ניזון מצמחים, ואילו גרביל החוף – מזרעים. ב-1993 התפרסמו שני מאמרים (Kotler et al. 1993; Ziv et al. 1993) שמתבססים על ניסויים מבוקרים שנעשו בחולות המערביים של הנגב, ועל פיהם שני המינים מעדיפים את בית הגידול של הדיונות המיוצבות למחצה, אך כאשר הם נוכחים יחד באותו בית הגידול הם משחרים למזון בשעות שונות של הלילה. גרביל החולות, הגדול מהשניים, משחר לזרעים בשעות המוקדמות של הלילה, כאשר הוא נהנה מכמויות גדולות וזמינות יחסית של זרעים תוך חיפוש אינטנסיבי אחר מאגרי הזרעים. לעומתו גרביל החוף תת-מין אלנבי משחר לזרעים בשעות המאוחרות של הלילה, כאשר נותרות כמויות קטנות של זרעים, אולם יעילותו במציאת הזרעים גדולה מזו של גרביל החולות והיא מוסברת בגודלו הקטן ובקצב חילוף החומרים שלו. ההבדל בין שני המינים הוא בזמן ההשקעה בחיפוש המזון לעומת הרווח האנרגטי: ההשקעה האנרגטית של גרביל החוף בחיפוש ובליקוט הזרעים קטנה מזו של גרביל החולות בזכות חוש הריח המפותח שלו, שמאפשר לו לאתר זרעים שקבורים בחול. הכמות והגודל של הזרעים משתנים על בסיס יומי בשל עוצמת הרוח וניידות החול, ובהתאם לכך זרעים נקברים ונחשפים. כמו כן הם נוטים להצטבר בשקעים ומתחת שיחים או בקרבתם (Shun-Li et al. 2008; Yu et al. 2003). היתרון של גרביל החוף על פני גרביל החולות מתבטא גם בשנות בצורת, כאשר יכול הזרעים קטן יותר. קוטלר ועמיתיו (Kotler et al. 2002) עקבו אחר התנהגותם של שני מיני הגרבילים בנוכחות טורפים, כמו התנשמת, בתנאי הארה שונים שמושפעים ממופע הירח, ובנוכחות שני סוגי כתמים במרחב – פתוח ושיח. ככלל, שני הגרבילים חוששים מהטורפים, שפעילים בדרך כלל בשעות המוקדמות של הלילה כאשר גם הגרבילים פעילים, ונרתעים מתנאי הארה מלאים בלילות ירח החושפים אותם לעיניהם של הטורפים. החוקרים מצאו שבנוכחות טורפים שני מיני הגרבילים משחרים אחר הזרעים בזריזות רבה, בעיקר תחת השיחים, ובזריזות רבה יותר כאשר הירח בשלב הארה ראשון. פעילות השיחור מתפרשת על כל שעות הלילה; גרביל החולות משחר ראשון תוך לקיחת סיכון

גבוה, ואילו גרביל החוף משחר מאוחר יותר, בשעה שבה הזרעים התמעטו אך הסיכון נמוך יותר. בתנאי הארה מרביים פעילות הגרבילים נמוכה ומצטמצמת לשעות המאוחרות של הלילה. אין ספק שזו מערכת מורכבת של יחסי טורף-נטרף – גרבילים "טורפים" זרעים וינשופים טורפים גרבילים – שמתנהגת באופן שונה בזמן ובמרחב, בהינתן שני סוגי כתמים, פתוח ושיח.

וסרברג ועמיתיו (Wasserberg et al. 2007) ערכו בחולות ניצנים מחקר שמושתת על מערכת ניסויים מבוקרים. הם ביקשו לבדוק מהו בית הגידול המועדף על כל אחד מהגרבילים; האם יש לכל אחד מהמינים בית גידול שני, שמועדף במקרה הצורך; ומהו המניע בבחירת בית הגידול השני בסדר העדיפות, אם קיים כזה. הם מצאו שבית הגידול המועדף על שני המינים הוא הדיונות המיוצבות למחצה, וכשצפיפות האוכלוסייה של אחד המינים או שניהם עולה, בית הגידול השני המועדף על גרביל החולות יהיה דיונות נודדות.

בשמורת חולות ניצנים נאספו נתונים על אוכלוסיות המכרסמים ביותר מ-10 דיונות ברמות יישוב שונות במשך כ-10 שנים. הנתונים מהשטח מראים באופן ברור ומובהק שצפיפות האוכלוסייה של גרביל החולות גבוהה בדיונות נודדות ויורדת בדיונות המיוצבות למחצה. גרביל זה כמעט לא נלכד בדיונות המיוצבות. לעומת זאת, גרביל החוף מצוי בצפיפות גבוהה מאוד בדיונות המיוצבות, וצפיפותו יורדת בהדרגה בדיונות המיוצבות למחצה וקטנה בדיונות הנודדות (Bird et al. 2021; איור 28).

גרביל החולות וגרביל החוף הם שני מיני המכרסמים הנפוצים ביותר בדיונות שמדרום לתל אביב. חלוקת המרחב והזמן למטרות שיחור מזון מאפשרת לשתי האוכלוסיות הללו להתקיים באותה דיונה בעת ובעונה אחת.



איור 29: הקשר בין מקדם ההשתנות העיתית של חברת המכרסמים ובין (א) מספר המינים הממוצע; (ב) אחוז כיסוי הצומח הרב-שנתי; (ג) מידת התאימות בזמן (כיסוי הצומח = רמת יציבות הדיונה; מקדם ההשתנות העיתית = מידת השונות העיתית; תאימות נמוכה = אי-תאימות גבוהה) (Bird et al. 2021)

גודל האוכלוסייה של כל אחד מהמינים משתנה כתלות בסוג הדיונה ובכמות המזון הזמינה. בשנה שבה יכול הזרעים קטן תשגשג אוכלוסיית גרביל החוף, בהשוואה לאוכלוסיית גרביל החולות, בדיונות המיוצבות למחצה ובדיונות הנודדות בגלל יעילותו של גרביל החוף בליקוט זרעים, ואילו בשנה שבה יכול הזרעים יהיה בשפע תשגשג אוכלוסיית גרביל החולות בדיונות הנודדות. חברת המכרסמים, שמורכבת ממעט מאוד מינים, תהיה אפוא יציבה לאורך זמן בגלל אי-התאימות בזמן ובמרחב בין שתי האוכלוסיות העיקריות של מיני הגרבילים. למרות מספר המינים הקטן בחברה זו, בהשוואה למספר המינים בצמחים החד-שנתיים, בפרוקי הרגליים ובזוחלים, נמצא שבחברת המכרסמים בלבד קיים קשר מובהק בין עושר המינים ליציבות החברה. יציבות החברה גבוהה בדיונות המיוצבות למחצה ובדיונות הנודדות (איור 29).



# ■ השפעת האדם ושינויי האקלים על מערכות של דיונות חוף

שטחי הדיונות בעולם הולכים ומצטמצמים בשל פעילות האדם, והדבר בא לידי ביטוי בעיקר בדיונות שלאורך החופים. למעלה משני שלישים של אוכלוסיית האדם מתגוררת באזורים אלה. דיונות החוף, שנתפסות כחסרות ערך או כשטח מבוזבז, מפנות את מקומן לפעולות פיתוח אינטנסיביות. תופעה זו בולטת גם לאורך החוף הים-תיכוני בישראל.

התוצאות של פעילות האדם בדיונות שבמישור החוף הן, בין השאר, צמצום השטחים הטבעיים לטובת שימושי קרקע אחרים, קיטוע בתי הגידול באמצעות מגוון תשתיות (כבישים, מסילות ברזל, ערים), חדירה ושגשוג של מיני צמחים פולשים, עלייה בלחצי הטריפה של חיות בית משוטטות ורמיסה ודריסה על ידי רכבי שטח. כל אלה מקטינים את איכות בתי הגידול הנותרים, וכך גוברת הסכנה להיכחדות מקומית של מינים אופייניים לבתי גידול חוליים ולאובדן הנופים האופייניים לדיונות חוף חופיות. אוכלוסיות של מינים כמו כוח אפור, גרביל חולות, מריון חולות, ירבע מצוי, ציפורנית חופית וגומא שרוני קטנו ברבות השנים בדיונות החוף, ובאופן בולט בדיונות שמדרום לתל אביב. פרי ודמיאל (Perry & Dmi'el 1995) סבורים כי הסיבה העיקרית לכך היא השפעת התפשטות הפיתוח העירוני, המכתר את בית הגידול החולי.

למרות זאת, קשה לחזות מה תהיה ההשפעה של כל אותם שינויים שנמנו לעיל על חברות הצמחים ובעלי החיים, ועל התפוצה המרחבית של המינים האופייניים והאנדמיים לחולות נודדים בשטחים החוליים שיוותרו במישור החוף בישראל, משום שהשינויים עשויים לפעול בכיוונים מנוגדים. מצד אחד, מיני צמחים מקומיים (מתפרצים וסתגלנים) ומינים פולשים משפיעים בכיוון של התייצבותן של הדיונות הנודדות, אשר גורמת לדחיקת אוכלוסיות המינים בעלי הזיקה הגבוהה לחוף נודד. מצד אחר, שינויי אקלים עשויים להביא לאפקט של מדבור (desertification) ולעלייה בצחיחות של בתי הגידול, שעשויים לגרום לתמותה ניכרת של הצומח, לרבות צמחים פולשניים, ולהתחדשות תנועת החוף. מצב כזה עשוי לייצר תנאים עדיפים למינים בעלי זיקה גבוהה לחוף נודד, אשר מותאמים יותר לתנאי אקלים צחיח. כבר היום ניתן להבחין בתמותה של צמחי לענה בדיונות המיוצבות בחולות ניצנים, ככל הנראה בשל עלייה בכיסוי אל מעבר לכושר הנשיאה של המערכת האקולוגית, שנובעת כנראה מירידה בכמות המים הזמינים לצמחים הרב-שנתיים (Bar (Kuti'el et al. 2016).

ייתכן גם שדיונות נודדות ודיונות יציבות תתקיימנה בכפיפה אחת באותם תנאים אקלימיים (Yizhaq et al. 2007), או שהדיונות תיעלמנה כליל עקב מעורבות האדם (Van der Meulen & Salman 1996; Yizhaq et al. 2009). מעורבות האדם יכולה להיות ישירה, בדמות צמצום שטח החולות כחלק ממדיניות פיתוח, הסרת הצומח בכריתה, ברעייה בדריכה ובאמצעות רכבי שטח, או שתילה ונטיעה של צמחים על גבי הדיונות; או עקיפה – בדמות התפשטות בלתי מבוקרת של מינים פולשים שהובאו על ידי האדם כדי לייצב דיונות, או שינויי אקלים מקומיים וגלובליים שיכולים להשפיע על הספקי הרוח, הטמפרטורות וכמות המשקעים. אפשר לחזות את המצבים השונים של התייצבות הדיונות בעזרת מודלים מתמטיים המתארים את השינויים בכיסוי הצומח במרחב ובזמן כתלות בגורמים אקלימיים ובמעורבות האדם (Yizhaq et al. 2009).

## צמצום שטח החולות

איור 7 מראה באופן ברור ומובהק את השינויים בשימושי הקרקע שחלו לאורך מישור החוף מאז 1880 ועד 2018. דיונות נודדות שלטו בשנת 1880 לאורך כל מישור החוף; 138 שנים לאחר מכן כמעט אין להן זכר בנוף. את מקומן של הדיונות תופסים בעיקר שטחים בנויים – ערים ותשתיות אחרות, כמו תחנות כוח, מבני תעשייה, מתקני התפלה ומכונים לטיהור שפכים, וכן בסיסים צבאיים. כ-80% משטחי הדיונות הנודדות שאפיינו את האזור לפני קום המדינה נעלמו בהדרגה מאז הקמתה (Kutiel 2001). כרבע משטחי הדיונות שנותרו הוכרזו כשטחים מוגנים (גנים לאומיים ושמורות טבע). הם מרוכזים בעיקר בדרום מישור החוף, והגדולים ביותר הם שמורת חולות ניצנים (20,000 דונם) ושמורת חולות פלמחים (6,209 דונם). מצפון לירקון נמצא שטח מוגן מצומצם ביותר אך חשוב מבחינה אקולוגית – שמורת חולות קיסריה (894 דונם).

מרבית שטחי הדיונות שנותרו, מוגנים ושאנם מוגנים, מיוצבים עקב התבססות הצומח הטבעי עליהן או לחלופין בעקבות פלישה של מיני צמחים פולשים, כמו שיטה כחלחלה וטיונית החולות (קוטיאל ושרון 1996; Bar (Kutiel 2004; Levin & Ben-Dor 2004; et al. 2004). טיונית החולות משתלטת גם על הדיונות הנודדות (בן-שחר 2010), ואילו שיטה כחלחלה מתבססת בעיקר בשקעים שבין הדיונות ובמישורי החול (כהן ועמיתים 2003; Cohen & Bar (Kutiel 2017). מעט מאוד מהדיונות כיום הן חשופות מצומח (פחות מ-20%) ועדיין נודדות.

מצבן של הדיונות הנודדות הוא הטוב ביותר בשמורת חולות ניצנים, השמורה הגדולה ביותר במישור החוף, בהשוואה למצבן בחולות פלמחים

ובחולות קיסריה. בשנת 1984 היה כמחצית משטח השמורה היום דיונות חול נודדות, והן היו מרוכזות בצפון-מזרח השטח (טרם הכרזת חלק זה כשמורה; איור 6). פרופ' חיים צוער הספיק בשנת 1982 לתעד בצילום דיונות ברחן, הצורה הגאומורפולוגית האופיינית לדיונה נודדת (תמונה 4). עד אמצע שנות ה-80 של המאה ה-20 נמנעה הבנייה בשטח כיוון שגורמי התכנון הממשלתיים וחברת החשמל ייעדו אותו להקמת תחנת כוח גרעינית. אחת הסיבות העיקריות לבחירת מיקום זה הייתה קרבתו לים, שממנו היו אמורים לשאוב מים לקירור ליבת הכור. הקמת התחנה נמנעה לבסוף בשל המאבק העיקש של תושבי אשקלון נגד ההחלטה, בשל הסקרים הגאולוגיים שנערכו באזור, שמהם הוסק שהיציבות הסיסמית שלו אינה מתאימה לבניית תחנת כוח גרעינית, וכן בשל עלויות ההקמה הגבוהות מעבר למצופה לאור הדרישה של גורמי הביטחון לבנות את התחנה מתחת לפני קרקע (צפריר 2011). למרות כל האמור לעיל, גם שמורה זו מאוימת כיום בשל התרחבות הבנייה סביבה באשדוד, באשקלון, בניצן ובבאר גנים – יישובים המכתרים את השמורה מדרום דרך המזרח וכלה בצד הצפוני. כמו כן, צמחים ובעלי חיים לא מקומיים חודרים אליה תוך דחיקה של המינים האופייניים לאזור, ופעילות רכבי השטח הולכת וגוברת עם השנים.

## קיבוע דיונות נודדות על ידי צומח

תהליך השתלטות הצומח המקומי על הדיונות הנודדות עד לקיבוען הלך והתעצם מאז קום המדינה. כיום מרבית הדיונות במישור החוף מיוצבות למחצה עד מיוצבות, והדיונות המעטות החשופות מצומח, שאפשר לזהותן בקלות יתרה בצילומי אוויר או לוויין, הן לרוב תוצאה של פעילות אינטנסיבית של רכבי שטח, שמונעים מהצומח להתבסס על הדיונות הללו (Levin & Ben-Dor 2004).

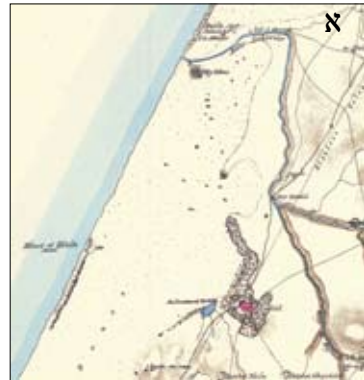
על מצב הדיונות במישור החוף לפני קום המדינה ניתן ללמוד ממפת ז'קוטן משנת 1818, ממפת ה-PEF (Palestine Exploration Fund) משנת 1878 ומצילומי האוויר של הבריטים מהשנים 1918 ו-1944-1945. מהמפות והצילומים הללו, ומהתיאורים המלווים אותם, אנו למדים שחופו של מישור החוף התאפיין בדיונות נודדות ובשדות חול. כסות הצומח המרבית הכוללת הגיעה לכ-20% והתרכזה בעיקר במישורי חול, בשקעים שבין הדיונות, לאורך הנחלים, בפשטי ההצפה שלהם ובביצות (קוסובסקי ועמיתים 1996; קותיאל ושרון 1996; כהן ועמיתים 2003; Levin & Ben-Dor 2004).

מה אפוא גרם לדיונות הללו להתייבב במהלך השנים לאחר קום המדינה? דיונות מתייצבות בדרך כלל בגלל התבססות הצומח עליהן. התבססות זו

מתאפשרת רק כאשר סחיפת החול, התלויה בעוצמת הרוח, נמוכה. במקרים אלו זרעים של מיני צמחים שמותאמים לבית הגידול הזה יוכלו לנבוט, להתבסס ולצמוח. עוצמת הרוח תלויה במהירות הרוח בגובה של 10 מ' מעל פני השטח ובכיוונים שממנה היא נושבת, וזו תכתיב את פוטנציאל הסחיפה השנתי של החול, הנמדד באמצעות מדד (Drift Potential Index; Tsoar) DPI (2005). כאשר ערך פוטנציאל הסחיפה נמוך מ-1,000, צומח יכול להתבסס בחול. פוטנציאל הסחיפה עבור דיונות החוף בארץ הוא 147, ומכאן ניתן להסיק שהדיונות מגיעות למצב של שיווי משקל כאשר הן מתכסות בצומח. ערך זה נכון בעיקר לאזורים שבהם לרוח יש כיוון שכיח אחד, כמו שקיים באזורנו. כיסוי הצומח המרבי באזורנו יכול להגיע לכל היותר ל-60% משום שהמים הם גורם מגביל (Bar (Kutiel) et al. 2016).

אם כך, מה גרם לדיונות האלה לנדוד לפני קום המדינה? בדואים מרחבי הארץ ופלאחים ממצרים הגיעו למישור החוף במחצית הראשונה של המאה ה-19 בעקבות אירועים היסטוריים, כמו הפלישה של מוחמד עלי לארץ ישראל בשנים 1831-1840 ומרד הבדואים בנגב נגד אבראהים פאשה בשנת 1834 (דגני ועמיתים 1990). בתחילה התפרנסו הבדואים מרעייה ומגידול אבטיחים לאורך הנחלים. עם התפתחות משאבות המים באזור לקראת סוף המאה ה-19 ורכישת חלק ניכר מאדמות השרון על ידי אפנדים, שהעסיקו פלאחים מכפרי ההר ובדווים מקומיים כאריסים, התחילה להתפתח החקלאות במישורי החול, בשקעים שבין הדיונות, לאורך הנחלים ובאזור אדמות החמרה. האפנדים בעלי הקרקע בשרון הצפוני היו בעלי הון מקומיים או מהגרים, כמו הבוסנים שהתיישבו בקיסריה בשנים 1878-1884. בעקבות כך התחילו להתפתח יישובים ארעיים של בדואים באזור (תמונות 2, 3), שרעו את עדריהם בתקופת החורף ועסקו בחקלאות. תצלומי אוויר של השרון מסוף שנת 1944 ומראשית שנת 1945 מלמדים שבשרון הדרומי, מביצת פולג ועד הירקון בקטע שבין חוף הים וכביש 4, היו מאהלי בדואים רבים. בדרום מישור החוף שכנו העיירה איסדור, שהוקמה במאה השביעית עם הכיבוש הערבי בארץ ישראל, והעיירה אל-מג'דל. גם באזור זה רכשו אפנדים קרקעות שבהן התיישבו בין השאר פלאחים ובדואים, דוגמת הכפר חמאמה מצפון לאל-מג'דל, שבתחומו ממוקם כיום בית ספר שדה שקמים בחולות ניצנים. גם כאן התפרנסו בני המקום מרעייה ומחקלאות עד קום המדינה (תמונה 34). הפעילויות הללו של כריתה, רעייה והכשרת שטחים לחקלאות מנעו מהדיונות להתייבב, ובפועל גרמו להן לנדוד (Levin & Ben-Dor 2004).

עם קום המדינה הועברו הבדואים מאזור החוף לבקעת באר שבע, ועם הקמתן של רשות שמורות הטבע ורשות הגנים הלאומיים בשנת 1964 נאסר



תמונה 34: (א) מפה ובה העיירה איסדוד, הדיונות שמסביב ובצפון נחל סוכריר (לכיש); (ב) מפת היישובים הערביים, כולל העיירה אל-מג'דל (אשקלון) והכפר חמאמה מצפונה (א ו-ב ממפת הקרן לחקר ארץ ישראל משנת 1880); (ג) צילום אוויר של חמאמה ושטחי החקלאות בסמוך לים משנת 1870

על רעייה והתערבות כלשהי של האדם בשטחים שהיו נתונים לפיקוחן (Meir & Tsoar 1996). עדות להשפעת כיסוי הצומח על ייצוב הדיונות או נדידתן ניתן לראות כיום בהבדלים בין שני צידי גבול ישראל-מצרים באזור חולות מערב הנגב (תמונה 35). בצד הישראלי הדיונות מיוצבות, בעיקר על ידי קרומים ביוגניים, מכיוון שהאזור הוא שטח אש, ואילו בצד המצרי כיסוי הצומח נמוך מאוד בגלל הרעייה והכריתה של הצומח על ידי הבדואים, ולכן הדיונות שם נודדות (Meir & Tsoar 1996; Tsoar & Karnieli 1996; Qin et al. 2002).

סיגל ועמיתים (Siegal et al. 2013) עקבו אחר השתנות כיסוי הצומח בשדה חלמיש שמדרום לחולות שמורת עגור בצפון-מערב הנגב בשנים 1956-2005. בצילומי אוויר נצפתה עלייה בכיסוי הצומח בשנים 1956-1967, ירידה בין 1967 ל-1982, עלייה ניכרת בין 1982 ל-1996 וירידה ניכרת בין 1996



תמונה 35: (א) מצב הדיונות משני צידי גבול ישראל-מצרים בצילום משנת 1995: מקובעות בצד הישראלי, בהעדר רעייה, ונוודות באופק, בצד המצרי, בשל רעייה וכריתה של צומח (צילום לוויין: Landsat-TM, עיבוד: המעבדה לחישה מרחוק בשדה בוקר); (ב) תמונה מהשטח (צילום: פועה בר)

ל-2005. בהתאם למחקרים קודמים, נמצא כי משנת 1956 ועד תחילת שנות ה-80 ניכרת השפעת האדם על כיסוי הצומח. בשנים אלה הייתה פעילות של בדואים באזור, שהתבטאה ברעייה, בכריתה של צומח ובדחיסת הקרקע על ידי בעלי חיים. כיסוי הצומח העילאי (מינים מעוצים ועשבוניים) היה קטן וקרומי הקרקע היו מדוכאים. משנת 1982 הופסקה פעילות הבדואים באזור, ונצפתה עלייה בכיסוי הצומח העילאי עד אמצע שנות ה-90. משנת 1989 ואילך הושפע אחוז כיסוי הצומח מכמות גשמים רב-שנתית נמוכה לאורך 10 שנים רצופות. משנת 1996 ועד 2005 ניכרת ירידה בכיסוי הצומח העילאי ועלייה בכמות קרומי הקרקע הביוגניים, בשל הבצורת המתמשכת. זו דוגמה לתמורות במערכת של דיונות שמעורבים בהן השפעות אדם ושינויים במשטר הגשמים באזור.

## מינים פולשים ומתפרצים

יש מגוון הגדרות ל"מין פולש" ול"מין מתפרץ". ההגדרה הפשוטה, שמתאימה גם לצורכי ספר זה, היא שמין פולש הוא מין שאינו מקומי לאזור (במקרה שלנו, אגן הים התיכון), שמתפשט בקצב מהיר ובהיקף גדול. לעומת זאת, מין מתפרץ הוא מין מקומי שאוכלוסייתו הולכת וגדלה מסיבות שונות, הקשורות לרוב בהשפעת האדם (כמו עלייה בזמינות המים והמזון).

אזורים חופיים נחשבים רגישים במיוחד לפלישה של צמחים פולשים. הנחה זו מצוינת במאמרים רבים העוסקים בשימור אזורים אלה (Sobrino et al. 2002; Giulio et al. 2020), אך למיטב ידיעתנו מחקרים מעטים (אם בכלל) בתחום ביולוגיית הפלישה מציגים סימוכין לטענה זו. ובכל זאת, יש גורמים אקו-סביבתיים אשר עשויים להשפיע על פוטנציאל הפלישה (invasibility) של בתי גידול חופיים בכלל, ושל דיונות מישור החוף בישראל בפרט.

פוטנציאל הפלישה של צמחים לבית גידול עשוי להיות מושפע משלושה גורמים עיקריים (Houseman et al. 2014): היחס בין זמינות המשאבים לצריכת המשאבים; ריבוי זרעים ולחץ הפצה (propagule pressure) של המינים הפולשים; והעוצמה והתדירות של ההפרות בבית הגידול. בית גידול עשיר במשאבים (אור, מים וחומרי הזנה) מקיים בדרך כלל רמות גבוהות של כיסוי וביומסה של צומח, ולכן הגורם התחרותי הוא גורם מגביל לכניסה ולהתבססות של מינים פולשים בו. לעומת זאת, בית גידול דל במשאבים (כמו הדיונות הנודרות) מצריך התאמות מיוחדות של מינים מתמחים לחיים בחול. במקרה זה הגורם האביוטי הוא גורם מגביל לפלישה של מינים פולשים. משום כך, לכאורה אפשר לצפות כי פוטנציאל הרגישות לפלישות ביולוגיות יהיה גבוה בבתי גידול שבהם רמת המשאבים, אחוזי הכיסוי הצמחי והביומסה של הצמחים הם בינוניים, קרי דיונות מיוצבות למחצה.

הפרה טבעית או מעשה ידי אדם היא גורם נוסף המשפיע על פוטנציאל הרגישות של בית גידול. הפרה מקטינה את התחרות ואת קצב צריכת המשאבים ביחס לזמינותם. לכן, בתי גידול עשירים בחומרי הזנה אשר תדירות ההפרות בהם גבוהה יהיו רגישים במיוחד לפלישות ביולוגיות. נוכחות של מין פולש אחד בעל לחץ הפצה גבוה תסייע לקדם את הפלישה הביולוגית. נוסף על לחץ ההפצה של המינים הפולשים, חשיבות רבה נודעת גם לתכונותיהם. מקצתם של המינים הפולשים ידועים גם כמשני סביבה (מינים בעלי אמצעי הפצה יעילים והתפשטות מהירה). למינים אלה יש תפקיד חשוב בקביעת מבנה החברה והרכב המינים בה ובתפקוד המערכת האקולוגית. הפרות של בית הגידול עשויות לבסס את אוכלוסייתם של משני הסביבה הפולשים בסביבה החדשה או ליצור התחלה של תהליכים סוקסיוניים (שינויים בתנאי בית הגידול ובהרכב חברות הצמחים ובעלי החיים במערכת האקולוגית עם הזמן), אשר ייצרו תשתית להתאקלמותם של מינים פולשים נוספים או אחרים במקום אוכלוסיית המין הפולש הראשוני.

במערכות אקולוגיות חופיות יש מגוון רחב של בתי גידול ותת-בתי גידול שזמינות חומרי הזנה בהם שונה ואף דינמית. אזורים אלה נתונים להפרות רבות אשר מקדמות את הפלישה הביולוגית אליהם. לדוגמה, לחץ ההפצה בבתי גידול חופיים גבוה בשל סמיכותם לערים גדולות, נמלים, תחנות כוח, מכונים לטיהור שפכים, בסיסים צבאיים ושימושי קרקע אחרים. יתרה מכך, במשך שנים הוחדרו במתכוון מינים זרים, דוגמת השיטה הכחלחלה וטיונית החולות, לצורך ייצוב הדיונות כחלק מתפיסת המרחב וממדיניות של שימור הקרקע מפני סחיפה על ידי מים או רוח.

הדיונות במישור החוף נתונות בתהליך של התבססות צומח טבעי והתייצבות, כמתואר לעיל. תהליך ההתייצבות מחליש את הגורם האביוטי המגביל פלישות

ביולוגיות בדיונות נודדות, מאחר שהעלייה בכיסוי הצומח המקומי מעשירה את הקרקע בחומרי הזנה. לעומת זאת, תדירות ההפרות בבתי הגידול החופיים היא גבוהה, ולכן היא עלולה לעודד מצבים שבהם צריכת המשאבים תהיה קטנה מזמינותם. מצבים אלה, של שטחים מופרים עם רמת משאבים גבוהה, יוצרים הזדמנויות לפלישה של צמחים פולשים. לכן, מניעת התייצבותן של הדיונות באופן יזום עשויה למנוע את פלישתם של המינים הפולשים.

שני מיני צמחים פולשים בעלי חשיבות יתרה קיימים בדיונות החול במישור החוף: שיטה כחלחלה ממשפחת הקטניות, וטיונית החולות ממשפחת המורכבים (בן-שחר 2007; כהן ועמיתים 2008). מוצאה הגאוגרפי של השיטה הוא בדרום-מערב אוסטרליה ואילו של הטיונית – בצפון אמריקה. יכולת ההתפשטות של שני המינים מהירה מאוד, הרבה מעבר להתפשטותם של מינים מקומיים, והם חודרים למגוון רחב של בתי גידול (בן-שחר 2010; Bar (Kutiel) et al. 2004). לשני המינים יש השפעה רבה על המערכות האקולוגיות, ובייחוד על המגוון הביולוגי ועל הנוף כולו. בפרק זה נתמקד בהשפעות של שני המינים הללו על הדיונות של מישור החוף.

## שיטה כחלחלה

שיטה כחלחלה היא עץ נמוך נעדר גזע עיקרי. הוא גדל מהר, ירוק-עד, בעל פריחה צהובה מרשימה בתקופת האביב, עמיד ליובש ומותאם לקרקעות עניות בחנקן (Mehta 2000; CABI 2021; תמונה 36).

השיטה הכחלחלה הובאה למקומות שונים בעולם, בעיקר לאזורים בעלי אקלים ים-תיכוני, למגוון מטרות: גינון, ייעור, ייצוב חולות ומדרונות, מניעת סחף קרקע ומרעה. לארץ הגיעה השיטה הכחלחלה בתקופת המנדט הבריטי. עיקר הנטיעות התרכזו בדיונות הנודדות של מישור החוף, במישור חוף יהודה, עזה וג'בליה (ליפשיץ וביגר 1997). הן הבריטים והן בני היישוב המקומיים התייחסו לדיונות כאל מטרד סביבתי מאחר שהן כיסו עורקי תחבורה ושטחים חקלאיים, ולכן נוצר צורך לייצבן (ראובני 1993; ליפשיץ וביגר 1994; 1997). ליפשיץ וביגר (1994) מצטטים את הנציב העליון הראשון, הרברט סמואל, מתוך ספרו: "גבעות חול רבות עומדות שוממות ומחכות לגואליהן, הן מתפשטות ובכך הן מסכנות את השדות המעובדים הסמוכים להן". הצורך התכנוני בייצוב חולות קיבל מענה בדמות שתי פעולות: נטיעות וחקיקה להפסקת כריתת הצומח ולהגבלת הרעייה, כדי להבטיח את התבססותם של העצים הנטועים. עם קום המדינה המשיכה קק"ל, שאימצה את מדיניות הייעור של המנדט הבריטי, לטעת שיטה כחלחלה במקומות רבים, בין השאר על הדיונות במישור החוף. בגלל תכונותיה, השיטה הכחלחלה היא מין פולש מוצלח שהצליח לחדור



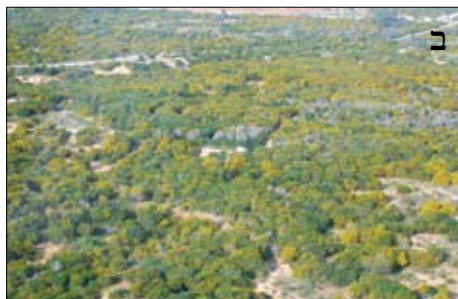


תמונה 36: שיטה כחלחלה בפריחה בחולות ניצנים  
(צילום: פועה בר)

למגוון בתי גידול בארץ ובעולם (יותר מ-80 מדינות, ובהן ארצות הברית, דרום אפריקה, פורטוגל, ספרד, יוון וקפריסין).

שיטה כחלחלה מתחדשת באופן וגטיביבי מסורי שורש ומזרעים. פרטים בגדלים שונים יכולים ליצור 70,000-240,000 זרעים כשירים לנביטה בשנה. הזרעים מצטברים בעיקר בשלושת הסנטימטרים העליונים של הקרקע וחיוניותם נשמרת לאורך זמן, אפילו למשך כמה עשרות שנים (כהן ועמיתים 2010). לזרעים קליפה קשה ועבה, שמאפיינת זרעים של מרבית המינים במשפחת הקטניות. רק כשהקליפה נסדקת מסיבות פיזיקליות, כמו שרפה, או בשל פעילות של פטריות ומפרקים אחרים, המים יכולים להגיע אל פנים הזרע, לשבור את תרדמתו ולהניע את תהליך הנביטה (שם).

זרעי השיטה הכחלחלה מופצים על ידי האדם (ישירות ובעקיפין, בעיקר על ידי גלגלים של רכבי שטח), בעלי חיים וזרמי מים. באופן טבעי מופצים זרעי השיטה על ידי נמלים. בקצה הזרע מצוי איבר שומני קטן, האליוזום, שהנמלים נמשכות אליו. הן אוספות את הזרעים אל הקן והם נאגרים בו לאחר ניצול האליוזום, וכך הם מופצים וזוכים להגנה מפני שרפה וטריפה על ידי מכרסמים ושאר בעלי חיים אוכלי זרעים (כהן 2002; Bar (Kutiel et al. 2004). השיטה הכחלחלה מתבססת במגוון בתי גידול, במיוחד כאלה שהופרו על ידי האדם. שרפה ואפילו טמפרטורה של 40-50 מעלות בפני קרקע חשופים, שמושגת בנקל ביום קיץ ממוצע, עשויות לפגוע בקליפה ולעודד שבירת תרדמה. הזרעים שקליפתם נסדקת נובטים מייד עם רדת הגשם (כהן ועמיתים 2010; Cohen et al. 2016).



תמונה 37: חולות ראשון לציון (א) וחולות פלמחים-יבנה (ב) מכוסים בשיטה כחלחלה (צילום: פועה בר)

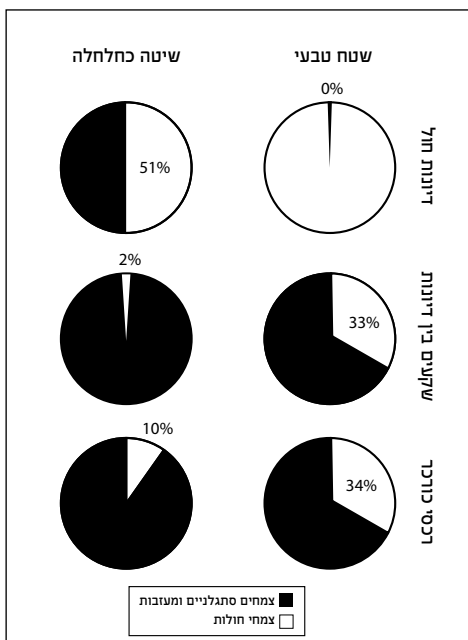
ריכוזים גדולים במיוחד של שיטה כחלחלה, שהתפשטה באופן לא מבוקר במהלך שבעים השנים האחרונות, קיימים באזור חולות ראשון לציון, פלמחים ויבנה. הקצב ומאפייני ההתפשטות של השיטה הכחלחלה נחקרו בבתי גידול חוליים שונים באזור שמורת חולות ניצנים. מהמחקרים עולה שהשיטה מתפשטת בקצב של כשלושה אחוזים מהשטח בשנה. היא מתפשטת בעיקר במחצבות, ברכסי כורכר, בשקעים שבין הדיונות ולאורך כבישים ודרכים כבושות בשטחי החול. כשכיסוי השיטה עולה ותנועת החול פוחתת, השיטה משתלטת גם על הדיונות המיוצבות. פלישת השיטה לדיונות החול החופיות דוחקת מהן מיני צמחים ובעלי חיים האופייניים לדיונות נודדות, וגורמת להיעלמותו של מגוון הנופים האופייניים לדיונות חופיות ובסופו של דבר לקבלת נוף חדגוני של חורשות שיטים צפופות ומגוון מינים נמוך (כהן 2002; Bar (Kutiel); et al. 2004; Manor et al. 2008; Cohen & Bar (Kutiel) 2017). תמונה 37.

### השפעת שיטה כחלחלה על הצומח

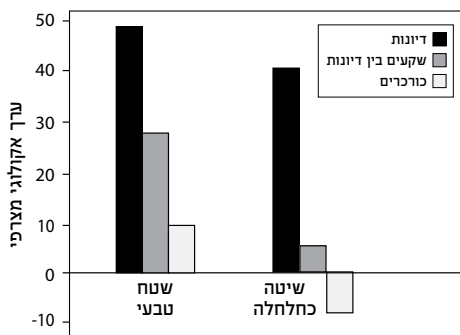
פלישתה של השיטה והשתלטותה ברכסי כורכר חשופים ובשקעים שבין הדיונות, במקומות שזמינות המים בהם גבוהה בהשוואה לדיונות הנודדות והמיוצבות, גורמת לירידה חדה בנוכחות מיני הצמחים החד-שנתיים והרב-שנתיים האופייניים לחולות. את מקומם של אלה תופסים מינים סתגלניים ומיני באשה, שאופייניים לבתי גידול מופרים (איור 30), וכך יורד הערך האקולוגי הכולל של המערכת האקולוגית הייחודית הזו (כהן ובר (קוטיאל) 2005; Cohen & Bar (Kutiel) 2017; איור 31).

הערך האקולוגי של כל אחד מן המינים לחוד, בהתאם לייחודו ולחשיבותו לשימור, והערך הכולל של אסופת המינים שנמצאה בשקעים וברכסי הכורכר, עם שיטה כחלחלה ובלעדיה, חושבו בעזרת מדד שפותח למטרה זו

איור 30: השפעת פלישה של שיטה כחללה על הרכב הצמחים בדיונות, בשקעים בין הדיונות וברכסי הכורכר בשמורת חולות ניצנים (כהן ובר קותיאל) 2005; Cohen & Bar (Kutiel) 2017



איור 31: השפעת הפלישה של שיטה כחללה על הערך האקולוגי (AEV) של חברת הצמחים בדיונות, בשקעים שבין הדיונות וברכסי הכורכר בשמורת חולות ניצנים. לבן = דיונות; אפור = שקעים בין הדיונות; שחור = רכסי כורכר (כהן ובר קותיאל) 2005; Cohen & Bar (Kutiel) 2017



(כהן ובר קותיאל) 2005; Cohen & Bar (Kutiel) 2017). מדד הערך האקולוגי המצרפי (Aggregate Ecological Value) קובע דירוג מספרי שנקבע באופן סובייקטיבי: מינים ייחודיים לדיונות החוף מקבלים ערכים חיוביים בהתאם לחשיבותם לשימור, וצמחים שאינם ייחודיים למערכת החולות החופיות וככאלה גם אינם חשובים לשימור מקבלים ערכים שליליים. על בסיס זה התקבלו ערכים גבוהים יותר למינים שאופייניים לדיונות חול בהשוואה לאלה שהתקבלו עבור מינים סתלניים ועבור מינים שאופייניים לבתי גידול מופרים. מינים אנדמיים (ייחודיים, שתפוצתם מוגבלת לדיונות החוף) או מינים מוגנים ונדירים ברמות שונות (שמספרם מועט, ולעיתים בסכנת הכחדה) קיבלו את הערכים הגבוהים ביותר (טבלה 14).

טבלה 14: ערכי מדד הערך האקולוגי המצרפי, מדד סובייקטיבי המבוסס על חשיבות הצמחים לשמירת טבע, עבור צמחים שגדלים בדיונות חול במישור החוף (כהן ובר (קותיאל) 2005)

קריטריון	ערך אקולוגי
מין פולש	-4
מין זר	-3
מין באשה (segetal) אופייני למעזבות ואזורים מופרים	-2
מין סתגלן	-1
מין חולי אופייני לדיונות מיוצבות	1
מין חולי אופייני לדיונות נודדות	2
מין מוגן	3
מין אנדמי לדיונות במזרח הים התיכון (לבנון, ישראל, סיני, מצרים)	4
מין אנדמי לישראל בלבד	5
מין נדיר	6
מין נדיר מאוד	7
מין "אדום" (בסכנת הכחדה)	8

סכום הערכים האקולוגיים היחסיים של כלל הצמחים בכל אחד מבתי הגידול שנבדקו במסגרת זו נותן את ערכו האקולוגי של בית הגידול, לפי המשוואה שלהלן:  $AEV = \sum (V \times c/C)$ .  
 במשוואה זו AEV הוא הערך האקולוגי המצרפי של בית הגידול; V הוא הערך האקולוגי של כל אחד ממיני הצמחים; ו-c/C הוא הכיסוי היחסי של מין מתוך הכיסוי של כלל הצמחים ביחידת שטח.

לקיומן של חורשות צפופות של שיטה כחלחלה בחולות החוף, עקב נטיעות או התפשטות לא מבוקרת של צמח זה, יש השפעה כבדת משקל על הכיסוי, המגוון וההרכב של הצומח הטבעי בדיונות החול של מישור החוף. כ-50% ממיני הצמחים בעלי זיקה גבוהה לחול נודד, שחלקם גם אנדמיים, נעלמו מדיונות החול של מישור החוף עקב הפלישה של שיטה כחלחלה למערכת אקולוגית זו (Cohen & Bar (Kutiel) 2017; איור 31).

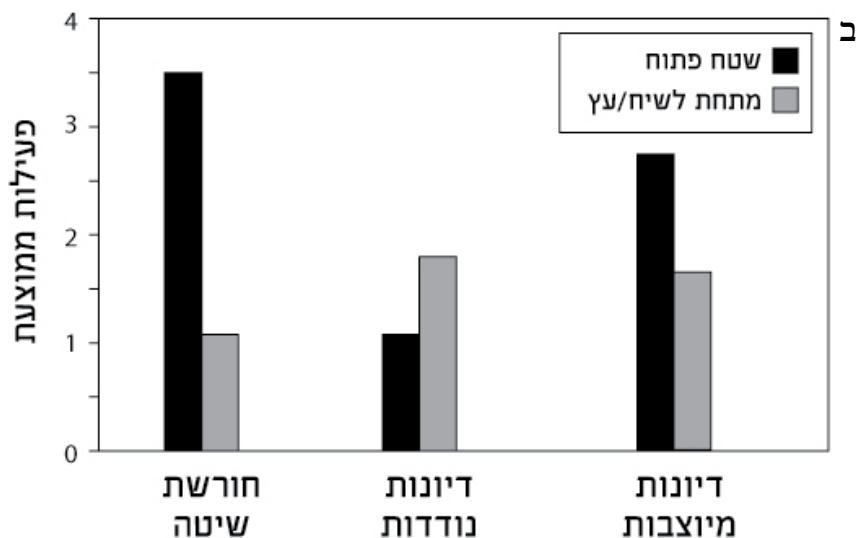
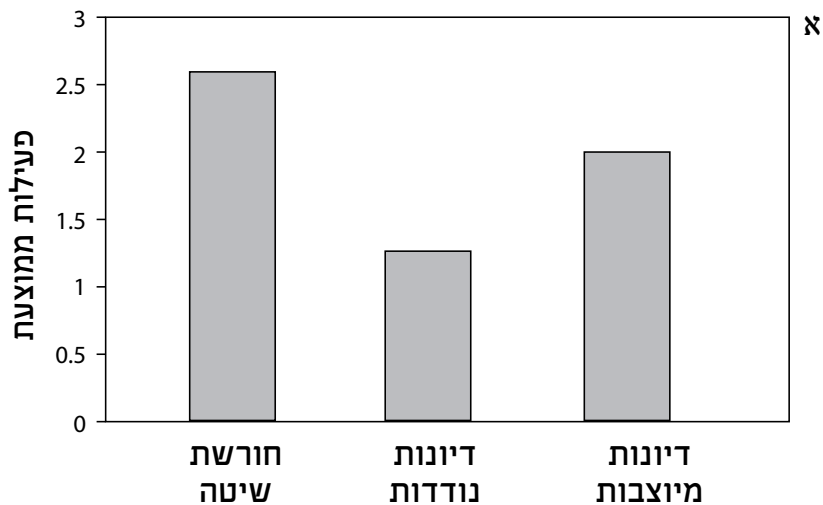
### השפעת שיטה כחלחלה על פרוקי רגליים

ההשפעה של שיטה כחלחלה על פרוקי רגליים נבדקה בו בזמן בכמה בתי גידול: חורשה נטועה של שיטה כחלחלה בשמורת חולות ניצנים, שניטעה על דיונות נודדות בשנת 1965 בידי קק"ל; דיונות נודדות סמוכות שכיסוי הצומח בהן קטן מ-20%; ודיונות מיוצבות שכיסוי הצומח בהן הוא 35%-50%. הנתונים נאספו בשנה אחת בלבד במשך ארבעה ימים ולילות רצופים בעונת האביב, העונה שבה נמצא מספר המינים הגבוה ביותר בחולות ניצנים בהשוואה לשלוש העונות האחרות (רמות 2007). בכל בית גידול הונחו שלושים מלכודות נפילה (pit fall) ב-3 אתרים; 15 מלכודות הונחו מתחת לעצי שיטה או שיחי לענה, ו-15 – בכתמים פתוחים (רנן 2006).

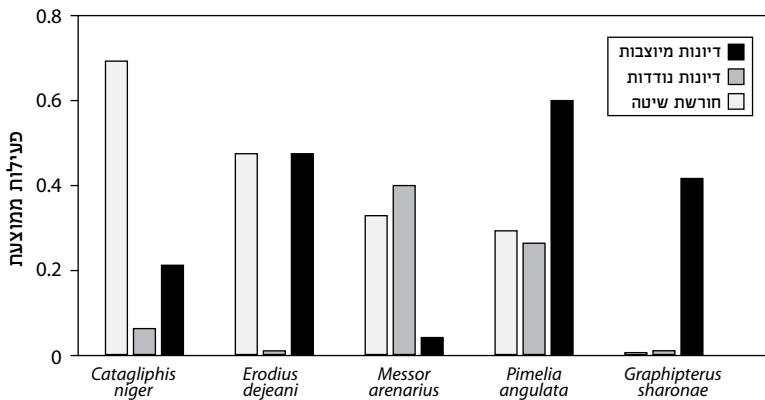
השיטה הכחלחלה מתפשטת באופן לא מבוקר ויוצרת בדרך כלל חורשות צפופות מאוד שאין בהן כתמים פתוחים. החורשה בניצנים ניטעה מלכתחילה על דיונה נודדת, בתנאים מגבילים של מים וחומר אורגני בקרקע, ולכן התפתחה כך שנתרו בה כתמים פתוחים. לכתמים הללו יש חשיבות רבה עבור הצמחים ובעלי החיים שמתפתחים בחורשה.

חורשת השיטה הכחלחלה נתפסת על פניו כבית גידול מיטבי עבור פרוקי רגליים: היא מספקת צל, לחות יחסית, מיקרו-בתי גידול מגוונים וכמות עצומה של חומר אורגני וזרעים, כבסיס למארג מזון מורכב (כהן 2007; Hussey 2017; Cohen & Bar (Kutiel) 2002). לפי התפיסה המקובלת כמות המזון בבית הגידול תקבע את גודל האוכלוסייה ומספר המינים (Macdonald 1983), ולכן ניתן היה לצפות שמספר המינים ומספר הפרטים יהיו גדולים הרבה יותר בשטח החורשה מאשר בבתי הגידול הטבעיים הסמוכים לה. באוסטרליה, ארץ המקור של השיטה הכחלחלה, נמצאו יותר מ-200 מיני פרוקי רגליים המאפיינים יערות של שיטה כחלחלה. אולם זה אינו המצב בחולות חוף, שבהם השיטה הכחלחלה היא מין זר.

נוכחות השיטה הכחלחלה משפיעה באופן מובהק על רמת הפעילות הממוצעת של פרוקי הרגליים ועל הרכב המינים הנפוצים בחורשה בהשוואה לדיונות המיוצבות והנודדות הסמוכות לה. רמת הפעילות הממוצעת של פרוקי הרגליים גבוהה יותר בחורשה בהשוואה לדיונות הנודדות ולדיונות המיוצבות



איור 32: רמת פעילות ממוצעת של פרוקי רגליים בשלושה בתי גידול בשמורת חולות ניצנים: (א) חורשת שיטה כחלחלה, דיונות נודדות ודיונות מיוצבות; (ב) בחלוקה לכתמים פתוחים וכתמים מתחת לעצים או שיחים (רנן 2006). מדד רמת הפעילות (Activity Index) מגרמל את מספר הפרטים שנלכדו לפי מאמץ הדיגום בשטח (מספר ימי לכידה ומספר מלכודות פתוחות), ומאפשר השוואה מדידה של הצפיפות של מין מסוים באתרים שונים ובמועדי דיגום שונים



איור 33: רמת הפעילות הממוצעת של מיני חרקים שולטים שוכני קרקע (נווטת שחורה, ארודית, נמלת קציר חולית, פימלית החולות ורצה שרונית) בשלושה בתי גידול (חורשת שיטה, דיונות נודדות ודיונות מיוצבות) בשמורת חולות ניצנים (רנן 2006)

(איור 32א), והמין הנפוץ בה הוא נווטת שחורה, נמלה עם זיקה נמוכה לחול שניזונה בעיקר מחרקים גדולים ומזחלי חיפושיות. רצה שרונית, שנפוצה בדיונות המיוצבות, נעדרת מהחורשה (איור 33).

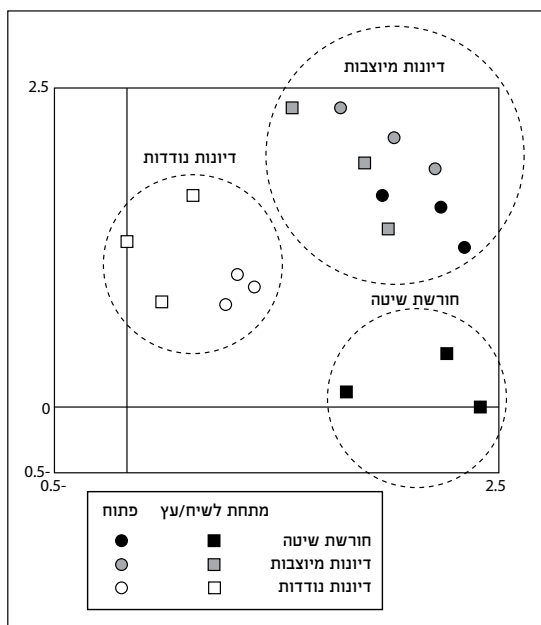
נוכחות כתמים פתוחים בחורשת שיטים תורמת באופן מובהק למספר המינים, לרמת הפעילות ולשפע הפרטים – כל אלה גבוהים יחסית בכתמים שבין עצי השיטים בהשוואה לכתמים שמתחת לעצים (טבלה 15, איור 32ב). כמו כן, חברת פרוקי הרגליים בחורשה שונה מזו הקיימת בדיונות הנודדות ובדיונות המיוצבות. אולם אם מתייחסים להרכב המינים בכתמים השונים – בכתם פתוח ומתחת לעצי השיטה – עולה שהרכב המינים בכתמים מתחת לעצי השיטה שונה במובהק מההרכב בכתמים הפתוחים, וזה האחרון דומה במידה רבה להרכב מיני פרוקי הרגליים בכתמים הפתוחים שבדיונות המיוצבות (איור 34). למרות זאת, רצה שרונית נעדרת גם מהכתמים הללו. גם הגילדות המרכיבות את חברת פרוקי הרגליים שונות: מעט מאוד מינים אוכלי צמחים וזרעים, ויותר מינים טורפים ומפרקים, למרות כמות הזרעים והנשר הרב מתחת לעצי השיטה (איור 35). ככל הנראה, מרכיבים כימיים משניים הנמצאים בעלים ובזרעים של השיטה הכחלחלה מונעים את אכילתם (Kutchan 2001).

בעשורים האחרונים שימשה החורשה הנטועה בניצנים כמקור להפצת זרעים בשקעים שבין הדיונות ולאורך דרכים כבושות, שיש עליהן פעילות רבה של רכבי שטח. באזורים אלו מי התהום גבוהים והשיטים מתפשטות בהם בדגם צפוף ביותר (Bar (Kutiel) et al. 2004).

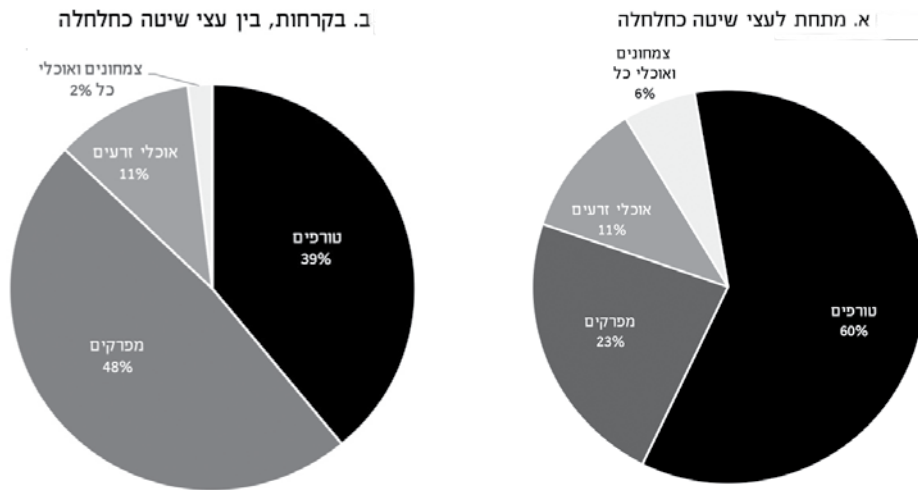
טבלה 15: מספר מינים ומספר פרטים עבור מינים נפוצים של חרקים שוכני קרקע בחורשה הנטועה של שיטה כחלחלה בשמורת חולות ניצנים, בכתמים פתוחים שבין עצי השיטה ובכתמים מתחת לעצי השיטה (רנן 2006)

כתמים מתחת לעצי שיטה		כתמים פתוחים בין עצי שיטה		
מספר פרטים	מספר מינים	מספר פרטים	מספר מינים	
385	36	1,141	43	כללי
				מינים חוליים נפוצים בדיונות החוף
74		356		<i>Cataglyphis niger</i> נווטת שחורה (ניזונה מחרקים וזחלים)
9		288		<i>Erodius dejeani</i> ארודית (ניזונה מרקב וחומר יבש)
11		137		<i>Pimelia angulate</i> פימלית החולות (ניזונה מרקב וחומר יבש)
65		112		<i>Messor arenarius</i> נמלת קציר חולית (ניזונה מזרעים)

איור 34: רמת הדמיון בין חברות פרוקי הרגליים מתחת לשיח/עץ ובין חברות בשטח פתוח בשלושה בתי גידול (חורשת שיטה, דיונות נודדות ודיונות מיוצבות). כל נקודה מייצגת אתר דיגום. באורדינציה בשיטת DCA ניתן הסבר ל-70% מהשונות על בסיס הרכב המינים ורמת הפעילות בכל אתר (רנן 2006)







איור 35: יחסי גילדות מתחת לעצי שיטה כחלחלה (א) ובכתמים פתוחים בין עצים בחורשת שיטה כחלחלה נטועה (ב) בשמורת חולות ניצנים (רנן 2006)

כאמור, באוסטרליה, ארץ המוצא של השיטה הכחלחלה, מוכרים יותר מ-200 מיני פרוקי רגליים הקשורים אליה. לעומת זאת, מגוון המינים המצומצם בחורשה בניצנים, מספר הפרטים הקטן וההרכב השונה של האוכלוסייה מעידים על חוסר ההתאמה בין מין זר זה לפאונה המקומית. היעלמותם של מינים בעלי זיקה גבוהה לחול מצביעה על השפעה מובהקת של המין הפולש על הפאונה הטבעית בסביבה החולית. נראה כי יש לחפש את ההסבר למיעוט החרקים אוכלי העלים והעצה בחומרים דוחים שיש בעלים ובחוסר ההתאמה האבולוציוני של החרקים המקומיים למערכות ההגנה הכימיות של השיטה הכחלחלה (Kutchan 2001).

### השפעת שיטה כחלחלה על זוחלים ומכרסמים

בעבודתם של מנור ועמיתיו (Manor et al. 2008) בחולות פלמחים נמצא שבחורשת שיטה כחלחלה מתקיימים שני מיני זוחלים שלא נמצאו כלל בדיונות הקיימות באזור בכל רמות הייצוב (דיונות נודדות, מיוצבות למחצה ומיוצבות): האחד הוא חומט גמד (*Ablepharus rueppellii*), שנפוץ בארץ בחבל הים-תיכוני ובייחוד ביערות אורנים, שאינם משופעים בזוחלים. הוא חובב נשר עלים ולכן לא ייפלא שהוא נמצא בחורשות השיטה הכחלחלה. המין השני הוא צפע מצוי (*Daboia palaestinae*), שאף הוא נפוץ בחבל הים-תיכוני באזורנו, כמו החומט הגמד, וגם הוא אינו מותאם לבית הגידול החולי. שני מינים נוספים של זוחלים שנמצאו בחורשה הם שנונית השפלה וזיקית ים-תיכונית (*Chamaeleo chamaeleon*). מבין הזוחלים, מספר הפרטים

הגדול ביותר היה של הזיקית, ומרבית הזיקיות שנצפו היו בוגרים שמעבירים את שנת הלילה שלהם על גבי עצי השיטה (גל ועמיתים 2008). נעדרו מחורשת השיטה מיני זוחלים בעלי זיקה גבוהה לחול עם כיסוי צמחי נמוך, כמו נחושית חולות ונחש חולות.

הלטאות שנונית חולות ושנונית השפלה תת-מין סורי הן סמנים מובהקים למידת יציבותן של הדיונות, ובאופן כללי לרמת כיסוי הצומח. כפי שצוין לעיל, שנונית חולות נוכחת באופן בלעדי בדיונות נודדות; בדיונות מיוצבות למחצה היא חולקת את בית הגידול עם שנונית השפלה תת-מין סורי, ובדיונות מיוצבות תימצא רק שנונית השפלה (אביטל 1981; Shacham 2010). באופן דומה, שנונית חולות נעדרת כליל מחורשות שיטה כחלחלה ורק שנונית השפלה מצויה בהן.

חורשות צפופות של שיטה כחלחלה גורמות גם להיעלמותם של שני מינים חוליים מובהקים לחולות נודדים: גרביל חולות וירבוע מצוי תת-מין חולות, וכן להיעלמות מריון חולות, שמאפיין דיונות מיוצבות למחצה. את מקומם תופס עכבר הבית (*Mus musculus*) ואליו מתלווה לעיתים חדף קטן (*Crocidura suaveolens*). מגמות אלה נצפו בחורשות שיטים בניצנים ובפלמחים (גל ועמיתים 2008; Anglister et al. 2008; Manor et al. 2019). המינים שנמצאו בחורשות השיטים אינם מותאמים לחיים בחולות נודדים ובחולות מיוצבים למחצה, ומאפיינים בתי גידול בסביבת האדם. ככלל, השיטה הכחלחלה מייצבת את הדיונות, משנה את התכונות הפיזיקליות והכימיות של הקרקע ויוצרת נוף אחיד של מין צמח שולט אחד. בתנאים הללו צפוי שמינים חוליים של צמחים, בעלי חיים ומיקרו-אורגניזמים יוחלפו במינים ים-תיכוניים סתגלנים.

## טיונית החולות

טיונית החולות, מין ממשפחת המורכבים, גדלה כבר לאורך החופים במזרח ארצות הברית ונחשבת שם מין מתפרץ (Awang & Monaco 1978). זרעונים מאוכלוסייה של מין זה בצפון קרולינה הובאו לארץ ב-1975 במטרה לייצב את דיונות החול במישור החוף. חמישה גרם של זרעונים נזרעו באזור קריית חיים, במקום מושבה של חוות החולות, שמטרתה הייתה לאקלם צמחים זרים לנטיעה ולזריעה בדיונות החוף, ו-5 גרם נזרעו בחולות גבעת אולגה. נתונים ראשוניים על התבססותה והפצתה בארץ התקבלו בשנת 1977 (Dafni & Heller 1990). מאז ועד היום הצליחה הטיונית להתפשט בכל מישור החוף על מגוון קרקעות חוליות, כולל דיונות נודדות ודיונות שאינן נודדות (תמונה 38). בחישוב פשוט קצב ההתפשטות הוא 4.5 ק"מ בשנה (196 ק"מ לאורך החוף של מישור החוף, ב-44 השנים מאז נזרעו הזרעונים הראשונים).



תמונה 38: טיונית החולות בחולות פלמחים. באחת התמונות מופיעה שירי בן-שחר, סטודנטית לתואר שני שחקרה את מחזור החיים של הטיונית בארץ בהשוואה לאוכלוסיות בצפון אמריקה (צילום: פועה בר)

קיבר (Keever 1955) מדווח במאמרו על פלישתה של טיונית החולות לחופי מערב ארצות הברית בשנת 1940. מאז ועד 1955 קצב ההתפשטות שלה היה 15-8 ק"מ לשנה.

בדומה למינים פולשים אחרים, תכונותיה המורפולוגיות, הפנולוגיות והפרודוקטיביות (ומן הסתם הפיזיולוגיות) של טיונית החולות באזורי הפלישה שלה שונים מאוד מאלה של אוכלוסיות הבר בארץ המקור, ארצות הברית. לדוגמה, מספר התפרחות הממוצע לצמח גדול פי 3 ויותר באוכלוסיות בארץ בהשוואה לאוכלוסיות בארצות הברית, מספר הזרעים בתפרחת גדול כמעט פי 2 ואורך השורשים הממוצע לפרט גדול פי 2.5 מאשר באוכלוסיות הבר בארץ המקור (בן-שחר 2010; Sternberg 2016).

טיונית החולות הנפוצה בישראל היא מין חד-שנתי עד רב-שנתי, תלוי בתנאי בית הגידול ובכמות הגשמים שירדה באותה שנה (בן-שחר 2010). זרעוני הטיונית נובטים בהמוניהם עם רדת הגשמים בתחילת החורף. הנבטים מתפתחים באיטיות, ובשלב הזה הגדילה מתבטאת בעיקר בהארכה ופיתוח של מערכת השורשים (Sternberg 2016). רק בסוף האביב-תחילת הקיץ, כאשר כל הצמחים החד-שנתיים המקומיים סיימו את מחזור החיים שלהם, צומחים צמחי הטיונית מעל לשובנת העלים, משוחררים מתחרות עם מיני צמחים אחרים, עד שיא הפריחה בחודשים נובמבר-דצמבר, שבהם כמעט אף צמח מקומי אינו פורח בדיונות החוף. כך נוצר חלון הזדמנויות יעיל ביותר להאבקה בהעדר מתחרים. הפרחים מואבקים על ידי מגוון דבורי בר, וכן קיים בצמח מנגנון האבקה עצמית. צמחי הטיונית מייצרים עד כרבע מיליון זרעונים לפרט, כ-70% מהם מקורם בפרחים (florets) הצינוריים (הגדלים במרכז הקרקפת) והשאר – בפרחים הלשוניים (הגדלים במעטפת של הקרקפת). לצמח אסטרטגיות שונות של הפצת זרעים במרחב ובזמן: הזרעים מהסוג הראשון, שהם בעלי ציצית, מופצים מסוף הקיץ ועד תחילת עונת הגשמים ברוח, ובהמשך על ידי נמלים (תמונה 41), ונובטים במקומם החדש זמן קצר לאחר רדת גשמי היורה. הזרעונים מהפרחים הלשוניים, חסרי הציצית, נופלים בקרבת צמח האם ונובטים רק לאחר שנה (בן-שחר 2010). פלאמר וקיבר (Plummer & Keever 1963) מצאו בניסוי מבוקר כי במהירות רוח של 14 מייל לשעה (23 קמ"ש) הזרעונים מהפרחים הצינוריים הופצו למרחק של 20-30 מ', ובמהירות רוח של 10 מייל לשעה (16 קמ"ש) רוב הזרעונים הופצו בטווח של 10 מ' מצמח האם. בניסוי זה מעט מאוד זרעונים אבדו בזרמי האוויר. הזרעונים מהפרחים הלשוניים נופלים כמעט אנכית בקרבת צמחי האם (Venable & Levin 1985) ומופצים על ידי נמלת קציר חולית, בתקופה שבה הזמינות של זרעים אחרים נמוכה עד אפסית (תמונה 39).

ידוע כי במינים רבים ממשפחת המורכבים קיימים שני סוגי זרעונים על אותה תפרחת (דימורפיזם), השונים במורפולוגיה, במשקל ובמנגנון ההפצה שלהם. הזרעונים הגדולים והכבדים, שמקורם בפרחים הלשוניים, בדרך כלל חסרי ציצית ונופלים בסמוך לצמח האם. לעומת זאת, רוב הזרעים בתפרחת, שמקורם בפרחים הצינוריים, קטנים וקלים יותר, בעלי ציצית ומופצים למרחק (Ellner & Shmida 1984; Gibson & Tomlison 2002). הגדלים בארץ, בשונה ממינים אחרים במשפחה וגם מאוכלוסיות של טיונית בארץ המקור (Gibson & Tomlison 2002), מצאנו היפוך במשקל הזרעונים: זרעוני הפרחים הלשוניים שוקלים פחות מזרעוני הפרחים הצינוריים באופן מובהק ( $\alpha < 0.05$ ; טבלה 16, נתונים שלא פורסמו).



תמונה 39: (א) פרט של טיונית חולות עם פרחים ושפע של זרעונים; (ב) זרעונים בעלי ציצית מפרחים צינוריים נלקחים בקיץ אל הקן על ידי נמלת קציר חולית; (ג) חלק מהזרעונים נובטים בגורן בתחילת החורף. צולם בחולות פלמחים (צילום: פועה בר)

לנבטים שהתפתחו מזרעים גדולים יש יכולות הישרדות ותחרות גדולות מאלה של נבטים שהתפתחו מזרעים קטנים (Coomes & Grubb 2003). בארץ כל הזרעונים של הטיונית שמופצים על ידי הרוח הם גדולים. לעובדה זו יש יתרון מאחר שבהפצה למרחק קיימת אי-ודאות לגבי תנאי הסביבה במקום שבו הזרע נופל, וזרעים גדולים עמידים יותר בתנאי סביבה קשים או לא יציבים (Gibson & Tomlison 2002). יתרה מזאת, קיים קשר ישיר ומובהק בין איסוף הזרעים על ידי נמלים ובין משקל הזרע. נמלים מעדיפות לאסוף זרעים גדולים על פני זרעים קטנים. קשר זה מתבסס על אסטרטגיית החיפוש של הנמלה, שנקבעת לפי היחס בין האנרגיה שהיא מרוויחה מהמזון הנאסף לאנרגיה שהיא משקיעה באיסופו (Peters et al. 2003). אמנם חלק מהזרעים נאכלים על ידי הנמלים, אך חלק אחר מגיע לגורן בזמן ניקוי הקן או נזנח בקן. כיוון שקיני נמלים הם אזורים עשירים בנוטריינטים זמינים בהשוואה לסביבה הקרובה של הקן (תמונה 39), התבססות הנבטים במקומות אלה גבוהה יותר מאשר באתרים אקראיים שאליהם מגיע הזרע בהפצה ברוח. כמו כן, חלק מהנבטים שנוצרו מזרעונים צינוריים שורדים תקופות יובש ארוכות שבין שני אירועי גשם במהלך העונה הגשומה. לאחר

טבלה 16: משקל זרעונים מפרחים לשוניים ומפרחים צינוריים של טיונית החולות מארבעה אתרים לאורך מישור החוף. ההבדלים בין האתרים ובתוך כל אתר עבור כל אחת מקבוצות הזרעונים מובהקים ברמה של  $\alpha < 0.05$  (נתונים שלא פורסמו עדיין)

לשוניים	צינוריים		סוג הפרחים
	זרעונים ללא ציצית (מ"ג)	זרעונים עם ציצית (מ"ג)	
0.74	1.15	1.32	קריית חיים
0.74	1.07	1.25	מכמורת
0.48	0.75	0.89	פלמחים
0.41	0.93	1.05	ניצנים

שבוע של יובש שורדים כמחצית מהזרעונים, ובהמשך יורדים אחוזי הנביטה (בן-שחר 2010).

הטיונית מפגינה גמישות בתכונותיה המורפולוגיות והפיזיולוגיות, בהתאמה לבית הגידול (בן-שחר 2010). מכיוון שכך נוצרות אוכלוסיות שונות של טיונית, הנבדלות זו מזו במבנה הזרעונים (Venable & Levin 1985), בצפיפות הצמחים ובכל שאר התכונות הפנוטיפיות (שונות גבוהה של תכונות הצמח בהתאם לתנאי הסביבה). עובדה זו מגדילה את יכולת הפלישה של הטיונית (טבלה 17).

התכונות העיקריות המקדמות את פלישת המין בישראל הן: (1) מספר עצום של זרעונים חיוניים שהצמח מייצר. שליש מהזרעונים מצוידים במנגנון תרדמה ונופלים בסמוך לצמח האם, ושאר הזרעונים, הגדולים יחסית, מופצים על ידי הרוח והנמלים למרחק רב; (2) גמישות פנוטיפית המקנה למין אפשרות לצמוח בטווח רחב של תנאי סביבה ואקלים ולקיים אוכלוסיות שנבדלות זו מזו במגוון בתי גידול חוליים; (3) מערכת שורשים מסועפת, שמגיעה לעומקים של 6 מ' ואולי יותר (השורשים בצמחי טיונית בארץ ארוכים כמעט פי 3 מאורכם בארץ המוצא); (4) שיא פריחה בסוף תקופת הקיץ ובתחילת הסתיו, שמבטיח את האבקת הפרחים בתקופה שבה כמעט אף צמח אחר אינו פורח בחולות וכמעט בשאר אזורי הארץ; (5) יצירת זרעים בסוף הסתיו ובתחילת החורף ונביטה עם רדת הגשמים הראשונים, לפני שהצמחים המקומיים נובטים (מניעת תחרות עם הצמחים המקומיים); (6) חורף מתון המבטיח הישרדות גבוהה של הנבטים בשנה ממוצעת (בניגוד לחורף הקר והמושלג במזרח

טבלה 17: חלק מהתכונות של טיונית החולות בארץ, שמסבירות את מידת הפלישה שלה בחולות מישור החוף (בן-שחר 2010; \* = Sternberg 2016)

תכונה	הערות
מספר תפרחות ממוצע לפרט	2,245-1,052
מספר זרעונים ממוצע לתפרחת אחת	104
מספר זרעונים מפרחים צינוריים לתפרחת	71
מספר זרעונים מפרחים לשוניים לתפרחת	33
מספר זרעונים חיוניים לתפרחת	91
פוטנציאל זרעונים ממוצע להפצה לצמח	232,096-107,947
שיא תקופת הפריחה	נובמבר-דצמבר
שיא תקופת הפצת הזרעונים	ינואר-פברואר
אחוזי נביטה	ב-15-25 מעלות. נביטה חלקית בטמפרטורות גבוהות או נמוכות מהטווח האופטימלי
אורך שורשים (מ')*	5

ארצות הברית); (7) תוחלת חיים ארוכה (דו-שנתי, רב-שנתי); (8) הצמח אינו נאכל בידי בעלי חיים אוכלי עשב ואינו נפגע ממזיקים. למרות כל האמור לעיל, עדיין לא ידועות האסטרטגיות הפיזיולוגיות של הטיונית שמאפשרות לה לצמוח במהירות ולפרוח בסוף הקיץ, כאשר לחות הקרקע בחול, גם בעומק של 5 מ', מגיעה לנקודת הכמישה. ניתן להניח שהאסטרטגיות דומות לאלה של לענה חד-זרעית, שגם בקשר אליה לא נבדקו תכונות אלה (Bar (Kutiel) et al. 2016).

## השפעת טיונית החולות על המערכת האקולוגית

לטיונית החולות יש השפעה ניכרת על המערכת האקולוגית (Awang & Monaco 1978). היא מתרבה במהירות ומכסה בצפיפות שטחים נרחבים של קרקעות חוליות במישור החוף. היא אינה נאכלת על ידי בעלי חיים, ובכללם חרקים, בגלל נוכחותם של חומרים משניים רעילים בכל חלקי הצמח העליונים ובאלה שמתחת לפני הקרקע (Memmott et al. 2000). כמות הנשר הגדולה המצטברת על פני הקרקע משפיעה על תכונות הקרקע ועל ההרכב, השפע והגילדות של מיקרו-אורגניזמים ומפרקים אחרים, כמו נמטודות חופשיות (Fitoussi et al. 2016), בגלל תכונותיה האֶלֶלּוֹפִּתִיּוֹת (Memmott et al. 2000). בתנאים אלו גם צמחים חד-שנתיים ורב-שנתיים אינם מתקיימים בעומדים צפופים של טיונית.

בסקר מרוכז שנערך בחולות פלמחים במשך 4 ימים בשנת 2007 (גל ועמיתים 2008) נמצא שבאזורים בעלי כיסוי נמוך של טיונית, עושר המינים של הזוחלים והיחס בין מינים בעלי זיקה גבוהה לחול למינים סתגלנים דומים למה שנמצא בשטחים ללא טיונית, אך מספר הפרטים קטן יותר. כשנבדקה השפעת הטיונית על נוכחות יונקים קטנים נמצא כי שני מיני הגרבילים היו נוכחים באזורים המכוסים בטיונית החולות, אך גרביל החוף היה נפוץ יותר מגרביל החולות.

## חורשות נטועות של אקליפטוס

עצי אקליפטוס ניטעו בכמה מוקדים במישור החוף, בעיקר במישורי חול, באזור חולות קיסריה (פארק השרון) ובאזור חולות ניצנים. יער חדרה ניטע בשנת 1880, בעידודם של נציגי הברון רוטשילד, במטרה לייבש בעזרת האקליפטוסים את ביצת "טאס", ששרידיה קיימים עד היום ואפשר לראותם בעיקר בחורף. בתקופה מלחמת העולם הראשונה ניטעו יערות אקליפטוסים, ביחוד מהמין אקליפטוס המקור, גם בידי העות'מאנים, כדי לספק צל למחנות הצבא. בדו"ח המסכם את פעולות הייעור עד סוף 1947 עולה שבאזור מכמורת, בשרון, ניטעו על דיונות החול 64 דונם של אקליפטוסים ובהם 16,000 עצים, כדי למנוע את נדידתן (ליפשיץ וביגר 2000).

אקליפטוס המקור אינו מין פולש בישראל אלא מין ש"התאזרח" (naturalized) כאן. המונח "התאזרח" אינו מיוחס לו כהוקרה על תועלתו, אלא מבטא את המעמד האקולוגי של המין בסולם מידת ההתפשטות של המין הפולש במרחב. האקליפטוס מתפשט בעיקר בסביבת עצי האם, ולעיתים רחוקות במרחק מה מהם. שלא בדומה לשיטה כחלחלה, האקליפטוס אינו משנה סביבה. סקר ערכיות של הצומח הטבעי בפארק השרון, שערכה יחידת



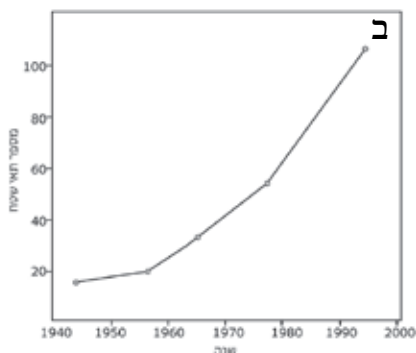
הסקרים של דש"א (דמותה של ארץ), סקר של החברה להגנת הטבע (רודיך ורמון 1999) ועבודתו של לזר (2015), שנעשתה במסגרת רשות הטבע והגנים, שהתרכזה בשחזור ושיקום יער הפארק בשטח גן לאומי נחל אלכסנדר, מצביעים על ערכיות בינונית עד נמוכה של יערות האקליפטוס מבחינת הצומח הטבעי בהשוואה לדיונות ולמישורי החול שאינם נטועים.

אבישר (2020) חקרה את השפעת עצי האקליפטוס על הקרקע ועל משטר המים באזורים הנטועים בשרון, וגם על הצומח ובעלי החיים המקומיים (פרוקי רגליים שוכני קרקע וזוחלים). נשר העלים של האקליפטוס יוצר שכבת קרקע עליונה דוחה מים (הידרופובית), בשל שחרור של שמנים אתריים מהעלים בזמן הפירוק. העדר חידור וחלחול של מים לקרקע והיווצרות של נגר עילי, שאינו אופייני לדיונות באזור, משפיעים על מחזור חומרי ההזנה בקרקע, ומתקבלת קרקע שונה בתכלית השינוי מהקרקע החולית האופיינית לאזור (Kutiel et al. 2000c). כמו כן, עושר מיני הצמחים ובעלי החיים באזורים הנטועים נמוך במידה ניכרת מזה שבשטחי הדיונות הסמוכות. מינים בעלי זיקה גבוהה לחול נעלמו מיערות האקליפטוסים ואיתם גם המינים האנדמיים והנדירים של החולות באזור זה. בתנאים אלו התפתחו חברות שאופייניות יותר לחורשים הים-תיכוניים, כמו אלה שבאזור רמת הנדיב והכרמל. עבודותיה של אבישר הראו שכריתה והדברה של אקליפטוס המקור גרמו להתאוששות מהירה של חברות הצמחים ובעלי החיים האופייניים לחולות באזור.

## דריכה, רמיסה ורכבי שטח

בשטחים פתוחים, ובעיקר בשטחים פתוחים מוגנים (שמורות טבע ופארקים לאומיים), קיימת פעילות ענפה של מטיילים ונופשים, ברגל או ברכב, ובעיקר של רכבי שטח שמאפשרים גישה נוחה לכל מקום ובכל טופוגרפיה. בשטחים מוגנים ומגודרים (שמורות טבע, גנים לאומיים ושטחים פרטיים, כמו למשל ברמת הנדיב), מערכת השבילים והדרכים והאפשרויות לנוע בהם ברכבים וברכבי שטח נקבעת בידי הגופים האחראים לשטחים הללו מבחינה חוקית (רשות הטבע והגנים, קק"ל, יד הנדיב וכו'). לעומת זאת, בשטחים מוגנים שאינם מגודרים או כאלה שאינם מוגדרים כמוגנים המטיילים והמבקרים אחראים להתפתחות מערכת השבילים בשטח (קותיאל ועמיתים 1998; 1999; Kutiel 1999).

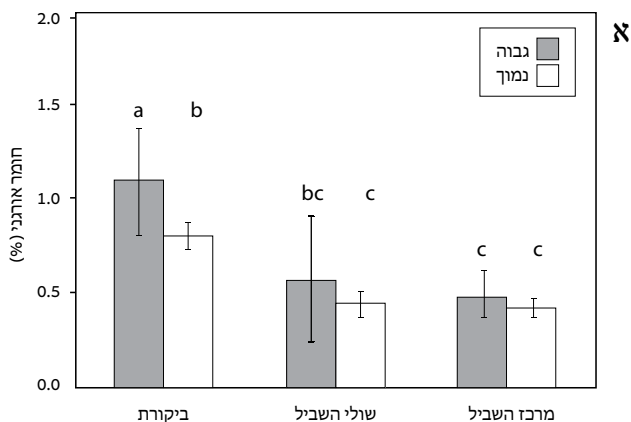
מחקר שנעשה בפארק השרון, שמאופיין במישורי חול יציבים בתוך המכלול של חולות קיסריה, עקב אחר התפתחות מערכת השבילים במשך 50 שנה, בשנים 1944-1995, בעזרת צילומי אוויר ועבודת שטח. השטח פתוח עם גישה לרכבים מכיוונים שונים, ומורכב מחברת צומח ייחודית של חרוב מצוי ואלת מסטיק חופית, העשירה בצמחים עשבוניים שרובם ממוצא



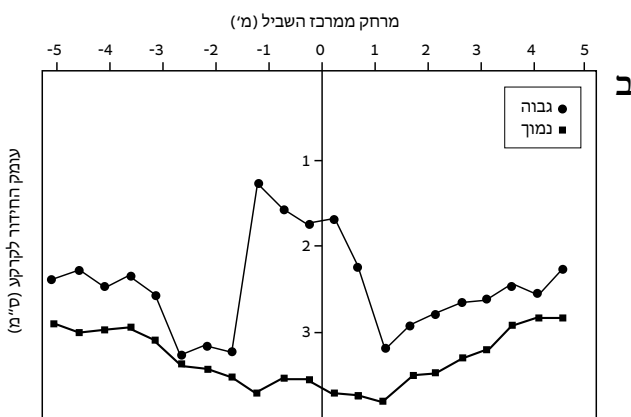
איור 36: השפעה של רכבים והולכי רגל על התפתחות צפיפות השבילים (א) ועל מספר תאי השטח המקוטעים (ב) במישורי החול בחולות קיסריה בשנים 1944-1995 (קוטיאל ועמיתים 1998)

ים-תיכוני (Kutiél et al. 1980). המחקר מצא שמספר השבילים ואורכם עלו באופן אקספוננציאלי במשך התקופה הנדונה, מכ-7 ק"מ בשנת 1944 לכ-22 ק"מ בשנת 1995. ברור מאליו שגם שטחם הכולל של השבילים עלה: בשנת 1944 תפסו השבילים שטח של 21 דונם ואילו בשנת 1955 הגיע שטחם לכ-71 דונם. צפיפות השבילים (ק"מ שבילים לקמ"ר שטח) עלתה וכך נוצרו תאי שטח קטנים ומבודדים (איור 36). בשנת 1944 הובחנו 16 תאי שטח לעומת 108 תאים בשנת 1995 (קוטיאל ועמיתים 1998). גודל תאי השטח ומידת הרציפות המרחבית ביניהם משפיעים על עושר ומגוון המינים בהם: ככל שהשטח קטן יותר והיקפו גדול יותר, ההשפעה על תא השטח גדולה יותר (Svoray et al. 2007).

קרקעות חוליות מגיבות מהר ובעוצמה לדריכה ולתנועה של רכבי שטח ובעלי חיים, כמו עדרי צאן וסוסים (Cole 1987). פעילויות אלה פוגעות בצומח וגורמות להקטנת כמות הנשר והחומר האורגני בשכבת הקרקע העליונה (קוטיאל ועמיתים 1998; קוטיאל ועמיתים 1999; קוטיאל ועמיתים 2000a; קוטיאל ועמיתים 2000b; 2000c; 2001). כמות החומר האורגני בדיונות חול נמוכה מאוד, פחות מאחוז אחד. בדיונות מיוצבות ובמישורי חול, כמו בפארק השרון, היא נעה בין אחוז אחד לשניים (קוטיאל ועמיתים 1998, איור 37). החומר האורגני מרוכז בשכבה העליונה של הקרקע, בעומק 2-3 ס"מ, ויוצר למעשה אזור חיץ (buffer layer) המפריד בין הקרקע המינרלית שמתחתיו (החול) ובין ההשפעות החיצוניות המופעלות מעליה (Kutiél et al. 1999). שכבה זו חשובה לאין ערוך מאחר שהיא זו שמקנה לקרקע את היציבות ואת הפוריות היחסית שלה. בהעדרה המעבר מדיונה מיוצבת לדיונה חשופה מצומח, ומן הסתם נודדת, מהיר מאוד. לחצי הדריכה והנסיעה על הקרקע (בעיקר



איור 37: השפעת לחצי דריכה ונסיעה (נמוכים וגבוהים) על כמות החומר האורגני (א) ורמת הידוק הקרקע החולית (ב) בשבילים במישורי החול המיוצבים בחולות קיסריה. האותיות הלועזיות מציינות את מידת המובהקות הסטטיסטית: אותיות זהות מציינות הבדל לא מובהק, אותיות שונות מציינות הבדל מובהק ברמה של  $\alpha \leq 0.05$  (קותיאל ועמיתים 1998)



במישורי החול) גורמים גם לדחיסת הקרקע (קותיאל ועמיתים 1998, איור 37) ולהקטנת נפח הנקבוביות בה. בקרקעות חוליות, המאופיינות בדרך כלל בנקבוביות גבוהה ובקיבול שדה נמוך, הדריכה גורמת דווקא לעלייה בלחות הקרקע, בשל הדחיסה וצמצום נפח הנקבוביות. עובדה זו נכונה רק עד סיפ דריכה ונסיעה מסוימים, ומעבר להם לחות הקרקע יורדת.

במחקר אחר, שעסק בהשפעת עוצמות דריכה על שבילים במישורי החול בפארק השרון, נמצא, בניגוד למצופה, שריבוי שבילים שרמת הדריכה בהם נמוכה ושוליהם אינם ברורים עלול לגרום נזק מרחבי גדול יותר בהשוואה לשבילים שרמת הדריכה בהם גבוהה אך מספרם בשטח מצומצם (קותיאל ועמיתים 1998, קותיאל ועמיתים 1999, א, קותיאל ועמיתים 1999; ב Kutiel et al 1999). הסיבה לכך היא שהצומח והפאונה החיה בקרקע תלויים בשכבה האורגנית העליונה שלה. בשבילים הראשיים, שבהם לחצי הדריכה גבוהים אך מספרם קטן יחסית, השפעת הדריכה מתרכזת בשטח קטן, המצוי בשיווי



תמונה 40: שבילים הנתונים ללחצי דריכה ונסיעה גבוהים במישורי החול של פארק השרון (צילום: פועה בר)

משקל יציב עם הסביבה הקרובה לו. לעומת זאת, בשבילים הרבים שבהם לחצי הדריכה נמוכים השפעת הדריכה קטנה יחסית, אך מתפרסת בקנה מידה מקומי ומרחבי על שטח גדול יותר (טבלה 18, תמונה 40). הצמחים הם הנפגעים המידיים מלחצי דריכה ונסיעה המופעלים עליהם ישירות או בעקיפין. לעומת זאת, ההשפעה על הקרקע הדרגתית ומשתנה עם הזמן בהתאם למידת הלחץ המופעל עליה. עמידותם של צמחים ללחצי דריכה ונסיעה נקבעת לפי תכונותיהם המורפולוגיות, האנטומיות והפיזיולוגיות: גבעולים גמישים, ננסיות, השתרעות ועלים קטנים ודקים הם חלק מהתכונות המקנות עמידות גבוהה לצמחים הגדלים בהשפעת לחצי מבקרים, במקומות כגון שבילים, חניונים ואתרי קמפינג.

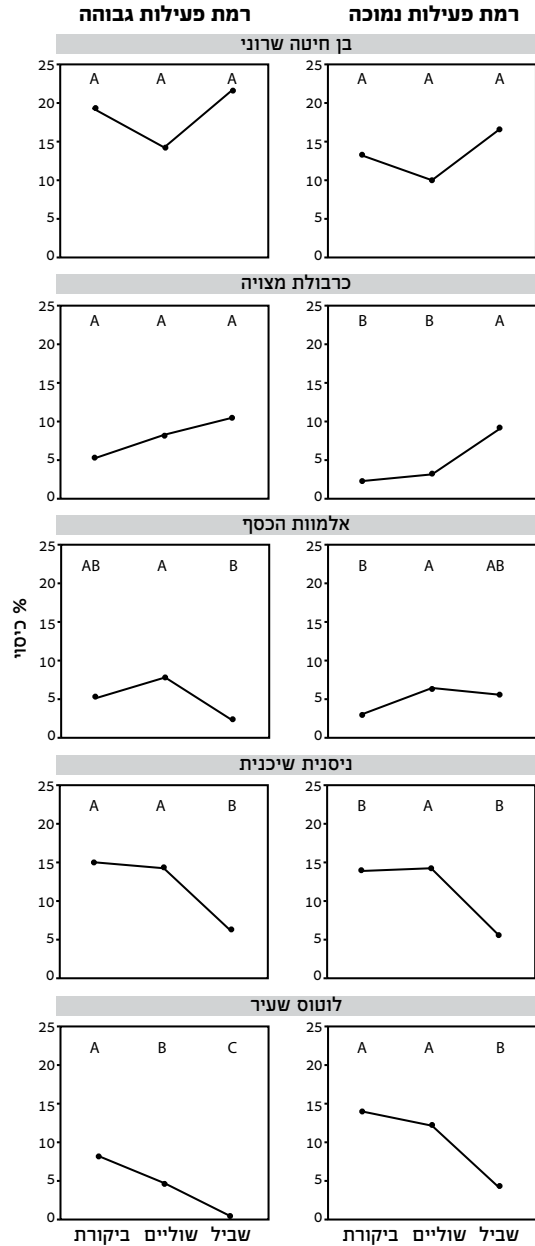
טבלה 18: השפעת רמת דריכה ונסיעה על תכונות השבילים בפארק השרון (קוחיאל ועמיתים 1998)

רמת דריכה ונסיעה	מספר מכוניות ממוצע לשעה	מספר רגל ממוצע לשעה	כיסוי צומח (%)	עומק שביל יחסית לפני השטח (ס"מ)	רוחב שביל (ס"מ)
גבוהה	5±8	15±19	2±2	5±21	49±274
נמוכה	2±3	2±4	3±48	3±6	22±242

קול (Cole 1987) חילק את הצמחים לשלוש קבוצות לפי עמידותם ללחצי דריכה ונסיעה של מטיילים: צמחים עמידים (resistant), צמחים סובלניים (tolerant) וצמחים רגישים (sensitive). צמחים עמידים יכולים לשאת לחץ זמני מבלי להיפגע, צמחים בעלי סבילות גבוהה יכולים לשאת מחזורי הפרעה עוקבים בטווח זמן קצר ולאחר מכן להתאושש, וצמחים רגישים נפגעים מייד ונעלמים בעקבות לחצי דריכה ונסיעה. צמחים חד-שנתיים עמידים ללחצי דריכה, בעיקר מינים ממשפחת הדגניים, שגבעוליהם גמישים וקודקודי הצמיחה שלהם מוגנים ועמידים לפגיעה, וכן מיני צמחים שרועים. לעומת זאת, עשבונים רחבי עלים וזקופים הם מינים רגישים ביותר (Yorks et al. 1997). מיני צמחים חד-שנתיים עמידים שנמצאו בפארק השרון, ללא קשר לרמת לחצי הדריכה או הנסיעה על השבילים, הם בן-חיטה שרוני וכרבולת מצויה (*Onobrychis squarrosa*). המינים הסובלניים היו אדמדמת פלשתית (*Desmazeria philistaea*), קחון החוף (*Anthemis leucanthemifolia*), ניסנית שיכנית ומקור-חסידה מפוצל (*Erodium laciniatum*), ובקבוצת המינים הרגישים – לוטוס שעיר (איור 38, טבלה 19; קותיאל ועמיתים 1998). רכבי שטח גורמים נזקים חמורים יותר לקרקע, לצמחים ולבעלי החיים בה בהשוואה להולכי הרגל. השוואה בין הלחץ הנגרם על ידי הולכי רגל ללחץ הנגרם על ידי רכב שטח הראתה שכושר הנשיאה של השטח להולכי רגל גבוה מאשר לרכבי שטח, עקב המשקל ליחידת שטח שמפעיל הרכב

טבלה 19: סיווג מיני צמחים חד-שנתיים בפארק השרון לפי עמידות לרמת פעילות של מבקרים במישורי חול מיוצבים (צמחים שהכיסוי שלהם גבוה מ-5%) (קותיאל ועמיתים 1998)

רמת פעילות (דריכה ונסיעה)	צמחים עמידים	צמחים סובלניים	צמחים רגישים
נמוכה	בן-חיטה שרוני אספסת החוף כרבולת מצויה אלמוות הכסף תלתן ארץ-ישראלי	קחון החוף אדמדמת פלשתית ניסנית שיכנית לוטוס שעיר	
גבוהה	בן-חיטה שרוני כרבולת מצויה	ניסנית שיכנית אספסת החוף אלמוות הכסף קחון החוף אדמדמת פלשתית	לוטוס שעיר



איור 38: השפעת לחצי דריכה ונסיעה על אחוז הכיסוי של מיני צמחים חד-שנתיים במישורי החול בפארק השרון. האותיות הלועזיות מציינות את מובהקות ההבדלים בכיסוי בין חלקי השביל השונים: ביקורת, שולי השביל ומרכז השביל. אותיות זהות מציינות הבדל לא מובהק, אותיות שונות מציינות הבדל מובהק ברמה של  $\alpha \leq 0.05$  (קוטיאל ועמיתים 1998)

ועבירותו הגבוהה (Kutiel et al. 2000a). לדוגמה, לחץ רכבי שטח הגביר את צפיפות הקרקע פי 10 ואת עומק הדחיסה פי 2 בהשוואה ללחץ של הולכי רגל (Liddle & Greige-Smith 1975). במחקר ארוך טווח שהשווה בין שכיחותם של צמחים ובעלי חיים (חרקים, זוחלים ומכרסמים) בדיונות מיוצבות ומיוצבות למחצה, שמהן הוסר הצומח

באופן מבוקר, ובין שכיחותם בדיונות שהצומח הוסר מהן בפעילות ממושכת על ידי רכבי שטח בחולות, נמצא, בניגוד למצופה, ששכיחותם של מינים חוליים מובהקים, כמו גרביל חולות ושנצית חולות, הייתה גבוהה בדיונות הללו מאשר בשאר טיפוס הדיונות, כולל הנוודות. כמו כן נמצא כי להסרת הצומח בשל פעילות בלתי מבוקרת של רכבי שטח הייתה השפעה שלילית על הצומח החד-שנתי, ובמידה רבה גם על הצומח הרב-שנתי, על הזוחלים ובכלל על סך כל מספר המינים בכל אחת מהקבוצות של הצמחים ובעלי החיים שנצפו (Bird et al. 2020). אין ספק שתוצאה כזו חייבת להיבדק כדי להבין את התנהגותם של אותם מינים ששכיחותם בדיונות המופרות על ידי רכבי שטח הייתה גבוהה מזו שבשאר טיפוס הדיונות.

## שינויי אקלים

נתונים שמצטברים בתחנות מטאורולוגיות ובאתרי מחקר שונים בעולם ומודלים אקלימיים בקנה מידה עולמי מראים שהעולם נמצא בעיצומו של שינוי אקלים, המתבטא בעליית הטמפרטורה העולמית, בירידה בכמות המשקעים באזורים מסוימים ובהקצנת אירועי האקלים. דיונות הן אינדיקטורים רגישים לשינויי אקלים ולהפרות שהן פועל יוצא של פעילות האדם. דיונות מיוצבות יכולות להפוך לנוודות בגלל שנות בצורת מתמשכות (Muhs & Maat 1993; Muhs & Holliday 1995) או בשל עלייה בטמפרטורות שבעקבותיה חלה עליה בהתאיידות (Muhs & Holliday 1995). כתוצאה מכך מתחילה תמותה של צמחים, ושיעור התמותה יהיה תלוי בסף העמידות של הצמחים לתקופות יובש מתמשכות (Mangan et al. 2004). לשינויים הללו יכולות להיות השלכות גאומורפולוגיות (נדידה של מסות גדולות של חול), השלכות אקולוגיות (שינויים בהרכב חברות הצמחים ובעלי החיים, ירידה במגוון המינים) והשלכות כלכליות עבור אוכלוסיות בני האדם שחיים באזורים הדיונות, שמספקות פרנסה מרעייה או מתיירות. תומס ועמיתיו (Thomas et al. 2005), לדוגמה, מראים שאזורים נרחבים של דיונות מיוצבות במדבר קלהארי בדרום-מערב אפריקה יהפכו לדיונות פעילות לקראת סוף המאה הנוכחית בעקבות עליית הטמפרטורות בעולם. מחקרים רבים אחרים שנעשו במקומות שונים בעולם הראו שדיונות שהיו מיוצבות הפכו בעבר לנוודות ולהפך, לנוכח שינויי אקלים (Muhs & Maat 1993; Muhs & Holliday 1995; Thomas & Leason 2005).

סיגל ועמיתיה (Siegal et al. 2013) עקבו אחר השינויים בכסות הצומח בחולות הנגב המערבי לאורך מפל גשם שבין 140 מ"מ בשנה בממוצע בחלק הצפוני של האזור ל-80 מ"מ בחלק הדרומי. המעקב נעשה בעזרת צילומי אוויר מהשנים 1956-2005 ואיסוף נתונים מהשטח. כמות הגשמים הממוצעת באזור





תמונה 41: תמותת פרטים של לענה חד-זרעית בחולות ניצנים בשנת 2019  
(צילום: פועה בר)

ירדה באופן ניכר החל משנת 1995, ומספר שנות הבצורת הרציפות שנרשמו מאז ועד שנת 2009 הגיע ל-10 שנים. ההשפעה המצטברת של שנות הבצורת הללו נתנה את אותותיה בצומח העילאי, ובסופו של דבר התבטאה בירידה מובהקת בכיסוי השיחים עקב תמותה ובשגשוגם של הקרומים הביוגניים, שעמידים באופן מיוחד לתנאי יובש (West 1990). ההשפעה המצטברת של אותן שנות בצורת רציפות על תמותת שיחים במישורי הלס בצפון-מערב הנגב תוארה על ידי פז-קגן ועמיתיה (Paz-Kagan et al. 2014).

בחולות ניצנים ניכרת בשנים האחרונות תמותה של פרטים בוגרים של לענה (תמונה 41). ייתכן שהעלייה בטמפרטורות, ואיתה התגברות תהליכי האידיוי וההתאדות, גורמת לתמותה הזו. כשם שכבר תואר לעיל, כיסוי הצומח



בדיונות המיוצבות, שבהן הלענה החד-זרעית היא המין השולט, אינו עולה מעבר לכ-60%. הסיבה לכך נובעת ככל הנראה ממגבלה של מים זמינים בקרקע, שעליה מפצים הכתמים הפתוחים שבין שיחי הלענה והמים הזמינים בשקעים שבין הדיונות, בתנאים האקלימיים הקיימים כיום Bar (Kutiel et al. 2016).

# ■ הפסדים אקולוגיים-כלכליים בשל אובדן או התייצבות של דיונות החוף

צמצום שטחי דיונות החוף או שינויים שגורמות הפרות מעשה ידי אדם מלווים בפגיעה במערכת הגאו-אקולוגית הייחודית הזו, כפי שהוסבר לעיל. בעבר היה נהוג להתמקד בנזקים שנגרמו למגוון הביולוגי, לבתי הגידול ולצמחים ולבעלי החיים האופייניים לדיונות החוף. גישה זו לא השפיעה באופן דרמטי על מקבלי ההחלטות, בייחוד כאשר בין המינים על סף הכחדה נמצאים צמחים ובעלי חיים שמעוררים זלזול או אנטגוניזם כלשהו, כמו קמטן, לטאה ענקית שנראית כמו נחש; גרביל חוף תת-מין אלנבי (אנדמי), שמזכיר עכבר; או דרדר הקורים (אנדמי), שנראה כמו "סתם איזשהו קרן" (מניסיון אישי בוועדות מחוזיות).

מאז שנת 1970 חל בהדרגה שינוי בגישה הזו (Constanza et al. 1997; Brown et al. 2007), על בסיס ההבנה שמשאבי הטבע, כולל צמחים ובעלי חיים, מספקים לבני האדם שירותים ותועלות חינם אין כסף. התועלות למיניהן שמסופקות על ידי המערכות האקולוגיות הוגדרו כ"שירותי המערכת האקולוגית" (ecosystem services). בעקבות כך גברה בשנים האחרונות ההכרה בחשיבות של פיתוח כלים אשר יתנו ביטוי לערך האמיתי – קרי הערכה כלכלית כספית (במונחים של שקלים ואגורות, במקרה של ישראל) – של השירותים הללו, שעד היום התייחסו אליהם כמובנים מאליהם. ההערכה הכספית הזו מאפשרת להשוות עלות ותועלת על בסיס מכנה אובייקטיבי משותף. הבחינה וההגדרה של השירותים וכן ההערכה הכספית של התועלות הנגזרות מהם מאפשרים למקבלי ההחלטות לבחון מה יהיו ההפסדים לחברה האנושית בהעדרם של אותם שירותים, ובהתאם לבחור איזה מבין כמה תרחישים אופציונליים לניהול מערכת אקולוגית נתונה יספק את שירותי החברה שבה אנו חיים באופן הטוב ביותר לאורך זמן, בין באמצעות פיתוח ובין באמצעות שימור.

שירותי המערכת האקולוגית מתחלקים לשתי קבוצות עיקריות: שירותים שיש להם ערך שוק, כמו עשב או שלף מהמרעה עבור בעלי חיים (מקביל לערך השחת בשוק), עץ לבנייה או לחימום, צמחי מרפא ודבורים להאבקה; ושירותים שאינם מעורבים ישירות במנגנוני שוק, כמו הנאה מהים ובכלל מהנוף, או הנאה מפריחת מינים מיוחדים בבר, כמו אירוסים או כלניות ודומיהם, שקשה יותר לקבוע את ערכם הכספי.

בהקשר זה נערכו שני מחקרים עיקריים בחולות מישור החוף שמטרתם הייתה לאמוד את ערכן הנופי והאקולוגי של דיונות החוף, נודדות ומיוצבות; וכן לאמוד את העלות של שימור, שחזור או שיקום הדיונות שערכן נפגע בשל הנזק שנגרם למגוון הביולוגי שלהן בגין הפרה כלשהי, כמו פלישה של שיטה כחלחלה או תהליך שגרם להתייצבותן של הדיונות הנודדות ולירידה במגוון המינים האופייניים להן. במחקרים הללו נעשתה הערכה כלכלית ונבחר הנוף הרצוי בעיני הציבור באמצעות סקר דעת קהל בשיטה של הערכה מותנית (CVM, Contingent Value Method). שיטה זאת מוגדרת כשיטה ישירה משום שהיא פונה אל הפרט ושואלת אותו ישירות בדבר הנכונות שלו לשלם (WTP, Willingness To Pay) עבור תרחיש היפותטי של שינוי (במחקר זה: שימור נוף הדיונות והמגוון הביולוגי הייחודי להן). הנכונות לשלם מעידה על ערכו של משאב הטבע בעיני הנשאל, ולכן מדגם מייצג של האוכלוסייה (מי שמגיעים לטייל בדיונות החוף ומי שאינם מגיעים אליהן) יכול לספק מידע על ערכו החברתי לכלל האוכלוסייה בהיותו טובין ציבוריים (שגב 2010; שגב ועמיתים 2014; Becker et al. 2016).

הסקרים נערכו באופן מדגמי באמצעות ראיונות אישיים בשני אתרים המייצגים את אזורי החולות במישור החוף בישראל: שמורת חולות ניצנים ופארק השרון, שהוא חלק מגוש חולות קיסריה. כמו כן נערכו סקרים במקומות אקראיים אחרים בארץ, כדי לאמוד את הערך הכלכלי המלא עבור כלל האוכלוסייה (מבקרים וגם כאלה שלא ביקרו מעולם בשני האתרים). בסך הכול השתתפו בסקר 600 אנשים שמייצגים משקי בית, מחציתם נדגמו באתרים ומחציתם מחוץ להם, והם מהווים מדגם מייצג של אוכלוסיית ישראל.

תוצאות המחקר הראו שהערך שהציבור מייחס לשימור הנוף של הדיונות הנודדות באמצעות ממשק פעיל גבוה ב-4-7 מיליון ש"ח בשנה מערכו של נוף הדיונות המיוצבות, שמתקבל מהעדר פעולה אקטיבית שתמנע מהן להתייצב. ערכן האקולוגי של הדיונות מבחינת חשיבותן לשמירת הטבע במצבי ייצוב שונים הוערך גם הוא, ושולב בערך הכלכלי שהציבור ייחס להן בסקר. כל אחד ממיני הצמחים קיבל ערך חיובי או שלילי בהתאם לחשיבותו האקולוגית, וסכום הערכים שהתקבל עבור כלל המינים בכל אחת מהדיונות במדגם מייצג את חשיבות הדיונה לשימור. שילוב כזה מאפשר לבחון את השינוי בערך הדיונה בשל תהליך ההתייצבות. נמצא שהתועלת שהציבור מפיק מהדיונות הולכת וקטנה עם העלייה ביציבותן, והדיונות המיוצבות מאבדות מערכן בעיני הציבור בסכום שמוערך ב-11 מיליון ש"ח בשנה.

ממצאי המחקר הזה עולה התועלת הרבה שמייחסת כלל האוכלוסייה (זו שמבקרת וזו שאינה מבקרת באתרים שנבדקו) למשאבי הטבע והנוף של הדיונות במישור החוף. פירוש הדבר שבעיני כלל האוכלוסייה יש למשאבי

הטבע והנוף בחולות חשיבות רבה הנובעת מעצם קיומם, מהשימוש שמפיקים מהם כיום, מהאפשרות להשתמש בהם בעתיד ומהאפשרות להנחיל אותם לדורות הבאים. עובדה חשובה זו צריכה להילקח בחשבון כאשר שטחי החולות יעמדו במרכזן של דילמות של פיתוח מול שימור, וגם בהקשר של ניהול וממשק מתאימים. מחקר זה מדגיש את ערכם של משאבי הטבע בחולות ומספק כלים למקבלי ההחלטות שצריכים להתמודד עם הדילמות הללו.

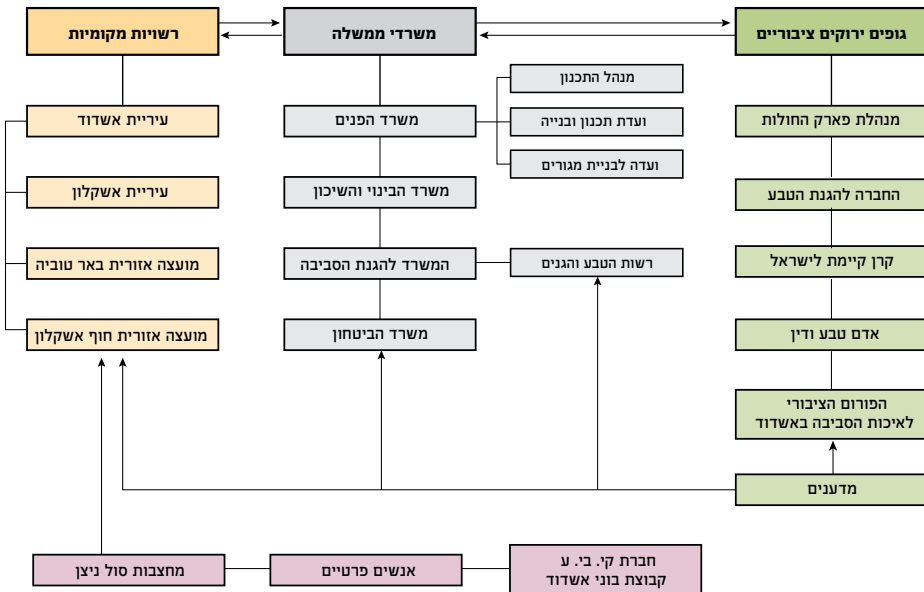
מחקר אחר, שנעשה בחולות ניצנים, עסק בממשק הנדרש עבור המין הפולש שיטה כחלחלה, שגורם להתייצבותן של הדיונות ולהיעלמות מינים אופייניים לחולות, וכך משנה לחלוטין את המערכת האקולוגית והנופית של דיונות החוף שבמישור החוף. שני סוגי הממשק שנבחנו היו בלימת ההתפשטות של השיטה באמצעים מתאימים ומיגורה מאזור דיונות החוף בעזרת ממשק שכולל כריתה, שרפה וחיטוי סולרי בסמוך לסוף עונת הגשמים (Cohen et al. 2019a; 2019b). גם במקרה זה נעשה סקר בשיטת CVM, שבדק את נכונות הציבור (מבקרים ושאינם מבקרים בשמורת חולות ניצנים) לשלם עבור ממשק שיבלום את התפשטות המין הפולש או לחלופין ימגר אותו כליל מהשמורה. מתוצאות המחקר עלה שמבחינת התועלת מיגור עדיף על בלימה, אך לא באופן מובהק. ואולם, מניתוח עלות-תועלת של כל אחד משני סוגי הממשק המוצעים עולה שלממשק של מיגור השיטה הכחלחלה יש יתרונות על פני בלימת התפשטותה (Lehrer 2011).

חוסר מודעות לערך הכלכלי הגבוה של משאבי הטבע, ובמקרה שלנו דיונות החול החופיות של מישור החוף, מעמיד את קיומן בסכנה. יש לקוות (אם כי זו תקווה נאיבית במקצת למול המציאות של היום) שמתן ערכים כלכליים (מוניטריים) למשאבי הטבע, שאפשר להשוותם לעלויות של תהליכי הפיתוח ושל ניהול וממשק מתאימים, יכריע את הכף לטובת דיונות החוף.

# מדיניות, תכנון וקונפליקטים בין בעלי עניין

הבנה הוליסטית של עיצוב הנוף ושל מערכת אקולוגית שלמה מביאה בחשבון תהליכים אקולוגיים ואנושיים כאחד. מרבית המחקרים שעסקו בגורמים מעצבי נוף "טבעיים" התמקדו בגורמים ובתהליכים אקולוגיים. ואולם, לגורם האנושי יש חלק נכבד בתהליך יצירת הנוף, שמושפע לרוב מדרך קבלת ההחלטות של גופים ממשלתיים וציבוריים שונים בעלי עניין בשטח, המייצגים בדרך כלל אינטרסים שונים. ניגודי האינטרסים מלווים בקונפליקטים אשר נובעים מריבוי שחקנים בעלי אידיאולוגיות שונות ותפיסות וערכים שונים בשאלת "הנוף הרצוי". קונפליקטים אלו קובעים למעשה את הנוף שיתקבל, שלעיתים שונה מאוד מתכנית הנוף ה"טבעית" ה"רצויה" השנויה במחלוקת בין בעלי העניין השונים.

פז (2009) בחנה את מכלול הקונפליקטים הסביבתיים בשמורת חולות ניצנים בשנים 1948-2008, שהכתיבו את גבולות השמורה והיישובים שקמו סביבה ואת מדיניות הממשק והשימור בה, ובסופו של דבר את הנוף שהתפתח בשמורה זו. איור 39 מציג את כל בעלי העניין בשטח חולות ניצנים בתקופה הנדונה.



איור 39: הקשרים בין כלל בעלי העניין בשטח חולות ניצנים במהלך השנים 1948-2008 (פז 2009)

כאמור, לגופים השונים יש אינטרסים מנוגדים: מועצות מקומיות מעוניינות בהרחבת שטחי הבנייה שלהן ובפיתוח תעשייה ותיירות חופית, שיקנו להן, בין השאר, הכנסה ממיסים; משרד הביטחון מעוניין בהקמת בסיס צבאי באזור רגיש ביותר מבחינה ביטחונית, שקרוב לים ולרצועת עזה. בסיס כזה זקוק לשטח למגורים, שטח למטווח ושטחי אימונים; מנגד ניצבים הגופים הירוקים, שמעוניינים למנוע כל פיתוח מסביב לשטח ובתוכו. זהו שטח החולות השמור הגדול ביותר במישור החוף, והמערכת האקולוגית הייחודית שלו מכילה מגוון גדול של צמחים, בעלי חיים ונופים אופייניים לדיונות חול. גם בקרב הגופים הירוקים יש אי-הסכמות והגדרות שונות עבור "הנוף הרצוי". כך, לדוגמה, בשנות ה-80 של המאה ה-20 הוגשו תוכניות לפיתוח העיר אשדוד בשטח גדול ורחב של הדיונות, ששמורת ניצנים היא חלק ממנו. החברה להגנת הטבע הטילה וטו על התוכניות שהגישה מועצת העיר והציעה חלופה שהגה יואב שגיאי (מראשי החברה להגנת הטבע ופעיל למען שמירת טבע והסביבה), שלפיה חלק משטח החולות יהפוך ל"פארק החולות", במטרה לשמור על החולות הייחודיים. אל החברה להגנת הטבע חברה הקרן הקיימת לישראל, ובהמשך הגדירה שטחים נרחבים מפארק החולות כשטחים בסמכותה על פי תוכנית מתאר ארצית ליער ויעור – תמ"א 22. "הנוף הרצוי" התבסס על ההגדרה בתמ"א 22 עבור שטחי חולות, שלפיה יהיו בשטחים אלו מגוון יחידות נוף: יער פארק חופי, יער נטוע, שטח מוגן (שמורת טבע) ושטחים לתיירות. ההגדרות בתוכנית המתאר הותאמו לאזור החולות בניצנים. במקביל נכתבה תוכנית אב ופרוגרמה תכנונית לניהול הפארק על ידי קק"ל. מאוחר יותר (2005, 2009), כשהשטח הוכרז כשמורת טבע בניהול רשות הטבע והגנים, "הנוף הרצוי" היה שטח "טבעי בלבד" שמורכב מדיונות חול ועליהן צמחים ובעלי חיים אופייניים לאזור.

טביעת הרגל של משרדי ממשלה (משרד הפנים, משרד הבינוי והשיכון, המשרד להגנת הסביבה ומשרד הביטחון) שקשורים לרשויות המקומיות ולגופים ירוקים ציבוריים ניכרת גם היא באזור חולות ניצנים. אחת הדוגמאות היא הרחבת היישוב ניצן והקמת יישוב נוסף בצמוד לשמורה, באר גנים, עבור מפוני גוש קטיף (2005). כל זאת בנגוד לתפיסה התכנונית בתקופה זו שהתאפיינה בדואליות של "פיזור מרוכז", כלומר פיתוח עירוני במרכזים המטרופוליניים ושמירה על השטחים הפתוחים. הפיתוח המסיבי של הערים, אשדוד מדרום ואשקלון מצפון, ושל היישובים ממזרח, ניצן ובאר גנים, משפיע מאוד על השמורה, שמכותרת סביבה בשטחים מבונים (וממערב – הים התיכון). רכבי שטח ש"חורשים" את האזור, אשפה שמעודדת כניסה של עכברי בית, חיות מחמד, כמו חתולים וכלבים, שמסתובבים בשמורה וניזונים מגרבילים ומשאר

בעלי חיים מקומיים, ומפגעים אחרים שנגזרים מפעילות האדם מסביב לשמורה ובתוכה מכתבים את הנוף של השמורה ואת אופייה ומרכיביה של המערכת האקולוגית.

אזור שמורת החולות ניצנים-אשדוד הוא מעין מיקרוקוסמוס לבחינת הדינמיקה בין חברה וסביבה בישראל, שממנו אפשר ללמוד על אזורים אחרים (כמו אזור חולות קיסריה-אור עקיבא). ניהול הקונפליקטים הסביבתיים בשמורת חולות ניצנים הוא אמנם מקומי, אך יש לו היבטים חברתיים-פוליטיים המאפיינים ניהול קונפליקטים סביבתיים גם ברמה הלאומית.

## שימור וממשק של דיונות חוף

לאור האיומים הרבים על דיונות החול במישור החוף חשוב לקדם הכרזה של שמורות טבע נוספות, ובעיקר כאלה שנמצאות בגבולות הגזרה של תפוצת המינים המדבריים והפסמופיליים – חולות ראשון לציון, שבהם נותרה האוכלוסייה הצפונית ביותר (במישור החוף) של הכוח האפור; וחולות נתיב העשרה, שם חיה אוכלוסייה משגשגת של כוח אפור וגם האוכלוסייה הצפונית ביותר (בעולם ככל הנראה) של שנונית ארוכת כף (שחם ובן-דוד 2019). זו לטאה שמצויה בצפון אפריקה ובדרומה של ישראל וחיה באזורי מדבר חוליים. אורכה מגיע לכ-14 ס"מ, והיא פעילת יום וניזונה מחרקים. לרוע המזל, הכרזת שמורות בימינו קשה להשגה לנוכח מדיניות שמעדיפה פרבור ופיתוח אורבני.

עבודות עדכניות מראות שוב ושוב כי בדיונות החול, כמו בחלקים אחרים של מדינת ישראל, שטחים שנמצאים בידי גופי הביטחון ובהם מוגבלת תנועה של בני אדם עשויים להיות מקלט ומפלט עבור חיות בר, ובהן גם זוחלים. דוגמה לכך היא השגשוג היחסי של אוכלוסיית צב יבשה מצוי (*Testudo graeca*) בשטח בסיס חיל האוויר בפלמחים ובחולות יבנה הסמוכים לו מדרום (שטח שהגישה אליו פתוחה אך מוגבלת בשל דרכים משובשות וחוליות; שחם 2020א; 2020ב).

יש חשיבות עליונה לשמירה על רציפות בין שטחי חולות ולמניעת היווצרות "איים" מקוטעים של גושי חולות, כדי להבטיח עמידות בת קיימא של אוכלוסיות צמחים ובעלי חיים ושימור של הדיונות הנוודות, שאצורים בהן צמחים ובעלי חיים ייחודיים ברמה האזורית, ברמה הארצית ואף ברמה הגלובלית. הביעור של צמחים פולשים קריטי לשמירה על המגוון הביולוגי של הדיונות בתוך המגוון הנופי והייחודי של חולות החוף. לשם כך יש לשקול כלים ממשקיים מסוגים שונים, כמו רעייה של בעלי חיים צמחוניים שקיימים בחולות, כמו צבי ארץ-ישראלי, שיש לעודד את אוכלוסיותיו; מרעה מבוקר ומפוקח של צאן וגמלים; פעולות ממשק מכניות באמצעים ידניים ובאמצעות כלים הנדסיים מתאימים; ואפילו נסיעה מבוקרת ומפוקחת של רכבי שטח במגבלות המתבקשות לאיזון בין תועלת לנזק אפשרי.

המושג "ממשק של מערכת אקולוגית" (ecosystem management) הוגדר לראשונה בשנת 1992 (Kaufmann et al. 1994), ומאז נכתבו מספר לא מבוטל של מאמרים וספרים שעסקו בשיפור ההגדרה ודנו במהות הגישה ובתרגומה לשפת המעשה (לדוגמה Szaro et al. 1998; Brussard et al. 1998; Meffe et al. 2002). המושג מבטא גישה של ניהול מערכת אקולוגית



על בסיס עקרונות אקולוגיים, למטרות שימור התפקוד והשירותים שלה לטווח ארוך, תוך מתן מענה לצרכים חברתיים-כלכליים, פוליטיים ותרבותיים. כשם שכבר צוין בפרקים הקודמים, מצב שיווי המשקל של דיונות החוף הוא דיונות מיוצבות. כפי שתואר, לאורך תקופות שונות הופר מצב שיווי המשקל הזה על ידי פעילות האדם באזור, שהתבטאה בניצול הצמחים שעל הדיונות לצורך בנייה, הסקה ורעייה, וגרמה לכך שהדיונות נותרו נודדות. מצב זה, שהתקיים לאורך פרקי זמן ארוכים של מאות שנים, עודד מיני צמחים ובעלי חיים חוליים ממוצא מדברי לחדור ממדבריות הסהרה וערב לדיונות החוף, תוך התאמה לתנאים החדשים ויצירה של תת-מינים ומינים חדשים ייחודיים לאזור. מצב דומה מוכר בחבל הים-תיכוני בישראל ובכלל סביב אגן הים התיכון. מצב שיווי המשקל באזור זה הוא חורש או יער בצפיפות צומח גבוהה. פעילויות של רעייה, כריתה, שרפה וחקלאות שהאדם ביצע במשך מאות שנים יצרו שטחים פתוחים בתוך מרחב החורשים והיערות הצפופים. השטחים הפתוחים הללו עודדו את אכלוסם של צמחים ובעלי חיים אופייניים לשטחים פתוחים, ובמהלך הזמן נוצרו מהם גם מינים אנדמיים, ייחודיים לאזור. מגוון המינים הכולל גדל מעצם נוכחותם של אותם שטחים בהשוואה לאזורים בעלי אקלים ים-תיכוני במקומות אחרים בעולם (נאוה 1985; שמידע 1985; Naveh & Kutiel 1990).

מסוף המאה ה-19 ובמהלך המאה ה-20, וביתר שאת לאחר הקמת מדינת ישראל, הוקמו ערים על הדיונות ומישורי החול במישור החוף. בשל כך צומצמו שטחי החולות, והדיונות שנותרו כוסו בצמחים, בהעדר גורמים כמו רעייה או כריתה שימנעו את התבססותם, וכך החל תהליך התייצבות של הדיונות הנודדות שנראו בצילומי אוויר משנת 1945 (Tsoar & Blumberg 2002; Bar (Kutiel) et al. 2004). התהליכים האלה נמשכים עד היום ומאיימים על המינים החוליים שאופייניים לדיונות נודדות, שחלקם אנדמיים לאזורנו. כדי לשמר חלק מהדיונות הנודדות על מרכיביהן לצד הדיונות המיוצבות נדרשת פעילות של ממשק אקטיבי – שחזור המערכת האקולוגית של דיונות נודדות.

בפרק זה יסוכמו שני מיזמים לשחזור הנוף (השבת הנוף למצב כפי שהיה לפני שהדיונות התחילו להתייצב) של דיונות נודדות מדיונות מיוצבות ומיוצבות למחצה, שנעשו בגן לאומי נחל אלכסנדר ובעיקר בשמורת חולות ניצנים.

# ממשק לשחזור מערכת אקולוגית של דיונות נודדות

## גן לאומי נחל אלכסנדר

בשנת 1995 נעשה ניסוי בחולות נחל אלכסנדר, שמטרתו הייתה לבדוק אם הסרת הצומח המעוצה מדיונה מיוצבת למחצה תעודד אכלוס של מיני צמחים ומכרסמים האופייניים לחולות נודדים. לשם כך נבחרו 6 דיונות מיוצבות למחצה, ובכל דיונה נבחרה חלקה בגודל של 50×50 מ'. שלוש חלקות בשלוש דיונות שימשו כקבוצת ביקורת, ואילו בחלקות בשלוש הדיונות האחרות הוסר החלק העל-אדמתי של כל הצומח באופן ידני בעזרת מסורים ומזמרות, כדי שלא ליצור הפרה חמורה של מרקם פני הקרקע. הדיונות היו מרוחקות זו מזו ביותר מ-200 מ' (קוטיאל ועמיתים 1997; Kutiel et al. 2000b). המעקב אחר המכרסמים נערך פעם בחודש במשך שנה אחת, 1995-1996, והמעקב אחר הצמחים החד-שנתיים נערך בתקופת האביב במשך 3 שנים, בין 1995 ל-1998. התוצאות הראו שהסרת הצומח המעוצה מהחלקות הגדילה פי 2 את חלקן היחסי של אוכלוסיות גרביל החוף תת-מין אלנבי ומריון החולות מביין כלל המכרסמים שנצפו, בהשוואה לדיונות הביקורת, על חשבון האוכלוסיות של עכבר הבית וחולדה מצויה (טבלה 20).

טבלה 20: השפעת הסרת הצומח המעוצה מדיונה מיוצבת למחצה על אוכלוסיות מיני מכרסמים בגן לאומי נחל אלכסנדר (Kutiel et al. 2000b)

דיונות מטופלות		דיונות ביקורת		מין
מספר פרטים	אחוז מסה"כ הפרטים	מספר פרטים	אחוז מסה"כ הפרטים	
107	85.6	124	47.1	גרביל חוף תת-מין אלנבי
8	6.4	3	1.1	מריון חולות
6	4.8	109	41.4	עכבר מצוי
1	0.8	12	4.6	חולדה מצויה
3	2.4	15	5.7	חדף מצוי
125	100.0	263	100.0	סה"כ

טבלה 21: מאפייני חברת הצמחים החד-שנתיים ומאפיינים כלליים של חברת הצמחים בדיונות המיוצבות (ביקורת) ובדיונות המטופלות 3 שנים לאחר הסרת הצומח המעוצה בגן לאומי נחל אלכסנדר (Kutiel & Geffen 1999)

מאפיינים	דיונות מיוצבות, ביקורת	דיונות מיוצבות מטופלות
מספר המינים החד-שנתיים	47	42
מספר המינים החד-שנתיים עם זיקה לחול	22	18
מספר המינים החד-שנתיים האנדמיים	2	2
מדד מגוון המינים (Shannon-Wiener Index) עבור צמחים חד-שנתיים	1.2	1.9
כיסוי הצומח הכללי (חד-שנתיים ורב-שנתיים; %)	81	65
כיסוי הצומח החד-שנתי (%)	6	57
כיסוי הצומח הרב-שנתי (%)	74	8

שלוש שנים לאחר הסרת הצומח המעוצה היה כיסוי הצמחים החד-שנתיים בחלקות המטופלות גדול פי 10 מכיסוי הצמחים החד-שנתיים בדיונות הביקורת (טבלה 21). מגוון המינים בחלקות המטופלות גדל, ומינים בעלי זיקה לחול, כמו גזר החוף, כרוב החוף ואדמדמת פלשתית, היו המינים השולטים בחברת הצמחים החד-שנתיים. אחוז הכיסוי של המין החד-שנתי גרניון הארגמן, מין שכיח בדיונות החוף מתחת לשיחים, בעיקר בדיונות מיוצבות, היה נמוך מאחוז אחד בדיונות המטופלות (Kutiel & Geffen 1999; Kutiel et al. 2000b).

ממשק של מערכת אקולוגית כרוך בעלויות, והן עלולות להגביל את יישום הממשק, בעיקר אם מדובר בממשק על שטחים נרחבים ולאורך זמן. משום כך, לאחר הניסוי שתואר לעיל הוחלט להשתמש בשרפה לצורך הסרת הצומח, במקביל להסרה ידנית, כיוון ששרפה היא כלי ממשקי זול יותר. ניסוי נוסף בוצע בחולות נחל אלכסנדר בשנת 2001. נבחרו 12 דיונות מיוצבות למחצה עד מיוצבות, שנעשה בהן סקר צומח פרטני באביב של אותה שנה. הצומח הוסר מ-8 דיונות בקיץ של אותה שנה, ב-4 דיונות בהסרה ידנית של נוף הצומח העל אדמתי וב-4 אחרות באמצעות שרפה. 4 דיונות נוספות שימשו כקבוצת בקרה. במשך שני אביבים רצופים (אביב 2002 ואביב 2003) נערך מעקב אחר התחדשות הצומח.



תמונה 42: התחדשות הצומח החד-שנתי בדיונות שעברו שרפה מבוקרת בגן לאומי נחל אלכסנדר. בתמונה זהר גילר, סטודנטית לתואר שני שחקרה את ההשפעה של ממשקים שונים על רמת הנדידה וההתייצבות של דיונות (צילום: פועה בר)

תוצאות הניסוי הראו ששרפה אינה כלי ממשקי יעיל עבור הסרת הצומח מדיונות מיוצבות למחצה ומיוצבות. השרפה התפשטה באיטיות רבה ולא כילתה את הצומח כולו למרות התנאים המיטביים לשרפה (יובש ורוח), ככל הנראה בגלל העדר רציפות מרחבית של הצומח הרב-שנתי ואחוז כיסוי וביומסה נמוכים. טמפרטורת השרפה שנמדדה בפני הקרקע הייתה נמוכה יחסית בהשוואה לטמפרטורות שמתפתחות בשרפות יער (Kutiel & Naveh 1987; Kutiel & Shaviv 1989), והגיעה לכדי 200 מעלות צלסיוס בלבד. בטמפרטורה כזו הקרקע מועשרת בחומר אורגני ונוטריינטים, כמו חנקן וזרחן זמינים, הרבה מעבר לכמויות הנמצאות בחול (Kutiel & Naveh 1987; Kutiel & Shaviv 1989). בשל כך כיסוי הצומח החד-שנתי היה גבוה מאוד והרכבו היה שונה מהרכב הצמחים שנמצא בדיונות שהוסר מהן הצומח באופן ידני ומדיונות הבקרה (גילר 2006; תמונה 42).

סביון יפו, לדוגמה, שלט בדיונות שעברו שרפה. זרעיו מופצים ברוח, וככל הנראה הגיעו לחלקות הללו לאחר השרפה, כשהן עשירות בחומר אורגני ובנוטריינטים, והתבססו בהן. לעומת זאת, הכיסוי של מינים כמו חומצה מגוידת וגזר החוף היה נמוך בהשוואה לחלקות הכיסוח הידני, ככל הנראה מאחר שבנק הזרעים שלהם, שמצוי בשני הסנטימטרים העליונים של החול, נאכל בזמן השרפה. גם התחדשות הצומח הרב-שנתי הייתה נמוכה בהשוואה לחלקות שעברו כיסוח, והדבר מעיד כי צמחי החולות הרב-שנתיים אינם מותאמים לשרפות כמו צמחי החורש הים-תיכוני, שמתחדשים לאחר שרפה.

חשוב לציין שבשנים לאחר שני הניסיונות שתוארו לעיל התכסו החלקות בטיונית החולות. מכאן שממשק חייב להיות תהליך ארוך, מתמשך ורציף כדי למנוע חדירה של מינים פולשים וסתגלנים שעלולים להתנחל בשטחים פתוחים מופרים.

## שמורת חולות ניצנים

בשמורת חולות ניצנים נעשו מאז שנת 2005 מספר ניסויים שעקבו במשך 12 שנים אחר ההשפעה של הסרת הצומח הרב-שנתי מדיונות מיוצבות ומדיונות מיוצבות למחצה על צמחים (חד-שנתיים ורב-שנתיים) ועל בעלי חיים (פרוקי רגליים, זוחלים ומכרסמים). הצומח הוסר באופן מבוקר באמצעות כלים כבדים (בולדוזרים) ורעייה על ידי עדרי עיזים, כבשים וגמלים, וכן נערך מעקב אחר דיונות שהצומח הוסר מהן באופן לא מבוקר על ידי רכבי שטח (תמונה 43). בכל הניסויים נעשתה השוואה בין החלקות שהוסר מהן הצומח לחלקות הבקרה שמהן לא הוסר הצומח, ובינן לבין הדיונות הנודדות, ששימשו "דיונות המטרה", שאליהן שאפנו להגיע בעקבות הממשק מבחינת חברות הצמחים ובעלי החיים (Bar (Kutiel) 2013; Bird et al. 2020). השיטות ודרך איסוף הנתונים היו זהים לאורך כל השנים משנת 2005 ועד 2019.

ההסרה הראשונה של הצומח הרב-שנתי בעזרת בולדוזר נעשתה ב-8 דיונות מיוצבות באוקטובר 2005, בסוף הקיץ. הבולדוזר נבחר ככלי המתאים מאחר שבעזרתו אפשר להסיר את הצמחים על שורשיהם כדי למנוע התחדשות מהירה. בצמוד לכל דיונה מטופלת שהוסר ממנה הצומח הייתה דיונה ששימשה כדיונת ביקורת. ההסרה הייתה חלקית, במטרה להותיר חלק מהצומח באחוזי



תמונה 43: הסרת צומח מדיונות בשמורות חולות ניצנים בעזרת כלים כבדים (בולדוזר ובאגר), רעייה על ידי עדרי עיזים וכבשים ופעילות בלתי מבוקרת של רכבי שטח (צילום: פועה בר)



תמונה 44: הסרה חלקית של הצומח המעוצה מדיונות מיוצבות בעזרת בולדוזר בשמורת חולות ניצנים, צילום מהאוויר וצילום מהקרקע (צילום: פועה בר)

כיסוי דומים לאלה שבדיונות המיוצבות למחצה ובדיונות הנודדות. כדי לשלוט על אחוזי הכיסוי נעשה שימוש בטורים ושורות ליצירת מבנה של גריד (Bar (Kutiel) 2013; תמונה 44).

מעקב של כמה שנים אחר תגובת הדיונות להסרת הצומח והשוואת הנתונים עם דיונות הביקורת ודיונות המטרה הראו שלא חלו שינויים מרחיקי לכת בחברות הצמחים החד-שנתיים ובחברות בעלי החיים. כמו כן, לא הייתה התחדשות של הלענה החד-זרעית במקומות שמהם היא הוסרה. עד היום (שנת 2022) אפשר להבחין בדגם הגריד בצילומי אוויר ובצילומי לוויין. על בסיס התוצאות של ניסוי ההסרה הראשון הוחלט בנובמבר 2012 להסיר את הצומח מ-4 דיונות מיוצבות למחצה, גם הפעם באמצעות בולדוזר. הפעם הוסר הצומח כולו מהמדרון הפונה לרוח. הסרת הצומח ממדרון זה הייתה אמורה להגביר את תהליכי הסחיפה וההשקעה האאולית של החול בדיונה (תמונה 45).

בשנה זו התחלנו גם לעקוב אחר דיונות שהצומח הוסר מהן עקב פעילות אינטנסיבית ובלתי מבוקרת של רכבי שטח. השאלה שעמדה על הפרק היא אם הדיונות הללו, שנראות כמו דיונות נודדות, מקיימות חברות צמחים ובעלי חיים, ואם אלה דומות למה שנמצא בדיונות הנודדות.





תמונה 45: הסרת הצומח המעוצה מהמדרון הפונה לרוח בדיונות מיוצבות למחצה בעזרת בולדוזר, שמורת חולות ניצנים (צילום: פועה בר)

באופן כללי, השינויים שחלו בדיונות לאורך 12 השנים בעקבות הטיפולים השונים היו קטנים מאוד, ובאו לידי ביטוי בהרכב חברות הצמחים ובעלי החיים, ובעיקר במינים הביו-אינדיקטורים בעלי זיקה גבוהה לחול. הדבר בלט במיוחד בדיונות המיוצבות למחצה שמהן הוסר הצומח הרב-שנתי מהמדרונות הפונים אל הרוח. סדר הגודל של השינויים בדיונות אלה היה 9%-30% בהשוואה לדיונות המיוצבות, שמהן לא הוסר הצומח, ובהשוואה לדיונות הנודדות, שכזכור שימשו בסיס עבור דיונות המטרה. לעומת זאת, השינויים בדיונות המיוצבות שמהן הוסר הצומח בדגם של גריד (תשבץ) היו בסדר גודל של 6%-17% (Bird et al. 2017). הנתונים שנאספו במשך 7 שנים עבור הדיונות שהושפעו מפעילות של רכבי השטח הניבו תוצאות בלתי צפויות. במשך שנים התייחסו לדיונות הללו כדיונות "עקרות" (סטריליות), ואכן הצמחים הרב-שנתיים והחד-שנתיים נעדרים מהן כמעט כליל (שלא בדומה למצב הקיים בדיונות הנודדות) ומספר מיני הזוחלים ושפעתם נמוכים באופן מובהק בהשוואה לדיונות הנודדות ולדיונות המיוצבות למחצה. אולם הרכב חברות המכרסמים והחיפושיות בדיונות אלה היה דומה במידת מה (באופן לא מובהק) לדיונות הנודדות, ונמצאו בהן מינים שהם ביו-אינדיקטורים לחול, כמו גרביל חולות ושינצית חולות. למרבה הפלא, אוכלוסיית גרביל החולות

הייתה גדולה במובהק מגודלה בדיונות הנוודות והנוודות למחצה. לא כך הדבר עבור שנצית החולות, שנוכחת בדיונות הללו אבל מספר פרטיה קטן מזה שבדיונות הנוודות. כזכור, בדיונות שהוסר מהן הצומח בעזרת הבולדוזר לא התקבלו תוצאות דומות (Bird et al. 2020).

המעקב אחר הדיונות שהצומח הוסר מהן באופן מבוקר נעשה לאורך השנים לאחר הפרה חד-פעמית. אמנם, הסרת הצומח יצרה מיקרו-בתי גידול זמינים לחלק מהמינים שאופייניים לדיונות נוודות, אך בה בעת נכחו בדיונות הללו גם מינים האופייניים לדיונות מיוצבות למחצה ולדיונות מיוצבות. נמצא כי שפע פרטים ועושר מינים אינם מדדים טובים להצלחה של הסרת הצומח, אולם הרכב החברה, ובעיקר נוכחותם של המינים הביו-אינדיקטורים, הם מדדים טובים. ייתכן שאילו היינו עוקבים אחר הדיונות המיוצבות למחצה שמהן הוסר הצומח לאורך שנים רבות יותר, היינו נוכחים לדעת שהן נעשות דומות יותר ויותר לדיונות נוודות. עם זאת, אין ספק שאפשר לזהות שינויים מהותיים במערכות אקולוגיות באופן ברור יותר לאחר הפרות מתמשכות לאורך זמן, כמו שנמצא בדיונות שמתקיימת עליהן פעילות של רכבי שטח. גם במקרה הזה יש להתייחס לתוצאות בזהירות רבה, מאחר שלא ידועה ההיסטוריה של ההפרות על ידי רכבי שטח בדיונות הללו ולא ידועות שכיחותן ועוצמתן. במצב כזה אין להסיק שפעילות של רכבי שטח יכולה לשמש ככלי ממשקי להסרת הצומח במטרה לשמר את המינים החוליים בעלי הזיקה הגבוהה לדיונות נוודות.

כמה מסקנות עיקריות נגזרו מאותם ניסויים עבור ממשק הממוקד בשחזור של דיונות נוודות:

1. הסרת הצומח ("ההפרעה") צריכה להיעשות בדיונות מיוצבות למחצה, שדומות במידת מה לדיונות נוודות.
2. ההפרה צריכה להיות רציפה לאורך זמן, תוך מעקב אחר התגובה של המערכת האקולוגית ושינויים במדיניות הממשק בהתאם.
3. יש לעקוב במקביל אחר כמה קבוצות אורגניזמים מאחר שכל קבוצה מגיבה באופן שונה. במקרה שלנו, נמצא כי מכרסמים וחרקים הן קבוצות ביו-אינדיקטורים טובות.
4. המדדים הטובים ביותר להגדרת ההצלחה של הממשק הם הרכב החברה ונוכחות מינים שהם ביו-אינדיקטורים, במקרה הזה מינים בעלי זיקה גבוהה לחול.
5. יש לעשות שימוש בכמה טכניקות להסרת הצומח, כמו שלוב של הסרה מכנית עם רעייה.



## רעייה

ממשק של מערכות אקולוגיות בעזרת רעייה שכיח ביותר, בעיקר בחברות צומח שיחיות ועשבוניות (פרבולוצקי וזליגמן 1993). בדרך כלל מטרתו של ממשק כזה היא להקטין את כיסוי הצומח הרב-שנתי, בעיקר המעוצה, ולעודד את התבססותם של צמחים עשבוניים, בעיקר חד-שנתיים, וכך להגדיל את מגוון המינים במערכת האקולוגית. בשטחים עשבוניים הרעייה מונעת את השתלטותו של מין אחד במערכת וכך מאפשרת את התבססותם והתפתחותם של מינים עשבוניים אחרים (Naveh & Whittaker 1980). הרעייה היא כלי יעיל למטרות אלו, מאחר שהיא ניתנת לבקרה וניהול ומאפשרת ממשק רציף בזמן.

הרעייה באזורים היס-תיכוניים נעשית בעיקר על ידי כבשים, עיזים, בקר ולפעמים גם סוסים. פרות וסוסים בררנים מאוד במזונם (De Bonte et al. 1999), כבשים מלחכות כמעט רק צומח עשבוני ועוברות הלאה (Hewett 1985), ועיזים נחשבות חיות מרעה אגרסיביות יותר, מאחר שהן מזיקות יותר לצמחים שהן אוכלות, אך גם הן בררניות (Solanki 1994). מחקרים רבים בדקו את התנהגות בעלי החיים הללו במרעה, הרגלי האכילה שלהם, המזון המועדף עליהם ועוד (לדוגמה גלסר 2016; ; Goetsch et al. 2010; Zampaligré & Schlecht 2018). רעייה על דיונות מוכרת במקומות שונים בעולם (לדוגמה Gou et al. 2010; Plassmann et al. 2010; Hewett 1985; 2020). מניחים שגם על הדיונות החופיות שבמישור החוף הייתה רעייה, ושהיא אחת הסיבות – לצד הכריתה – להסרת הצומח מהדיונות ולמניעת התייצבותן (Qin et al. 2002; Levin & Ben Dor 2004). רשות הטבע והגנים דאגה להביא לשמורת חולות ניצנים שני עדרים מעורבים של כבשים ועיזים כדי שירעו בשטחי השמורה, הן בחלק הצפוני והן בחלק הדרומי שלה, במטרה להפחית באופן ניכר את כיסוי הצמחים



תמונה 46: עיזים וכבשים ניזונים מתרמילי רותם המדבר בדיונות המיוצבות בשמורת חולות ניצנים (צילום: פועה בר)

הרב-שנתיים, ובעיקר את הלענה החד-זרעית, ששולטת על כל הדיונות. הרעייה נעשית בעיקר בחורף ובאביב. מעקב אחר העדרים הללו גילה שבעלי החיים שוהים זמן קצר מאוד על הדיונות (כעשרה אחוזים ממשך השהייה שלהם בשטח), ומרבית הזמן הם ניזונים מהצמחים שמצויים בשקעים שבין הדיונות או בשדות הנטושים בסמיכות לדיונות. בדיונות הכבשים והעיזים ניזונים בעיקר מהצמחים העשבוניים, רב-שנתיים וחד-שנתיים, ופחות מהצמחים המעוצים. לענה חד-זרעית כמעט אינה נאכלת על ידי בעלי החיים הללו וכך גם רותם

תמונה 47: התנהגות ומצב גמלים בדיונות מיוצבות למחצה לאחר שלושה חודשי רעייה בקיץ בשמורת חולות ניצנים: (א) זכר שנוגס מחלקים צעירים שבקצות ענפי לענה חד-זרעית. נאקות ובכרים נמנעים מאכילת לענה; (ב) לענה שנוגס בה גמל; (ג)-(ו) גמלים ניזונים מבר-עכנאי שיחני, גומא מגובב, גפנים (שרידים מהתקופה הערבית לפני קום המדינה) וקמל; (ז)-(ט) מצב הגמלים בחודש ספטמבר, בסוף תקופת הניסוי (Katz et al. 2016) (צילום: פועה בר)





המדבר, להוציא צימוח חורפי וצעיר של הגבעולים, העלים והתרמילים שנאכל על ידי העיזים (תמונה 46).

לפי הופמן ועמיתיו (Hoffmann et al. 2005), כדי שהסרת צומח ברעייה תניב תוצאות משמעותיות בטווח זמן קצר מומלץ להשתמש בחיות מרעה גדולות, שיכולות לאכול כמות ניכרת מכיסוי הצומח וגם לגרום נזק רב יותר לצומח באמצעות דריכה. מורי (Murray 1991) מוסיף כי חיות גדולות משקיעות אנרגיה רבה בתנועה ולכן בוחרות להיות בורניות פחות מאוכלי עשב קטנים יותר. בשטחים שבהם בעלי החיים נאלצים להשקיע אנרגיה רבה בתנועה, כמו בזמן הליכה בדיונות נודדות ובדיונות מיוצבות למחצה, הם יצרכו יותר ביומסה צמחית. חיית המרעה שעונה על הקריטריונים האלה וכן עמידה לתנאי יובש ומסוגלת ללכת על קרקע חולית היא הגמל, שאף הוגדר כבעל החיים האחראי למדבור במדבריות דובאי (Gallacher & Hill 2006). בספרות כמעט אין מחקרים על התנהגותו של הגמל בדיונות או בבתי גידול אחרים, וקיים מידע מועט על השפעתו כחיית מרעה על הסביבה. מהמחקרים המעטים שנערכו על הגמל עולה כי בעונת הקיץ הוא מבלה את רוב זמנו ברעייה, וניזון מצמחים עשבוניים ומשיחים (Gauthier-Pilters & Dagg 1981; Kassily 2002; Dereje & Uden, 2005; Amin et al. 2007). הוא אינו בררן ואוכל גם שיחים קוצניים וכאלה שמכילים ריכוז מלחים יחסית גבוה, שרוב חיות המרעה נמנעות מאכילתם (Bailey & Danin 1981; Amin et al. 2007; Raziq et al. 2008; El-Kablawy

(et al. 2009). כמו כן, הוא מוריד את אחוזי הנביטה לאחר הרעייה ומונע התחדשות מהירה של הצמחים (Gallacher & Hill 2008). מכאן שהגמל משפיע השפעה ניכרת על הירידה ביצרנות הראשונית של המערכת בזמן קצר (Gallacher & Hill 2006).

עם המידע הזה והבטחה מצד הבדואי בעל עדר הגמלים שתוך שבועיים ייעלמו שיחי הלענה, התחלנו את המעקב אחר ההשפעה של עדר גמלים על הסרת הצומח מדיונות מיוצבות למחצה בשמורת חולות ניצנים. העלינו עדר גמלים (15 פרטים, מתוכם 9 נקבות בוגרות, זכר בוגר אחד ו-5 בכרים ובכרות; שתי נקבות היו הרות ו-5 נקבות מניקות) על הדיונות בחודשים יולי – ספטמבר (תמונה 47), והמזון הזמין היחיד לגמלים היה צמחים רב-שנתיים. קודם לכן וידאנו שהגמל אוכל לענה חד-זרעית: האכלנו ארבעה גמלים במכלאה במשך שבוע בענפי הלענה, ואכן הגמלים אכלו אותם (Katz et al. 2016).

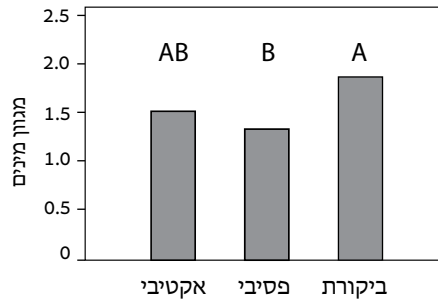
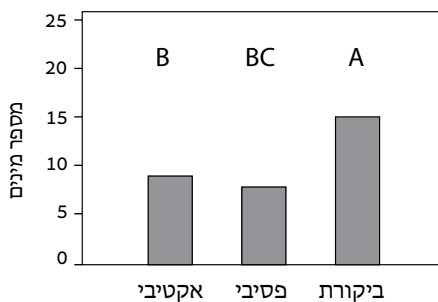
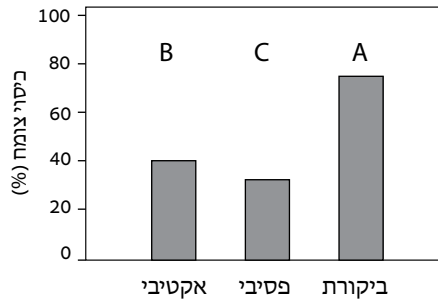
המסקנות משלושת חודשי הרעייה של גמלים בתקופת הקיץ, כשצמחים חד-שנתיים אינם בנמצא הן:

1. הגמלים ברניים בבחירת המזון שלהם. במשך כל התקופה ניזונו מהצמחים בר-עכנאי שיחני, מלענן החולות, חורשף צהוב, דנתוניית החולות וקמל של צמחים עשבוניים. לענה חד-זרעית אינה נמנית עם הצמחים שנאכלים על ידי גמלים, למרות שכיחותה הגבוהה בדיונות.
2. בהעדר מיני הצמחים הערבים לחיכם הגמלים כמעט לא רעו אלא שרצו, ובעקבות כך ירדו במשקלם.
3. גמלים לא נמצאו ראויים ככלי ממשק להקטנת הכיסוי של לענה חד-זרעית (Katz et al. 2016).

## שיקום שבילים

רמת הפעילות של מטיילים בחולות החוף גבוהה יחסית ויוצרת שבילים למכביר בשל הליכה או נסיעה ברכבי שטח (תמונה 40). שיקום השבילים הללו מהשפעות הדריכה והדריסה הוא בדרך כלל קל בגלל תכונותיו של החול. ברכסי כורכר הסיפור שונה מאחר ששכבת החול רדודה מאוד ולחצי דריכה ונסיעה חושפים את הכורכר.

בדיונות וינגייט שבשמורת נחל פולג נבדקה האפשרות לשיקום של שבילים בחולות שנוצרו על ידי מטיילים ופעילות אינטנסיבית של מדריכי ספורט ממכון וינגייט. כמה שבילים נסגרו כדי למנוע כניסה אליהם (ממשק פסיבי), ומספר



איור 40: ערכים ממוצעים של כיסוי צומח, מספר מינים ומגוון מינים ליחידת שטח בשבילים שעברו ממשק פסיבי (סגירת שבילים) וממשק אקטיבי (העשרה בנשר צמחים שנלקח משולי השבילים) בשמורת פולג. אותיות זהות מציינות הבדל לא מובהק, אותיות שונות מציינות הבדל מובהק ברמה של  $\alpha \leq 0.05$  (מאור 2002)

דומה של שבילים כוסו בשכבת נשר שנלקחה מפני השטח העליונים סמוך לשבילים (ממשק אקטיבי). מעקב שנערך במשך שנתיים הראה שהשבילים התכסו בצמחים חד-שנתיים ובנבטים של צמחים רב-שנתיים. כיסוי הצומח, מספר המינים ומגוון המינים (Shannon-Weaver Index) ליחידת שטח היו, כמצופה, גבוהים יותר בחלקות הביקורת בהשוואה לשבילים. עם זאת, המדדים עבור השבילים שטופלו בממשק אקטיבי היו במובהק גבוהים מהמדדים עבור השבילים שטופלו בממשק פסיבי (איור 37; מאור 2002). טיפולים דומים נעשו גם בקיסריה: שבילים שהקרקע שלהם הייתה מהודקת מאוד נסגרו לתנועה ונחרשו לעומק של 2 ס"מ כדי לאפשר לזרעים להגיע לעומק האדמה ולהתבסס. התוצאות היו דומות לאלה שהתקבלו בשמורת פולג.

# טיפול במינים פולשים

## שיטה כחלחלה בשמורת חולות פלמחים – מקרה בוחן

שטח החולות בפלמחים כולל משאבי טבע, נוף ומורשת בעלי ערך רב (גל ואחרים 2008). משאבים אלו נתונים לאיום של פלישת שיטה כחלחלה, שהתבססה והתפשטה בשטחים נרחבים בבסיס פלמחים ובסביבתו. למרות היקף ההתפשטות הגדול של השיטה הכחלחלה באזור, עדיין נותרו מאות דונמים של שטחים פתוחים בתוך הבסיס ובסביבתו שהיקף ההתפשטות בהם קטן יחסית, ועלה צורך להגן עליהם מפני התבססות ופלישה של השיטה הכחלחלה. בין השנים 2012 ו-2017 הופעל מיזם על בסיס העקרונות שתוארו לעיל (כהן 2021). השיטה הכחלחלה טופלה באמצעים של כריתה והדברה בכתמים שבהם רמת האילוח של השיטה הייתה נמוכה יחסית, ואופיינה בקבוצות קטנות של עצים המהוות מוקד להפצה ולאילוח של שטח טבעי נרחב. מטרת הממשק הייתה להגן על חברות הצמחים ובעלי החיים של החולות מהשתלטות של הצמח הפולש המלווה בדחיקה של המינים החוליים המקומיים. היעד האסטרטגי של הממשק היה בלימת ההתפשטות וצמצום האוכלוסייה של הצמח הפולש לטווח זמן של שנים רבות. הניתוח הכלכלי שנערך לקראת המיזם הראה שהטיפול בכתמים עצמם צפוי לחרוג במידה ניכרת מהתקציב שיועד למיזם, אך הטיפול בזרעים (פרטים צעירים מאוד) החורגים מכתמים אלו אפשרי בהחלט.

בשנת 2012 החלו עבודות הכריתה וההדברה של הזרעים, שנמשכו במשך שלוש שנים. בשלב הראשון נכרתו כל העצים נמוך ככל האפשר והודברו מיידית בראונדאפ מהול במים (50%). ההתחדשויות מגדמים טופלו מדי שנה בריסוס עלוותי הכולל שילוב של התכשירים ראונדאפ (1.5%), טומהוק (1.5%) ומשטח L77 (0.2%). הטיפול נעשה על שטח של 597 דונם והעלות המצטברת של הטיפולים לתקופה של שלוש שנים הסתכמה ב-126,515 ש"ח, קרי 212 ש"ח לדונם אחד. לאחר הטיפול האינטנסיבי הראשוני החל שלב התחזוקה. עלות התחזוקה עבור כל השטח הסתכמה בשנים הרביעית והחמישית לפרויקט ב-7,100 ש"ח בלבד עבור כל שנה. מכאן שמחיר טיפול בדונם אחד לאחר טיפול אינטנסיבי והפיכתו לשטח נקי מהמין הפולש הוא כ-12 ש"ח לדונם, מחיר נמוך ומשתלם מאוד ביחס ליעדי שימור ערכי הטבע בשמורת חולות פלמחים. תוכנית הפעולה בשמורת פלמחים, המבוססת על הגדרת יעדים אסטרטגיים ריאליים, הוכחה כישימה ומשתלמת לשמירת הטבע בחולות מישור החוף.

בניגוד לשיטה כחלחלה, שאפשר לטפל בה ביעילות, הטיפול בטיונות החולות נראה בלתי אפשרי במצב הנתון כיום. למעשה אין שיטות לטיפול

בטיונית החולות בישראל, וכפי הנראה צמח זה ישלוט במגוון בתי הגידול החוליים של מישור החוף. מעט מאוד ידוע על ההשפעות של טיונית החולות על המערכות האקולוגיות, והידע הקיים מרמז על דחיקה של המינים החוליים מבית הגידול. המחקר המתמקד בממשק צמחים פולשים הוא חדש יחסית, בעולם ובישראל. מרבית עבודות הממשק נעשו בארץ ב-10 השנים האחרונות, וייתכן שעם התפתחות המחקר תימצא פריצת הדרך לטיפול גם בצמח זה.

## עקרונות והמלצות לטיפול במינים פולשים

האמרה הידועה "מניעת תחלואה עדיפה תמיד על טיפול במחלה" נכונה גם לגבי הטיפול בצמחים פולשים. הטיפול בצמחים פולשים שכבר התפשטו בשטחים נרחבים הוא מורכב מאוד, דורש משאבים גדולים ולרוב מספק תוצאות זמניות וחלקיות בלבד. לכן מניעה מבעוד מועד של חדירת מיני צמחים הידועים כפולשים, בייחוד אלה שמוגדרים כמשני סביבה, לתוך שטחי מדינה, היא האמצעי הבטוח והיעיל ביותר. אם מין פולש הצליח לחדור לשטחי המדינה, אזי ניטור ותגובה מהירים הם הכלים היעילים ביותר לשמירה על השטחים הפתוחים מפני התבססותו. אולם אם בכל זאת הצליח המין לחדור ולהתבסס, ונמצא בשלבים מתקדמים של פלישה בסביבה החדשה, אפשר ליישם מגוון אמצעים ברמות שונות של התערבות אקטיבית לטיפול בו ולשימור או שיקום של בית הגידול שאליו פלש. כהן (2021) מציע מתווה בן שמונה שלבים לטיפול בצמחים פולשים שכבר התפשטו וממשיכים להתפשט בסביבתם החדשה: הגדרת מטרות, השלמת פערי ידע, הגדרת יעדים אסטרטגיים, כתיבת תוכנית פעולה פרטנית, בחינת יעילות ושיממות, ביצוע, ניטור ואדפטציה. להלן אתייחס לשלבי המתווה בהקשר של צמחים פולשים בדיונות החוף בישראל.

### 1. הגדרת מטרות

הגדרת מטרות לממשק עבור כל מערכת אקולוגית היא אבן יסוד לתכנון ולביצוע. אותו הדין קיים גם עבור הטיפול במינים פולשים. צמחים פולשים עלולים לאיים על בריאות הציבור (מינים אלרגניים), על החקלאות (אילוח ותחרות בשטחים חקלאיים) ועל שמורות הטבע והשטחים המוגנים האחרים (דחיקה של מינים מקומיים). רבים נוטים לטעות ולמקד את מטרת הטיפול בצמחים הפולשים עצמם, אך בפועל הטיפול במינים אלו הוא כלי להגנה על הסביבה כולה. מטרת הטיפול בצמחים הפולשים טיונית חולות ושיטה כחלחלה בחולות מישור החוף היא שמירה על המערכת האקולוגית החולית הים-תיכונית, האוצרת בתוכה ערכי טבע, נוף ומורשת ייחודיים. טיונית החולות והשיטה הכחלחלה מייצרות אוכלוסיות רציפות וצפופות המאיימות על שימור משאבי הטבע והנוף בחולות מישור החוף. אם הכוונה היא



להתערב אקטיבית כדי לטפל בצמחים פולשים יש להגדיר היטב אם מדובר בפעולת שימור, המסתכמת בטיפול בצמחים הפולשים בלבד, או בפעולות לשיקום בית הגידול מהפלישה של המינים הללו. במקרה כזה יש צורך בהתערבות נוספת מעבר לטיפול בצמח הפולש, כדי להשיג את דמות הנוף הרצויה לבית הגידול ולמנוע פלישה חוזרת. פעולות שיקום או שחזור דורשות השקעת משאבי זמן וכסף רבים, ולכן בפועל אפשר ליישם אותן בשטחים מצומצמים בלבד.

## 2. השלמת פערי ידע

נקודת המוצא לטיפול בצמחים פולשים היא שיעילותו ויישומו של הממשק מוטלים בספק, ולכן יש לשכנע את הגורמים הרלוונטיים שממשק אקטיבי יכול להביא לביעור המינים הפולשים. לשם כך יש להשלים את פערי הידע לגבי המנגנונים והמאפיינים של התפשטות הצמחים הפולשים, להעריך את הסיכון שהם עלולים לגרום למערכות האקולוגיות ללא התערבות האדם ולבחון את אפשרויות הפעולה נגדם. מנגנוני ההתפשטות של טיונית החולות ושל השיטה הכחלחלה ידועים היטב, וידועים גם מאפייני בתי הגידול שאליהם הן פולשות (טבלה 22). קצב ההתפשטות של השיטה הכחלחלה ידוע, אך הידע על קצב ההתפשטות של טיונית החולות חסר, וכפי הנראה הקצב גבוה בהרבה משל השיטה הכחלחלה. נכון להיום יש מידע מבוסס על השפעות השיטה הכחלחלה על בתי הגידול החוליים בישראל, אך המידע על השפעת טיונית החולות מועט. השיטה הכחלחלה מטופלת בשיטות מכניות ופיזיקליות (כריתה, שרפה וחיטוי סולרי), וכן בהדברה באמצעים כימיים וביולוגיים (ראו בהמשך). לעומת זאת, לא ניתן

טבלה 22: מאפייני ההתפשטות והשפעות של שיטה כחלחלה וטיונית החולות בחולות מישור החוף

טיונית החולות	שיטה כחלחלה	
רוח ונמלים	נמלים, הולכי רגל ורכבי שטח	מנגנוני התפשטות
שטחים מופרים ובלתי מופרים	שטחים מופרים או מיוצבים	אזורי התפשטות
מהיר מאוד	מהיר	קצב התפשטות
פגיעה במינים בעלי זיקה לחול	פגיעה במינים בעלי זיקה לחול	השפעות על בית הגידול



בפועל לרסס שטחים נרחבים של טיונית חולות בחומרים כימיים, מסיבות ברורות של זיהום אוויר והשפעות על בריאות האדם ועל כלל הצמחים ובעלי החיים. כמו כן, לא מוכרים כלל בעולם אויבים טבעיים של מין זה, שיכולים לשמש כמדבירים ביולוגיים. לכן עקירה של הטיונית נראית נכון לעכשיו כפעולה הישימה היחידה לטיפול בצמח זה (כהן ורוטשילד 2012). אסטרטגיית ההתחדשות של שני הצמחים שונה בתכלית: שיטה כחלחלה מתרבה וגטטיבית ובעיקר מנביטה שמקורה בבנק זרעים עשיר בקרקע (כהן 2007; Cohen et al. 2019a). לעומת זאת, טיונית החולות מתחדשת ומתרבה מזרעונים, שרובם נישאים ברוח למרחקים גדולים, וחלקם מופצים על ידי נמלים. חיוניותם של זרעי הטיונית קצרה (בין שנה לשנתיים, תלוי בסוג הזרעונים).

השיטה המקובלת ביותר לטיפול בשיטה כחלחלה כוללת שילוב של כריתה והדברת העצים בקוטלי עשבים, או צילוק הגזעים בגרזן והזלפת קוטל עשבים (מיילסטון) הממית את העץ בעומדו. ההתחדשויות הווגטטיביות מטופלות לרוב בכריתה והדברת הגדמים, או בגיזום וריסוס כימי של העלווה. שיטה נוספת לביעור השיטה, שמתאימה לשטחים מצומצמים, היא דיכוי בנק הזרעים בקרקע, בשיטה מקובלת בחקלאות ששמה "חיטוי סולרי" (soil solarization; Cohen et al. 2008; Cohen et al. 2018). בשיטה זו כורתים את עצי השיטה בעונת החורף ומשתמשים באמצעים מכניים כדי לחמם את הקרקע, כמו כיסוי ביריעות פלסטיק כשפני השטח מישוריים ומאפשרים פריסה של היריעות. אם אין אפשרות לכסות את הקרקע בפלסטיק פשוט חושפים את השטח לקרינת השמש (Cohen et al. 2019a; 2019b). הקרקע מתחממת; מאחר שהיא עדיין לחה מגשמי החורף מוליכות החום שלה עולה והטמפרטורות עד לעומק 16 ס"מ מפני הקרקע גבוהות בהשוואה לקרקע יבשה, שבה הטמפרטורה הגבוהה מצטמצמת לפני השטח העליונים. הטמפרטורה במצב של חיטוי סולרי נעה בין 60 מעלות צלסיוס בפני הקרקע ועד ל-35 מעלות צלסיוס בעומק 16 ס"מ בשעות הצהריים למשך תקופה של כמה שבועות (כהן 2007). חשיפת הזרעים בתנאים לחים לטמפרטורה של 50 מעלות צלסיוס במשך 48 שעות מפחיתה את חיוניותם של הזרעים ב-50%. זרעים שתדרדמתם נשברה ונשארו חיוניים נובטים בתקופה שהקרקע לחה, אך בתחילת הקיץ הם נחשפים לתנאי יובש ומתים (תמונה 48).

תגובת המערכת האקולוגית לממשק שיטה כחלחלה צפויה להיות איטית, כיוון שצמח זה משנה את ההרכב הכימי של הקרקע והשינוי משפיע על התבססותם של מיני הצמחים המקומיים, שבמקרה של הדיונות אינם בעלי זיקה לחול. טיונית החולות אף היא מייצבת את הדיונות, אך



תמונה 48: דיכוי בנק הזרעים בשיטת החיטוי הסולרי: כריתה של עצי שיטה וחשיפת השטח לשמש, כשהקרקע רטובה מגשמי החורף, גורמת לנביטה של זרעים ותמותה של נבטים בתחילת הקיץ, בהעדר מים (Cohen et al. 2019a; Cohen et al. 2019b). בתמונה פרופ' יעקב קטן, הוגה השיטה, וד"ר עודד כהן, מומחה לטיפול בצמחים פולשים

בשלב זה אין מידע על פוטנציאל השיקום של בתי גידול המאולחים על ידה. השלמת פערי הידע על קצב ההתפשטות של טיונית החולות, על השפעות המין הזה על צמחיית החולות ובעלי החיים ועל תגובת המערכת האקולוגית לממשק נחוצה כדי להחליט החלטות מושכלות בהמשך לגבי רמת היישום של הטיפולים במין זה.

### 3. הגדרת יעדים אסטרטגיים

ממשק מוצלח מתחיל בהגדרת יעדים ריאליים לטיפול. במקרה של צמחים המתפרסים על שטחים נרחבים בסביבתם החדשה, כמו שיטה כחלחלה או טיונית החולות, האפשרות של "ביעור" כיעד אסטרטגי כבר אינה ריאלי, ולכן יש צורך בבחינת חלופות ריאליות יותר: בלימת התפשטות החוצה, קרי הגדרת גבולות השטחים שבהם מצוי הצמח הפולש, ושמירה על גבולות אלו מחריגה אל מחוצה להם כדי להגן על שטחים סמוכים כך שיישארו נקיים מצמחים פולשים בשנים הבאות. שתי פעולות הבלימה, פנימה (בירוא השיטה הכחלחלה) והחוצה, נעשות בעיקר באמצעות ניטור ותגובה מהירים במקרים של חריגה מגבולות הכתמים שהוגדרו לחזית הפלישה או לשימור בתי הגידול, וצמצום האוכלוסייה לאורך זמן בעזרת

אויב טבעי. מטרה זו מושגת באמצעות הכנסת סוכן טבעי ביולוגי, לרוב מתחום תפוצתו הטבעי של הצמח הפולש, שאמור לווסת את האוכלוסייה לאורך זמן.

בשנת 2016 החל באוניברסיטת תל אביב מחקר בהובלת ד"ר דורצ'ין וד"ר מנדל, שבדק את האפשרות להדברת שיטה כחלחלה באמצעות חיפושית (*Melanterius castaneus*) ממשפחת החרקוניתיים (תמונה 49).

חיפושית זו, שמקורה באוסטרליה, הובאה בשנות ה-80 של המאה הקודמת לדרום אפריקה כדי למגר את השיטה הכחלחלה, שהתפשטה באינטנסיביות גם במדינה זו. מחקרים וניסיון רב-שנים של הדברה ביולוגית בעזרת החרקונית בדרום אפריקה הראו שזחלי החרקונית ניזונים רק מזרעי השיטה הכחלחלה ומסוגלים להשמיד יותר מ-90% מהם (ד"ר נטע דורצ'ין, מידע בע"פ). הניסויים המבוקרים של ד"ר דורצ'ין וד"ר מנדל העלו שהחרקונית אינה מסוכנת למיני שיטי הבר הגדלים בדרום הארץ. כמו כן, הם הצליחו לשנות את מחזור החיים של החיפושית, שמותאמת במקור למחזור העונות בחצי הכדור הדרומי, כך שיהיה מותאם למחזור העונות המאפיין את חצי הכדור הצפוני (ד"ר נטע דורצ'ין, מידע בע"פ). מן הראוי לציין שהדברה ביולוגית אינה יכולה להחליף טיפול ממשקי של הסרת הצמח הפולש, אך היא בהחלט יכולה לצמצם את העלויות הכרוכות בהתחדשות הנבטים שמקורם בהפצה ממקורות סמוכים. האויב הטבעי אינו פוגע בבנק הזרעים של הצמח הפולש.

המטרה של ממשק הממוקד ביעדים אסטרטגיים היא לגרום לריבוי דמוגרפי שלילי של הצמח הפולש באמצעות טיפול ארוך טווח; בכל שנה



תמונה 49: חרקונית השיטה (שם זמני)  
(*Melanterius castaneus*) (צילום: עוז ריטנר)

מגדירים שטח חדש לטיפול ומטפלים בטיפולים חוזרים בשטחים שטופלו בשנים הקודמות. אסטרטגיה כזו יעילה כאשר לא ניתן לטפל בצמח הפולש שהתפשט על שטחים גדולים ורציפים. בעזרת ממשק ממוקד אפשר לצמצם את השפעתה השלילית של השיטה הכחלחלה על המערכות האקולוגיות.

#### 4. כתיבת תוכנית פעולה פרטנית

לאחר צמצום פערי הידע וקביעת היעדים האסטרטגיים לממשק עולה הצורך בקביעת סדרי עדיפות לטיפול ובבחירת שיטות העבודה המתאימות ושלבי הביצוע על פי תוכנית רב-שנתית, שכוללת הערכה של העלויות הכלכליות הכרוכות בפעילות הממשק.

במקומות שונים בארץ נעשו ניסיונות לדחיקה של טיונית חולות, ובהם גם בחולות חולון (כהן ורוטשילד 2012). הניסיונות התמקדו בעקירה פיזית של הצמח הפולש משטחים בעלי ערך אקולוגי גבוה, והעבודה הפיזית נעשתה בעזרת מתנדבים ובני נוער. הפרויקט התבסס על פעילות של בתי ספר והשיג תוצאות מרשימות בזמן קצר (שם), אולם החזיק מעמד שנים ספורות בלבד בשל מגבלות תקציביות. כששככה ההתלהבות של מקבלי ההחלטות ממיזם זה, חזר הצמח הפולש לכסות את השטחים המטופלים וביתר שאת. המקרה של חולות חולון מדגיש את הצורך בתכנון בעל אופק כלכלי ארוך טווח המבטיח את הטיפולים החוזרים בשטחים המטופלים למשך שנים רבות. התמדה בטיפולים לאורך שנים רבות הכרחית להצלחה ארוכת טווח. כשם שחקלאי נדרש לחזור לחלקה שלו מדי שנה ולטפל בצמחים המזיקים שבה, באופן דומה העוסקים בשמירת טבע נדרשים לחזור לחלקה המטופלת מדי שנה ולטפל בצמחים הפולשים שבה. העדר מחויבות למימון ארוך טווח של מיזמים לטיפול בצמחים פולשים הוא אולי הגורם הראשון לכישלון בטיפול בהם לאורך זמן.

למרות הכישלון של מיזם הטיפול בצמח הפולש בחולות חולון, מיזם זה היה תפנית חשובה בטיפול בצמחים פולשים בישראל, כיוון שהוא יצא לפועל על בסיס תוכנית פעולה הכוללת סדר עדיפויות אזורי לטיפול בצמח הפולש. הקווים המנחים לטיפול בצמח הפולש כללו שני קריטריונים מרכזיים: חשיבותו של בית הגידול שבו ייערך הטיפול, והמשאבים הנחוצים להשגת דמות הנוף הרצויה. חשיבותו של בית הגידול נקבעה על בסיס ייעוד הקרקע, רמת הדמיון של השטח לשטח טבעי ורמת ההתייבבות של החולות. רמת המשאבים הנחוצה להצלחת המיזם נקבעה על בסיס צפיפותו של הצמח הפולש בשטח המטופל.

## 5. בחינת יעילות ושימור

לאחר שנכתבה תוכנית פעולה לטיפול בצמחים פולשים יש לבחון את השימור ויעילותה לשימור המערכת הטבעית. שאלת השימור נוגעת ליכולת הטכנית לממש את התוכנית בהצלחה – הן מבחינת הכלים ושיטות הטיפול והן מבחינת התקציב למימושה למשך שנים רבות. אם הנחת העבודה היא שאפשר ליישם את התוכנית בהצלחה, יש לשאול אם תוכנית הפעולה צפויה להשיג הישג משמעותי עבור שימור המערכת הטבעית, שמצדיק את השקעת המשאבים הרבה. ההנחה הבסיסית היא שכל התערבות אקטיבית צריכה להשיג תוצאות מיטיבות עבור בית הגידול, שיש בהן תועלת ממשית לשימור יעדיו האקולוגיים. ערכם האקולוגי של בתי גידול חוליים במישור החוף הוא רב, ולמרות זאת בתי גידול אלו נתונים בתהליכים של התייצבות, הרס וניווץ. מבחינה זו יש עדיפות לטיפול באזורים חוליים שרמת ההתייצבות שלהם נמוכה (דיונות מיוצבות למחצה), ושנותרו שמורים ומוגנים סטטוטורית. עם זאת, דווקא בבתי גידול חוליים הטיפול בשטחים שהופרו בשל פעולות הנדסיות עשוי להשתלם מבחינה אקולוגית יותר מאשר הטיפול בשטחים מופרים בבתי גידול אחרים. במרבית בתי הגידול ההרריים של הארץ שכבת הקרקע רדודה, ולכן ממשק של מינים פולשים שמבוסס על עבודות מכניות עלול לגרום נזק רב וארוך טווח לקרקע עד כדי הסרתה המוחלטת, מה שימנע מהמערכת האקולוגית להשתקם. לעומת זאת, הקרקע במישור החוף כוללת שכבות של חול, כורכר וחמרה. שכבת החול עמוקה יחסית וחסרת אופקי קרקע מהותיים ולכן ממשק המבוסס על הסרה מכנית שלה לא יפגע בה. יתרה מזאת, במקרים רבים השטחים המופרים מתכסים עם הזמן בחול.

שיטה כחלחלה נוטה להתפשט בחולות מישור החוף באזורים מופרים, לאורך כבישים ובמקומות שבהם הייתה פעילות של כריית חול או כל הפרה אחרת בגין הקמה או טיפול בתשתיות קרקע (מאגר מים, תחנות שאיבה או הקמת קו מתח). שטחים אלו מתכסים עם הזמן בחול שמגיע מאותן דיונות מופרות או מהדיונות הנוודות (Bar (Kutiel) et al. 2004). כיסוי בתי גידול מופרים בחולות מגדיל את הסיכויים של הצלחת הטיפולים בשיטה הכחלחלה, מכיוון שהחול מגביל את הנביטה של זרעי השיטה ובתנאים אלה קטנים סיכויי הישרדותם, וכך גדלה החסינות של בית הגידול מפני פלישה חוזרת.

שני תהליכים דמוגרפיים מאפיינים את התבססות הצומח בחולות מישור החוף: העלייה בכיסוי הצומח הטבעי לקבלת דיונות מיוצבות עם כיסוי צומח שמגיע עד ל-60%, כפי שתואר בפרק העוסק בצמחים הרב-שנתיים

בדיונות החוף; ופלישה של צמחים זרים, כמו שיטה כחלחלה. האם יש הבדל בין שני התהליכים מבחינת השפעתם על אוכלוסיית המינים הייחודיים בעלי הזיקה לחול? במילים אחרות, האם המוצא הביוגאוגרפי של מיני הצמחים, מקומי או זר, קובע את מידת השפעתם על השפע והעושר של חברת הצמחים ובעלי החיים האופיינית לדיונות נודדות? אם ההשפעה דומה, יש בכך כדי להפחית מהחשיבות של השקעת משאבים בטיפול בצמחים פולשים בחולות מישור החוף. אולם בניצנים נמצא כי עושר המינים בעלי הזיקה לחול היה גבוה במובהק בדיונות הסמוכות לחורשות של שיטה כחלחלה בהשוואה לחורשות של שיטה כחלחלה ולשקעים שבין הדיונות, שבהם כיסוי הצומח מגיע ל-100% (Cohen & Bar (Kutiel 2017)). ממצא זה מרמז על כך שהמוצא הביוגאוגרפי אכן קובע, וכיסוי במעוצים מקומיים תומך בחברה אופיינית לחולות יותר מאשר כיסוי בצמח הפולש. לאור האמור, הטיפול בשיטה כחלחלה צפוי להיות יעיל ומשתלם להשגת שמירה על החברה החולית בחולות. שאלת המחיר תלויה כמובן בגודל השטחים המאולחים בשיטה כחלחלה, בכמות העצים ובצפיפותם.

#### 6. ביצוע

אם מקבלי ההחלטות סבורים כי פעולת ההתערבות היא ישימה ומשתלמת, אפשר להתחיל בביצוע התוכנית. ממשק צמחים פולשים כולל שני שלבים מרכזיים: סילוק הצמח הפולש ומניעת התחדשות נבטים, שמקורם בבנק זרעים (שיטה כחלחלה) או בהפצה משטחים סמוכים (טיונית החולות). בין שני השלבים האלו אפשר לנקוט במידת הצורך פעולות שחזור פיזיות, כמו קלטור החולות לצורך הפחתת בנק הזרעים, דילול החומר האורגני בקרקע והשבת התנאים התומכים בחברה החולית. השלב הראשון של הממשק הוא קצר יחסית ואילו השלב השני אינו מוגבל בזמן, ולמעשה עלול להימשך זמן ארוך, בהתאם לאסטרטגיות ההפצה של המין. כאשר מדובר במינים מתחדשים, ובעיקר מבנק זרעים, דוגמת השיטה הכחלחלה, היקף העבודה הנחוץ לטיפול בהתחדשויות צפוי לרדת עם השנים יחד עם הידלדלות בנק הזרעים. לעומת זאת, במקרה של צמחים המתרבים מהפצת הזרעים ברוח, כמו טיונית החולות, המשך התבססות הצמח הפולש בשטחים הפתוחים צפוי להביא להגדלת לחץ ההפצה על בתי גידול מטופלים, ולכן היקף הטיפול בהתחדשויות צפוי דווקא לגדול עם השנים. כיוון שטיונית החולות מתבססת היטב בבתי גידול טבעיים, נראה שאין גורם מגביל שעשוי להקטין את פוטנציאל גיוס הנבטים של צמח זה לאחר טיפול. משתמע מכך שבמקרה של טיונית החולות, השקעת המאמצים בשלב השני של הביצוע צפויה לרדת בשנה הראשונה לטיפול

עקב הפחתת לחץ ההפצה בתוך בית הגידול, ולרדת אפילו יותר בשנה השנייה בעקבות הידלדלות בנק הזרעים קצר החיים של צמח זה. אולם לאחר שנתיים ההשקעה הדרושה עלולה לעלות שוב, עקב הגידול בלחץ ההפצה משטחים סמוכים.

#### 7. ניטור

מטרת הניטור היא לאמוד את ההצלחה של הממשק, בשני מובנים: השגת מטרתו של הממשק והעמידה שלו ביעדיו האסטרטגיים. הניטור נחוץ כדי להחליט אם להמשיך את הממשק ארוך הטווח כמתוכנן או לבצע התאמות לשיפור תוצאותיו. מטרת הממשק לטיפול בצמחים פולשים בחולות מישור החוף היא, כאמור, שימור אוכלוסיות המינים בעלי הזיקה לחול. יעדי הממשק צפויים להשתנות באזורים השונים (בלימה פנימה/החוצה או ממשק רב-שנתי לצמצום האוכלוסיות), בהתאם למאפייני הפלישה של הצמח הפולש. לכן, המדד להשגת מטרת הניטור הוא תגובת המערכת האקולוגית לממשק, והמדד להשגת היעדים האסטרטגיים הוא מידת ההתחדשות של הצמח הפולש, ובעיקר היקף כוח האדם הנחוץ לטיפול בשטח נתון לאורך הזמן. נכון להיום, כשהידע על תגובת המערכת האקולוגית לממשק הוא מועט ביותר, חשוב מאוד להרחיב את הניטור לכמה שיותר קבוצות טקסונומיות, כיוון שקבוצות שונות של אורגניזמים מגיבים לשינויים במערכת האקולוגית באופן שונה. מחקר שבדק את התגובה של מכרסמים וזוחלים לכריתה של חורשה נטועה של שיטה כחלחלה בחולות ניצנים (שחם 2014) הראה שבבתי גידול חוליים זוחלים מגיבים מהר יותר לממשק בהשוואה למכרסמים. לכן, כאשר התקציב מוגבל עדיף להשקיע את המשאבים בניטור זוחלים מאשר בניטור מכרסמים.

#### 8. התאמה

התאמה היא התערבות למיטוב ההישגים של הממשק ביחס למטרתו המרכזית וליעדיו ובהתאם לממצאי הניטור. התאמת הממשק יכולה להתבטא בדרכים שונות, החל משינויים מינוריים כמו שינוי מועדי הטיפול או שינוי בשיטות ובכלי הטיפול, עבור בשינויים ממשיים כמו הכנסת מרכיב שיקומי לבית הגידול (עבודות הנדסיות, שיקום צמחי יזום), וכלה בנטישת הממשק במקרה שהוא אינו משיג את מטרותיו ויעדיו במסגרת תקציב נתון.

הנופים באזור הים-תיכוני של ישראל, בדומה לכלל האזורים באגן הים התיכון, הושפעו במשך אלפי שנים ממעורבות האדם בטבע: כריתה, רעייה, שרפה, הקמת יישובים והתפתחות החקלאות. צמחים ובעלי חיים התבססו בנופים הללו והתאימו את עצמם לתנאי המקום, ויצרו פסיפס של בתי גידול, צמחים ובעלי חיים שיחד הרכיבו את המגוון הביולוגי של האזור. המגוון הזה אינו רק פרחים פורחים במגוון צבעים, פרפרים, חיפושיות ובעלי חיים בעלי צורות ודפוסי התנהגות מרתקים. המגוון הזה הוא "עזר כנגדו" של האדם, ומספק לו שירותים ללא עלות ממשית: עץ לחימום ועשב לרעייה, חרקים וציפורים מאביקים המשתתפים בתהליך שבסופו מסופקים הפירות והזרעים, מפרקים שמיטיבים עם הקרקע ומעניקים לה בין היתר את פוריותה, והחיטה, השעורה ושיבולת שועל, שמהם יצר האדם את המרכיב הבסיסי של המזון, הלחם. היריעה רחבה מלתאר את כלל השירותים שהפכו עם הזמן ברורים מאליהם מבלי שניתן את דעתנו על הצורך לשמרם. הוא הדין גם לגבי החופים והדיונות שמלווים אותם.

בישראל, כמו בכל העולם, כשני שלישים מכלל התושבים מתגוררים לאורך החוף. הערים הגדולות במישור החוף, כמו נתניה, תל אביב, חולון, בת-ים, ראשון לציון, אשדוד ואשקלון, נבנו על הדיונות. שרידי הדיונות שנותרו חושפים בפנינו היסטוריה בת מאות שנים בוודות של התהוות הדיונות הנודדות עקב פעילות האדם באזור זה, ועולם עשיר של נופים ובתי גידול ייחודיים, שאליהם הגיעו מהמדבריות הסמוכים (סהרה וערב) צמחים ובעלי חיים שפיתחו התאמות ייחודיות לחיים בבתי גידול קשים במיוחד. יתרה מזאת, חלק מאותם מינים התפתחו לכדי מינים שתפוצתם מוגבלת לחופי סיני, ישראל ודרום לבנון. הידע שלנו לגבי אותם אורגניזמים מוגבל ביותר, בעיקר בכל מה שקשור בדפוסי התנהגות ומנגנונים פיזיולוגיים שהופכים אותם למותאמים לחיים בחול. עולמם של פרוקי הרגליים, ובתוכם החיפושיות, מציב בפנינו הרבה מאוד סימני שאלה. לדוגמה, מה אנחנו יודעים על השנצית, שמצאנו אותה רק בדיונות נודדות ואף בכאלה שמופרות באופן אינטנסיבי על ידי רכבי שטח, שאינם מותירים צמח אחד על הדיונה; מין דגל ששאפנו להופכו לסמל של שמורת חולות ניצנים? כמעט כלום. על הלענה החד-זרעית, ששולטת בכל דיונות החול במישור החוף ובנגב המערבי, נכתבו עשרות מאמרים, בעיקר על החומרים השניוניים שהיא יוצרת – איך היא, שפורחת בסוף הקיץ, משיגה את המים בקרקע החולית? רבים הם סימני השאלה, אך השאלה בה"א הידיעה היא האם הדיונות הללו יישארו איתנו עוד זמן רב כדי שנוכל לתת מענה ולו רק לחלק מהשאלות?



המפגש הראשון שלי עם דיונות החוף כחוקרת היה בשנת 1974. "חרשתי" את חולות קיסריה לאורכם ולרוחבם. הכרתי כל צמח ואת הקשר שלו לתכונות הקרקע. אז לא היו הווילות של קיסריה ולא המגדלים של אור עקיבא, לא מחלפים ולא כבישים שחוצים את פארק השרון ממערב למזרח. ב-9 באפריל 1996 הופיעה בעיתון הארץ כתבה מאת אסתר זנדברג שכותרתה "מסע אחרון מחדרה עד גדרה". בין השאר נכתב בה: "אפשר ליילל ולהשחית אנרגיה על מלחמה בטחנות רוח. אפשר, לעומת זאת, להתחיל להתרגל למחשבה שישראל, או לפחות אזור המרכז שלה, עומדת להיות עיר-מדינה צפופה [...] מי שמאוד ירצה לטייל במדבריות בראשייתיים ייסע לסעודיה". ב-26.2.1998 נערך יום עיון שיוזמתי וארגנתי בנושא "פארק השרון – שמירה על ערכי טבע, נוף ומורשת". בדברי הפתיחה אמרתי בין השאר: "כאזרחית במדינת ישראל, העדה יום יום לאינטנסיביות הפיתוח והבנייה בארץ ולהצטמצמות השטחים הפתוחים, בעיקר באזור מישור החוף, וכחוקרת ומנחה של סטודנטים לתארים מתקדמים בנושאים רבים ומגוונים הקשורים לפארק [השרון], אני חיה אותו יום יום בכל ימות השנה: את ראשית הנביטה של בן-חיטה שרוני, את פריחת קחון החוף, חומעה מגוידת וסביון יפו, את מחזור החיים של גרביל החוף, שנונית השפלה וציפורי המים בבריכת יער; את דברי הפתיחה סיימתי בציטוט משירו של דני סנדרסון "דון קישוט": "דון קישוט, אל תהיה כל כך תמים / בעולם ילד, אין מקום לסתם חולמים".

מאז שנת 2000 התמקדו מחקרתי בחולות ניצנים, גוש החולות הגדול והשמור ביותר לאורך מישור החוף. הייתי נוכחת להתפשטותה של אשדוד דרומה ושל אשקלון צפונה, להתרחבותו של היישוב ניצן ולהקמת היישוב באר גנים במזרח, ולבניית אזור התעשייה ובית החולים אסותא בשולי הדיונה הגדולה ובסמוך לה. בימים אלה דנים בתוכנית בנייה גדולה וצפופה למגורים באזור הדרומי-מזרחי של אשדוד, עד ל"דיונה הגדולה", שתכלול שישה מגדלים בגובה של 27 קומות ושניים בגובה של 20 קומות. לגוש המבנים הזה יהיו השפעות קשות על עתידה של השמורה ועל התושבים הגרים בסמיכות לשטח המתוכנן. "דון קישוט" המשיך לחלום, ובכתבה של צפריר רינת בעיתון הארץ מ-7.1.2021, שכותרתה "זהירות, יש אוצר בחצר האחורית של אשדוד", יצאתי בבקשה רמה "לא לבניית רובעי המגורים בדרום-מזרח אשדוד, כן לשימור שטחי החולות האחרונים והייחודיים הנמצאים בחצר האחורית של אשדוד". אני עדיין חולמת, אך אם יום אחד אתעורר מחלומי למול מציאות שאין בה עוד דיונות, ירבעים, כוח אפור ותלתן ארץ-ישראלי, אתנחם בספר הזה, שיספר לדורות הבאים על החולות שהיו פעם במישור החוף של ישראל.

# רשימת מקורות

- אבידב צ. 1968. נמלת הקציר בישראל. תל אביב: ספרית שדה.
- אביטל א. 1981. חלוקת משאבים בין שני מיני לטאות מהסוג שנונית (*Acanthodactylus*) החיים באותו אזור חולות. חיבור לשם קבלת תואר מוסמך, האוניברסיטה העברית בירושלים.
- אבישר א. 2020. השפעות אקליפטוסים על שירותי מערכת ומגוון ביולוגי בחולות החוף, ודרכים לשיקום בית הגידול. חיבור לשם קבלת תואר דוקטור, אוניברסיטת תל אביב.
- אחירון-פרומקין ת., פרומקין ר., רודיק ר., מלול א., לוין נ., ופפאי נ. 2003. שימור חולות מישור החוף – מסמך מדיניות. ירושלים ותל אביב: המשרד להגנת הסביבה, החברה להגנת הטבע, רשות הטבע והגנים וקרן קיימת לישראל.
- אילן צ. 1990. טורקמנים, צ'רקסים ובוסנים בתקופה העות'מאנית בשרון, בתוך: השרון בין ירקון לכרמל, עורכים: א' דגני, ד' גרוסמן וא' שמואלי, תל אביב: משרד הביטחון – ההוצאה לאור, עמ' 279-287.
- אילן צ. 1981. התיישבות הבוסנים בקיסריה. קרדום – דו ירחון לידיעת הארץ ואתריה 18: 57-63.
- אלמוג ר. 2010. משטר המים בשקעים החוליים במישור החוף הדרומי של ישראל. חיבור לשם קבלת תואר דוקטור, האוניברסיטה העברית בירושלים.
- אלסטר י. (עורך). 1964. מפת ז'אקוטן. בתוך אטלס ישראל. תל אביב: אגף המדידות של מדינת ישראל.
- בוקמן ר. וסיון ד. 2016. המשמעות הסביבתית של חדירת חול הלוקני ויצירת דיונות במישור החוף הישראלי, והקשרה להתיישבות האדם, דו"ח סופי. בית ספר למדעי הים ע"ש צ'רני, אוניברסיטת חיפה. הוגש למשרד התשתיות הלאומיות, האנרגיה והמים, אגף מחקר ופיתוח.
- בן-דוד א., אידלמן ע. ושחם ב. 2020, סקר אוכלוסיות כוח אפור במישור החוף, דוח מסכם 2018-2020. הוגש למחוז מרכז, רשות הטבע והגנים.
- בן-שחר ש. 2010. גורמים, תהליכים ותכונות ההופכים צמח למין פלשני, המקרה של טיונית החולות (*Heterotheca subexillaris*). חיבור לשם קבלת תואר מוסמך, אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.
- בן-שחר ש. 2007. הפלישה הצהובה. טבע הדברים 146: 54-60.
- ברמן, ע. 2012. שנונית חולות (*Scarites striatus*) כמין אינדיקטורי לחולות נודדים ומידת התאמתו להיות מין דגל – שמורת חולות ניצנים כמין דגל. עבודת סמינר לתואר ראשון, המחלקה לגאוגרפיה ופיתוח סביבתי, אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.
- גילר ז. 2006. ממשק של דיונות חוף למטרות שימור נוף וצומח פסמופילי. חיבור לשם קבלת תואר מוסמך, אוניברסיטת בר-אילן.
- גל א., להב ח. ורמון א. 2008. סקר פלמחים – סקר, ניתוח והערכה של משאבי טבע, נוף ומורשת. מכון דש"א – דמותה של ארץ, יחידת הסקרים.

- גלסר צ. 2016. רעיית עיזים בחורש: מחקר ויישום. זכרון יעקב: רמת הנדיב.
- דגני א., גרוסמן ד. ושמואלי א. (עורכים). 1990. השרון – בין ירקון לכרמל. תל אביב: משרד הביטחון – ההוצאה לאור.
- דולב, ע. ופרבולוצקי א. (עורכים). 2002. הספר האדום של החולייתנים בישראל. ירושלים: רשות הטבע והגנים והחברה להגנת הטבע.
- דן י., פיין פ. ולביא ח. 2007. קרקעות ארץ-ישראל. ירושלים: המכון לחקר מדיניות קרקעית ושימושי הקרקע של קק"ל.
- דן י. וקוטיאל פ. 1997. נוף וקרקע באזור פארק השרון. אקולוגיה וסביבה 4: 87-94.
- דן י. ורוז צ. 1970. מפת חבורות הקרקעות של ישראל בקנה מידה 1:250,000. רחובות: מכון וולקני.
- דנין א. 2014. ידיד-חולות ופעילותו. [https://flora.org.il/books/israel-flora/ch\\_ap4/%d7%a6%d7%95%d7%9e%d7%97\\_%d7%99%d7%a9%d7%a8%d7%190%d7%9c\\_%d7%933](https://flora.org.il/books/israel-flora/ch_ap4/%d7%a6%d7%95%d7%9e%d7%97_%d7%99%d7%a9%d7%a8%d7%190%d7%9c_%d7%933)
- דנין א., בר-אור י., דור א. וישראלי ט. 1990. פעילות משולבת של כחוליות וצמחים עילאיים ביישוב חולות בנגב. אופקים בגאוגרפיה 31: 169-178.
- המשרד לאיכות הסביבה. 2003. שימור חולות מישור החוף: מסמך מדיניות.
- זיסו-כהן ו. 2013. רכיבי מאזן המים בסביבת לענה חד זרעית והתאמתה למערכת דיונות חופיות באזור ים תיכוני. חיבור לשם קבלת תואר מוסמך, אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.
- כהן ע. 2021. ממשק אזורי לטיפול בצמחים פולשים. כנס ממשק צמחים פולשים, מכון שמיר, אוניברסיטת חיפה, 17.1.2021.
- כהן ע. ורוטשילד א. 2012. קביעת סדר עדיפויות מרחבי לביעור הצמח הפולש טיונית החולות ויישומו בעזרת בני נוער. אקולוגיה וסביבה 4: 330-338.
- כהן ע., ריוב י., גמליאל א., קטן י. ובר (קותיאל) פ. 2010. השפעת הטמפרטורה בתנאים יבשים ולחים על פוטנציאל ההשתמרות של בנק הזרעים של שיטה כחלחלה בקרקע. אקולוגיה וסביבה 2: 28-37.
- כהן ע., ריוב י. ובר פ. 2008. הפלישה הביולוגית של השיטה המכחילה בישראל. טבע הדברים 152: 78-86.
- כהן ע. 2007. אקולוגיה של בנק הזרעים של הצמח הפלשני, שיטה כחלחלה (*Acacia saligna*) בדגש על מנגנון הקטילה התרמי. חיבור לשם קבלת תואר דוקטור, אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.
- כהן ע. ובר (קותיאל) פ. 2005. השפעת צמח בר פלשן – השיטה הכחלחלה (*Acacia saligna*) – על הצומח הטבעי במערכת האקולוגית של חולות מישור החוף. יער 7: 11-17.
- כהן ע., קוטיאל פ., שושני מ. ושו"ב מ. 2003. שינויי נוף בדיונות מישור החוף הדרומי של ישראל בין השנים 1965-1999. אופקים בגאוגרפיה 56: 46-61.
- כהן ע. 2002. שינויי נוף בכסות הצומח במישור החוף הדרומי של ישראל בשנים 1965-1999, פארק חולות ניצנים. חיבור לשם קבלת תואר מוסמך, אוניברסיטת בר-אילן.

לזר ע. 2015. פרויקט השבת נוף יער פארק ובית גידול חולי בשטח גן לאומי נחל אלכסנדר. רשות הטבע והגנים.

ליפשיץ נ. וביגר ג. 2000. נלבישך שלמת ירק: הייעור בארץ ישראל: מאה שנים ראשונות 1850-1950. ירושלים: הוצאת אריאל.

ליפשיץ נ. וביגר ג. 1997. קיבוע חולות נודדים בעזרת צמחיה בארץ ישראל בתקופת השלטון הבריטי. אופקים בגאוגרפיה 46-47: 21-38.

ליפשיץ נ. וביגר ג. 1994. מדיניות הייעור של הממשל הבריטי בארץ ישראל. אופקים בגאוגרפיה 40-41: 5-16.

לש ע. ושילר א. 2014. התיישבות הבוסנים בארץ ישראל, בתוך: אוכלוסיות לא מוכרות ויישובים מיוחדים בישראל, אריאל 204-205: 55-65.

מאור מ. 2002. שיקום שבילים בחולות פולג. חיבור לשם קבלת תואר מוסמך, אוניברסיטת בר-אילן.

מנדליק י., גוטמן ר. ודיין ת. 2004. אינדיקטורים למגוון הביולוגי. בתוך: אינדיקטורים לפיתוח בר קיימא בישראל, עורך: ע' פייטלסון. ירושלים: מכון ירושלים לחקר ישראל, המרכז למדיניות סביבתית, עמ' 88-108.

מרכוס פ. 1977. הקשר בין מדדים כמותיים של צומח חולות חד-שנתי ותכונות הקרקע. חיבור לשם קבלת תואר מוסמך, האוניברסיטה העברית בירושלים.

נאוה ז. 1985. הקלימאקס של החורש הים-תיכוני — דמיון או מציאות? רתם 18: 14-33.

עופר י. 2000. נלך אל הנמלה — מדריך: נמלים בישראל בטבע ובמשכנות האדם. ירושלים: הוצאת יובל עופר.

פז ט. 2009. בחינת הקונפליקט הסביבתי שהשפיע על מדיניות השמירה על השטח הפתוח בחולות ניצנים-אשדוד לאורך ההיסטוריה (1948-2008). חיבור לשם קבלת תואר מוסמך, אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.

פרבולוצקי א. וזליגמן נ. 1993. המיתוס של רעיית יתר בנופי החורש הים-תיכוני. אקולוגיה וסביבה 1: 169-161.

פרלברג א., שחם ב., דולב ע., ברגר ח. וקרונפלד-שור נ. 2006. סקר יונקים וזוחלים בחולות מישור החוף כאמצעי להערכת מצב בתי הגידול החוליים, הגדרת החשיבות לשימורם וגיבוש אמצעי ממשק לקיומם. סיכום סקרי חולות מישור החוף הדרומי (2002), מישור החוף המרכזי (2004) ומישור החוף הצפוני. החברה להגנת הטבע, מרכז יונקים.

קוגלר י. 1989. חרקים. בתוך: החי והצומח של ארץ-ישראל, כרך 3, עורך: ע' אלון. תל אביב: החברה להגנת הטבע ומשרד הביטחון — ההוצאה לאור.

קוסובסקי א., פרבולוצקי א. וגביש ד. 1996. שינויים ויציבות בצומח המעוצה באזור פארק השרון בין השנים 1918-1991. דו"ח שהוגש לוועדת המחקרים של מנהל פיתוח הקרקע — הקרן הקיימת לישראל.

קותיאל פ. 2000. שימור וממשק של שטחים פתוחים ברצועת החולות של מישור החוף בישראל. אקולוגיה וסביבה 6: 91-96.

קוטיאל פ., גולר א., גור ו. וקאופמן ע. 1999א. מגמות בהתפתחות מערכות שבילים בשטחים פתוחים טבעיים בישראל. אופקים בגאוגרפיה 50: 19-26.

קוטיאל פ., ערן ז., ז'בלב י., ברנר ח., אברהמוב ש., בן עמי ד. וניצן מ. 1999ב. השפעת לחצי דריכה ונסיעה על הקרקע והצומח בבית-גידול חולי. אופקים בגאוגרפיה 52: 71-78.

קוטיאל פ., גולר א. וגור ו. 1998א. התפתחות מערכת השבילים בפארק השרון בין השנים 1944-1995. בתוך: פארק השרון – שמירה על ערכי טבע, נוף ומורשת, עורכת: פ' קוטיאל. תל אביב: ארץ, מחקרים ופרסומים בגיאוגרפיה, עמ' 13-22.

קוטיאל פ., ז'בלב י., הריסון, ר., רויזנר ד. ודנה א. 1998ב. השפעתה של רמת פעילות המבקרים על הקרקע והצומח במערכת שבילים קיימת במישורי חול מיוצבים בפארק השרון: א. קרקע. בתוך: פארק השרון – שמירה על ערכי טבע, נוף ומורשת, עורכת: פ' קוטיאל. תל אביב: ארץ, מחקרים ופרסומים בגיאוגרפיה, עמ' 23-32.

קוטיאל פ., הריסון ר., ז'בלב י., מאור מ. וקראוס ר. 1998ג. השפעתה של רמת פעילות המבקרים על הקרקע והצומח במערכת שבילים קיימת במישורי חול מיוצבים בפארק השרון: ב. צומח. בתוך: פארק השרון – שמירה על ערכי טבע, נוף ומורשת. עורכת: פ' קוטיאל. תל אביב: ארץ, מחקרים ופרסומים בגיאוגרפיה, עמ' 33-50.

קוטיאל פ. 1997. הצומח החד שנתי של חולות צפון השרון. אקולוגיה וסביבה 4: 25-34.

קוטיאל פ., שחר ז., פרינטה ר. וגיימס ע. 1997. ממשק בשמורה חולית – ניסוי לשימור גרביל החוף. אקולוגיה וסביבה 4: 35-39.

קוטיאל פ. ושרון ח. 1996. שינויי נוף באזור פארק השרון ב-50 השנים האחרונות. אקולוגיה וסביבה 3: 167-176.

קוטיאל פ., דנגור ה., מוזס ח. ולוי ש. 1996. מקומם ותפקידם של קרומים ביוגניים בתהליך הסוקצסיה של חולות השרון. אקולוגיה וסביבה 3: 177-184.

ראובני י. 1993. ממשל המנדט בא"י 1920-1948: ניתוח היסטורי-מדיני. רמת גן: אוניברסיטת בר-אילן.

רביקוביץ' ש. 1981. קרקעות ישראל: התהוותן, טבען ותכונותיהן. תל אביב: הקיבוץ המאוחד.

רובינשטיין י. 2010. מדד אקולוגי-מרחבי של מאספי צמחים ופרוקי-רגליים לדיונות נודדות. חיבור לשם קבלת תואר מוסמך, אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.

רודיק ר., ורמון א. 1999. השרון הצפוני: סקר, ניתוח והערכה של משאבי טבע ונוף. מכון דש"א, יחידת הסקרים, החברה להגנת הטבע.

רודיק ר. ופרגזון י. 1999. פארק החולות – סקר לצורכי תכנון. מכון דש"א, יחידת הסקרים, החברה להגנת הטבע.

רינת צ. 2011. הפעילים שמנעו הקמת כור בניצנים. הארץ 2011.3.18.

רמות ע. 2007. השפעת כיסוי הצומח על חברת פרוקי-הרגליים בדיונות החוף בניצנים. חיבור לשם קבלת תואר מוסמך, אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.

רנן א., פרידברג א., גרונר א., בר (קוטיאל) פ. 2011. שינויים מהירים בחברות פרוקי-הרגליים בחולות הנגב בעקבות ייצוב הדיונות. אקולוגיה וסביבה 2: 134-140.

- רנן א. 2007. ייחודן של חברות פרוקי רגליים בבתי גידול חוליים שונים. עבודת סמינר לתואר ראשון במחלקה לגאוגרפיה ופיתוח סביבתי, אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.
- רנן א. 2006. השפעת חורשת שיטה כחלחלה (*Acacia saligna*) על הרכב חברת פרוקי רגליים קרקעיים. עבודת מחקר במסגרת הקורס "מערכות אקולוגיות של דיונות חופיות", במחלקה לגאוגרפיה ופיתוח סביבתי, אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.
- שגב מ., בר (קותיאל) פ. ובקר נ. 2014. ערכן האקולוגי-כלכלי של דיונות החול במישור החוף. אקולוגיה וסביבה 5: 246-253.
- שגב מ. 2010. הערכה כלכלית של משאבי טבע ונוף בחולות מישור החוף בישראל, בתרחישים אפשריים שונים. חיבור לשם קבלת תואר דוקטור, אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.
- שחם ב. 2020א. דוח סקר זוחלים בח"א 30 (פלמחים) 2018-2019. הוגש לצבא הגנה לטבע, החברה להגנת הטבע.
- שחם ב. 2020ב. דוח סקר זוחלים בשמורת חולות יבנה 2018-2019. הוגש למחוז מרכז, רשות הטבע והגנים.
- שחם ב. 2019. סיכום סקר זוחלים בחולות קיסריה (ספטמבר-אוקטובר 2019). הוגש למחוז צפון, רשות הטבע והגנים.
- שחם ב. ובן-דוד א. 2019. דוח מסכם סקר כח אפור בחולות מישור החוף הדרומי 2018. הוגש למחוז מרכז, רשות הטבע והגנים.
- שחם ב. 2014. ניטור פעולות ממשק נגד מין פולש: תגובת אוכלוסיות מכרסמים וזוחלים לפעולות עקירה של שיטה כחלחלה (*A. saligna*) בחולות מישור החוף. בתוך חוברת תקצירים של הוועידה השנתית למדע ולסביבה, 16-18 בספטמבר 2014, אוניברסיטת בר-אילן.
- שלי ש., זיבלב ל., זיסו ו. ובר פ. 2011. שינויים מרחביים בתכונות הקרקע בדיונות חול — המקרה של חולות ניצנים. אקולוגיה וסביבה 4: 274-285.
- שמידע א. 1985. עושר המינים והאבולוציה של הצמחים החד-שנתיים בחורש הים-תיכוני. רתם 18: 57-68.
- שמידע א. 1983. הצומח הים-תיכוני בקליפורניה ובישראל — דמיון ושוני. רתם 9: 5-29.
- שמידע א. 1982. הצמחים האנדמיים בארץ ישראל. רתם 3: 3-47.
- Adel, M. M., El-Hawary, F. M., Abdel-Aziz, N. F., & Sammour, E. A. (2010). Some physiological, biochemical and histopathological effects of *Artemisia monosperma* against the cotton leafworm, *Spodoptera littoralis*. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 43(11), 1098–1110.
- Algandaby, M. M., & Salama, M. (2018). Management of the noxious weed; *Medicago polymorpha* L. via allelopathy of some medicinal plants from Taif region, Saudi Arabia. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 25(7), 1339–1347.

- Al-Hawas, G. H. S., & Azooz, M. M. (2018). Allelopathic potentials of *Artemisia monosperma* and *Thymus vulgaris* on growth and physio-biochemical characteristics of pea seedlings. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 21(4), 187–198.
- Alkhail, M. S. A., & Moftah, A. E. (2011). Adaptation mechanisms of some desert plants grown in central region of Saudi Arabia. *International Research Journal of Agricultural Science and Soil Science*, 1(11), 462–470.
- Amin, A.S.A., Abdoun, K.A., & Abdelatif, A.M. (2007). Seasonal variation in botanical and chemical composition of plants selected by one-humped camel (*Camelus dromedarius*). *Pakistan Journal of Biological Sciences* 10(6), 932–935.
- Amir, R., Kinast, S., Tsoar, H., Yizhaq, H., Zaady, E., & Ashkenazy, Y. (2014). The effect of wind and precipitation on vegetation and biogenic crust covers in the Sde-Hallamish sand dunes. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 119(3), 437–450.
- Anglister, N., Yom-Tov, Y., & Motro, U. (2019). The impact of *Acacia saligna* and the loss of mobile dunes on rodent populations: A case study in the Ashdod-Nizzanim sands in Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 66(3-4), 162–169.
- Arbel, Y., Yair, A., & Oz, S. (2005). Effect of topography and water repellent layer on the non-uniform development of planted trees in a sandy arid area. *Journal of Arid Environments*, 60(1), 67–81.
- Ardon, K., Tsoar, H., & Blumberg, D. G. (2009). Dynamics of nebkhas superimposed on a parabolic dune and their effect on the dune dynamics. *Journal of Arid Environments*, 73(11), 1014–1022.
- Aronson, J., & Shmida, A. (1992). Plant species diversity along a Mediterranean-desert gradient and its correlation with interannual rainfall fluctuations. *Journal of Arid Environments*, 23(3), 235–247.
- Assaeed, A. (2003). Allelopathic effects of *Artemisia monosperma* Del. on germination and seedling growth of some range plant species. *Annals of Agricultural Science, Moshtohor*, 41(4), 1383–1395.
- Attum, O., Kramer, A., & El Din, S. M. B. (2013). Thermal utility of desert vegetation for the Egyptian tortoise and its conservation implications. *Journal of Arid Environments*, 96, 73–79.
- Awang, M. B., & Monaco, T. J. (1978). Germination, growth, development, and control of camphorweed (*Heterotheca subaxillaris*). *Weed Science*, 26(1), 51–57.
- Ayal, Y., & Merkl, O. (1994). Spatial and temporal distribution of tenebrionid species (*Coleoptera*) in the Negev Highlands, Israel. *Journal of Arid Environments*, 27(4), 347–361.

- Ayyad, M. (1973). Vegetation and environment of the Western Mediterranean coastal land of Egypt: I. The habitat of sand dunes. *The Journal of Ecology*, 61(2), 509–523.
- Badawy, M. E., & Abdelgaleil, S. A. (2014). Composition and antimicrobial activity of essential oils isolated from Egyptian plants against plant pathogenic bacteria and fungi. *Industrial Crops and Products*, 52, 776–782.
- Bailey, C., & Danin, A. (1981). Bedouin plant utilization in Sinai and the Negev. *Economic Botany*, 35(2), 145–162.
- Balkenoh, M., 2003. Scaritinae. In: I. Lobl & A. Smetana (eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Vol. 1. Stenstrup, Denmark: Apollo Books, pp. 219–231.
- Bar (Kutiel), P., & Dorman, M. (2021). The importance of annual plants and multi-scalar analysis for understanding coastal dune stabilization process in the Mediterranean. *Applied Sciences*, 11(6), 2821.
- Bar (Kutiel), P., Katz, O., Ziso-Cohen, V., Divinsky, I., & Katra, I. (2016). Water availability in sand dunes and its implications for the distribution of *Artemisia monosperma*. *Catena*, 137, 144–151.
- Bar (Kutiel), P. (2013). Restoration of coastal sand dunes for conservation of biodiversity: The Israeli experience. In: M. L. Martinez, J. B. Gallego-Fernandez, & P. A. Hesp (eds.), *Restoration of Coastal Dunes*. Berlin and Heidelberg: Springer, pp. 173–185.
- Bar (Kutiel), P., Cohen, O., & Shoshany, M. (2004). Invasion rate of the alien species *Acacia saligna* within coastal sand dune habitats in Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 52(2), 115–124.
- Becker, N., Segev, M., & Bar, P. (2016). Stabilization of sand dunes: Do ecology and public perception go hand in hand? *Land Restoration* (pp. 97-105). Academic Press.
- Belnap, J., & Lange, O. L. (2001). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer.
- Beyer, L., Tielbörger, K., Blume, H.-P., Pfisterer, U., Pingpank, K., & Podlech, D. (1998). Geo-ecological soil features and the vegetation pattern in an arid dune area in the Northern Negev, Israel. *Zeitschrift für Pflanzenernährung Und Bodenkunde*, 161(4), 347–356.
- Bird, T. L., Bar (Kutiel), P., Groner, E. & Bouskila, A. (2021). Asynchrony drives plant and animal community stability in Mediterranean coastal dunes. *Applied Sciences*, 11(13), 6214.
- Bird, T. L. (2020). Long-term community stability and biodiversity trends in coastal sand dunes. PhD thesis. Ben-Gurion University of the Negev.



- Bird, T. L. F., Bouskila, A., Groner, E., & Bar (Kutiel), P. (2020). Can vegetation removal successfully restore coastal dune biodiversity? *Applied Sciences*, *10*(7), 2310.
- Bird, T. L., Dorman, M., Ramot, A., Bouskila, A., Bar (Kutiel), P., & Groner, E. (2017). Shrub encroachment effects on habitat heterogeneity and beetle diversity in a Mediterranean coastal dune system. *Land Degradation & Development*, *28*(8), 2553–2562.
- Bode, S., Quentmeier, C. C., Liao, P.-N., Hafi, N., Barros, T., Wilk, L., Bittner, F., & Walla, P. J. (2009). On the regulation of photosynthesis by excitonic interactions between carotenoids and chlorophylls. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(30), 12311–12316.
- Bonte, D. (2004). Distribution of spiders in coastal grey dunes: Spatial patterns and evolutionary-ecological importance of dispersal. PhD thesis. Ghent University.
- Boochnik, R. 2001. Effects of patch alteration on desert lizards. M.Sc. thesis. Ben-Gurion University of the Negev.
- Brown, T. C., Bergstrom, J. C., & Loomis, J. B. (2007). Defining, valuing, and providing ecosystem goods and services. *Natural Resources Journal*, *47*(2), 331–376.
- Brussard, P. F., Reed, J. M., & Tracy, C. R. (1998). Ecosystem management: what is it really? *Landscape and Urban Planning*, *40*(1-3), 9–20.
- CABI, Invasive Species Compendium (2021). *Acacia saligna*. Download: 09/12/2021. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/2402>
- Calatayud, J., Andivia, E., Escudero, A., Melián, C. J., Bernardo-Madrid, R., Stoffel, M., et al. (2020). Positive associations among rare species and their persistence in ecological assemblages. *Nature Ecology & Evolution*, *4*(1), 40–45.
- Carmel, Z., Inman, D. L., & Golik, A. (1984). Transport of Nile sand along the southeastern Mediterranean coast. *Coastal Engineering Proceedings*, *1*(19), 87.
- Carpaneto, G. M., & Fattorini, S. (2003). Seasonal occurrence and habitat distribution of Tenebrionid beetles inhabiting a Mediterranean coastal dune (Circeo National Park, Italy). *Revue d'écologie*, *58*(3), 293–306.
- Cerabolini, B., Ceriani, R. M., Caccianiga, M., De Andreis, R., & Raimondi, B. (2003). Seed size, shape and persistence in soil: A test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts. *Seed Science Research*, *13*(1), 75–85.
- Chapin, F. S. (1991). Integrated responses of plants to stress. *BioScience*, *41*(1), 29–36.

- Ciccarelli, D. (2015). Mediterranean coastal dune vegetation: Are disturbance and stress the key selective forces that drive the psammophilous succession? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 165, 247–253.
- Cohen, O., Bar, P., Gamliel, A., Katan, J., Kurzbaum, E., Weber, G., Schubert, I. & Riov, J. (2019a). Rain-based soil solarization for reducing the persistent seed banks of invasive plants in natural ecosystems — *Acacia saligna* as a model. *Pest Management Science*, 75(7), 1933–1941.
- Cohen, O., Gamliel, A., Katan, J., Shubert, I., Guy, A., Weber, G., & Riov, J. (2019b). Soil solarization based on natural soil moisture: A practical approach for reducing the seed bank of invasive plants in wetlands. *NeoBiota*, 51, 1–18.
- Cohen, O., Gamliel, A., Katan, J., Kurzbaum, E., Riov, J., & Bar, P. (2018). Controlling the seed bank of the invasive plant *Acacia saligna*: Comparison of the efficacy of prescribed burning, soil solarization, and their combination. *Biological Invasions*, 20(10), 2875–2887.
- Cohen, O., & Bar (Kutiel), P. (2017). The impact of *Acacia saligna* invasion on the indigenous vegetation in various coastal habitats in Israel and its implication for nature conservation. *Israel Journal of Plant Sciences*, 64(1-2), 111–121.
- Cohen, O., Riov, J., Katan, J., Gamliel, A., & Bar, P. (2008). Reducing persistent seed banks of invasive plants by soil solarization—the case of *Acacia saligna*. *Weed Science*, 56(6), 860–865.
- Cole, D.N. (1987). Research on soil and vegetation in wilderness: A state-of-knowledge review. In: R.C., Lucas (ed.), *Proceedings — National Wilderness Research Conference: Issues, State-of-Knowledge, Future Directions*. Ogden, UT: USDA Forest Service, Intermountain Research Station, pp. 135–177.
- Columbus, U. (2013). Restoration of the sand dune system at North-Western Negev: Restoring aeolian activity and faunal response. PhD thesis. Ben-Gurion University of the Negev.
- Constanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Faber S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Shahid, N., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260.
- Coomes, D. A., & Grubb, P. J. (2003). Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(6), 283–291.
- Cooper, W. E., & Whiting, M. J. (1999). Foraging modes in lacertid lizards from southern Africa. *Amphibia-Reptilia*, 20(3), 299–311.

- Dafni, A., & Heller, D. (1990). Invasions of adventive plants in Israel. In: F. Di Castri, A. J. Hansen, & M. Debussche (eds.). *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Dordrecht: Springer, pp. 135–160.
- Dalling, J. W., Davis, A. S., Schutte, B. J., & Elizabeth Arnold, A. (2011). Seed survival in soil: Interacting effects of predation, dormancy and the soil microbial community. *Journal of Ecology*, 99(1), 89–95.
- Danin, A. (1978). Plant species diversity and plant succession in a sandy area in the Northern Negev. *Flora*, 167(5), 409–E1.
- Danin, A., & Nukrián, R. (1991). Dynamics of dune vegetation in the southern coastal area of Israel since 1945. *Documents Phytosociologiques*, 13, 281–296.
- Danin, A., Yaalon, D. H. (1982). Silt plus clay sedimentation and decalcification during plant succession in sands of the Mediterranean coastal plain of Israel. *Israel Journal of Earth Sciences*, 31(2-4), 101–109.
- Davidson, D. W. (1998). Resource discovery versus resource domination in ants: A functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, 23(4), 484–490.
- De Bonte, A. J., Boosten, A., Van der Hagen, H. G. J. M., & Sýkora, K. V. (1999). Vegetation development influenced by grazing in the coastal dunes near The Hague, The Netherlands. *Journal of Coastal Conservation*, 5(1), 59–68.
- DeLucia, E., & Heckathorn, S. (1989). The effect of soil drought on water-use efficiency in a contrasting Great Basin Desert and Sierran montane species. *Plant, Cell & Environment*, 12(9), 935–940.
- Dereje, M., & Udén, P. (2005). The browsing dromedary camel: I. Behaviour, plant preference and quality of forage selected. *Animal Feed Science and Technology*, 121(3-4), 297–308.
- Duffy, E. 1968. An ecological analysis of the spider fauna of sand dunes. *Journal of Animal Ecology* 37 (3): 641–674.
- El-Bana, M., Khedr, A.-H., Van Hecke, P., & Bogaert, J. (2002). Vegetation composition of a threatened hypersaline lake (Lake Bardawil), North Sinai. *Plant Ecology*, 163(1), 63–75.
- El-Keblawy, A., Ksiksi, T., & El Alqamy, H. (2009). Camel grazing affects species diversity and community structure in the deserts of the UAE. *Journal of Arid Environments*, 73(3), 347–354.
- Ellner, S. P., & Shmida, A. (1984). Seed dispersal in relation to habitat in the genus *Picris* (Compositae) in Mediterranean and arid regions. *Israel Journal of Plant Sciences*, 33(1), 25–39.

- El-Mergawi, R. A., Ibrahim, G., & Al-Humaid, A. (2018). Screening for antifungal potential of plant extracts of fifteen plant species against four pathogenic fungi species. *Gesunde Pflanzen*, 70(4), 217–224.
- Emery, K. O., & Neev, D. (1960). *Mediterranean beaches of Israel*. Jerusalem: The Government Printing Press.
- Evans, R., Black, R., Loescher, W., & Fellows, R. (1992). Osmotic relations of the drought-tolerant shrub *Artemisia tridentata* in response to water stress. *Plant, Cell & Environment*, 15(1), 49–59.
- Eyre, M., & Luff, M. (2004). The distribution of carabid, staphylinid and phytophagous beetle (Coleoptera) assemblages on the north-east England coast. *Baltic Journal of Coleopterology (Latvia)*, 4, 151–163.
- Fattorini, S., & Carpaneto, G. M. (2001). Tenebrionid density in Mediterranean coastal dunes: Habitat and seasonal variations. *Fragmenta Entomologica*, 33(1), 97–118.
- Fitoussi, N., Pen-Mouratov, S., & Steinberger, Y. (2016). Soil free-living nematodes as bio-indicators for assaying the invasive effect of the alien plant *Heterotheca subaxillaris* in a coastal dune ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 102, 1–9.
- Friedman, J. (1987). Allelopathy in desert ecosystems. In: G. R. Waller (ed.), *Allelochemicals: Role in agriculture and forestry*. Washington: Chemical Society, pp. 51–68.
- Friedman, J. (1995). Allelopathy, autotoxicity, and germination. In: J. Kigel & G. Galili (eds.). *Seed development and germination*. New York: Marcel Dekker, Inc., pp. 599–628.
- Friedman, J., Orshan, G., & Ziger-Cfir, Y. (1977). Suppression of annuals by *Artemisia herba-alba* in the Negev desert of Israel. *The Journal of Ecology*, 65, 413–426.
- Gad, M. R. M., El-Hadidy, M. E., & El-Nabarawy, A. A. (2012). Comparative study on the adaptation of some natural plants grown under macronutrients limitation at North Sinai sand dunes (Egypt). *Annals of Agricultural Sciences*, 57(1), 81–90.
- Gallacher, D. J., & Hill, J. P. (2006). Effects of camel grazing on the ecology of small perennial plants in the Dubai (UAE) inland desert. *Journal of Arid Environments*, 66(4), 738–750.
- Gallacher, D. J., & Hill, J. P. (2008). Effects of camel grazing on density and species diversity of seedling emergence in the Dubai (UAE) inland desert. *Journal of Arid Environments*, 72(5), 853–860.

- Gao, T., Chen, T., Feng, H., An, L., Xu, S., & Wang, X. (2006). Seasonal and annual variation of osmotic solute and stable carbon isotope composition in leaves of endangered desert evergreen shrub *Ammopiptanthus mongolicus*. *South African Journal of Botany*, 72(4), 570–578.
- Garzanti, E., Resentini, A., Andò, S., Vezzoli, G., Pereira, A., & Vermeesch, P. (2015). Physical controls on sand composition and relative durability of detrital minerals during ultra-long distance littoral and aeolian transport (Namibia and southern Angola). *Sedimentology*, 62(4), 971–996.
- Gauthier-Pilters, H., & Dagg, A. I. (1981). *The Camel. Its Evolution, Ecology, Behavior, and Relationship to Man*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Gibson, J. P., & Tomlinson, A. D. (2002). Genetic diversity and mating system comparisons between ray and disc achene seed pools of the heterocarpic species *Heterotheca subaxillaris* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, 163(6), 1025–1034.
- Giulio, S., Acosta, A.T.R., Carboni, M., Campos, J.A., Chytrý, M., Loidi, J., Pergl, J., Pyšek, P., Isermann, M., Janssen, J.A. & Rodwell, J.S. (2020). Alien flora across European coastal dunes. *Applied Vegetation Science*, 23(3), 317–327.
- Goetsch, A. L., Gipson, T. A., Askar, A. R., & Puchala, R. (2010). Invited review: Feeding behavior of goats. *Journal of Animal Science*, 88(1), 361–373.
- Goldstein, S. L., Kiro, Y., Torfstein, A., Kitagawa, H., Tierney, J., & Stein, M. (2020). Revised chronology of the ICDP Dead Sea deep drill core relates drier-wetter-drier climate cycles to insolation over the past 220 kyr. *Quaternary Science Reviews*, 244, 106460.
- Gong, J. R., Zhang, L. X., Zhao, A. F., & Bi, Y. R. (2002). Elementary studies on physiological and bio-chemical anti-drought features of *Artemisia ordosica*. *Journal of Desert Research*, 22(4), 387–392.
- Goodfriend, W., Ward, D., & Subach, A. (1991). Standard operative temperatures of two desert rodents, *Gerbillus allenbyi* and *Gerbillus pyramidum*: The effects of morphology, microhabitat and environmental factors. *Journal of Thermal Biology*, 16(3), 157–166.
- Gou, X., Tsunekawa, A., Tsubo, M., Peng, F., Sun, J., Li, Y., Zhao, X., & Lian, J. (2020). Seasonal dynamics of cattle grazing behaviors on contrasting landforms of a fenced ranch in northern China. *Science of the Total Environment*, 749, 141613.
- Grach, C. (2014). Flying insects as bioindicators of the ecological state of the Mediterranean sand dune ecosystem (Nizzanim, Israel). PhD thesis. Tel-Aviv University.

- Gray, A. (1985). Adaptation in perennial coastal plants — with particular reference to heritable variation in *Puccinellia maritima* and *Ammophila arenaria*. *Vegetatio*, 61(1), 179–188.
- Grime, J. (1987). Dominant and subordinate components of plant communities: Implications for succession, stability and diversity. *Symposium of the British Ecological Society*.
- Grime, J. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. New York: John Wiley.
- Grimm, V., & Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 109(3), 323–334.
- Groner, E., & Novoplansky, A. (2003). Reconsidering diversity–productivity relationships: Directness of productivity estimates matters. *Ecology Letters*, 6(8), 695–699.
- Groner, E. & Ayal, Y. 2001. The interaction between bird predation and plant cover in determining habitat occupancy of darkling beetles. *Oikos* 93 (1): 22–31.
- Harrison, D. L. (1972). *The Mammals of Arabia*. Vol. 3; Lagomorpha. Rodentia. London: Ernest Benn limited, pp. 382–670.
- Hawlena, D. (2009). Colorful tails fade when lizards adopt less risky behaviors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(2), 205–213.
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M. N., Wani, A. S., Pichtel, J., & Ahmad, A. (2012). Role of proline under changing environments: A review. *Plant Signaling & Behavior*, 7(11), 1456–1466.
- Herooty, Y., Bar, P., Yizhaq, H., & Katz, O. (2020). Soil hydraulic properties and water source-sink relations affect plant rings' formation and sizes under arid conditions. *Flora*, 270, 151664.
- Hewett, D. G. (1983). Grazing and mowing as management tools on dunes. In: W. G. Beefink, J. Rozema, & A. H. L. Huiskes (eds.). *Ecology of Coastal Vegetation*. Dordrecht: Springer, pp. 441–447.
- Hijazi, A. M., & Salhab, A.S. (2010). Effects of *Artemisia monosperma* ethanolic leaves extract on implantation, mid-term abortion and parturition of pregnant rats. *Journal of Ethnopharmacology*, 128(2), 446–451.
- Hill, N. (2003). Effects of Food Distribution and Predation on the Foraging Behavior of *Messor arenarius*. Ben-Gurion University of the Negev.
- Hoffmann, M., Cosyns, E., & Lamoot, I. (2005). Large herbivores in coastal dune management: do grazers do what they are supposed to do?. In: R. Jun & F. Roze (eds.). *Proceedings 'Dunes and Estuaries 2005': International Conference on Nature Restoration Practices in*

- European Coastal Habitats*, Koksijde, Belgium, 19-23 September 2005, pp. 249–268.
- Houseman, G. R., Foster, B. L., & Brassil, C. E. (2014). Propagule pressure-invasibility relationships: testing the influence of soil fertility and disturbance with *Lespedeza cuneata*. *Oecologia*, 174(2), 511–520.
- Huang, Z., & Gutterman, Y. (2000). Structure and function of mucilaginous achenes of *Artemisia monosperma* inhabiting the Negev desert of Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 48(4), 255–266.
- Hussey, B. M. J. (2002). Wattle I plant for wildlife? *Conservation Science Western Australia*, 4(3).
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113(1), 81–101.
- Huston, M. A. (2014). Disturbance, productivity, and species diversity: Empiricism vs. Logic in ecological theory. *Ecology*, 95(9), 2382–2396.
- Ikan, R., Cohen, E., & Shulov, A. (1970). Benzo- and hydroquinones in the defence secretions of *Blaps sulcata* and *Blaps wiedemanni*. *Journal of Insect Physiology*, 16(11), 2201–2206.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69(3), 373–386.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7), 1946–1957.
- Kassilly, F. N. (2002). Forage quality and camel feeding patterns in Central Baringo, Kenya. *Livestock Production Science*, 78(2), 175–182.
- Katz, O., & Bar (Kutiel), P. (2020). The ecology of *Artemisia monosperma* Delile: A desert keystone species in sandy ecosystems in the Middle East. In: J. M. Roe (ed.), *Artemisia: Classification, cultivation and uses*. New York: Nova Science Publishers, pp. 1–29.
- Katz, O., Kam, M., Carmi, A., Degen, A. A., Henkin, Z., & Bar, 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.
- Kaufmann, M. R., Graham, R. T., Boyce, D. A., Moir, W. H., Perry, L., Reynolds, R. T., Bassett, R. L., Mehlhop, P., Edminster, C. B., Block, W. M., & Corn, P. S. (1994). *An ecological basis for ecosystem management* (Technical report). Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station.

- Kavanagh, P. H., & Burns, K. C. (2014). The repeated evolution of large seeds on islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1786), 20140675.
- Keever, C. (1955). *Heterotheca latifolia*, a new and aggressive exotic dominant in Piedmont old-field succession. *Ecology*, 36(4), 732–739.
- Kidron, G. J. (2010). Under-canopy microclimate within sand dunes in the Negev Desert. *Journal of Hydrology*, 392(3–4), 201–210.
- Kim, K. C. (1993). Biodiversity, conservation and inventory: Why insects matter. *Biodiversity & Conservation*, 2(3), 191–214.
- Kinast, S., Meron, E., Yizhaq, H., & Ashkenazy, Y. (2013). Biogenic crust dynamics on sand dunes. *Physical Review E*, 87(2), 020701.
- Klinkhamer, P., & De Jong, T. (1985). Shoot biomass and species richness in relation to some environmental factors in a coastal dune area in The Netherlands. *Vegetatio*, 63(3), 129–132.
- Kolb, K. J., & Sperry, J. S. (1999). Differences in drought adaptation between subspecies of sagebrush (*Artemisia tridentata*). *Ecology*, 80(7), 2373–2384.
- Kotler, B. P., Brown, J. S., Dall, S. R., Gresser, S., Ganey, D., & Bouskila, A. (2002). Foraging games between gerbils and their predators: Temporal dynamics of resource depletion and apprehension in gerbils. *Evolutionary Ecology Research*, 4(4), 495–518.
- Kotler, B. P., Brown, J. S., & Subach, A. (1993). Mechanisms of species coexistence of optimal foragers: Temporal partitioning by two species of sand dune gerbils. *Oikos*, 67(3), 548–556.
- Kremen, C., Colwell, R., Erwin, T., Murphy, D., Noss, R., & Sanjayan, M. (1993). Terrestrial arthropod assemblages: Their use in conservation planning. *Conservation Biology*, 7(4), 796–808.
- Kupfer, J. A., & Farris, C. A. (2007). Incorporating spatial non-stationarity of regression coefficients into predictive vegetation models. *Landscape Ecology*, 22(6), 837–852.
- Kutchan, T. M. (2001). Ecological arsenal and developmental dispatcher. The paradigm of secondary metabolism. *Plant Physiology*, 125(1), 58–60.
- Kutiel, P. (2001). Conservation and management of the Mediterranean coastal sand dunes in Israel. *Journal of Coastal Conservation*, 7(2), 183–192.
- Kutiel, P., Eden, E., & Zhevelev, H. (2001). The impact of motorcycle traffic on soil and vegetation of stabilized coastal dunes, Israel. *Journal of Coastal Conservation*, 7(1), 81–90.



- Kutiel, P., Eden, E., & Zhevelev, H. (2000a). Effect of experimental trampling and off-road motorcycle traffic on soil and vegetation of stabilized coastal dunes, Israel. *Environmental Conservation*, 27(1), 14–23.
- Kutiel, P., Peled, Y., & Geffen, E. (2000b). The effect of removing shrub cover on annual plants and small mammals in a coastal sand dune ecosystem. *Biological Conservation*, 94(2), 235–242.
- Kutiel, P., Zhevelev, H., & Lavee, H. (2000c). Coastal dune ecosystems: management for conservation objectives III. Soil response of three vegetation types to recreational use. *Journal of Mediterranean Ecology*, 1, 171–180.
- Kutiel, P. (1999). Tendencies in the development of tracks in open areas. *Environmental management*, 23(3), 401–408.
- Kutiel, P., & Geffen, E. (1999). Coastal dune ecosystems: management for conservation objective: I. The impact of woody vegetation removal on annual plants. *Journal of Mediterranean Ecology*, 1, 101–108.
- Kutiel, P., Zhevelev, H., & Harrison, R. (1999). The effect of recreational impacts on soil and vegetation of stabilised coastal dunes in the Sharon Park, Israel. *Ocean & Coastal Management*, 42(12), 1041–1060.
- Kutiel, P. (1998a). Annual vegetation of the coastal sand dunes of the northern Sharon, Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 46(4), 287–298.
- Kutiel, P. (1998b). Possible role of biogenic crusts in plant succession on the Sharon sand dunes, Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 46(4), 279–286.
- Kutiel, P. (1997). Spatial and temporal heterogeneity of species diversity in a Mediterranean ecosystem following fire. *International Journal of Wildland Fire*, 7(4), 307–315.
- Kutiel, P., Lavee, H., & Shoshany, M. (1995). Influence of a climatic gradient upon vegetation dynamics along a Mediterranean-arid transect. *Journal of Biogeography*, 22(6), 1065–1071.
- Kutiel, P., & Shaviv, A. (1989). Effect of simulated forest fire on the availability of N and P in Mediterranean soils. *Plant and Soil*, 120, 57–63.
- Kutiel, P., & Danin, A. (1987). Annual-species diversity and aboveground phytomass in relation to some soil properties in the sand dunes of the northern Sharon Plains, Israel. *Vegetatio*, 70(1), 45–49.
- Kutiel, P., & Naveh, Z. (1987). Soil properties beneath *Pinus halepensis* and *Quercus calliprinos* trees on burned and unburned mixed forest on Mt. Carmel, Israel. *Forest Ecology and Management*, 20(1-2), 11–24.

- Kutiel, P., & Noy-Meir, I. (1986). The effects of soil depth on annual grasses in the Judean Hills. I: The effect of soil depth on individual plant species. *Israel Journal of Plant Sciences*, 35(3-4), 233–239.
- Kutiel, P., Danin, A., & Orshan, G. (1980). Vegetation of the sandy soils near Caesarea, Israel: I. Plant communities, environment and succession. *Israel Journal of Plant Sciences*, 28(1), 20–35.
- Kutiel, P., Lavee, H., & Ackermann, O. (1998c). Spatial distribution of soil surface coverage on north and south facing hillslopes along a Mediterranean to extreme arid climatic gradient. *Geomorphology*, 23(2-4), 245–256.
- Latowski, D., Szymanska, R., & Strzałka, K. (2014). Carotenoids involved in antioxidant system of chloroplasts. In: P. Ahmad (ed.). *Oxidative damage to plants: Antioxidant networks and signaling*, San Diego: Academic Press, pp. 289–319.
- Lehrer, D., Becker, N., & Bar, P. (2011). The economic impact of the invasion of *Acacia saligna* in Israel. *International Journal of Sustainable Development & World Ecology*, 18(2), 118–127.
- Leishman, M. R., & Westoby, M. (1998). Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology*, 12(3), 480–485.
- Levin, N. (2006). The Palestine exploration fund map (1871–1877) of the holy land as a tool for analysing landscape changes: The coastal dunes of Israel as a case study. *The Cartographic Journal*, 43(1), 45–67.
- Levin, N., & Ben-Dor, E. (2004). Monitoring sand dune stabilization along the coastal dunes of Ashdod-Nizanim, Israel, 1945–1999. *Journal of Arid Environments*, 58(3), 335–355.
- Li, X. R., Kong, D. S., Tan, H. J., & Wang, X. P. (2007). Changes in soil and vegetation following stabilisation of dunes in the southeastern fringe of the Tengger Desert, China. *Plant and Soil*, 300(1), 221–231.
- Liang, W., & Steinberger, Y. (2001). Temporal changes in nematode community structure in a desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 48(3), 267–280.
- Liddle, M. J., & Grieg-Smith, P. (1975). A survey of tracks and paths in a sand dune ecosystem. II. Vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 12(3), 909–930.
- Lima, S. L. (1998). Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*, 48(1), 25–34.
- Littmann, T., & Veste, M. (2006). Determination of actual evapotranspiration and transpiration in desert sand dunes (Negev Desert) using different approaches. *Forestry Studies in China*, 8(1), 1–9.

- Longcore, T. (2003). Terrestrial arthropods as indicators of ecological restoration success in coastal sage scrub (California, USA). *Restoration Ecology*, 11(4), 397–409.
- Macdonald, D. W. (1983). The ecology of carnivore social behavior. *Nature*, 301(5899), 379–384.
- Maestre, F. T., Cortina, J., & Bautista, S. (2004). Mechanisms underlying the interaction between *Pinus halepensis* and the native late-successional shrub *Pistacia lentiscus* in a semi-arid plantation. *Ecography*, 27(6), 776–786.
- Malik, C. P., & Srivastava, A. K. (1979). *Textbook of Plant Physiology*. New Delhi: Kalyani.
- Malkinson, D., Kadmon, R., & Cohen, D. (2003). Pattern analysis in successional communities: An approach for studying shifts in ecological interactions. *Journal of Vegetation Science*, 14(2), 213–222.
- Mangan, J. M., Overpeck, J. T., Webb, R. S., Wessman, C., & Goetz, A. F. (2004). Response of Nebraska Sand Hills natural vegetation to drought, fire, grazing, and plant functional type shifts as simulated by the century model. *Climatic Change*, 63(1), 49–90.
- Manor, R., Cohen, O., & Saltz, D. (2008). Community homogenization and the invasiveness of commensal species in Mediterranean afforested landscapes. *Biological Invasions*, 10(4), 507–515.
- Masson, P., & Mclachlan, A. (1990). Zonation and habitat selection on a reclaimed coastal foredune. *African Zoology*, 25(1), 77–83.
- Matthews, E. (1976). *Insect Ecology*. St Lucia, Australia: University of Queensland Press.
- Mattoni, R., Longcore, T., & Novotny, V. (2000). Arthropod monitoring for fine-scale habitat analysis: A case study of the El Segundo sand dunes. *Environmental Management*, 25(4), 445–452.
- May, R. M. (1972). Will a large complex system be stable? *Nature*, 238(5364), 413–414.
- McCord, J. T., & Stephens, D. B. (1987). Lateral moisture flow beneath a sandy hillslope without an apparent impeding layer. *Hydrological Processes*, 1(3), 225–238.
- Meffe, G., Nielsen, L., Knight, R. L., & Schenborn, D. (2002). *Ecosystem Management: Adaptive, Community-Based Conservation*. Washington, DC: Island Press.
- Mehta, S. (2000). The invasion of South African fynbos by an Australian immigrant: The story of *Acacia saligna*. *Restoration and Reclamation Review*. 6(5), 1–10.

- Meir, A., & Tsoar, H. (1996). International borders and range ecology: The case of Bedouin transborder grazing. *Human Ecology*, 24(1), 39–64.
- Meiri, S., Belmaker, A., Berkowic, D., Kazes, K., Maza, E., Bar-Oz, G., & Dor, R. (2019). A checklist of Israeli land vertebrates. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 65(1-2), 43–70.
- Memmott, J., Fowler, S. V., Paynter, Q., Sheppard, A. W., & Syrett, P. (2000). The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and two exotic habitats. *Acta Oecologica*, 21(3), 213–222.
- Mendelssohn, H., & Yom-Tov, Y. (1999). *Mammalia of Israel*. Jerusalem: Israel Academy of Sciences and Humanities.
- Mittal, S., Kumari, N., & Sharma, V. (2012). Differential response of salt stress on *Brassica juncea*: Photosynthetic performance, pigment, proline, D1 and antioxidant enzymes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 54, 17–26.
- Moles, A. T., Hodson, D. W., & Webb, C. J. (2000). Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. *Oikos*, 89(3), 541–545.
- Morsy, A., Youssef, A., Mosallam, H., & Hashem, A. (2008). Assessment of selected species along Al-Alamein-Alexandria international desert road, Egypt. *Journal of Applied Sciences Research*, 4(10), 1276–1284.
- Muhs, D. R., & Holliday, V. T. (1995). Evidence of active dune sand on the Great Plains in the 19th century from accounts of early explorers. *Quaternary Research*, 43(2), 198–208.
- Muhs, D. R., & Maat, P. B. (1993). The potential response of eolian sands to greenhouse warming and precipitation reduction on the Great Plains of the USA. *Journal of Arid Environments*, 25(4), 351–361.
- Muhs, D. R., Roskin, J., Tsoar, H., Skipp, G., Budahn, J. R., Sneh, A., Porat, N., Stanley, J. D., K特拉, I., & Blumberg, D. G. (2013). Origin of the Sinai–Negev erg, Egypt and Israel: Mineralogical and geochemical evidence for the importance of the Nile and sea level history. *Quaternary Science Reviews*, 69, 28–48.
- Muller, C. H. (1969). Allelopathy as a factor in ecological process. *Vegetatio*, 18(1/6), 348–357.
- Murray, M.G., (1991). Maximizing energy retention in grazing ruminants. *Journal of Animal Ecology* 60, 1029–1045.
- Naveh, Z., & Kinski, J. (1975). The effect of climate and management on species diversity of a Tabor oak savanna pasture in Israel. *Publication-Faculty of Agricultural Engineering (Israel)*. No. 245.

- Naveh, Z., & Kutiel, P. (1990). Changes in the Mediterranean vegetation of Israel in response to human habitation and land use. In: G.M. Woodwell (ed.), *The Earth in Transition: Patterns and Processes of Biotic Impoverishment*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 259–299.
- Naveh, Z., & Whittaker, R. H. (1980). Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas. *Vegetatio*, 41(3), 171–190.
- Obuch, J., & Kristín, A. (2004). Prey composition of the little owl *Athene noctua* in an arid zone (Egypt, Syria, Iran). *Folia zoologica*, 53(1), 65.
- Odum, E. P., & Odum, H. T. (1959). *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia: Saunders.
- Orshan, G. (1954). Surface reduction and its significance as a hydroecological factor. *Journal of Ecology*, 42(2), 442–444.
- Osborn, D. J., & Helmy, I. (1980). *The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai)*. Chicago: Field Museum of Natural History.
- Pake, C. E., & Venable, D. L. (1996). Seed banks in desert annuals: Implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology*, 77(5), 1427–1435.
- Pavliček, T., Chikatunov, V., Lopatin, I., & Nevo, E. (1997). New records of leaf beetles from Israel. *Phytoparasitica*, 25(4), 337–338.
- Paz-Kagan, T., Panov, N., Shachak, M., Zaady, E., & Karnieli, A. (2014). Structural changes of desertified and managed shrubland landscapes in response to drought: spectral, spatial and temporal analyses. *Remote Sensing*, 6(9), 8134–8164.
- Peco, B., Traba, J., Levassor, C., Sánchez, A. M., & Azcárate, F. M. (2003). Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Science Research*, 13(1), 87–95.
- Perry, G., & Dmi'el, R. (1995). Urbanization and sand dunes in Israel: direct and indirect effects. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 41(1), 33–41.
- Peters, M., Oberrath, R., & Böhning-Gaese, K. (2003). Seed dispersal by ants: Are seed preferences influenced by foraging strategies or historical constraints? *Flora –Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198(6), 413–420.
- Plassmann, K., Jones, M. L. M., & Edward-Jones, G. (2010). Effects of long-term grazing management on sand dune vegetation of high conservation interest. *Applied Vegetation Science*, 13(1), 100–112.

- Plummer, G. L., & Keever, C. (1963). Autumnal daylight weather and camphorweed dispersal in the Georgia piedmont region. *Botanical Gazette*, 124(4), 283–289.
- Polis, G. A., Hurd, S. D., Jackson, C. T., & Piñero, F. S. (1997). El niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the Gulf of California. *Ecology*, 78(6), 1884–1897.
- Pollack Perry, M. (2008). Studying perennial plant impact on annual diversity in sand dunes in different spatial scales. M.Sc. thesis. Ben-Gurion University of the Negev.
- Pollet, M., & Grootaert, P. (1996). An estimation of the natural value of dune habitats using *Empidoidea* (Diptera). *Biodiversity & Conservation*, 5(7), 859–880.
- Pragai, G., & Ziv, Y. (2021). Scale-independence in beetle species diversity-productivity relationship: The importance of heterogeneity arrangement in space. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 67(3-4), 137–148.
- Pragai, G. (2004). Is there scale dependence in the beetle-species diversity-productivity relationship in the sandy habitat of Israel? M.Sc. thesis. Ben-Gurion University of the Negev.
- Pye, K. (1982). Morphological development of coastal dunes in a humid tropical environment, Cape Bedford and Cape Flattery, North Queensland. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography*, 64(3-4), 213–227.
- Qin, Z., Berliner, P., & Karnieli, A. (2002). Micrometeorological modeling to understand the thermal anomaly in the sand dunes across the Israel–Egypt border. *Journal of Arid Environments*, 51(2), 281–318.
- Ram, A., & Aaron, Y. (2007). Negative and positive effects of topsoil biological crusts on water availability along a rainfall gradient in a sandy arid area. *Catena*, 70(3), 437–442.
- Ravi, S., D’Odorico, P., & Okin, G. S. (2007). Hydrologic and aeolian controls on vegetation patterns in arid landscapes. *Geophysical Research Letters*, 34(24).
- Raziq, A., Iqbal, A., Younas, M., Khan, M.S. (2008). Role of camel in the pastoral economy of Marri tribe in Balochistan, Pakistan. *Journal of Camel Practice and Research* 15, 131–138.
- Reichmann, A. 1998. The effect of predation and moonlight on the behavior and foraging mode of *Stenodactylus doriae*. M.Sc. thesis. Ben-Gurion University of the Negev.

- Renan, I., Freidberg, A., Groner, E., & Bar (Kutiel), P. (2020). Impact of spatial patterns on arthropod assemblages following natural dune stabilization under extreme arid conditions. *Global Journal of Ecology*, 5(1), 79–87.
- Renan, I., Assmann, T., & Freidberg, A. (2018). Taxonomic revision of the *Graphipterus serrator* (forskål) group (Coleoptera, Carabidae): An increase from five to 15 valid species. *ZooKeys*, 753, 23–82.
- Renan, S. 2010. The effect of predation and moonlight on the behavior and forging mod of *Stenodactylus doriae*. M.Sc. thesis. Ben Gurion University of the Negev.
- Renan, S. & Bouskila, A. (2010). Changes in the foraging mode of the lizard *Acanthodactylus schreiberi* at Caesarea and Nizzanim sand dunes. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 56, 98–99.
- Retana, J., & Cerdá, X. (2000). Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia*, 123(3), 436–444.
- Roll, U., Stone, L., & Meiri, S. (2009). Hot-spot facts and artifacts — questioning Israel's great biodiversity. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 55(3), 263–279.
- Rosenzweig, M. L. (1971). Paradox of enrichment: Destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171(3969), 385–387.
- Rosenzweig, M. L., & Abramsky, Z. (1993). How are diversity and productivity related? In: R. E. Ricklefs, & D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities*. Chicago: University of Chicago press, pp. 52–65.
- Roskin, J. (2023). Sand bodies in Israel: Sources, dynamics, morphology, chronology and relations with prehistoric to modern humans. In: A. Frumkin, & N. Shtober-Zisu (eds.). *Landscape and Landforms of Israel*. Springer.
- Roskin, J. & Taxel, I. (2021). "He who revives dead land": Groundwater harvesting agroecosystems in sand along the southeastern Mediterranean coast since early medieval times. *Mediterranean Geoscience Reviews*, 3, 293–318.
- Roskin, J., Sivan, D., Shtienberg, G., Roskin, E., Porat, N., & Bookman, R. (2015). Natural and human controls of the Holocene evolution of the beach, aeolian sand and dunes of Caesarea (Israel). *Aeolian Research*, 19, 65–85.

- Roskin, J., Porat, N., Tsoar, H., Blumberg, D. G., & Zander, A. M. (2011). Age, origin and climatic controls on vegetated linear dunes in the northwestern Negev Desert (Israel). *Quaternary Science Reviews*, 30(13-14), 1649-1674.
- Rozenstein, O., Zaady, E., Katra, I., Karnieli, A., Adamowski, J., & Yizhaq, H. (2014). The effect of sand grain size on the development of cyanobacterial biocrusts. *Aeolian Research*, 15, 217–226.
- Rubinstein, Y., Groner, E., Yizhaq, H., Svoray, T., & Bar, P. (2013). An eco-spatial index for evaluating stabilization state of sand dunes. *Aeolian Research*, 9, 75–87.
- Salama, H. M., Al Watban, A. A., & Al-Fughom, A. T. (2011). Effect of ultraviolet radiation on chlorophyll, carotenoid, protein and proline contents of some annual desert plants. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 18(1), 79–86.
- Saleh, M. A. (1984). An insecticidal diacetylene from *Artemisia monosperma*. *Phytochemistry*, 23(11), 2497–2498.
- Schaffer, G., & Levin, N. (2014). Mapping human induced landscape changes in Israel between the end of the 19th century and the beginning of the 21th century. *Journal of Landscape Ecology*, 7(1), 110–145.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145), 27–39.
- Schwartz, H.J. & Dioli, M. (1992). *The one-humped camel in Eastern Africa: A pictorial guide to diseases, health care and management*. Weikersheim, Germany: J. Margraf.
- Segev, U., Tielboerger, K., Lubin, Y., & Kigel, J. (2014). Consequences of climate and body size on the foraging performance of seed-eating ants. *Ecological Entomology*, 39(4), 427–435.
- Segev, U., & Ziv, Y. (2012). Consequences of behavioral vs. numerical dominance on foraging activity of desert seed-eating ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(4), 623–632.
- Segev, U. (2010). Regional patterns of ant-species richness in an arid region: The importance of climate and biogeography. *Journal of Arid Environments*, 74(6), 646–652.
- Seifan, M., Tielbörger, K., & Kadmon, R. (2010). Direct and indirect interactions among plants explain counterintuitive positive drought effects on an eastern Mediterranean shrub species. *Oikos*, 119(10), 1601–1609.
- Shacham, B., 2010. Dune management and reptiles: Implications for habitat reconstruction and conservation strategies. Ph.D. Thesis. Ben Gurion University of the Negev.



- Shanas, U., Galyun, Y. A., Alshamli, M., Cnaani, J., Guscio, D. U., Khoury, F., Mittler, S., Nassar, K., Shapira, I., Simon, D., Sultan, H., Topel, E., & Ziv, Y. (2011). Landscape and a political border determine desert arthropods distribution. *Journal of Arid Environments*, 75(3), 284–289.
- Shelef, O., & Groner, E. (2011). Linking landscape and species: Effect of shrubs on patch preference of beetles in arid and semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 75(10), 960–967.
- Shun-Li, Y., Sternberg, M., Gao-Ming, J., & Kutiel, P. (2003). Heterogeneity in soil seed banks in a Mediterranean coastal sand dune. *Journal of Integrative Plant Biology*, 45(5), 536–543.
- Siegal, Z., Tsoar, H., & Karnieli, A. (2013). Effects of prolonged drought on the vegetation cover of sand dunes in the NW Negev Desert: Field survey, remote sensing and conceptual modeling. *Aeolian Research*, 9, 161–173.
- Simon, D. (1988). Ant-lions (Neuroptera: Myrmeleontidae) of the coastal plain: Systematical, ecological, and zoogeographical aspects with emphasis on the coexistence of a species guild of the unstable dunes. PhD thesis. Tel-Aviv University.
- Slobodchikoff, C., & Doyen, J. T. (1977). Effects of *Ammophila arenaria* on sand dune arthropod communities. *Ecology*, 58(5), 1171–1175.
- Sobrino, E., Sanz-Elorza, M., Dana, E. D., & González-Moreno, A. (2002). Invasibility of a coastal strip in NE Spain by alien plants. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 585–594.
- Solanki, G.S. (1994). Feeding habits and grazing behavior of goats in a semi-arid region of India. *Small Ruminant Research* 14(1), 39–43.
- Soni, P., & Abdin, M. Z. (2017). Water deficit-induced oxidative stress affects artemisinin content and expression of proline metabolic genes in *Artemisia annua* L. *FEBS Open Bio*, 7(3), 367–381.
- Stanner, M., & Mendelssohn, H. (1987). Sex ratio, population density and home range of the desert monitor (*Varanus griseus*) in the southern coastal plain of Israel. *Amphibia-Reptilia*, 8(2), 153–163.
- Stavri, M., Ford, C. H., Bucar, F., Streit, B., Hall, M. L., Williamson, R. T., Mathew K. T. & Gibbons, S. (2005). Bioactive constituents of *Artemisia monosperma*. *Phytochemistry*, 66(2), 233–239.
- Sternberg, M. (2016). From America to the Holy Land: Disentangling plant traits of the invasive *Heterotheca subaxillaris* (Lam.) Britton & Rusby. *Plant Ecology*, 217(11), 1307–1314.

- Sternberg, M., Yu, S. L., & Bar, P. (2004). Soil seed banks, habitat heterogeneity, and regeneration strategies in a Mediterranean coastal sand dune. *Israel Journal of Plant Sciences*, 52(3), 213–221.
- Strong, D., Lawton, J., & Southwood, R. (1984). *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Svoray, T., Mazor, S., & Bar, P. (2007). How is shrub cover related to soil moisture and patch geometry in the fragmented landscape of the Northern Negev desert? *Landscape Ecology*, 22(1), 105–116.
- Szaro, R. C., Sexton, W. T., & Malone, C. R. (1998). The emergence of ecosystem management as a tool for meeting people's needs and sustaining ecosystems. *Landscape and Urban Planning*, 40(1-3), 1–7.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79–92.
- Thomas, D. S., & Wiggs, G. F. (2008). Aeolian system responses to global change: Challenges of scale, process and temporal integration. *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British Geomorphological Research Group*, 33(9), 1396–1418.
- Thomas, D. S., Knight, M., & Wiggs, G. F. (2005). Remobilization of southern African desert dune systems by twenty-first century global warming. *Nature*, 435(7046), 1218–1221.
- Thomas, D. S., & Leason, H. C. (2005). Dunefield activity response to climate variability in the southwest Kalahari. *Geomorphology*, 64(1-2), 117–132.
- Thompson, K., Jalili, A., Hodgson, J. G., Hamzeh'ee, B., Asri, Y., Shaw, S., ... & Safavi, R. (2001). Seed size, shape and persistence in the soil in an Iranian flora. *Seed Science Research*, 11(4), 345–355.
- Thompson, K., & Grime, J. P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology*, 67(3), 893–921.
- Tielbörger, K., & Kadmon, R. (2000). Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81(6), 1544–1553.
- Tielbörger, K., & Kadmon, R. (1995). Effect of shrubs on emergence, survival and fecundity of four coexisting annual species in a sandy desert ecosystem. *Ecoscience*, 2(2), 141–147.

- Tilman, D. (1999). Diversity and production in European grasslands. *Science*, 286(5442), 1099–1100.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton: Princeton University press.
- Tsoar, H. (2013). Critical environments: Sand dunes and climate change. *Treatise on Geomorphology, 11*, 414–427.
- Tsoar, H., Levin, N., Porat, N., Maia, L. P., Herrmann, H. J., Tatum, S. H., & Claudino-Sales, V. (2009). The effect of climate change on the mobility and stability of coastal sand dunes in Ceará State (NE Brazil). *Quaternary Research*, 71(2), 217–226.
- Tsoar, H., Blumberg, D. G., & Wenkart, R. (2008). Formation and geomorphology of the North-Western Negev sand dunes. In: S.-W. Breckle, A. Yair, and M. Veste (eds.). *Arid Dune Ecosystems: The Nizzana Sands in the Negev Desert*. Berlin and Heidelberg: Springer, pp. 25–48.
- Tsoar, H. (2005). Sand dunes mobility and stability in relation to climate. *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications*, 357(1), 50–56.
- Tsoar, H., & Blumberg, D. G. (2002). Formation of parabolic dunes from barchan and transverse dunes along Israel's Mediterranean coast. *Earth Surface Processes and Landforms*, 27(11), 1147–1161.
- Tsoar, H., & Karnieli, A. (1996). What determines the spectral reflectance of the Negev-Sinai sand dunes. *International Journal of Remote Sensing*, 17(3), 513–525.
- Tsoar, H., & Blumberg, D. (1991). The effect of sea cliffs on inland encroachment of aeolian sand. In: O. E. Brandorff-Nielsen & B. B. Willetts (eds.). *Aeolian Grain Transport 2: The Erosional Environment*. Vienna: Springer, pp. 131–146.
- Tsoar, H. (1990). Trends in the development of sand dunes along the southeastern Mediterranean coast in dunes of the European coasts. *Catena. Supplement (Giessen)*, 18, 51–60.
- Ubeid, K. F. (2010). Marine lithofacies and depositional zones analysis along coastal ridge in Gaza Strip, Palestine. *Journal of Geography and Geology*, 2(1), 68.
- Uetz, P. 2021, The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org/db-info/SpeciesStat.html>
- Van der Meulen, F., & Salman, A. H. P. M. (1996). Management of Mediterranean coastal dunes. *Ocean & Coastal Management*, 30(2-3), 177–195.

- Venable, D. L., & Levin, D. A. (1985). Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*: I. Achene structure, germination and dispersal. *The Journal of Ecology*, 73(1), 133–145.
- Vermeer, J., & Berendse, F. (1983). The relationship between nutrient availability, shoot biomass and species richness in grassland and wetland communities. *Vegetatio*, 53(2), 121–126.
- Wang, S., Lamy, T., Hallett, L. M., & Loreau, M. (2019). Stability and synchrony across ecological hierarchies in heterogeneous meta-communities: Linking theory to data. *Ecography*, 42(6), 1200–1211.
- Wang, S., & Loreau, M. (2016). Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. *Ecology Letters*, 19(5), 510–518.
- Wang, X.-P., Li, X.-R., Xiao, H.-L., Berndtsson, R., & Pan, Y.-X. (2007). Effects of surface characteristics on infiltration patterns in an arid shrub desert. *Hydrological Processes: An International Journal*, 21(1), 72–79.
- Wang, S., Wan, C., Wang, Y., Chen, H., Zhou, Z., Fu, H., & Sosebee, R. E. (2004). The characteristics of na<sup>+</sup>, k<sup>+</sup> and free proline distribution in several drought-resistant plants of the Alxa Desert, China. *Journal of Arid Environments*, 56(3), 525–539.
- Ward, D., & Seely, M. (1996). Behavioral thermoregulation of six Namib Desert tenebrionid beetle species (Coleoptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 89(3), 442–451.
- Wasserberg, G., Kotler, B. P., Morris, D. W., & Abramsky, Z. (2007). A field test of the centrifugal community organization model using psammophilic gerbils in Israel's southern coastal plain. *Evolutionary Ecology Research*, 9(2), 299–311.
- Wasserberg, G., P. Kotler, B., & Abramsky, Z. (2006). The role of site, habitat, seasonality and competition in determining the nightly activity patterns of psammophilic gerbils in a centrifugally organized community. *Oikos*, 112(3), 573–579.
- Werner, Y. L., Lampl, I., Rothenstein, D., Perry, G., Sivan, N., Lerner, A., & Shani, E. (1990). Foraging mode in lacertid lizards: variation and correlates. *Amphibia-Reptilia*, 11(4), 373–384.
- West, N. E. (1990). Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*, 20, 179–223.
- Whitford, W. G., & Duval, B. D. (2019). *Ecology of Desert Systems*. London: Academic Press.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213–251.

- Wilby, A., & Shachak, M. (2000). Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: Pattern in the process of granivory. *Oecologia*, 125(4), 495–503.
- Willems, J. (1980). Observations on north-west European limestone grassland communities. V, a. An experimental approach to the study of species diversity and above-ground biomass in chalk grassland. *Mededelingen van Het Botanisch Museum En Herbarium van de Rijksuniversiteit Te Utrecht*, 506(1), 279–295.
- Xie, G., & Steinberger, Y. (2005). Nitrogen and carbon dynamics under the canopy of sand dune shrubs in a desert ecosystem. *Arid Land Research and Management*, 19(2), 147–160.
- Xiong, S., & Nilsson, C. (1999). The effects of plant litter on vegetation: A meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87(6), 984–994.
- Xu, Z., Mason, J. A., Xu, C., Yi, S., Bathiany, S., Yizhaq, H., Zhou, Y., Cheng, J., Holmgren, M. & Lu, H. (2020). Critical transitions in Chinese dunes during the past 12,000 years. *Science Advances*, 6(9), eaay8020.
- Yaalon, D., & Laronne, J. (1971). Internal structures in eolianites and paleowinds, Mediterranean coast, Israel. *Journal of Sedimentary Research*, 41(4), 1059–1064.
- Yair, A., Lavee, H., & Greitser, N. (1997). Spatial and temporal variability of water percolation and movement in a system of longitudinal dunes, western Negev, Israel. *Hydrological Processes*, 11(1), 43–58.
- Yizhaq, H., Ashkenazy, Y., & Tsoar, H. (2009). Sand dune dynamics and climate change: A modeling approach. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 114(F1).
- Yizhaq, H., Ashkenazy, Y., & Tsoar, H. (2007). Why do active and stabilized dunes coexist under the same climatic conditions? *Physical Review Letters*, 98(18), 188001
- Yom-Tov, Y. (1991). Character displacement in the psammophile Gerbillidae of Israel. *Oikos*, 60(2), 173–179.
- Yorks, T. P., West, N. E., Mueller, R. J., & Warren, S. D. (1997). Tolerant of traffic by vegetation: Life form conclusions and summary extracts from a comprehensive data base. *Environmental Management*, 21(1), 121–131.
- Yu, S., Bell, D., & Kutiel, P. B. (2009). Impact of microhabitats on the heterogeneity of seedling emergence in a Mediterranean coastal sand dunes community. *Ecoscience*, 16(3), 369–378.

- Yu, S., Bell, D., Sternberg, M., & Kutiel, P. (2008). The effect of microhabitats on vegetation and its relationships with seedlings and soil seed bank in a Mediterranean coastal sand dune community. *Journal of Arid Environments*, 72(11), 2040–2053.
- Yu, S., Sternberg, M., Kutiel, P., & Chen, H. (2007). Seed mass, shape, and persistence in the soil seed bank of Israeli coastal sand dune flora. *Evolutionary Ecology Research*, 9(2), 325–340.
- Zaady, E., Katra, I., Yizhaq, H., Kinast, S., & Ashkenazy, Y. (2014). Inferring the impact of rainfall gradient on biocrusts' developmental stage and thus on soil physical structures in sand dunes. *Aeolian Research*, 13, 81–89.
- Zaady, E., & Offer, Z. Y. (2010). Biogenic soil crusts and soil depth: A long-term case study from the Central Negev desert highland. *Sedimentology*, 57(2), 351–358.
- Zahavi, A., & Wahrman, J. (1957). The cytotaxonomy ecology and evolution of the gerbils and jirds of Israel (rodentia: gerbillinae). *Mammalia*, 21, 341–380.
- Zahavi, A., & Zahavi, A. (1999). *The Handicap Principle: A Missing Piece of Darwin's Puzzle*. New York: Oxford University Press.
- Zampaligré, N., & Schlecht, E. (2018). Livestock foraging behaviour on different land use classes along the semi-arid to sub-humid agro-ecological gradient in West Africa. *Environment, Development and Sustainability*, 20(2), 731–748.
- Zhang, Z.-Q. (2013). Phylum Arthropoda. In: Zhang, Z.-Q. (ed.). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* (addenda 2013). *Zootaxa*, 3703(1), 17-26.
- Zhang, Z.-S., Li, X.-R., Wang, T., Wang, X.-P., Xue, Q.-W., & Liu, L.-C. (2008). Distribution and seasonal dynamics of roots in a revegetated stand of *Artemisia ordosica* Kracsh in the Tengger Desert (North China). *Arid Land Research and Management*, 22(3), 195–211.
- Zhenghu, D., Honglang, X., Xinrong, L., Zhibao, D., & Gang, W. (2004). Evolution of soil properties on stabilized sands in the Tengger Desert, China. *Geomorphology*, 59(1-4), 237–246.
- Ziv, Y., Abramsky, Z., Kotler, B. P., & Subach, A. (1993). Interference competition and temporal and habitat partitioning in two gerbil species. *Oikos*, 66(2), 237–246.
- Zohary, M., & Fahn, A. (1952). Ecological studies on East Mediterranean dune plants. *Bulletin of the Research Council of Israel*, 1, 38–53.