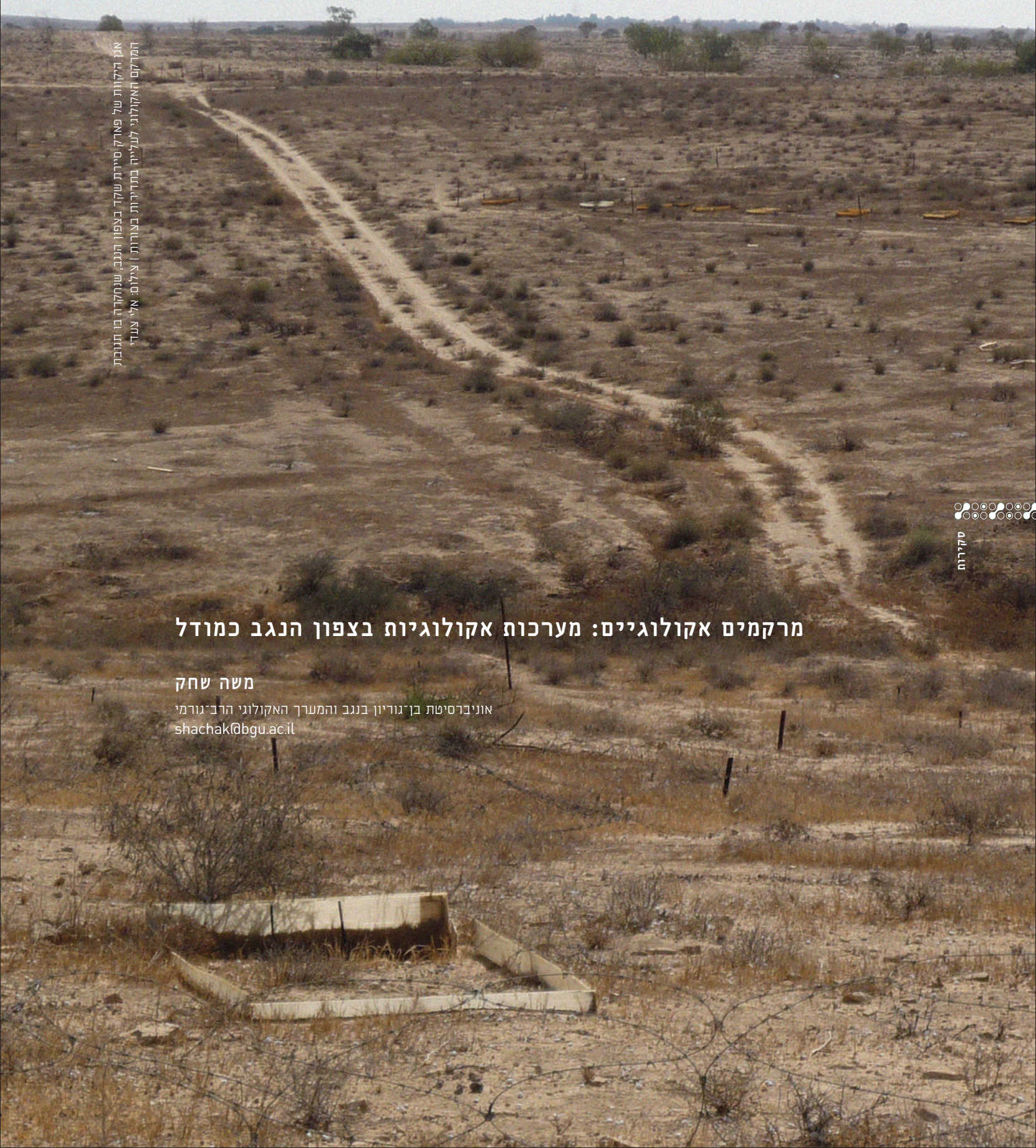
אקולוגיה וסביבה 2011; (1): 18–29



אנן היקות של פארק סיירת שקד בצפון הנגב, שנחקרה בו תגובת המרקם האקולוגי לעלייה בתדירות בצורות | צילום: אלי צעדי

סקירות

מרקמים אקולוגיים: מערכות אקולוגיות בצפון הנגב כמודל

משה שחק

אוניברסיטת בן־גוריון בנגב והמערך האקולוגי הרב־גורמי
shachak@bgu.ac.il

תקציר

מטרת המאמר היא להציע גישה לתיאור מערכות אקולוגיות: גישת המרקמים האקולוגיים. גישה זו מתארת מערכת אקולוגית כרשת רבת תהליכים, פשוטה יחסית, המקשרת בין המרכיבים הביוטיים וההיבטים הביופיזיקליים של מבנה המערכת ותפקודה. הדגש בתיאור המערכת כמרקמית הוא על יחסי גומלין בין תהליכים ולא על יחסי גומלין בין ישויות כגון מינים. גישת המרקמים משלימה את הגישה הקלסית, שהמערכת האקולוגית תוארה בה כתהליך של זרימת אנרגיה או של מְחזור יסודות. תהליכים של שינויים בנוף, זרימת מים או תהליכים גאומורפולוגיים לא נכללו בתיאור המערכת.

יתרונו של המרקם האקולוגי כמודל מערכתי, הוא בתיאור רשת מאורגנת של מספר קטן יחסית של תהליכים הנובע מיחסי גומלין של מספר גבוה של ישויות במערכת האקולוגית. כאקולוגים או כאנשי ממשק אין אנו יכולים לעקוב אחר המספר הרב של יחסי הגומלין במערכת, אולם ביכולתנו לעקוב אחר תוצאותיהם כפי שהן מתוארות במודל המרקם. מודל המרקם מאפשר מעקב מושכל אחר מערכת המשובים במערכת האקולוגית. מעקב זה מאפשר ניתוח של המערכת האקולוגית ככלי לביצוע החלטות ממשקיות בעולם משתנה וכן לצורכי מדע.

המאמר מבסס את הגישה המרקמית על מודל אקולוגי של צפון הנגב, הנשען על מחקרי שדה ארוכי טווח. המודל מתאר את צפון הנגב כמרקם אקולוגי בן 11 תהליכים הקשורים זה בזה. כדי להקיש מהמרקם האקולוגי של צפון הנגב על מרקמים אקולוגיים ככלל, בוחן המאמר את מאפייני האזור בהקשר של שני מושגים: מבנה היררכי ומערכת משובים.

במאמר נדונה תגובת המרקם לשינויים חיצוניים, והיא מודגמת על־ידי תגובת מרקם צפון הנגב לעלייה בתדירות בצורות.

מילות מפתח: בצורת · יחסי מקור־מבלע · כחוליות · מבנה היררכי · מודל מערכתי · משוב · קרום קרקע · רשת רבת תהליכים

מבוא

מושג המערכת האקולוגית מאחד את המרכיבים הביוטיים (הקשורים ליצורים חיים) והא־ביוטיים (גורמים סביבתיים שאינם קשורים ליצורים חיים) של הסביבה ותופס אותם כשלמות [17, 19]. למרות זאת, עיון בספרות האקולוגית מראה שרק לעתים רחוקות מאמצים האקולוגים גישה מערכתית המתארת תפקוד שלם של מערכות אקולוגיות [18].

במאמר זה יתייחס המושג 'מערכת אקולוגית' לכל התהליכים המתרחשים ביחידת נוף, ואילו המושג 'אקוסיסטמה' יתייחס לרמת ארגון בתוך המערכת האקולוגית המתמקדת בזרימת אנרגיה ובמְחזור יסודות. חוקרי אקוסיסטמות שאימצו גישה מערכתית, התמקדו רק בחלקים מסוימים של המערכת האקולוגית ובעיקר בהיבטים הביופיזיקליים שלה. בהקשר של מבנה המערכת התמקדו החוקרים במאגרי החומר האורגני, במרכיבים הכימיים בקרקע ובמבנה מארג המזון של המערכת. בחקר התפקודים הם הדגישו תהליכים, כגון ייצור ראשוני ושניוני, פירוק חומר אורגני ומְחזור יסודות. כמו כן בחרו חוקרים אלו להתמקד בתהליכים שמתארים את מעברי האנרגיה והחומר במערכת האקולוגית [11].

במקביל לחוקרי האקוסיסטמות, אקולוגים שעסקו ברמות האוכלוסייה והחברה הביוטית התמקדו בלימוד המרכיבים הביוטיים של המערכת. הם התעניינו ביחסי גומלין ישירים בין אורגניזמים (יצורים), כגון טריפה ותחרות, והקדישו מאמצים להבנת התוצאות העקיפות הנובעות מיחסי גומלין אלו ובתיאור השפעתן על הרכב המינים ועל עושר החברה כולה.

פיתוח תאוריה מקיפה של מערכות אקולוגיות מצריך חיפוש אחר עקרונות המשותפים למספר רב של מערכות אקולוגיות. הקושי במציאת המשותף הוא רב, בעיקר בשל מגוון המערכות האקולוגיות, רמות הארגון המרובות הנכללות בהן וסדרי הגודל השונים של הזמן והמרחב שהמערכות פועלות בהם [9, 10, 13, 18].

במאמר זה אציג מודל אקולוגי של צפון הנגב המאחד את הגישות של חקר האקוסיסטמות (מעברי אנרגיה ומְחזור יסודות) והאקולוגיה של הנוף (השתנות של כתמים במרחב ובזמן בפסיפס הנופי) עם תהליכים הידרולוגיים (יחסי גשם־נגר ולחות קרקע). המודל יתאר את המערכת האקולוגית כמרקם של יחסי גומלין בין תהליכים הידרולוגיים, נופיים ואקוסיסטמיים. בגישה זו מצטמצם במידה ניכרת מספר הקשרים בין מרכיבי המערכת ומורכבותה קטנה, כיוון שמספר התהליכים במערכת קטן בהרבה ממספר

מרכיביה. בניית המרקם התבססה על מחקרי שדה רב־תחומיים בתחנות למחקר אקולוגי ארוך טווח (LTER-Long Term Ecological Research Network) ברחבי הנגב (עבדת, סיירת שקד ולהבים).

מטרת בניית המודל המרקמי היא לתאר מערכת אקולוגית מורכבת כרשת רבת תהליכים אך פשוטה יחסית, המקשרת בין התהליכים הביוטיים להיבטים הביופיזיקליים של מבנה המערכת ותפקודה, ולהדגיש כיצד התהליכים המרכזיים במערכת משפיעים זה על זה ומווסתים זה את זה.

איור 1 מצביע על המרכיבים המרכזיים הנכללים במודל המרקמי: רב־תהליכיות (חצים אופקיים), מבנה היררכי של התהליכים (החצים האנכיים היורדים) ומשובים (החצים האנכיים העולים). התהליכים, המבנה ההיררכי והמשובים יוצרים מרקם אקולוגי (רשת של תהליכים) בעל תכונות ייחודיות לכלל המערכת האקולוגית, כגון ייצור ביולוגי, מגוון ביולוגי ושימור משאבים. המרקם כולו חוזר ומתארגן מחדש בתנאי עקה ומתאים עצמו לתנאים משתנים.

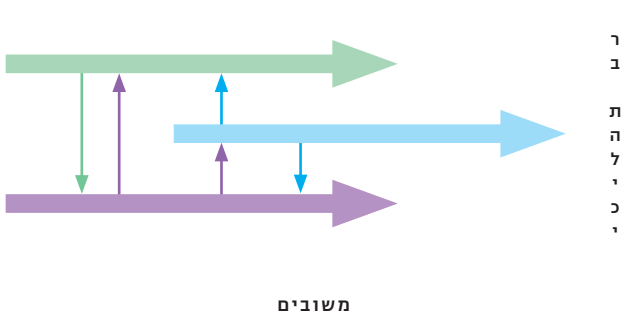
להלן יוצג מודל של מרקם אקולוגי לצפון הנגב כדוגמה למודל מרקמי שיכול לסייע בהבנת המבנה והתפקוד של מערכות אקולוגיות ובהתאמת דרכים לממשק של המערכת לשימורה ולשיקומה.

איור 1. היסודות והתכונות הבסיסיות של מודל המרקם האקולוגי

I. רב־תהליכיות (חצים אופקיים – כל צבע מייצג תהליך שונה). התהליכים המרכזיים: גאולוגיים (סגול), הידרולוגיים (כחול) ואקולוגיים (ירוק).

II. מבנה היררכי של התהליכים (החצים האנכיים היורדים). התהליך העליון משפיע על התהליך האמצעי וזה משפיע על התהליך שמתחתיו (חץ ירוק), התהליך במרכז משפיע על התהליך התחתון (חץ כחול).

III. משובים (החצים האנכיים העולים). התהליכים הנמוכים במבנה ההיררכי חוזרים ומשפיעים על התהליכים שמעליהם.



המרקם האקולוגי של צפון הנגב

מערכות צפון הנגב מעוצבות בעיקר על־ידי כתמים שיחיים (כתמי מעוצים) המפוזרים על תשתית של קרומי קרקע, ועשבוניים חד־שנתיים הגדלים בעונת הגשמים בכתמים השיחיים ובשטחים הפתוחים. מערכות צפון הנגב הושפעו, כמו ישראל כולה, מפעילות אדם ארוכת שנים שעיקרה כריתה, רעייה וחקלאות. הפעילות גרמה לשינויים במגוון המינים ובמגוון הנופי והשפיעה על קצבי התהליכים האקוסיסטמיים. השינויים במגוון המינים כוללים שינויים במגוון העשבוניים, השיחים ובעלי החיים. השינויים האקוסיסטמיים הם בעיקר בשטפי המים ובייצור הראשוני [25]. השינויים הנופיים הגדילו את היחס שבין השטח החשוף המכוסה בקרומי קרקע ביוטיים לשטח המכוסה בשיחים, כלומר – שטחם של השטחים החשופים גדל.

למגוון הביולוגי בצפון הנגב יש כיום שני מרכיבים מרכזיים: מגוון המינים והמגוון הנופי הביוטי [24]. מגוון המינים נשען בעיקר על מגוון עשבוניים, המתחזקים מגוון בעלי החיים. את המגוון הנופי הביוטי בנגב קובעים בעיקר צמחים מעוצים המשנים את סביבתם בהקשר של חדירות הקרקע למים, וכן יצורים מיקרופיטיים (יצורי קרקע זעירים הכוללים בעיקר כחוליות [ציאנובקטריות] וכן מיקרואורגניזמים, פטריות וטחבים) היוצרים קרומי קרקע ומשפיעים על יצירת נגר. השיחים והיצורים המיקרופיטיים מתפקדים כמהנדסי סביבה [15,14]. מהנדסי סביבה הם אורגניזמים המשנים את סביבתם א־ביוטית והביוטית דרך תהליכים שאינם קשורים במארג המזון, כמו בניית סכרים על־ידי הבונה או חפירת בורות על־ידי דרבנים וחזירי־בר, ומשפיעים בכך על התפוצה ועל השפע של אורגניזמים אחרים במערכת האקולוגית.

פעילותו רבת השנים של האדם בצפון הנגב שינתה את המערכות האקולוגיות ממצבן המקורי הקדום למצב חדש של שיחים דלילים בתשתית רחבה של קרומי קרקע. אין כיום אפשרות לשחזר את המצב הטבעי של צפון הנגב. הנחת היסוד של מחקרי צפון הנגב בתחנות למחקר אקולוגי ארוך טווח היא שעל סמך מידע על מצבה הנוכחי של המערכת ובעזרת בניית מודל מרקמי שלה, ניתן לשחזר את תפקודה בעבר וכן לחזות את תפקודה העתידי בהתאם לשינויים שעשויים לחול בשימושי הקרקע ובתנאי האקלים.

מחקרים אקולוגיים־הידרולוגיים ארוכי טווח בתחנות שקד ולהבים [28] מציעים את המודל המילולי הבא למבנה ולתפקוד של אזור צפון הנגב כיום [4–8,12,16]: התהליך המרכזי הקובע את רמות הייצור הראשוני והשניוני ואת מבנה החברה הביוטית והרכבה במערכות צפון הנגב הוא הפיזור מחדש (redistribution) של מי הגשמים על־ידי הנגר העילי ויצירת פסיפס מרחבי של כתמים עם לחות משתנה של מים בקרקע. הפסיפס בא לידי ביטוי בכתמים בעלי לחות קרקע גבוהה שסמוכים לכתמים בעלי לחות נמוכה.

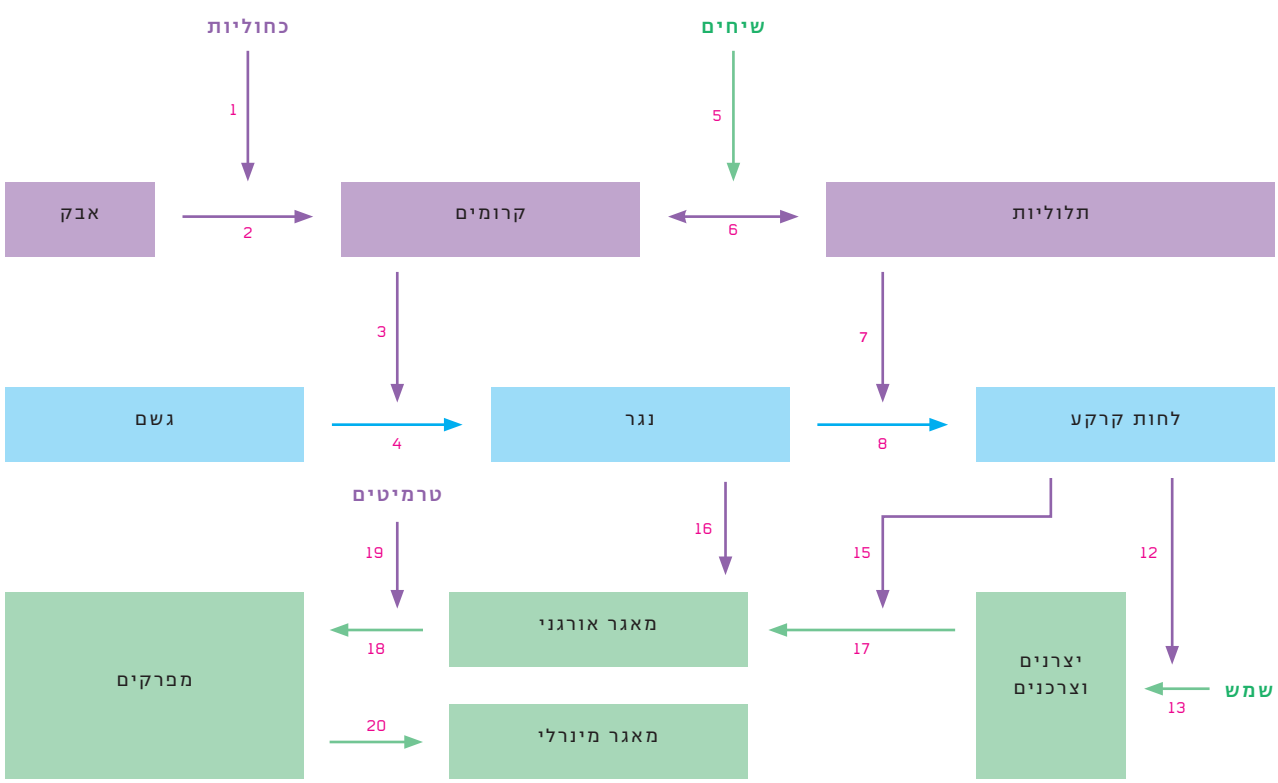
בכתמים שלחות הקרקע בהם גבוהה, מגוון המינים והייצור הראשוני גבוהים, והם הקובעים את עיקר הפוריות הביולוגית ואת המגוון בשטח כולו. הגורם המרכזי ליצירת כתמיות המים בקרקע הוא המבנה הנופי הדו־כתמי של קרומי קרקע ושל כתמים שיחיים. קרומי הקרקע נוצרים על־ידי הכחוליות המצמידות את גרגרי הקרקע ומקטינות בכך את חדירות הקרקע למי הגשמים, תהליך המביא ליצירת נגר עילי [27]. לעומתם, כתמי הקרקע מתחת לחופות השיחים שונים בתכונותיהם הפיזיות־כימיות־ביולוגיות מקרומי הקרקע. הם מאופיינים בקרקע מפוררת ועשירה בחומר אורגני ובשורשי צמחים היוצרים קרקע נקבובית [22]. מאפיינים אלו מקנים לקרקע שבכתם השיחי רמת חדירות גבוהה יחסית למי הגשמים ולמי הנגר. לאחר אירוע גשם הכתם הקרומי משמש כמקור של מים, קרקע, נוטריינטים וחומר אורגני המובלים בנגר העילי לכתם השיחי ונבלעים בתוכו. יחסים אלה של מקור־מבלע קובעים את המגוון הביולוגי ואת פיזורו במרחב בצפון הנגב [21]. בכתמי המקור (הקרומים) מספר המינים ומספר הפרטים מכל מין נמוך, ובכתמי המבלע (השיחים) מספר המינים ומספר הפרטים מכל מין גבוה יחסית.

מודל גרפי מתאר ביתר בהירות את יחסי מקור־מבלע בנוגע למים, לנוטריינטים ולקרקע בפסיפס הנופי הדו־כתמי, ואת משמעותם האקולוגית למערכת צפון הנגב (איור 2). המודל מתאר מערכת אקולוגית הבנויה מתהליכים נופיים המשפיעים על תהליכים הידרולוגיים, שמשפיעים מצדם על תהליכים אקוסיסטמיים, והקשורים היררכית זה בזה (איור 2א), וכן ממשובים היוצאים מהתהליכים האקוסיסטמיים וההידרולוגיים לתהליכים הנופיים (איור 2ב). הקשרים ההיררכיים והמשובים בונים את המרקם האקולוגי השלם (איור 2ג).

איור 2א. המרקם האקולוגי של צפון הנגב – התהליכים המרכזיים והקשרים ההיררכיים ביניהם

השיחים והכחוליות מעצבים את התהליכים ברמת הנוף (1, 5) ויוצרים פסיפס דו־כתמי של קרומים ותלוליות (סגול). התהליכים הנופיים משפיעים (3, 7) על התהליכים ההידרולוגיים (כחול) של הפיכת הגשם לנגר וללחות קרקע. התהליכים ההידרולוגיים משפיעים (12, 15, 16) על התהליכים האקוסיסטמיים (ירוק) של זרימת אנרגיה (13) ועל מִחזור יסודות (17, 18, 20).

החצים האופקיים במרקם מתארים את הדינמיקה של התהליכים. החצים האנכיים מתארים השפעות הדדיות של התהליכים זה על זה והשפעות של מיני מפתח. לפירוט הקשרים במרקם (יתר המספרים) ראה טקסט.



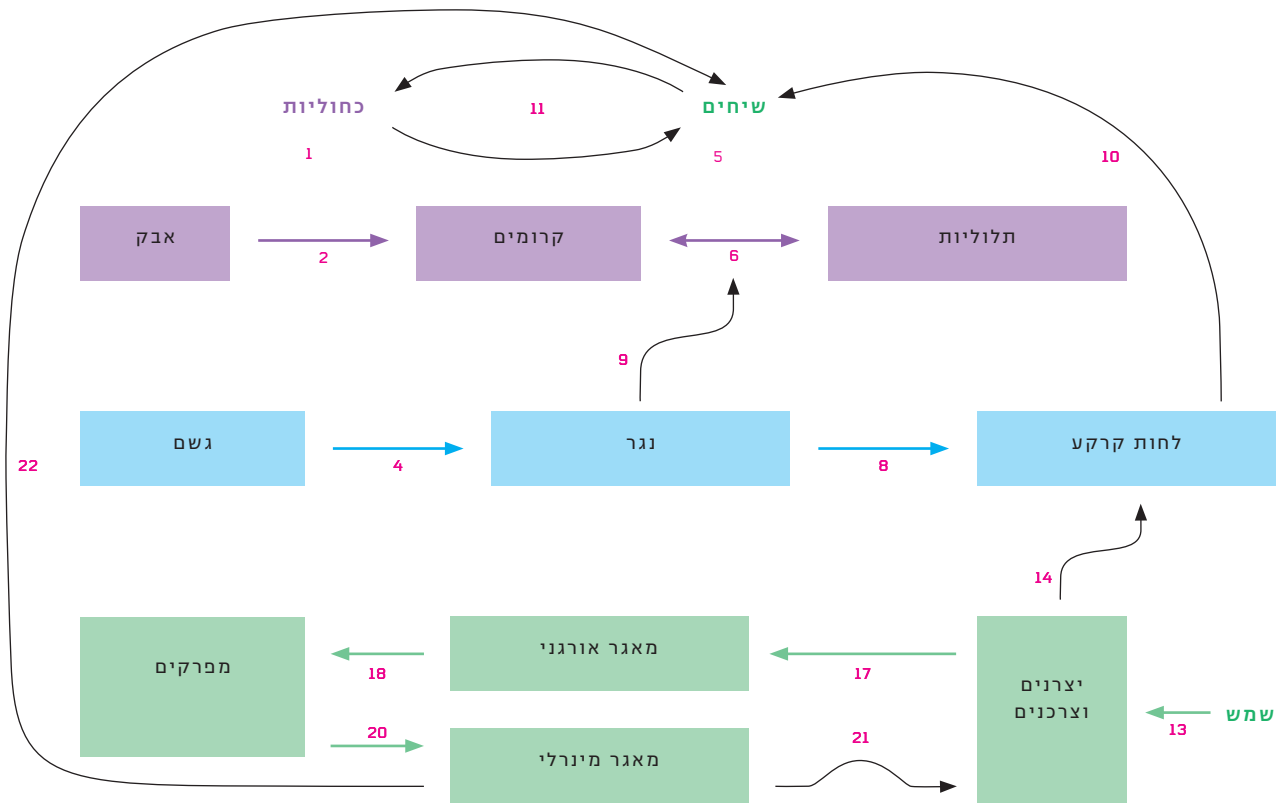
איור 2ב. המרקם האקולוגי של צפון הנגב – המשובים

ההשפעה החוזרת של התהליכים זה על זה המנוגדת למבנה ההיררכי (חצים שחורים)

I. השפעת התהליכים ההידרולוגיים על התהליכים הנופיים: הנגר הגורם לסחף הקרקע משפיע על המבנה הדו־כתמי (9), לחות הקרקע משפיעה על גודל השיחים (10) ועל יחסי השיחים־כחוליות (11).

II. השפעת התהליכים האקוסיסטמיים על התהליכים ההידרולוגיים: צריכת המים על־ידי הצמחים משפיעה על לחות הקרקע (14).

III. השפעת התהליכים האקוסיסטמיים על התהליכים ההידרולוגיים והנופיים באמצעות יצירת מאגר המינרלים (חומרי הזנה לצמחים): חומרי ההזנה מגבירים את הייצור הראשוני (21), משפיעים על לחות הקרקע (14), מאיצים את גידול השיחים (22), ומשפיעים על התהליכים הנופיים.



במרקם האקולוגי 11 תהליכים הקשורים הדדית זה בזה:

א) יצירת כתמי המקור הקרומיים (1, 2 באיור 2א). תהליך נופי שבו נוצרים כתמים של קרומי הקרקע בנוף הדו־כתמי על־ידי הדבקת חלקיקי האבק בעזרת רב־סוכרים המופרשים על־ידי הכחוליות.

ב) יצירת נגר עילי (3, 4 באיור 2א). תהליך של התמרת חלק ממי הגשמים למי נגר הזורמים על פני קרומי הקרקע (4 באיור). מקור הנגר בירידת רמת החדירות של הקרקע למי הגשמים כתוצאה מיצירת הקרומים (3 באיור).

ג) יצירת תלוליות עפר בכתמים השיחיים (5, 6 באיור 2א). תוצר נופי שמקורו באבק המצטבר מתחת לחופת השיח. האבק מצטבר לתלולית על־ידי שקיעת אבק ישירה מהאטמוספרה ותוספת אבק המגיעה במי הנגר מהכתמים הקרומיים [28].

ד) יצירת "אי של פוריות" מתחת לחופת השיח (7, 8 באיור 2א). תהליך זה הוא תוצאה של יחסי מקור־מבלע למים ולחומרים בין הכתמים הקרומיים לכתמים השיחיים. התלוליות סופגות בנוסף למי הגשמים הנופלים עליהן ישירות, גם את מי הנגר שנוצרו בקרומים. התוצאה של לכידת הנגר בתלוליות היא יצירת כתם עשיר יחסית בלחות קרקע מתחת לחופת השיח המעלה את הייצור הראשוני ואת מגוון המינים בכתם השיחי.

ה) משובים לכחוליות ולשיחים (9, 10 באיור 2ב). כל אחד משני מהנדסי הסביבה המרכזיים, הכחוליות והשיחים, מפיק תועלת מעיצוב הסביבה שהוא אחראי לו. כדי להתפשט במרחב זקוקות הכחוליות לחלקיקי קרקע צמודים, כלומר לקרומים.

איור 32. המרקם האקולוגי של צפון הנגב – המערך השלם של המרקם האקולוגי על כל מרכיביו

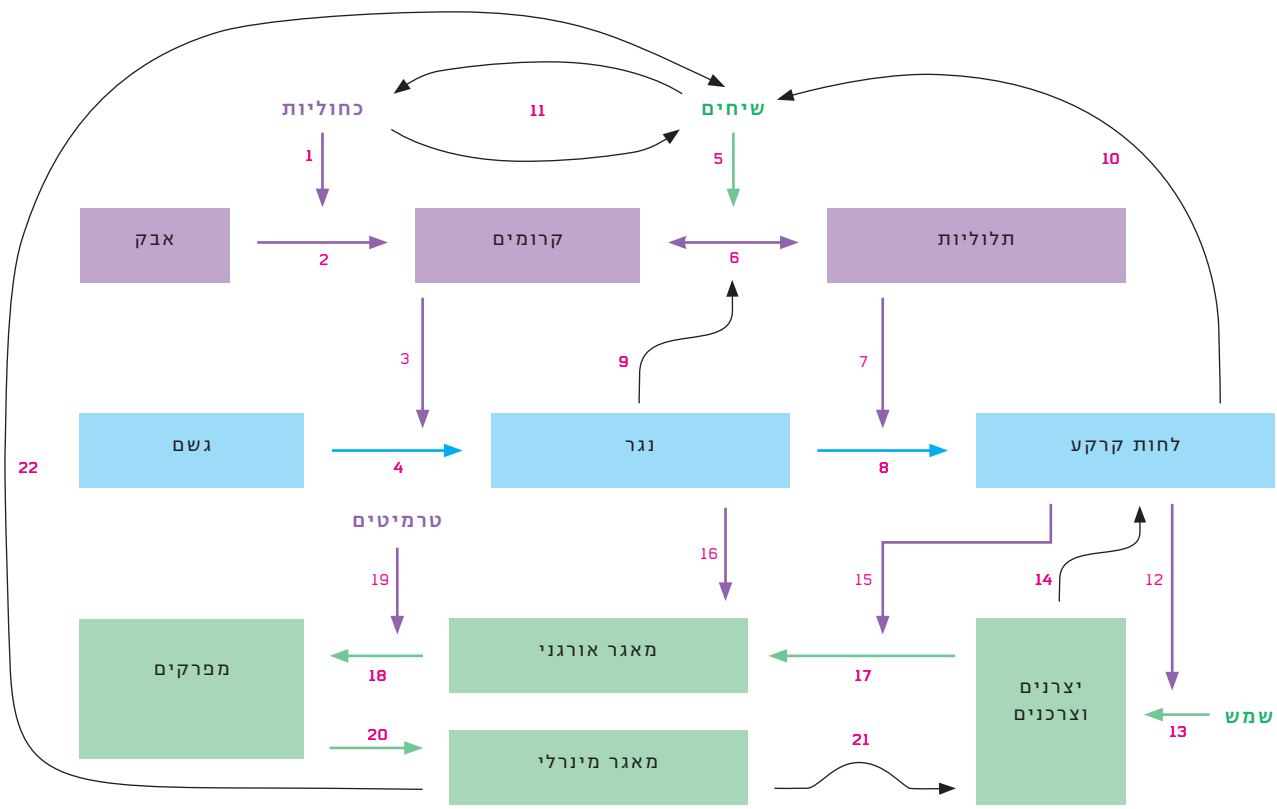
I. שלד המרקם: תהליכים נופיים (סגול), תהליכים הידרולוגיים (כחול) ותהליכים אקוסיסטמיים (ירוק).

II. דינמיקת התהליכים (חצים אופקיים): דינמיקת הנוף (2, 6), שטפי המים (4, 8) שטפי חומר ואנרגיה (13, 17, 18, 20).

III. קשרי ההשפעה ההיררכיים בין התהליכים (חצים אנכיים מלמעלה למטה): (3, 7, 12, 15, 16).

IV. ההשפעה החוזרת של התהליכים זה על זה המנוגדת למבנה ההיררכי (חצים שחורים): (10, 14, 21, 22).

V. השפעת מינים מרכזיים על מבנה המרקם ועל ותפקודו: השפעת השיחים (5) והכחוליות (1) על דינמיקת הנוף, השפעת הטרמיטים (19) על תהליכים אקוסיסטמיים.



כתוצאה מתוספת מי הנגר ומהנוטריינטים שהצטברו בתלולית מתחת לחופתם, השיחים גדלים ומתפתחים, ויוצרים ביומסה צמחית שלא הייתה נוצרת רק ממי גשמים.

ו) **יחסי גומלין בין כחוליות ושיחים** (11 באיור 2ב). כאשר הכתם השיחי גדל כתוצאה מהצטברות קרקע בתלולית מתרחשים בעת ובעונה אחת שני תהליכים. הגדלת הכתם השיחי מאפשרת קליטה טובה יותר של מי הנגר מהקרומים אולם מקטינה את השטח תורם הנגר שלהם, כלומר את הקרום. כושר המבלע של הכתם השיחי גדל אולם מקור מי הנגר שלו קטן. בו בזמן, תהליך התפשטות הכתמים השיחיים נעצר כאשר שטח הקרומים נעשה קטן מלספק את צורכי השיח במשאבים.

ז) **מים וייצור ראשוני ושניוני** (12, 13 באיור 2א). רשת היחסים בין הכתמים הנופיים ותהליכי זרימת המים (1-11 באיור 2ג) באה לידי ביטוי בכתמיות של לחות הקרקע (כלומר כתמים עשירים ועניים במי קרקע). לחות הקרקע קובעת את הרכב המינים (בעיקר של עשבוניים) בשני סוגי הכתמים ואת קצבי הייצור הראשוני על־ידם (13 באיור 2א). הרכב המינים של הצומח וייצור הביומסה על־ידו מכתיב את מבנה מארג המזון ואת הרכבו, כמו גם את הייצור השניוני.

ח) **משוב הייצור הביולוגי והמים** (14 באיור 2ב). מי הקרקע מספקים מים לשיחים וכך מתחזקים שני רכיבים מרכזיים במרקם: רכיב ייצור הביומסה של העשבוניים, ורכיב המבלעים (שיחים) בנוף (10 באיור 2ב).

ט) **יצירת מאגר אורגני** (15-17 באיור 2א). בצפון הנגב רוב הביומסה העשבונית והמעוצה שהצטברה בעונת הגשמים מתייבשת בעונת בקיץ והופכת למאגר של חומר אורגני יבש. מאגר זה מהווה את הבסיס למִחזור היסודות והחומרים המינרליים.

י) **הפיכת המאגר האורגני למינרלי** (18-20 באיור 2א). במִחזור הביומסה הצמחית היבשה משתתפים טרמיטים ומגוון מיני מיקרואורגניזמים. הטרמיטים "קוצרים" את העשבוניים שקמלו לאחר עונת הגשמים ומחדירים אותם למחילותיהם. מיקרואורגניזמים מפרקים את החומר האורגני ואת הפרשות הטרמיטים וכך נוצר מאגר מינרלים.

יא) **משוב המִחזור ממאגר המינרלים לעשבוניים ולשיחים** (21, 22 באיור 2ב). המינרלים שהצטברו בקרקע כתוצאה מפעילות המיקרואורגניזמים, משמשים להזנת העשבוניים שמהווים את הבסיס למארג המזון כולו במערכת, ולהזנת השיחים היוצרים את הפסיפס הנופי.

המודל המרקמי, המילולי והגרפי (איור 2ג) המתאר את המבנה ואת התפקוד של מערכות צפון הנגב שהצגנו, מרחיב ומשלים מודלים קלסיים המתארים מארגי מזון וזרימת אנרגיה. ייחודו בקישור שבין תהליכים נופיים לתהליכים הידרולוגיים, לתהליכים אקוסיסטמיים ולפעילות אורגניזמים. הקישור בין התהליכים במודל המרקמי אינו אקראי אלא בנוי על היררכיה (איור 2א) ועל משובים (איור 2ב). ההיררכיה מצביעה על הסדר הראשוני שהתהליכים משפיעים בו זה על זה: התהליכים הנופיים משפיעים על ההידרולוגיה וזו משפיעה על תהליכים אקוסיסטמיים. המשובים מצביעים על ההיזון החוזר מן התהליכים המושפעים אל התהליכים המשפיעים. הואיל והמבנה ההיררכי והמשובים הם אבני היסוד המקיימות את המרקם והמאפשרות לו להתאים את עצמו לתנאים משתנים, אנתח את מרקם צפון הנגב בהקשר של התכונות האלה ואדגים כיצד הוא משתנה כתוצאה מהגדלת תדירות הבצורות.

ניתוח מרכיבי המרקם האקולוגי בצפון הנגב

בניתוח המרקם של צפון הנגב נתייחס למבנה ההיררכי של התהליכים כמרכיב בסיסי של המרקם, למערכת המשובים שמקיימת את המרקם ולשינוי המרקם כתוצאה מתנאי סביבה משתנים.

1. **המרקם האקולוגי ורמות היררכיות:** המרקם האקולוגי בנגב (איור 2א) בנוי מסדרה היררכית של תהליכים. מבנה היררכי פירושו שכל תהליך משפיע על קצבי השינויים בתהליך שמתחתיו. ההשפעה באה לידי ביטוי בקצב שהתהליך מתרחש בו. במרקם הנגב התהליך הגבוה ביותר במבנה ההיררכי הוא תהליך יצירת הנוף הדו־כתמי על־ידי הכחוליות והשיחים. הקרומים והתלוליות במבנה הנופי משפיעים על הקצב שבו הגשם הופך לנגר והנגר ללחות קרקע, או בלשון מקצועית יותר – הם מווסתים (control) את קצבי השינוי ברמה ההיררכית ההידרולוגית שמתחתם. רמת התהליכים ההידרולוגית מווסתת את התהליכים של זרימת האנרגיה ושל מִחזור היסודות ברמת האקוסיסטמה. מרקם הנגב מתאר אפוא מערכת אקולוגית היררכית שהמבנה הנופי שבה מווסת את התהליכים ההידרולוגיים והללו מווסתים את התהליכים הביוטיים. גישה זו של תיאור מערכות אקולוגיות כמבנה היררכי כפי שבאה לידי ביטוי במודל צפון הנגב מקובלת על רבים מן האקולוגים, הן כגישה מושגית הן כקו מתאר למחקר ספציפי כגון מחקר אקולוגי־הידרולוגי המחבר בין צמחייה לעוצמות של זרימת מים במדרונות [1–3, 20, 26]. אף על פי שברור לחוקרי מדבר ולחוקרי מערכות אקולוגיות, שהמערכות האקולוגיות היבשתיות הן במהותן הידרולוגיות־גאולוגיות־אקולוגיות, נבנו עד כה רק מודלים ספורים שמתארים במפורש את הקשרים ההיררכיים בין רמות הארגון כפי שמתאר אותם מודל המרקם. התיאור ההיררכי מאפשר להבין את עמידותה של המערכת בתנאים משתנים. לכל פגיעה ברמה היררכית גבוהה יותר יש השלכות מרחיקות לכת על תפקוד המערכת כולה. בסעיף 'המרקם ושינויים סביבתיים' אדגים פגיעה של בצורות ברמת הנוף וכן את השלכותיה על המרקם כולו.

2. **המרקם האקולוגי והמשובים:** משובים הם שרשרות של יחסי גומלין מעגליים. משובים יכולים לייצב מערכות (משובים שליליים) או לגרום לאי יציבות (משובים חיוביים). לשני סוגי המשובים, החיובי והשלילי, חשיבות גדולה בארגון מערכות אקולוגיות. ללא הכרת המשובים במערכת האקולוגית לא ניתן לחזות את התנהגותה בתנאים משתנים, למשל כתוצאה מהתערבות האדם. בעולם המשתנה במהירות, אחת השאלות המרכזיות היא האם המשובים השליליים ישמרו על יציבותה של המערכת למרות גורמי השינוי, או שמא גורמי השינוי יפעילו משובים חיוביים שיסיטו את המערכות למצב חדש שבמקרים רבים הוא בלתי רצוי.

בתיאור צפון הנגב כמרקם (איור 2ג) בא לידי ביטוי המבנה הכללי של מערכת אקולוגית שהיא למעשה רשתות של משובים שמאחדות רמות היררכיות שונות למערכת מתפקדת אחת.

קיימים ארבעה משובים עיקריים שיוצרים את המגוון הנופי ואת מגוון המינים ומקיימים את התהליכים במרקם כולו כמערכת דינמית (איור 3א):

א) משוב יצירת הכתם הקרומי. הכחוליות יוצרות קרומי קרקע (1 באיור). הקרומים מתמירים את הגשם לנגר וללחות קרקע (2 באיור). לחות הקרקע מאפשרת קיום ורבייה של כחוליות

(3 באיור). משוב זה הוא חיובי, ומאפשר כאמור את התפשטות הכתמים הקרומיים במרחב.

ב) משוב יצירת הכתם השיחי. השיחים יוצרים מבלעים למים, לקרקע, לחומר אורגני ולנוטריינטים (4 באיור). לחות הקרקע שמצטברת במבלע מאפשרת את גידול השיחים ואת התפשטותם (5 באיור). גם משוב זה הוא חיובי – ככל שעולה לחות הקרקע כך יגדלו ממדי השיחים.

ג) משוב יצירת המערכת הדו־כתמית. הנגר שמקורו בכתמים הקרומיים מגביר את לחות הקרקע בשיחים וגורם להתפשטותם (6 באיור). התפשטות השיחים מגבילה או מקטינה את התפשטות הכחוליות (7 באיור). התפשטות השיחים אינה יכולה להכחיד את הכחוליות מכיוון שהשיחים תלויים בנגר שמייצר קרום הקרקע. לכן משוב זה הוא שלילי, וקובע את היחס שבין שני סוגי הכתמים בשטח.

ד) משוב העשבוניים. העשבוניים שמייצרים את עיקר הביומסה והמגוון בשטח, תלויים בלחות הקרקע שהם מקבלים משני סוגי הכתמים, ובתכונות הקרום שיכול למנוע את טמינת הזרעים בקרקע, את הצצתם ו/או את התפתחותם. משוב זה משפיע על לחות הקרקע. הוא מגביר אותה על־ידי הגברת החדירות למים ומנגד מקטין אותה על־ידי דיות.

כל המשובים יחדיו קובעים את התכונות הנובעות (emergent properties) של המרקם בשלמותו כגון הייצור הראשוני, המגוון הביולוגי ושימור משאבי קרקע ומים, את יציבות המערכות ואת תגובתן לעקות חיצוניות.

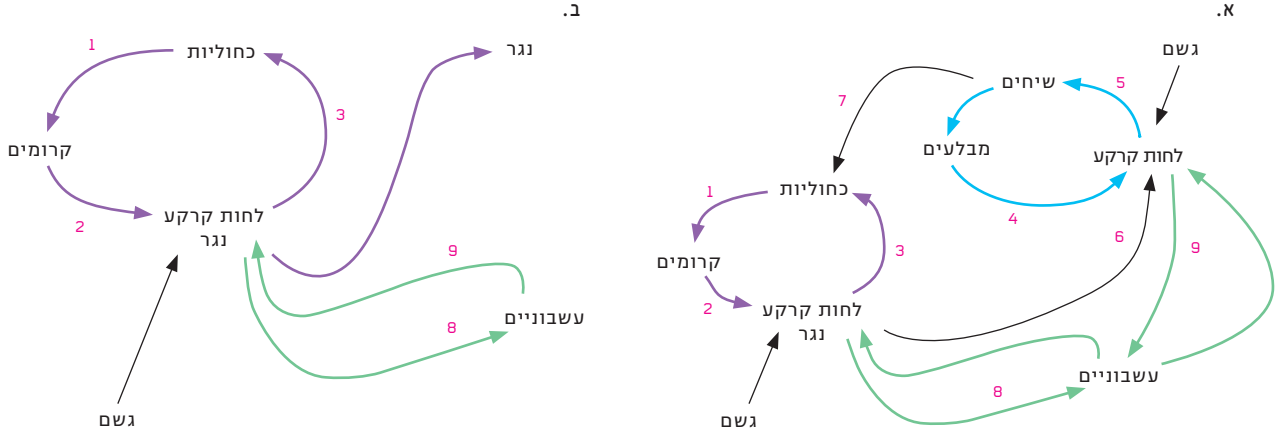
3. **המרקם ושינויים סביבתיים:** מרקם צפון הנגב מושפע משינויים במשטר הגשמים ובעיקר משנות בצורת. את השינוי במרקם ברמת הנוף ניתן לראות כאשר משווים את פסיפס השיחים המפותח שהיה בפארק סיירת שקד בשנת 1995, לפני סדרות של בצורות בעשור האחרון, להיעלמותו אחריהן (איור 4). הבצורות הביאו לתמותה גבוהה של שיחי נואית קוצנית (*Noea mucronata*) על גבי המדרונות, ושל מתנן שעיר (*Thymelaea hirsuta*) בשולי האפיק. הבצורת שגרמה לתמותת צמחים מעוצים פגעה במרקם ברמה ההיררכית הגבוהה ביותר – ברמת הנוף, שבאה לידי ביטוי בהרס הכתמים השיחיים. לשינוי זה השלכות על מערכת המשובים (איור 3א) המקשרת בין התהליכים הנופיים, ההידרולוגיים והאקוסיסטמיים.

כתוצאה מתמותת השיחים מתחזק המשוב החיובי של יצירת הכתם הקרומי (איור 3ב). לכחוליות היוצרות את קרומי קרקע יש עתה מרחב התפשטות על חשבון הכתמים השיחיים שניזוקו. הקרומים המתפשטים מגבירים את הכמות ואת העוצמה של הנגר עילי. כאן פועל משוב חיובי המאפשר התפשטות נוספת של הכחוליות כיוון שהפצתן המרחבית נעשית על־ידי הנגר. להתפשטות הקרומים יש השלכות

איור 3: מערך המשובים במרקם דו־כתמי (שיחים וקרומים) ובמרקם חד־כתמי (קרומים) בצפון הנגב

א. מערכת המשובים במרקם דו־כתמי שאחראית לשינויים במרחב ובזמן של המגוון הנופי ושל מגוון המינים, שבו משוב השיחים (כחול: 4, 5) קובע את מספר הכתמים השיחיים ואת תצורתם המרחבית.
משוב הכחוליות (סגול: 1-3) קובע את רמת ההתפשטות של הקרומים בין השיחים.
משוב הנוף (שחור: 6, 7) קובע את המבנה הנופי הדו־כתמי (היחסים המרחביים בין הכתמים השיחיים לכתמים הקרומיים).
משוב העשבוניים (ירוק: 8, 9) משפיע על מגוון המינים העשבוניים ואוכלי העשב.

ב. מערך המשובים במרקם חד־כתמי לאחר קריסת השיחים אחרי בצורת.



לרמות ההיררכיות הנמוכות יותר. הגברת יצירת הנגר העילי פירושה הסעה מוגברת של משאבים במי הנגר (מים, קרקע, חומר אורגני ונוטריינטים) מהמדרון לאפיק, והפחתה של כמות המשאבים במדרון. הפחתת המשאבים במדרון תביא לירידה בפוריות ובמגוון שלו. דליפת המשאבים כתוצאה מהבצורת מצביעה על שינוי בתכונות של המרקם כולו – בשמירת המשאבים במדרון ובייצור של כלל המרקם. הבצורת שגורמת לתמותת השיחים משפיעה גם על משוב הכתם השיחי שיוצר את כתמי המבלע למשאבים. ההנחה היא שבטווח הארוך משוב זה ייעלם (איור 3ב). היעלמות משוב השיח פירושה ירידה תלולה במגוון הביולוגי במדרון. מיני עשבוניים, כמו גם מיני בעלי החיים הניזונים מהם, עשויים להיכחד.

איור 5 מסכם גרפית את תוצאות השינויים במרקם ברמת אגן ההיקוות כתוצאה מתמותת השיחים במדרון האפיק ובשוליו. האיור מצביע על ההשלכות של השתנות המשובים ברמת אגן ההיקוות המחולק מרחבית למדרונות, לשולי אפיקים ולאפיקים ואת השפעתם על דליפת משאבים ועל המגוון הביולוגי באגן כולו. השתנות מערכת המשובים מביאה בסופו של דבר לדליפה מוגברת של משאבים ולירידה בפוריות ובמגוון של אגן ההיקוות.

השינויים שחלו במרקם האקולוגי בנגב, הבאים לידי ביטוי במערכת משובים מצומצמת (איור 3ב) כתוצאה משינויים סביבתיים (בצורות), מדגימים את אחת התכונות החשובות של המרקמים, והיא ההתארגנות מחדש. כלומר – היכולת לשנות את מערכות היחסים במרקם ולהמשיך להתקיים למרות ההחמרה בתנאי הסביבה. המערכת האקולוגית תמשיך להתקיים בתנאי הסביבה החדשים שבהם קיים מחסור במים. המערכת תמשיך לייצר, להזרים אנרגיה ולמחזר יסודות. אולם ההתארגנות המחודשת בעקבות הבצורת היא למרקם המתפקד ברמת משאבים נמוכה במדרון ובשולי האפיק, וברמת משאבים גבוהה באפיק. בהתארגנות הקודמת של המרקם התפקוד היה ברמת משאבים גבוהה במדרון ובשולי האפיק וברמת משאבים נמוכה באפיק.

סיכום

המחקרים הרבים שנערכו באתרים של המחקר האקולוגי ארוך הטווח בצפון הנגב מאפשרים לנו לבנות מודל מרקמי של המבנה ושל התפקוד שלו. המודל מסכם את ממצאי המחקרים ומראה כיצד התהליכים הנופיים, ההידרולוגיים והאקוסיסטמיים קשורים הדדית במבנה היררכי, בתהליכי בקרה ובמשובים. גישת המרקמים בוררת מתוך הישויות הרבות במערכת האקולוגית רק את התהליכים העיקריים ואת קשרי הגומלין ביניהם (איורים 1, 2). בגישה זו אנו מפשטים את המערכת המורכבת מישויות רבות מאוד המקיימות יחסי גומלין ומדגישים רק את התהליכים ואת המשובים העיקריים. הרעיון של פישוט תוך שמירה על המורכבות מצביע על הפוטנציאל של המודל המרקמי ככלי לגישור בין מדע,

איור 4. השפעת בצורות על המרקם האקולוגי של פארק סיירת שקד

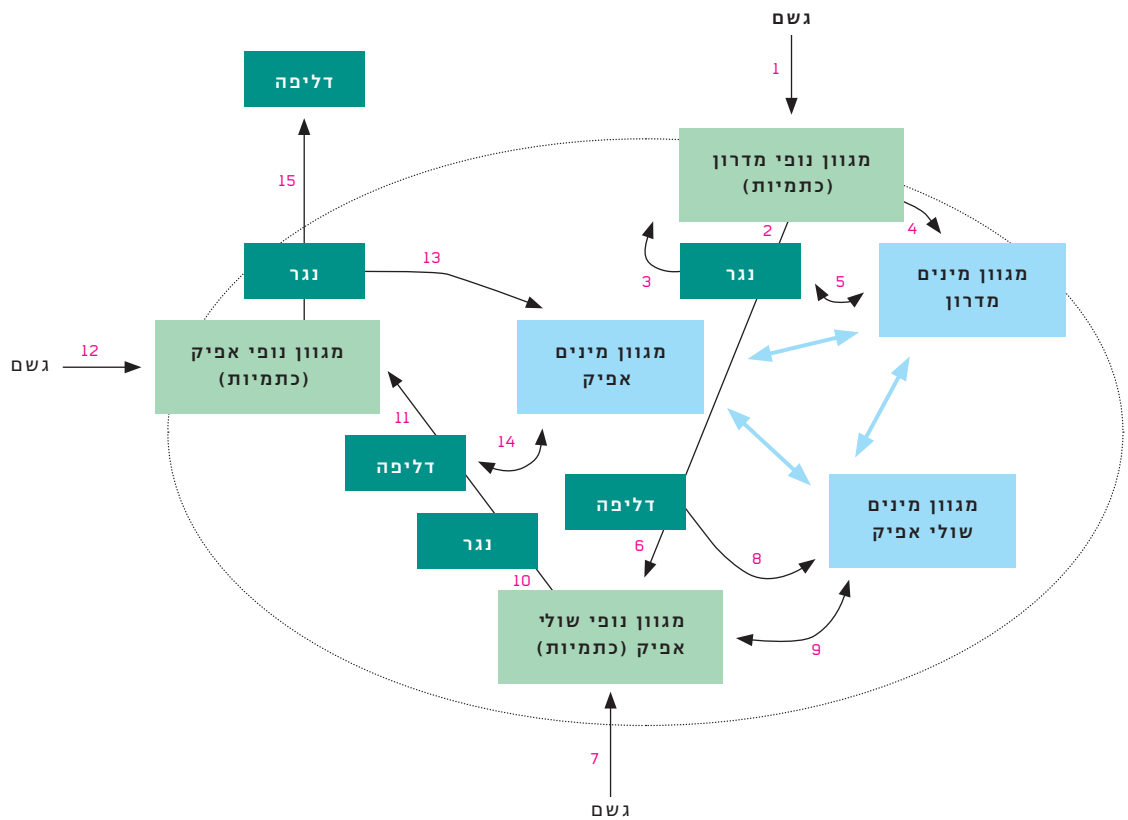
א. המבנה הדו־כתמי (שיחים וקרומים) לפני הבצורות.

ב. הרס המבנה הדו־כתמי (תמותת השיחים מתבטאת בכתמים לבנים).

ג. קונכיות השבלולים המעידות על שיח שקרס.

איור 5: השתנות יחסי הגומלין באגן היקוות (אליפסה) בצפון הנגב בין מדרון, שולי אפיק ואפיק, בעקבות השתנות המרקם האקולוגי כתוצאה מבצורות במדרון

יחסי הגומלין בין הגשם והכתמיות (1) גורמים ליצירת נגר תוך־מדרוני הפועל כמשוב על המגוון הנופי ועל מגוון המינים במדרון (2-5). עודפי הנגר שלא נספגים על־ידי הכתמים השיחיים במדרון דולפים לשולי האפיק (6). תמותת הנואיות במדרון מגבירה את דליפת הנגר המדרונית ומקטינה את מגוון המינים במדרון. דליפת הנגר המדרונית הגבוהה בצירוף הגשם המקומי (7) משפיעים על שולי האפיק שכתמיותו נפגעה כתוצאה מתמותת מיתננים. הואיל והדליפה והכתמיות בשוליים מקיימות מערכת משוב עם מגוון המינים (8, 9), הוא נפגע כתוצאה מירידת יכולת המבלע שלו למשאבים (תמותת מתנן) ולסחף כתוצאה מנגר מוגבר. עתה שולי האפיק אינם משמשים כמבלע חזק לנגר המדרוני, והוא דולף משולי האפיק לאפיק (10, 11). הגשם (12) ודליפת הנגר המוגברת מהמדרון לאפיק משפיעים על צמחיית האפיק. האפיק מקיים יחסי משוב עם מגוון המינים ועם תכולת המים בו (13, 14). אם המגוון הנופי באפיק אינו מספק מספיק מבלעים למשאבים מהמדרון ומשולי האפיק, קיימת דליפה מהאגן כולו (15). דליפה מוגברת מהאגן מגבירה את סכנת השיטפונות.



ממשק וקבלת החלטות. המודל המושגי באיורים 1 ו־2 מאפשר מעקב מושכל אחר תהליכים מרכזיים כמו גם אחר מערכת המשובים במערכת. מעקב זה מאפשר ניתוח של המערכת ככלי לביצוע החלטות ממשקיות בעולם משתנה וכן לצורכי מדע. כאקולוגים או כאנשי ממשק אין אנו יכולים לעקוב אחר הרב של יחסי הגומלין במערכת, אולם יש ביכולתנו לעקוב אחר תוצאותיהם. דוגמה לכך היא האפשרות להציע תחזיות לגבי ארגון מחדש של המערכת בעקבות שינויים אקלימיים, או להציע בניית מבלעים מלאכותיים כמו השִׁיחים (תעלות) שבונה קק"ל לאורך קווי הגובה על המדרונות, למניעת בריחה של משאבי מים וקרקע מהמערכת האקולוגית.

מודל המרקם, למרות פשטותו היחסית, מאפשר לעקוב אחר תכונות מבניות, תכונות תפקודיות ודינמיקה של המערכת האקולוגית. במודל צפון הנגב (איור 2) הודגשה התכונה המבנית של ההתארגנות לפסיפס דו־כתמי של כתמים שיחיים ושל כתמים קרומיים המשפיעה תפקודית על ההידרולוגיה ועל התהליכים האקוסיסטמיים. לגבי התכונות התפקודיות התמקדנו בתוצאות הפעילות ההנדסית של הכחוליות והשיחים שגרמו לפיזור

המרחבי של המשאבים והאורגניזמים במערכת היחסים של מקורות ומבלעים.

אסיים בכמה שאלות: האם המרקם האקולוגי בנגב הוא ייחודי או שהוא מייצג תהליכים המשותפים למספר רב של מערכות אקולוגיות? האם רוב המערכות האקולוגיות היבשתיות הן מרקם גאולוגי־הידרולוגי־אקולוגי? האם פענוח המרקם האקולוגי בנגב מצביע על סיכויים לפיתוח תורה כוללת של מרקמים אקולוגיים?

לדעתי התשובה לשאלות אלה היא חיובית. הסיבה לכך נעוצה בעובדה שבמערכת הנגב אפשר לזהות תכונות של מערכות מורכבות המאפיינות את כל המערכות האקולוגיות. אולם כדי להגיע לתורת מרקמים כללית עדיין ארוכה הדרך.

מקורות

[1] Ahl V and Allen TFH. 1996. Hierarchy theory: A vision, vocabulary, and epistemology. New York: Columbia University Press.

[2] Allen TFH and Hoekstra TW. 1992. Toward a unified ecology. New York: Columbia University Press.

[3] Allen TFH and Starr TB. 1982. Hierarchy: Perspectives for ecological complexity. Chicago, IL: University of Chicago Press.

[4] Anderson C. 2002 Self-organization in relation to several similar concepts: Are the boundaries to self-organization indistinct? *The Biological Bulletin* **202**: 247-255.

[5] Boeken B and Orenstein D. 2001. The effect of plant litter on ecosystem properties in a Mediterranean semi-arid shrubland. *Journal of Vegetation Science* **12**: 825-832.

[6] Boeken B and Shachak M. 1994. Desert plant communities in human-made patches-implications for management. *Ecological Applications* **4**: 702-716.

[7] Boeken B and Shachak M. 1998. Colonization by annual plants of an experimentally altered desert landscape: Source-sink relationships. *Journal of Ecology* **86**: 804-814.

[8] Buis E, Veldkamp A, Boeken B, and Van Breemen N. 2008. Controls on plant functional surface cover types along a precipitation gradient in the Negev Desert of Israel. *Journal of Arid Environments* **73**: 82-90.

[9] Carpenter SR and Turner MG. 2000. Hares and tortoises: Interactions of fast and slow variables in ecosystems. *Ecosystems* **3**: 495-497.

[10] Chapin FS, Walker BH, Hobbs RJ, Hooper DU, Lawton JH, Sala OE, and Tilman D. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* **277**: 500-504.

[11] DeAngelis DL. 1992. Dynamics of nutrient cycling and food webs. New York: Chapman and Hall.

[12] Eldridge DJ, Zaady E, and Shachak M. 2002. Microphytic crusts, shrub patches and water harvesting in the Negev Desert: The Shikim system. *Landscape Ecology* **17**: 587-597.

[13] Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setala H, Vandermeer AJ, Symstad J, and Wardle DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**: 3-35.

[14] Jones CG, Lawton JH, and Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**: 373-386.

[15] Jones CG, Lawton JH, and Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as ecosystem engineers. *Ecology* **78**: 1946-1957.

[16] Karnieli A, Gabai A, Ichoku C, Zaady E, and Shachak M. 2002. Temporal dynamics of soil and vegetation spectral responses in a semi-arid environment. *International Journal of Remote Sensing* **23**: 4073-4087.

[17] Lopold A. 1939. A biotic view of the land. *Journal of Forestry* **37**: 727-730.

[18] Levin SA. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73**: 1943-1967.

[19] Lindeman RL. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* **22**: 399-418.

[20] O'neill RV, Deangelis DL, Waide JB, and Allen TFH. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton, NJ: Princeton University Press.

[21] Oren Y. 2000. Patchiness, disturbances, and flows of matter and organisms in an arid landscape: A multiscale experimental approach (PhD dissertation). Beer Sheva: Ben-Gurion University of the Negev.

[22] Segoli M, Ungar ED, and Shachak M. 2008. Shrubs enhance resilience of a semiarid ecosystem by engineering and regrowth. *Ecohydrology* **1**: 330-339.

[23] Shachak M and Lovett GM. 1998. Atmospheric deposition to a desert ecosystem and its implications for management. *Ecological Applications* **8**: 455-463.

[24] Shachak M, Gosz J, Pickett STA, and Perevolotsky A. (Eds). 2005. Biodiversity in drylands: Towards a unified framework. New York: Oxford University Press.

[25] Shachak M, Sachs M, and Moshe I. 1998. Ecosystem management of desertified shrublands in Israel. *Ecosystems* **1**: 475-483.

[26] Urban DL, O'neill RV, and Shugart HH Jr. 1987. Landscape ecology: A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *BioScience* **37**: 119-127.

[27] E and Shachak M. 1994. Microphytic soil crust and ecosystem leakage in the Negev desert. *American Journal of Botany* **81**: 109.

[28] Ma'arag. Biodiversity Research Informing Sustainability Management. http://lter.bgu.ac.il. Viewed 8 Dec 2010.

1

2

אגן ההיקוות של שטח המחקר בפארק סיירת שקד. 1. תמונה המייצגת את אופי השטח עד שנת 2007 - כיסוי בצמחייה עשבונית חד־שנתית ובשיחים רב־שנתיים (נואית מצויה וחורשף קטן־קרקפות). ברקע אופקים; 2. אופי הפארק כיום - מרבית השיחים הרב־שנתיים מתו כתוצאה מבצורות. מאספי קונכיות שבלולים מעידים על השיחים שקרסו | צילום: אלי צעדי