

השפעת ממשק אזורי החיץ (רעייה ודילול) על הרכב חברת הצומח ברמת הנדיב

ליאת הדר, עמנואל נוי-מאיר ואבי פרבולוצקי

אקולוגיה וסביבה, כרך 6, גיליון 3-4, מרץ 2001

ההגדרה הרחבה ביותר בהתייחסות למגוון בטבע היא מושג ה"מגוון הביולוגי" (Biodiversity), אותו ניתן להגדיר כ"רב-גוניותם של החיים והתהליכים המתקיימים בהם - האורגניזמים השונים, ההבדלים הגנטיים ביניהם, החברות, האקוסיסטמות והנופים שבהם הם חיים, והאינטראקציות בין מרכיבים אלו" (West 1993). המושג "מגוון מינים" (Species Diversity) הוא רק אחד מהיבטיו של המגוון הביולוגי, אך גם היבט זה כולל בתוכו מספר כיוונים שונים זה מזה. החשובים והנפוצים ביותר מביניהם הם עושר המינים (Species Richness), השוויוניות (Evenness) וההטרוגניות (Heterogeneity). מדדים כמותיים רבים פותחו על מנת לאמוד את מגוון המינים במדגם. המקובלים ביותר בשימוש בספרות הם המדדים של Shannon - Weaver (1948), Simpson (1949) ו-Hill (1973). המגוון הביולוגי הוא נושא בעל עניין תיאורטי רב מכיוון שניתן לקשרו להיבטים אקולוגיים רבים כגון: יציבות, הטרוגניות מרחבית, יצרנות, לחץ טריפה וזמן אבולוציוני. המטרה העיקרית בהגדרת המגוון באופן כמותי היא מתן בסיס להשוואה בין חברות או בין אקוסיסטמות שונות וכן בין מצבים שונים של אותה מערכת. השאלה הנשאלת היא האמנם התמקדות במינים או יחידות סיסטמטיות היא הדרך המתאימה ביותר לתיאור מבנה ומגוון של חברות ביולוגיות?

אחד הזרמים העכשוויים במחקר האקולוגי מתייחס לתגובות של חברות צמחים לשינויי סביבה ולהפרעות תוך התמקדות ב"טיפוסים תפקודיים של צמחים" (plant functional types), שהם קבוצות או צברים של מינים בעלי תכונות תפקודיות משותפות (Skarpe 1996). חוקרים רבים טוענים כי היחידות הקרובות סיסטמטית דוגמת מינים אינן יחידות אקולוגיות אמנות לתיאור המגוון ומדגישים את חשיבות השונות התוך-מינית (גנטית, זוויגית, פנוטיפית). "ישנן דרכים רבות, שונות ויעילות יותר לתאר מגוון ברמת החברה פרט להתמקדות המסורתית במינים" (West 1993). קבוצות תפקודיות מבוססות בד"כ על תכונות אקולוגיות פרטניות (אוטאקולוגיות, West 1989, Montalvo et al. 1991; Harris 1995), שיכולות להיות תכונות מורפולוגיות, אנטומיות, פיסיולוגיות או התנהגותיות, שאינן בהכרח קשורות לשיך הטקסונומי. פותחו שיטות חלופיות למיון צמחים המבוססות על צורות חיים (life-forms), פנולוגיה,

תכונות של עמידות או התנהגות נביטה (Wayne & Bazzaz 1991), או על ידי זיהוי של מיני מפתחי שהם בעלי חשיבות רבה בהבנת הדפוסים המורכבים של המגוון בחברה (West 1993; Mills et al. 1993).

קיבוץ של מינים שונים לפי דמיון המתייחס לתכונות אקולוגיות מסוימות יכול לפשט את המושג המורכב של 'מגוון המינים' (Woodward & Cramer 1996) ולאפשר לחזות את הדינמיקה של מערכות אקולוגיות מורכבות, הכוללות מגוון אינטראקציות ביוטיות וא-ביוטיות. מודלים דינמיים המבוססים על מיון תפקודי ניתנים ליישום בהקשר לנושאי ממשק שונים, כמו רעייה ושריפות (Noble & Gitay 1996).

Cowling וחבריו (1994) הראו כי למרות עושר המינים הגדול בצומח היס-תיכוני הדרום אפריקאי (fynbos), חברות הצמחים היו בעלות טווח מוגבל ביותר של צורות חיים, המייצגות מסלולים דומים של ניצול משאבים. הם הגדירו מינים רבים כ'אנאלוגים פונקציונאליים' ולכן התייחסו ל'מגוון הפונקציונאלי' הכולל כאל נמוך מאוד. בדומה, טוען גם Cousins (1991) כי רוב המדדים למגוון מינים הינם בעלי משמעות קטנה ביותר ללא התייחסות לתכונות התפקודיות. מספר חוקרים הצביעו על כך שתכונות אינן בלתי תלויות זו בזו והציעו להתייחס לקבוצות התפקודיות במושגים של 'סינדרומים' - מכלולים של תכונות המתקיימות בו זמנית (Westoby 1998; Grime 1979; Gitay & Noble 1997; Lavorel et al. 1997).

אף על פי כן, רוב החוקרים מסכימים כי חלוקה אוניברסלית מוחלטת לקבוצות תפקודיות אינה קיימת ולכן אינה רלוונטית וכי טיפוסים תפקודיים של צמחים עשויים להיות ספציפיים לאזור או לצירוף מסוים של תנאי סביבה (Kelly 1996; Noble & Gitay 1996; Skarpe 1996; Woodward & Cramer 1996).

מגמות אלו מראות כי למרות שלמינים יש חשיבות רבה לגבי שמירת טבע, חברה יכולה לכלול יותר מינים אך עם זאת להיות פחות מגוונת, למשל, אם יש בה פחות צורות חיים או צמחים בעלי תכונות מאוד דומות. אם מטרתנו היא לשמר לא רק מינים אלא גם מבנה ותפקוד של חברות ביולוגיות, אין לקחת את מדדי מגוון המינים כמדדים יחידים אלא לנסות ולאפיין תכונות ולעקוב אחר שינויים בקבוצות התפקודיות.

נושא הקבוצות התפקודיות הוא בעל חשיבות בניתוח ובהשוואה של תגובות של חברות צמחים להפרעה (McIntyre et al. 1995; Lavorel et al. 1997). מקובל לחלק צמחים בהתאם לתגובתם ללחצי רעייה כמעדיפי רעייה (increasers), דורשי הגנה (decreasers) או פולשים (invaders) (Dyksterhuis 1949).

מאז שהועלו רעיונות אלו לראשונה, שימשו מיני צמחים רבים כאינדיקטורים לתנאי הרעייה. מאידך, מחקרים הראו כי תגובות הצמחים לעלייה בעוצמות הרעייה לא תמיד תמכו בתיאוריה זו. מינים רבים לא הגיבו באופן עקבי ואחרים העדיפו עוצמות רעייה בינוניות (Milchunas et al. 1989; Noy-Meir et al. 1989; Milchunas & Lauenroth 1993). ברוב המחקרים, תגובה עקבית נמצאה רק לגבי מינים קטנים

מאוד או שרועים - מנגנון של הימנעות מרעייה (Noy-Meir et al. 1989; Diaz et al. 1992; Fernandez- Ales et al. 1993). המסקנה הייתה שהאפקט המרכזי של רעייה על הצומח העשבוני בעוצמות קלות עד בינוניות הוא יצירה של 'קרחות התחדשות' (regeneration gaps) (Grubb 1977, 1986), המאפשרות דו-קיום של מינים שהיו לפני כן מדוכאים ע"י הסבך הצפוף של המינים הדומיננטיים (Grime 1979; Noy-Meir et al. 1989). החברה המתקבלת כוללת מינים בעלי טווח רחב של יכולות תחרותיות ועמידות לרעייה. בלחצי רעייה גבוהים, ההשפעה העיקרית היא הסרת עלווה (defoliation) דיפרנציאלית בגרדיאנט אנכי. באופן דומה, מצאו McIntyre וחבוריה (1995) כי באתרים בעלי רעייה חזקה היה אחוז גבוה של חד-שנתיים ושל מינים בעלי שושנות עלים שטוחות וזרעים ניידים. באתרים בעלי רעייה מתונה, החברה הראתה מגוון גדול יותר של צורות חיים, מורפולוגיה של יחידת ההפצה וצורת הרבייה.

ההיסטוריה האבולוציונית של רעייה ע"י הרביבורים גדולים נחשבת כצורה של הפרעה ששיחקה תפקיד חשוב בעיצוב הרכב ומבנה הצומח באגן הים התיכון (Whittaker 1979) & Naveh (Whittaker 1977), כמו גם באזורים אחרים (Harper 1969; McNaughton 1979; Persson 1984; Mack & Thompson 1984; Milchunas et al. 1988; Milchunas and Lauenroth 1993).

בישראל, החורש הטבעי הושפע מפעילות האדם במשך אלפי שנים. בעשורים האחרונים, נאכפה 'מדיניות שימור' שהפסיקה את רוב פעילויות הרעייה והכריתה. מדיניות זו אפשרה, אמנם, התאוששות של החורש, אך גרמה לסגירה של שטחים עשבוניים פתוחים ושטחי בתה, לשינויים בחברות הצומח והחי ולעלייה בתדירות ובעצמת השריפות (Seligman & Perevolotsky 1994).

אחד המנגנונים שהוצעו להתמודדות עם איום השריפות בנוף ים-תיכוני עתיר צומח מעוצה, היה יצירת 'אזורי חיץ' שהיו אמורים למנוע מעבר שריפות בין אזורים שונים או לפחות להאט את תנועת האש (פרבולוצקי 1992).

הקמת 'אזורי חיץ' להקטנת נזקי ותפוצת שריפות נעשית ע"י כיסוח של רוב הצומח המעוצה, ורעיית צאן בלחץ גבוה בסוף עונת הירק (Etienne 1989; Etienne et al. 1994). אחת השאלות האקולוגיות המעניינות והחשובות היא האם, ואם כן – לאיזה כיוון, ישתנו הרכבה של חברת הצומח ומגוון המינים בה באזורי החיץ לאחר שנים של טיפולי דילול ורעייה חזקה? שאלה זו רלוונטית באם יוצע ליישם את מודל אזורי החיץ בשמורות טבע או באזורים בעלי צומח ייחודי, שכן על פניו נראה שרעייה חזקה עשויה לפגוע במגוון המינים או לגרום לשינוי בהרכב החברה בעוד ששימור טבע מנסה להביא למקסימיזציה של המגוון. מאמר זה יתמקד בתוצאות מחקר שנערך בפארק רמת הנדיב, שגבולו הצפוני מוגן על ידי אזור חיץ, על מנת

לבחון את השפעת כיסוח השיחים והרעייה החזקה, ממשק המומלץ לתחזוקה של אזורי חיץ, על מבנה והרכב הצומח העשבוני ברמת החברה, הקבוצה התפקודית והמין הבודד (לתוצאות מפורטות לגבי ההשפעה על מגוון מינים, ראה הדר 1996). השאלות הנשאלות במחקר זה הן:

1. מהם דפוסי התגובה הכלליים של קבוצות תפקודיות מוגדרות מראש ('א-פרירורי') למשטר ההפרעות?
2. האם ניתן לזהות תכונות אצל מיני הצומח השונים הקשורות לתגובתם למשטר ההפרעות?

שיטות וחומרים

שטח המחקר

המחקר נערך בפארק רמת הנדיב, הממוקם בשלוחה הדרומית של הכרמל (בגובה 140 מטרים מעל פני הים), על גבעות מתוננות, עם קרקע טרה רוסה המתפתחת על סלעי גיר מתקופת הקנומן-טורון. האקלים ים-תיכוני, ממוצע המשקעים הרב-שנתי 574 מ"מ, 81% מהם יורדים בין החודשים נובמבר-פברואר (נתוני השירות המטאורולוגי בבית דגן). האזור מכוסה בחברות גריגה, הנשלטות ע"י השיחים בר זית בינוני, קידה שעירה אלת מסטיק וסירה קוצנית. האזור היה נתון להיסטוריה ארוכה של השפעה ושימוש ע"י האדם, כולל פעולות של רעייה וכריתה. הפארק גודר ב-1950 ורעייה נמנעה בתחומו עד לתחילת העשור הנוכחי, תקופה של 41 שנה. שריפה שפרצה בשנת 1980 כילתה כ-60% משטח הפארק. הצומח העשבוני הפזור בפארק, אשר התקיים בתחילה במרווחים בין שיחים וסלעים, עשיר במינים (בממוצע 42 מינים לדגימה בשטח של 5 מ"ר, הדר 1996), ומגוון בצורות חיים. הוא מורכב בעיקר מחד-שנתיים (66%), עם יחס רחבי-עלים: דגניים של 9:1, עשבים רב-שנתיים (12%) וגיאופיטים (10%). קטניות, מורכבים, מצליבים וסוככים הן המשפחות הדו-פסיגיות העיקריות.

מבנה הניסוי

הניסוי מורכב מ-12 חלקות: שלוש קבוצות של חלקות שיוסדו בשנים עוקבות, של ארבעה טיפולים כ"א. קבוצת החלקות שיוסדה בכל שנה תקרא להלן "בלוק", למרות שהניסוי אינו ניסוי קלאסי של תכנון בבלוקים. הטיפולים היו:

1. **דילול בלבד.** הסרה ידנית של מרבית השיחים והצומח המעוצה, למעט פרטי בר-זית מפותחים. הדילול נעשה באופן חד פעמי, בחורף של השנה הראשונה.
2. **רעייה בלבד.** רעיית בקר (97-84 ימי רעייה לדונם, הנחשבים ללחץ כבד מאוד), מרוכזת במשך כשבוע בסוף עונת הגידול (מרץ-אפריל) בכל שנה.
3. **דילול ורעייה.**

4. ביקורת. ללא שום טיפול.

אזור החיץ ברמת הנדיב הוקם בשנת 1992 כניסוי יישומי שנועד לבחון אפשרויות של ממשק שריפות וכלל "בלוק" יחיד בן ארבעה טיפולים. שני "בלוקים" נוספו שהשלימו את אזור החיץ הוקמו ב - 1993 ו - 1994. המחקר התבסס על מערכת הניסוי הקיימת, ולכן בחן שלושה "בלוקים" שהיו חשופים לאותם טיפולים למשך תקופות משתנות של 3-5 שנים. שיקולים לוגיסטיים הכתיבו מבנה ניסוי זה. החלקות בתוך כל בלוק נבחרו כך שתהיינה התחלתית דומות ככל האפשר מבחינת תנאי הקרקע והסלע ומבנה הצומח. בכל חלקה נדגמו מאפייני מיקרו-בית הגידול (סלעים ושיחים), ונוכחות המינים ב - 500 ריבועים של 10x10 ס"מ, הממוקמים לאורך חתך קבוע, עם מרחקים של 10 ס"מ ביניהם. שיטה זו מאפשרת התייחסות לקנה המידה הקטן ביותר של הכתמיות בשטח, שהוא הטרוגני מאוד בקנה מידה קטן, וכן מעקב אחר מינים נדירים. הרכב המינים ובתי הגידול תועדו במשך שלוש שנים (1994-1996), פעמיים בשנה, בחורף ובאביב, על מנת לזהות מינים רבים ככל האפשר ולכלול מינים בעלי מחזוריים עונתיים שונים.

ניתוח הנתונים

ניתוח הנתונים תוכנן כך שיתייחס לשלושה מקורות של שונות בכל תאריך דגימה: טיפול, "בלוק" (השנה בה החל הטיפול) ומיקרו-בית הגידול. הרכב החברה נבחן ברמת הקבוצה התפקודית וברמת המין, תוך שימוש בתדירויות המינים.

(1). רמת הקבוצה התפקודית - כל המינים סווגו לעשר קבוצות תפקודיות שהוגדרו מראש על בסיס שילוב של צורות חיים ושיוך טקסונומי, כדלהלן: צמחים מעוצים, מטפסים, גיאופיטים, דגניים רב-שנתיים (המיקרופיטופיטים), דגניים חד-שנתיים, קטניות, מורכבים, מצליבים, סוככיים ודו-פסיגיים נוספים. חמש הקבוצות האחרונות כוללות בעיקר חד-שנתיים (עם מעט דו-שנתיים ורב-שנתיים), והן מחלקות את הקבוצה הגדולה של מינים דו-פסיגיים חד-שנתיים לפי ארבע המשפחות הנפוצות ביותר בחברות עשבוניות ים-תיכוניות.

הניתוח נערך בשתי צורות שונות: א. ניתוח שונות המבוסס על סכום תדירויות הופעת המינים של הקבוצות התפקודיות (ב - 10 מקטעים של 50 ריבועים בכל חלקה). הניתוח נערך לגבי ההבדלים בסכום ערכי תדירות הופעת המינים בין טיפולים בכל עונה ובכל שנת דגימה (SAS, Procedure (GLM, Tukey). ב. ניתוח אורדינציה קאנונית (SAS, Procedure CANDISC) בין טיפולים לכל בלוק, עונה ושנת דגימה. ניתוח האורדינציה התבסס על הקבוצות התפקודיות שתוארו, ועל יחידות של 10 מקטעים של 50 ריבועים רצופים, בכל חלקה.

2). רמת המין - בשלב הראשון של הניתוח, נוכחותו או אי-נוכחותו של כל מין בריבוע נלקחה כמשתנה בינארי ותלותו בטיפולים או במשתני בית-הגידול נבחנה בשיטות של מידול קטגוריאלי (SAS, Procedure) CATMOD. גורמי העיצוב של המודל היו הטיפולים, ה"בלוקים" (שנה מאז תחילת הטיפול), נוכחות סלעים ושיחים והאינטראקציות בין כל הגורמים הללו. התוצאה הסופית של שלב זה עבור כל מין היא רמת המובהקות וכיוון התגובה לכל גורם, בכל שנה. בשלב השני, נבדק הקשר בין תכונות קטגוראליות של המינים והסימן (+ או -) של תגובתם המובהקת להפרעה (רעייה, דילול) ולגורמי בית-הגידול (סלעים, שיחים), באמצעות המבחן המדויק של פישר (SAS, Procedure FREQ). הניתוח התבסס אך ורק על המינים שתגובתם הייתה עקבית, כלומר: באותו כיוון בכל שלוש השנים, ומובהקת בלפחות שנתיים מתוכן. ארבע תכונות המינים שנבדקו במבחן זה נבחרו על סמך מחקרים קודמים (Noy-Meir et al. 1995, 1994a, Diaz et al. 1992, 1989; McIntyre et al. 1995) ומתוך שיקולים תיאורטיים של תכונות שצפוי שתהיינה קשורות עם תגובה להפרעה בכלל, ולרעייה בפרט. כל תכונה הוגדרה כמשתנה בינארי בעל שתי רמות, כדלקמן:

גובה – נמוך (> 15 ס"מ) וגבוה (< 15 ס"מ). מינים מטפסים נכללו בקבוצת המינים הגבוהים עקב יכולתם לטפס ולהיאחזו בצומח המעוצה (או אף העשבוני) ולהיחשף לאור בדומה למינים הגבוהים.

צורת חיים - חד-שנתיים לעומת רב-שנתיים, או חד-שנתיים (תרופיטים) לעומת גיאופיטים.

אסטרטגיית הפצה - מינים אשר יחידת התפוצה שלהם מאפשרת הפצה לטווח מקומי בלבד לעומת מינים שיחידת התפוצה שלהם מותאמת להפצה למרחק (ע"י רוח, מים, ציפורים, אפיזואוכוריה וכו').

מועד הפריחה – התחלת וסיום תקופת הפריחה של המין (לפי פיינברון-דותן ודנין, 1991) ביחס למועד הרעייה (אמצע אפריל; מוקדם - לפני ומאוחר - אחרי מועד הרעייה). גורם זה נבדק עבור התגובה לרעייה בלבד.

תוצאות

א. ניתוח השפעות הטיפולים על הרכב הקבוצות התפקודיות בחברה, באמצעות אורדינציה הפונקציה הקאנונית הראשונה הסבירה 90.2% מהשונות בין הטיפולים באביב, ושתי הפונקציות הקאנוניות הראשונות הסבירו 97.7%. הציר האנכי מייצג גרדיאנט של עצמת ההפרעה, המשתנה בין המצב הלא מופרע (ביקורת) בצדו השלילי והפרעה מקסימאלית (הטיפול המשולב) בצדו החיובי (איורים 1א-ג). הציר האופקי מבטא את סוג הטיפול: דילול בצד הימני ורעייה בצד השמאלי. פרט למקרה אחד (בלוק 1992, שנת דגימה 1996), החזרות של טיפול הדילול בלבד היו מקובצות על מישור האורדינציה ומופרדות

משאר הטיפולים, שביניהם הייתה חפיפה מסוימת. התוצאות המוצגות מתארות את שלושת הבלוקים ב - 1995, אך מגמה דומה נמצאה לגבי אותם הבלוקים גם ב - 1994 ו - 1996. בבלוק 1992, בשנת הדגימה 1996, הטיפולים הראו מידה רבה של חפיפה והאפקט החזק של הדילול נעלם (איור 1ד').

מיקום הקבוצות התפקודיות ביחס לממוצעי הטיפולים (עבור שלושת הבלוקים ב - 1995) מוצג אף הוא על מישור המוגדר ע"י צירי הפונקציות הקאנוניות הראשונה והשנייה (איורים 2א'-ג'). תוצאות השנים האחרות אינן מוצגות, אך הן משקפות מגמה דומה. מהשוואת המרחק בין ממוצעי הטיפולים B - ו - G (השפעת הרעייה ללא דילול) למרחק בין C - ו - X (השפעת רעייה משולבת עם דילול שיחים), ניתן לראות כי השפעת הרעייה הייתה גדולה יותר בנוכחות דילול לעומת בלעדיו, עם אותו כיוון תגובה, עבור כל שנות הדגימה והבלוקים השונים. השפעת הדילול הייתה חלשה יותר בנוכחות רעייה לעומת בלעדיה, אך במקרה זה, לא תמיד באותו הכיוון. תוצאות אלו תומכות במגמות שנמצאו לגבי השפעת טיפולים אלו על עושר ומגוון המינים (הדר 1996). כלומר: העלייה בעושר המינים כתוצאה מהדילול הייתה קטנה כאשר הונהגה גם רעייה בשטח.

סוככיים, מורכבים ודגניים היו הקבוצות העיקריות אשר תרמו להרכב הצומח בחלקות המדוללות. גיאופיטים וקטניות מוקמו בכיוון ציר הרעייה (עם וללא דילול). צומח מעוצה והעדר רוב הקבוצות העשבוניות אפיינו את חלקות הביקורת.

ב. השפעת הטיפולים על קבוצות תפקודיות שהוגדרו מראש ('א-פריורי')

לטיפולים הייתה השפעה מובהקת על תדירות הופעתן של חלק מהקבוצות התפקודיות (טבלה 1א'-ב'). לרעייה הייתה השפעה חיובית על הופעת גיאופיטים ושילית על נוכחות צומח מעוצה (כולל נבטים), דגניים רב-שנתיים, סוככיים ולפעמים מורכבים. השפעת הרעייה על קטניות השתנתה בין הבלוקים. הקבוצה שכללה 'דו-פסיגיים נוספים' לא הושפעה מרעייה. לדילול הייתה השפעה חיובית מובהקת על קטניות, מורכבים, סוככיים (ברוב המקרים), דגניים רב-שנתיים (לעיתים) ודו-פסיגיים נוספים, והשפעה שלילית מובהקת על צומח מעוצה. השפעת הדילול על הגיאופיטים לא הייתה עקבית. האינטראקציה בין רעייה ודילול, כאשר הייתה מובהקת, הייתה חיובית, כלומר: ההשפעה החיובית של הדילול הייתה גדולה יותר בנוכחות רעייה. הקבוצות מצליבים ומטפסים לא הראו כל תגובה עקבית לטיפולים. דגניים חד-שנתיים לא הגיבו באופן עקבי לאף אחד מהטיפולים.

ג. השפעת הטיפולים ומיקרו-בתי הגידול ברמת המין

כל התוצאות המוצגות בחלק זה הן מדיגומי אביב בלבד, אך מגמות דומות התקבלו גם בדיגומי החורף. הניתוח נערך פעמיים, על פני כל המינים (התוצאות מוצגות בטבלאות 2 ו- 3) ועל פני המינים העשבוניים בלבד. המגמות היו זהות בשני המקרים ולכן הניתוח של המינים העשבוניים בלבד אינו מוצג.

מספר רב יותר של מינים (21) אופיינו באופן עקבי ומובהק כ'דורשי הגנה' (grazing decrease) לעומת 'מעדיפי רעייה' (15, grazing increase). מאידך, מספר המינים שהושפעו באופן חיובי, עקבי ומובהק מהדילול היה גדול פי שניים ויותר לעומת מספרם של אלו שהושפעו באופן שלילי. תדירות הופעתם של מינים רבים הייתה נמוכה יותר בנוכחות סלעים ושיחים בעוד שמעט מינים היו קשורים באופן חיובי לנוכחות גורמים אלו (טבלה 2).

מספר קשרים מובהקים נמצאו בין תכונות המינים ותגובתם לטיפולים ולמיקרו בתי הגידול (טבלה 3). תגובה חיובית לרעייה הייתה קשורה באופן חזק עם גובה נמוך של צמחים. מעדיפי רעייה כללו אחוז גבוה של גיאופיטים לעומת חד שנתיים, בעוד שדורשי ההגנה היו בעיקר מינים בעלי תקופת פריחה מאוחרת יותר המסתיימת לאחר תקופת הרעייה.

לא נמצא כל קשר מובהק בין תגובה חיובית או שלילית לדילול והתכונות שנבדקו. מינים שהושפעו באופן חיובי מנוכחות שיחים היו גבוהים יותר, רב-שנתיים (כולל נבטי שיחים), יותר גיאופיטים לעומת חד-שנתיים, ובעלי יחידת הפצה המותאמת להפצה למרחק. מינים שהושפעו באופן חיובי מנוכחות סלעים היו בעיקר צמחים רב-שנתיים קטנים, וגיאופיטים בפרט.

דיון

מחקר זה ניתח השפעה של הפרעות תוך שימוש בחלוקה מראש ('א-פריורי') של מינים לקבוצות תפקודיות, ואפיון 'א-פוסטריורי' (Lavorel et al. 1997), המזהה מכלולים של תכונות המיוצגות במינים השייכים לאותה קבוצת תגובה. נערכה השוואה בין המגמות שנמצאו תוך שימוש בשתי השיטות.

השפעות רעייה

התוצאות מצביעות על שלושה צירים עיקריים המרכיבים את נישת ההתחדשות הקשורה לרעייה: הציר המורפולוגי (גובה הצמח), הציר הפנולוגי והציר של צורת החיים. נמצא שגובה הוא תכונה הישרדותית חיונית תחת תנאי רעייה, בעיקר כשמדובר ברעייה ע"י הרביבורים גדולים (כמו בקר). לפי נוי-מאיר וחוברי (1989), ההשפעה העיקרית של רעיית בקר בעצמות גבוהות היא הסרת עלווה דיפרנציאלית בגרדיאנט אנכי. רעייה חזקה נוטה לגרום להומוגניזציה של גובה הצמח במישור האפקי כך שצמחים גבוהים וזקופים בעלי

ניצני התחדשות גבוהים נעלמים בעוד שצמחים קטנים ושרועים שורדים. ממצא זה נתמך ע"י מחקרים רבים נוספים (לדוגמא: Sala et al. 1986; Díaz et al. 1992; Fernandez-Alès et al. 1993; Milchunas & Lauenroth 1993; Díaz et al. 1994a). למרות שבמחקר זה לא הפרדנו בניתוח בין דגניים ורחבי עלים, לא נמצאו הבדלים מובהקים בין מספר המינים שהוגדרו כ'גבוהים' או 'נמוכים' בין הקבוצות 'דגניים' ו'רחבי עלים' (Fisher's exact test, SAS Proc. FREQ. $P = 0.371$). מכאן שלא סביר שחל בלבול בין המושגים 'דגניים' ו'רחבי עלים' ובין 'גבוהים' ו'נמוכים'. בעוד שרוב הדגניים היו גבוהים, בקבוצת רחבי העלים הייתה קיימת שונות רבה בצורת החיים ובגובה.

על מנת להקטין סיכון שריפות ברמת הנדיב, הרעייה מרוכזת בתקופת זמן קצרה, בחודש האחרון של עונת הגידול, כאשר רוב הצמחים נמצאים בשלב הרפרודוקטיבי. ממשק זה גורם לעלייה בשכיחות מינים בעלי עונת גידול קצרה אך מוקדמת, אשר מצליחים לפרוח ולייצר זרעים לפני עונת הרעייה. אכילת זרעים מורידה את צפיפות הצומח ומשנה את טיב ועוצמת התחרות הבין-מינית (Lauda 1989). Noy-Meir & Briske (1996) הראו ירידה של 50% ביצור הזרעים בחיטת הבר החד-שנתית (*Triticum dicoccoides*) בחלקות הנתונות לרעייה לעומת חלקות מוגנות מרעייה, בעיקר עקב הסרה של ענפי פריחה בשלב רפרודוקטיבי מתקדם. בניגוד לתוצאות של מחקרים אשר התקיימו במערכות בהן הרעייה רציפה (לדוגמא: Diaz et al. 1994b), נמצא כי משטר הרעייה במחקר זה גרם דווקא לעלייה בשכיחות מינים בעלי פריחה מוקדמת. המסקנה מכך היא שפנולוגיה היא תכונה חשובה אליה יש להתייחס ביחס למשטר הרעייה העונתי.

מהשוואה של שתי הקבוצות העשבוניות העיקריות בשטח המחקר (גאופיטים וחד-שנתיים) נמצא כי הן בחורף והן באביב, שכיחות הגאופיטים בחלקות הנתונות לרעייה הייתה גבוהה יותר לעומת שכיחות המינים החד-שנתיים. תוצאה זו הושגה הן ברמת המין והן ברמת הקבוצה התפקודית. גאופיטים הם בעלי מחזור חיים קצר, המאפשר פריחה מוקדמת, יצור זרעים והפצתם למרות הרעייה. כמו כן, לגאופיטים ניצני התחדשות תת-קרקעיים, דבר המהווה יתרון תחת תנאי רעייה הן ביחס לרב שנתיים אחרים (בני שיח או עשבים רב-שנתיים) שניצני ההתחדשות שלהם ממוקמים מעל לקרקע, והן ביחס לחד-שנתיים אשר מתחדשים מזרעים. מכיוון שהרעייה מרוכזת בעונת הרבייה, הזרעים או הפרחים של רוב המינים החד-שנתיים נמצאים עדיין על צמח האם בזמן הרעייה, חשופים לאכילה ע"י הבקר. בעוד שרוב המינים החד-שנתיים תלויים באופן מוחלט בזרעים, תלותם של הגאופיטים, ולכן מידת רגישותם לרעייה בשלב זה, קטנה יותר. יתרונות אלו יכולים להסביר את חוסר העקביות של התוצאות עם תוצאות מחקרים שנערכו במערכות של רעייה רציפה (לדוגמא: McIntyre et al. 1995; Lavorel et al., in press) ועם המודל של

Grime (1979), אשר צופה כי גאופיטים, שהם בעלי קצב גידול איטי יחסית, יהיו נפוצים יותר בבתי גידול שאינם מופרעים. כפי שהראה Howe (1995), אשר מצא כי עונת השריפות השפיעה על הדומיננטיות של 'גילדות פריחה' מסוימות ובכך על אופי החברה והרכב המינים בה, השפעות הרעייה במחקר זה היו אף הן קשורות באופן הדוק לאופייה העונתי של ההפרעה.

למרות שידוע כי גאופיטים רבים מכילים חומרי הגנה משנית המורידים את מידת ה'טעימות' (palatability) שלהם, כנראה שגורם זה אינו בעל חשיבות בקביעת תגובתם לרעייה. רוב הגאופיטים בחברה בה עבדנו הם קטנים למדי והסלקציה בינם ובין עשבוניים קטנים אחרים הינה קשה ביותר.

במערכת מיוחדת זו, הגאופיטים הם קבוצה חשובה המשלבת את שלושת צירי הנישה - גודל קטן, פריחה מוקדמת וצורת חיים בעלת תלות נמוכה יחסית בזרעים. בניגוד אליהם, קבוצת הדגנים הרב-שנתיים, הכוללת מספר רב של מינים גבוהים, הושפעה באופן שלילי מרעייה.

יתרון לצורות חיים קטנות היא התגובה היחידה במחקר זה אשר התאימה למצוי בספרות. תכונות אחרות, כמו אסטרטגיית ההפצה, אשר הסבירה את תגובת הצומח להפרעות בכלל ולרעייה בפרט, לא שיחקה תפקיד במקרה זה לעומת מחקרים אחרים (לדוגמא: McIntyre et al. 1995). נראה שהתגובות הקשורות לאסטרטגיית ההפצה תלויות באופן הדוק במשטר הרעייה הספציפי, במאפייני מיקרו-בית הגידול ובהיסטורית ההפרעות שעבר השטח. Milchunas וחבוריו (1989) הסבירו את חוסר העקביות בתגובתם של חלק מהמינים לרעייה באינטראקציה שבין לחץ הרעייה, המשקעים והטופוגרפיה וטענו כי רגישותם של מינים שונים לרעייה משתנה בהתאם לתנאי הלחות של כל שנה.

השפעות דילול

לפי התיאוריה של Grime (1979), פתיחת שטח מהווה יתרון למינים בעלי יכולת ניצול משאבים מהירה והפצת זרעים יעילה (אסטרטגיית z). לפיכך, ניתן היה לצפות כי בחלקות שעברו דילול תהיה עלייה בשכיחותם של מינים חד-שנתיים ושל מינים המפיצים למרחק. מספר מחקרים תמכו בהנחות אלו (לדוגמא: Fernandez-Ales et al. 1993 לגבי חד-שנתיים; McIntyre et al. 1995). מאידך, במחקר שלנו לא נמצאה מגמה מובהקת כלשהי ביחס לאסטרטגיית ההפצה, צורת החיים החד-שנתית או כל תכונה אחרת שנבדקה. ממצא זה נתמך גם ע"י התוצאות שהתקבלו ברמת הקבוצות התפקודיות, אשר מצאו כי כל הקבוצות העשבוניות הושפעו באופן חיובי מהדילול. אף על פי שנראה כי לרעייה ולדילול ישנו אפקט דומה של פתיחת שטח בגריגה הסבוכה, התוצאות מצביעות על כך שמדובר בשתי צורות שונות של הפרעה. בעוד שהרעייה גורמת נזק למינים מסוימים ומעודדת אחרים (מינים קטנים, גאופיטים, מינים בעלי פריחה

מוקדמת), שכיחותם של מינים רבים ושונים עלתה כתוצאה מהדילול. השפעת הדילול הינה השפעה כללית יותר של פתיחת שטח המאפשרת 'צמיחה אופורטוניסטית כללית' (Floret et al. 1992), בעוד שלרעייה אופי סלקטיבי. ההבדל בין אופיין ומנגנון פעולתן של שתי הפרעות הוא גם הסיבה העיקרית להשפעתן השונה על עושר המינים בניסוי זה: עלייה גדולה בעושר המינים כתוצאה מהדילול וירידה קטנה (ואף מוטלת בספק) בתגובה לרעייה (הדר 1996).

תכונות בודדות לעומת 'סינדרומים של תכונות'

בניתוח ברמת המין לא נמצאה אף תגובה מובהקת שניתן לייחסה לקבוצה סיסטמטית כלשהי. תגובות כאלו כן נמצאו בניתוח שנעשה לגבי קבוצות תפקודיות שנקבעו מראש ('א-פריורי'). אולם, לתגובות שנמצאו הייתה קורלציה חזקה עם גובה הצמח: דגניים, מורכבים וסוככיים, משפחות הכוללות מספר רב של מינים גבוהים, הושפעו באופן שלילי מרעייה, בעוד שהקטניות, קבוצה שבה רוב המינים הם נמוכים, הושפעה באופן חיובי מרעייה. בנוסף, השוואה בין המגמות שהתקבלו ברמת המין וברמת הקבוצה התפקודית (מבוססת על 57 מינים שהראו תגובה מובהקת ועקבית לרעייה או לדילול, בשלושת הבלוקים ובלפחות שנתיים מתוך שלוש שנות הדגימה), הראתה מספר קשרים שניתן להתייחס אליהם כאל 'סינדרומים של תכונות':

קטניות – כל 7 מיני הקטניות היו חד-שנתיים, בעלי גודל קטן, ובעלי יחידת הפצה המותאמת להפצה מקומית בלבד. Lavorel וחבוריה (בדפוס) השתמשו בשיטה דומה של השוואת קבוצות תפקודיות שהוגדרו מראש ותכונות ביולוגיות בודדות בתגובה לרעייה ולחריש. הם מצאו סינדרום של צמחים שהיו בעלי תגובה חיובית לרעייה, הדומה מאוד לסינדרום הקטניות שאנו מצאנו (נקרא: 'Small species with leafy stems').

מורכבים – 11 מתוך 12 המינים שהיו בעלי תגובה עקבית ומובהקת להפרעה היו חד-שנתיים גבוהים עם יחידת הפצה המותאמת להפצה למרחק ופריחה מאוחרת, המסתיימת לאחר תקופת הרעייה.

גאופיטים – 8 מתוך 10 מינים היו קטנים, בעלי הפצה מקומית ופריחה מוקדמת.

דוגמאות אלו מצביעות על קשרים הקיימים בין תגובות של קבוצות תפקודיות שהוגדרו מראש, על בסיס הידע וההבנה של החוקר (גישה דדוקטיבית, Woodward & Cramer 1996), ובין תכונות ביולוגיות בודדות הנגזרות מתוצאות ניסויים (גישה אינדוקטיבית). קשרים כאלו מגדירים סינדרומים המושפעים באופן חזק מבחירה שרירותית של התכונות לניתוח. בהתאם לכך, יתקבלו ע"י חוקרים שונים או באתרים

שונים סינדרומים שונים המתארים את אותה הקבוצה התפקודית. על מנת לפתור בעיה זו, יש צורך בפיתוח של רשימת תכונות שתשמשנה לתיאור ולהשוואה גלובאלית של תגובות צמחים להפרעות שונות.

נקודות נוספות להתייחסות

הרכב החברה באזור החיץ מושפע משני גורמים עיקריים: משטר הרעייה ותנאי מיקרו-בית הגידול, כולל הארגון המרחבי של ה'אתרים המתאימים' (Lavorel et al. 1994a). למרות שההתייחסות לשני גורמים אלו הייתה כאל בלתי תלויים זה בזה, מספר תכונות הראו קשר מובהק לשניהם. לצורת החיים הגאופיטית, למשל, היה קשר חיובי מובהק לנוכחות סלעים ושיחים כמו גם לתגובה לרעייה. גובה הצמח הוא תכונה נוספת בעלת חשיבות בתגובה לגורמי מיקרו-בית הגידול ולהפרעה. הן רעייה והן הקרבה לסלעים יצרו סלקציה לטובת מינים נמוכים – הראשון כמנגנון של הימנעות מרעייה והשני כנראה כאילוץ, מכיוון שהעומק הרדוד של הקרקע בקרבת סלעים מונע ממינים גבוהים בעלי מערכת שורשים מסועפת להתיישב במקום.

מחקרים רבים התעלמו מהגורם הפנולוגי בבואם לנתח את התגובה להפרעה (לדוגמא: Diaz et al. 1992; Bowers 1993; Lavorel et al. 1994b). טענתנו היא שהנישה הפנולוגית היא גורם מכריע בקביעת הרכב החברה תחת לחצי רעייה גבוהים. התוצאות מצביעות על אופיין השונה של שתי הפרעות אלו – הרעייה כגורם ספציפי והדילול כגורם כללי יותר.

יצירת אזורי החיץ סיפקה הזדמנות לחקור השפעות של רעייה בעוצמות שנדיר למצוא במערכות טבעיות ואף במערכות משקיות, וכן השפעות של דילול שיחים. למרות אופיין הקיצוני של שתי הפרעות אלו, חשוב לא להתייחס למקרה זה כאל מצב יוצא דופן מכיוון שממשק אזורי החיץ נפוץ כיום במדינות רבות באגן הים-התיכון בהן סיכון השריפות הוא רב.

למרות שחברת הצומח באזורי החיץ לא הייתה פחות מגוונת או עשירה במינים מהצומח המקורי (הדר 1996), היא השתנתה עקב טיפולי הדילול והרעייה לכיוון של חברה עשירה בגאופיטים, המאופיינת ע"י מינים נמוכים הפורחים מוקדם, והשונה למדי מהחברה הקיימת בגריגה הסבוכה שאינה נתונה להפרעות אלו.

References

- Bowers, M. A. 1993. Influence of herbivorous mammals on an old-field plant community: years 1-4 after disturbance. *Oikos* 67: 129-141.
- Cousins, S. H. 1991. Species diversity measurement: choosing the right index. *TREE* 6: 190-193.
- Cowling, R. M., Mustart, P. J., Laurie, H. and Richards, M. B. 1994. Species diversity, functional diversity and functional redundancy in fynbos communities. *South African Journal of Science* 90: 333-337.
- Díaz, S., Acosta, A. and Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3: 689-696.
- Díaz, S., Acosta, A. and Cabido, M. 1994a. Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *Journal of Vegetation Science* 5: 483-488.
- Díaz, S., Acosta, A. and Cabido, M. 1994b. Grazing and the phenology of flowering and fruiting in a montane grassland in Argentina: a niche approach. *Oikos* 70: 287-295.
- Dyksterhuis, E. J. 1949. Condition and management of range lands based on quantitative ecology. *Journal of Range Management* 2:104-115.
- Etienne, M., Hubert, B., Lasseur, J., Lecrivain, E., Meuret, M. and Napoleone, M. 1985. Participation d'un troupeau caprin a la creation d'un pare-feu arbor? dans le sud de la France.

Coll. FAO Fourrage grossiers. Geneve.

Etienne, M. 1989. Protection of Mediterranean forests against fire: an ecological approach for redevelopment. A paper presented at the 5th Meeting of the European Ecological Society, Sienne, Italy.

Etienne, M., Mas, I. and Rigolot, E. 1994. Combining techniques of fuel reduction for fuel-break maintenance in the French Mediterranean region. Proceedings of the 2nd International Conference on Forest Fire Re. Coimbra (Portugal), 21-24/11/94.

Feinbrun-Dothan, N. & Danin, A. 1991. *Analytical Flora of Eretz-Israel*. 1st. ed. CANA Publishing House, Jerusalem, Israel.

Fernandez-Alès, R., Laffargua, J.M. & Ortega, F. 1993. Strategies in Mediterranean grassland annuals in relation to stress and disturbance. *Journal of Vegetation Science* 4: 313-322.

Floret, C., Galan, E., Le Floc'h, E. & Romane, F. 1992. Dynamics of holm oak (*Quercus ilex* L.) coppices after clearcutting in southern France. *Vegetatio* 99: 97-105.

Gitay, H. & Noble, I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them? In: Smith, T.M., Shugart, H.H. & Woodward, F.I. (eds.) *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*, pp. 3-19. Cambridge University Press.

Grime, G. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, New-

York.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, 52: 107-145.

Grubb, P. J. 1986. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich communities. In: Diamond, J. & Case, T.J. (eds.) *Community Ecology*, pp. 207-225. Harper & Row, New-York.

Hadar, L. 1996. *The impact of heavy grazing and shrub clearing on herbaceous community structure, species composition and diversity in a Mediterranean garrigue*. M.Sc. thesis, The Hebrew University of Jerusalem, Israel.

Harper, J. L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. In: Woodwell G.M. & Smith, H.H.(eds.) *Diversity and Stability in Ecological Systems*, Brookhaven Symposia in Biology, 22: 48-61.

Harris, P. M. 1995. Are autecologically similar species also functionally similar? a test in pond communities. *Ecology* 76(2): 544-552.

Howe, H. F. 1995. Succession and fire season in experimental prairie plantings. *Ecology* 76(6): 1917-1925.

Kelly, C. K. 1996. Identifying plant functional types using floristic data bases: Ecological correlates of plant range size. *Journal of Vegetation Science* 7: 417-424.

Kindscher, K. and Wells, P. V. 1995. Prairie plant guilds: a multivariate analysis of prairie species based on ecological and morphological traits. *Vegetatio* 117: 29-50.

Lavorel, S., O'Neill, R. V. and Gardner, R. H. 1994a. Spatio-temporal dispersal strategies and annual plant species coexistence in a structured landscape. *Oikos* 71: 75-88.

Lavorel, S., Lepart, J., Debussche, M., Lebreton, J. D., & Beffy, J. L. 1994b. Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos* **70**: 455-473.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. and Forbes, T. D. A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *TREE* 12(12): 474-478.

Lavorel, S., McIntyre, S. & Grigulis, K. (in press). Response to disturbance in a Mediterranean annual grassland: How many functional groups? *Journal of Vegetation Science*.

Louda, S. M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. In: Leck, M. A., Parker, V. T. and Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of SSeed Banks*, pp. 26-32. Academic Press, Inc. New-York.

McIntyre, S. Lavorel, S. and Tremont, R. M. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83: 31-44.

McNaughton, S. J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationship in the Serengeti. *Am. Nat.* 113: 691-703.

Mack, R. N. and Thompson, J. N. 1984. Evolution in steppe with few large, hooved mammals. *Am. Nat.* 119: 757-773.

Milchunas, D. G., Sala, O. E. and Lauenroth, W. K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am. Nat.* 132: 87-106.

Milchunas, D. G., Lauenroth, W. K., Chapman, P. L., & Kazempour, M.K. 1989. Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio* 80: 11-23.

Milchunas, D. G. and Lauenroth, W. K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-366.

Mills, L.S., Soule, M.E. and Doak, D.F. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43(4): 219-223.

Montalvo, J., Casado, M. A., Levassor, C. and Pineda, F. D. 1991. Adaptation of ecological systems: compositional patterns of species and functional traits. *Journal of Vegetation Science* 2: 655-666.

Naveh, Z. and Whittaker, R. H. 1979. Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean regions. *Vegetatio* 41: 171-190.

Noble, I. R. & Gitay, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7: 329-336.

Noy-Meir, I., Gutman, M. and Kaplan, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.

Noy-Meir, I. and Briske, D. D. 1996. Fitness components of grazing-induced population reduction in a dominant annual, *Triticum dicoccoides* (wild wheat). *Journal of Ecology* 84: 439-448.

פרבולוצקי, א. (1992). אזורי חיץ להקטנת נזקי שריפות ביער ובחורש: או השימוש בעז השחורה ככלי ממשקי בניהול החורש. אופקים בגיאוגרפיה 36/35: 118-107.

Persson, S. 1984. Vegetation development after the exclusion of cattle in a meadow area in the south of Sweden. *Vegetatio* 55: 65-92.

Sala, O., Oesterheld, M., Leon, R. J. C., and Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.

Seligman, N. & Perevolotsky, A. 1994. Has intensive grazing by domestic livestock degraded Mediterranean Basin rangelands? In: Arianoutsou, M. & Groves, R. H. (eds.) *Plant-Animal Interactions in Mediterranean-type Ecosystems*, pp. 93-103.

Skarpe, C. 1996. Plant functional types and climate in a southern African savanna. *Journal of Vegetation Science* 7: 397-404.

Wayne, P.M. and Bazzaz, F.A. 1991. Assessing diversity in plant communities: the

importance of within species variation. *TREE* 6: 400-403.

West, N. E. 1989. Spatial Pattern-Functional Interactions in Shrub-Dominated Plant Communities. In: McKell, C. (ed.) *The Biology and Utilization of Shrubs*, pp. 283-305 Academic Press Inc.

West, N. E. 1993. Biodiversity of rangelands. *J. Range Manage.* 46: 2-13.

Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.

Whittaker, R. H. 1977. Animal effects on plant species diversity. In: Tuxen, R. (ed.) *Vegetation and Fauna*, pp. 409-425. J. Cramer, Vaduz.

Woodward, F. I. & Cramer, W. 1996. Plant functional types and climatic changes: Introduction. *Journal of Vegetation Science* 7: 306-308.

טבלה 2: סיכום כמותי של תכונות המינים עבור טיפוס התגובה השונים, אביב 1994-1996.

| שיח - | שיח + | סלע - | סלע + | דילול - | דילול + | רעייה - | רעייה + | | |
|-------|-------|-------|-------|---------|---------|---------|---------|-----------------|-------------|
| 38 | 15 | 34 | 11 | 11 | 25 | 21 | 15 | | גודל המדגם |
| 11 | 13 | | 2 | 6 | 14 | 17 | 5 | גבוה | גובה |
| 27 | 2 | | 9 | 5 | 11 | 4 | 10 | נמוך | |
| 1 | 3 | | 5 | 3 | 3 | 0 | 4 | גאופיטים | צורת חיים |
| 37 | 2 | | 3 | 7 | 16 | 18 | 9 | חד-שנתיים | |
| 0 | 1 | | 2 | 1 | 3 | 3 | 0 | עשבים רב-שנתיים | |
| 0 | 4 | | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | צומח מעוצה | |
| 0 | 5 | | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | בני שיח | |
| 13 | 10 | 17 | 4 | 4 | 11 | 11 | 5 | למרחק | |
| 25 | 5 | 17 | 7 | 7 | 14 | 10 | 10 | מקומית | הפצה |
| | | | | | | 3 | 8 | לפני הרעייה | סיום פריחה |
| | | | | | | 18 | 7 | אחרי הרעייה | |
| | | | | | | 19 | 15 | לפני הרעייה | תחילת פריחה |
| | | | | | | 2 | 0 | אחרי הרעייה | |

טבלה 3: הקשר שבין התגובה לטיפולים, גורמים פיסיקליים ותכונות המינים, אביב 1994-1996, (Fisher's Exact Test, SAS, Proc. Freq). בכתב מודגש - תכונות בעלות תגובה מובהקת ($P < 0.05$).

| נוכחות שיחים | נוכחות סלעים | דילול | רעייה | |
|---------------------------------|---------------------------------|-----------------|--|---|
| גבוה P = 0.00015 | נמוך P = 0.00396 | NS P = 1.000 | נמוך P = 0.00607 | גובה |
| רב-שנתית P = 0.0000 | רב-שנתית P = 0.033 | NS P = 1.000 | NS P = 0.122 | צורת חיים: (חד/רב שנתית) |
| גיאופיטים P = 0.00291 | גיאופיטים P = 0.00033 | NS P = 0.633 | גיאופיטים P = 0.022 | צורת חיים: גיאופיטים/חד - שנתיים |
| למרחק P = 0.066 | NS P = 0.503 | NS P = 0.729 | NS P = 0.320 | אסטרטגיית הפצה |
| | | | מוקדם דו-צדדי: P = 0.025 חד-צדדי: P = 0.025 | סיום פריחה ביחס למועד הרעייה |
| | | | NS דו-צדדי: P = 0.500 חד-צדדי: P = 0.333 | תחילת פריחה ביחס למועד הרעייה |

טבלה 1: השפעת הטיפולים על השכיחות היחסית של קבוצות תפקודיות שונות.

א. **השפעת רעייה.** מקרא: + הרעייה העלתה את השכיחות היחסית של הופעת הקבוצה, - הרעייה הורידה את השכיחות היחסית של הופעת הקבוצה, 0 אין השפעה מובהקת על שכיחות הופעת הקבוצה (SAS, Proc. GLM, Tukey) $\alpha=0.05$.

| 1994 | | | 1993 | | | | | 1992 | | | | | בלוק |
|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------------------|
| אביב | | | אביב | | | חורף | | אביב | | | חורף | | עונה |
| 1996 | 1995 | 1994 | 1996 | 1995 | 1994 | 1995 | 1994 | 1996 | 1995 | 1994 | 1995 | 1994 | שנת דגימה |
| - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | - | - | - | - | - | צומח מעוצה |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | - | 0 | מטפסים |
| + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | + | + | + | 0 | + | 0 | גיאופיטים |
| 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | 0 | - | - | דגניים רב-שנתיים |
| - | - | - | - | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | דגניים חד-שנתיים |
| - | - | - | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | + | קטניות |
| 0 | 0 | - | 0 | - | 0 | - | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | מורכבים |
| + | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | - | + | 0 | 0 | + | 0 | מצליבים |
| - | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | סוככיים |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | דו-פסיגיים |

| | | | | | | | | | | | | | |
|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--------|
| | | | | | | | | | | | | | נוספים |
|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--------|

ג. השפעת דילול. מקרא: + הדילול העלה את השכיחות היחסית של הופעת הקבוצה, - הדילול הוריד את השכיחות היחסית של הופעת הקבוצה, 0 אין השפעה מובהקת על שכיחות הופעת הקבוצה (SAS, Proc. GLM, Tukey, $\alpha=0.05$).

| 1994 | | | 1993 | | | | | 1992 | | | | | בלוק |
|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------------------|
| אביב | | | אביב | | | חורף | | אביב | | | חורף | | עונה |
| 1996 | 1995 | 1994 | 1996 | 1995 | 1994 | 1995 | 1994 | 1996 | 1995 | 1994 | 1995 | 1994 | שנת דגימה |
| - | - | - | - | - | - | - | - | + | 0 | 0 | 0 | 0 | צומח מעוצה |
| - | - | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | מטפסים |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | - | - | - | - | - | גיאופיטים |
| 0 | 0 | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | דגניים רב-שנתיים |
| + | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | דגניים חד-שנתיים |
| + | + | + | + | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | קטניות |
| + | 0 | + | + | + | 0 | + | 0 | 0 | + | + | + | + | מורכבים |
| 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | + | + | מצליבים |
| + | 0 | 0 | + | + | + | + | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | סוככיים |

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----------------------|
| + | + | + | + | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | דו-פסיגיים נוספים |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----------------------|