

## 2. התאמות ופלטטיות בבר-זית בינוני ברמת הנדיב

גדי פולק, רחלי שוורץ-צחור ואבי ברבולוצקי

### מבוא

האקלים הים-תיכוני מתאפיין בחורף גשום וקריר ובקיץ יבש וחם. אקוסיסטמות ים-תיכוניות מתאפיינות בשיחים ירוקי-עד גלדניים (סקלרופיליים). עלים קשיחים ארוכי-חיים מותאמים לרוב ליובש קיצו, לרמות נוטריינטים נמוכות בקרקע ולהתגוננות מפני בעלי חיים אוכלי עשב (הרביבורים) ורעייה (Margaris 1981, Miller 1983, Walter 1985). משך החיים של עלים סקלרומורפיים הוא בדרך כלל בין 3-1 שנים, ובהתאמה לכך מתקבלת באזורי הצומח הים-תיכוני תצורה ירוקת-עד (Orshan 1989, Pereira et al. 1987, Zohary, 1973).

תהליכים פנולוגיים, כגון צמיחה וגטטיבית, פריחה ופרייה (הנבת פרי), נבחנים לפי עיתוי, קצב, תדירות ועוצמה. מקובל שהדגם הפנולוגי של מין צמח הוא ביטוי להתאמתו לסביבה שבה הוא חי (Mooney and Kummerow 1981), וככזה הוא משקף מגוון הקצאות של משאבים פנימיים בשלבים שונים בחיי הצמח, המותאמים לזמינות של משאבים חיצוניים ולהשפעות של עקה סביבתית (Le Roux et al. 1984, Orshan 1989). דגמים פנולוגיים מראים לרוב מתאם חזק עם אקלים (Larcher 1995).

הדגם הפנולוגי השכיח של עצים ושיחים ים-תיכוניים סקלרופיליים ירוקי-עד מתאפיין בדרך כלל בתקופה קצרה של צימוח וגטטיבי ופריחה אינטנסיביים באביב, המתרחשת בו-זמנית עם זמינות רבה של מים שהצטברו במהלך גשמי החורף עד לשכבות קרקע עמוקות ועם העלייה בטמפרטורת הסביבה (Mooney and Kummerow 1981). אף שעלים ירוקים נשארים על הצמחים במשך הקיץ החם והיבש והיכולת הפוטוסינתטית נשמרת, לרוב הצמח אינו מייצר אז חלקים ירוקים חדשים. מאידך גיסא, בקיץ מתרחשות הגדילה והתפתחות ההדרגתית של הפירות, המבשילים בדרך כלל בסתיו. מקובל כי אספקת מים באמצעות מערכות שורשים מעמיקות מאפשרת את הישרדות העלים ואת התפתחות הפירות במינים של העצים והשיחים הים-תיכוניים ירוקי-עד במשך הקיץ.

בנוסף להערכת הערך האדפטיבי של הדגם הפנולוגי ולהערכת התכונות המורפולוגיות במונחים של תנאי אקלים נוכחיים, יש להביא בחשבון גם את ההיסטוריה הפילוגנטית של הצמח. בדרך כלל מקובל שעצים ושיחים ים-תיכוניים סקלרופיליים מקורם בצומח ארקטו-שלישוני טרופי ירוק-עד קדום, שהתפרס באזורים הממוזגים של ימינו ששרר בהם אקלים חם מאשר היום מלווה בגשמי קיץ (Margaris 1981, Pons 1981, Axelrod 1973, Raven 1973). מכאן ייתכן שהתכונות הנוכחיות התפתחו כהתאמות לסביבות שונות ושלצמחים הייתה פרה-אדפטיבית

### לתנאים השוררים כיום.

מערכות אקולוגיות ים-תיכוניות עוצבו במשך תקופות ארוכות על-ידי מגוון הפרעות שמקורן בבני אדם, כגון שרפות, כריתה ורעייה. כיום, התערבויות אנושיות אלו משמשות לפעמים כלי ממשק באזורים טבעיים כדי לשמר רמה גבוהה של מגוון ביולוגי, למנוע שרפות ולשפר הזדמנויות לנופש ולפנאי. ההשפעות של התערבויות ממשקיות נחקרות בעיקר ברמות המערכת האקולוגית והחברה, או ברמת האוכלוסייה במונחים של מדדי שפעה של מין נתון, אך מעט ידוע על השפעות הקשורות לדגמים הפנולוגיים.

בר-זית בינוני (*Phillyrea latifolia* L), שיח סקלרופילי ירוק-עד, נבחר כנושא המחקר, בהיותו המין השליט בפארק רמת הנדיב. לבר-זית תפוצה נרחבת באזור הים-תיכוני (Feinbrun-Dothan 1978, Browitz 1984, Zohary 1973). מחברות הצומח ירוקות-העד הים-תיכוניות בישראל, הוא מין שליט (פולק ושוורץ צחור 2003, רבינוביץ-וין 1986). הדגם הפנולוגי של בר-זית אופייני לשיחים ולעצים ירוקי-עד סקלרופיליים ים-תיכוניים. פריחה וצמיחה וגטטיבית חדשה מתרחשות באביב, והפירות הכחולים-שחורים העסיסיים מבשילים בחודשים ספטמבר-פברואר (Feinbrun-Dothan 1978, Perevolotsky and Haimov 1992, de-Lillis and Fontanella 1992).

בנוסף, נצפה בבר-זית גם צימוח וגטטיבי בצורת שרביטים (נצרים מאורכים). הופעת השרביטים התרחשה בתנאים של כריתה ורעייה, וכיוון הצמיחה היה אופקי. כנראה כתגובת פיצוי להסרת חלקי צמח (Perevolotsky and Haimov 1992). תקופה נוספת של צמיחה ספונטנית של שרביטים תועדה בישראל גם בסוף הקיץ ובסתיו (רבינוביץ-וין 1986). נתונים על פריחה של מין זה מתייחסים בעיקר לטיפוסי המיניות באוכלוסיות טבעיות בספרד ובאיטליה. בר-זית בינוני הוא מין בעל אוכלוסיות מעורבות של צמחים זכריים ודו-מיניים, שבו לפרטים הדו-מיניים פרחים בעלי צלקת גדולה, ואילו ה"זכרים" נושאים פרחים בעלי שחלות, עמודי עלי וצלקות מנוונות או חסרי חלקים נקביים לחלוטין (Herrera 1994). רק הצמחים הדו-מיניים מייצרים פירות. יכול הפירות בספרד אינו סדיר כלל ומשתנה מאוד בין השנים. ייצור פירות עשיר נמצא רק בשנתיים מתוך 15 שנות מעקב (1978-1992); ביתר השנים היה יכול הפירות הכללי דל מאוד (Hererra et al. 1994).

במחקר זה בחנו את הדגם הפנולוגי הבסיסי של אוכלוסיות בר-זית בינוני בחלקו המזרחי של אגן הים התיכון, וכן את תנודותיו

השנים האחרונות. הצומח בו הוא תצורת מעבר בין חורש פתוח לסגור, המוגדר כיחידה "טיפוסית" של בר-זית בינוני (Cohen 1987). הרכב הצומח דומה לזה שבאתר 1, מלבד שליטה בולטת יותר של בר-זית. רק חלקה אחת, שכונתה "טבעית", מוקמה באתר זה. חמש החלקות הללו ייצגו סולם עולה של התערבות והפרעה לפי הסדר הבא: טבעי < בקרה < הסרת צמחים או רעייה < הסרת שיחים+רעייה.

## שיטות

### רישומים פנולוגיים

נערך מעקב אחר צמיחה וגטטיבית, פריחה והנבת פירות במשך חמש שנים בין התאריכים 1.1.1994 - 31.12.1998. בתחילת המחקר נבחרו באקראי מאתיים שיחים, ארבעים בכל אחת מחלקות הניסוי, שסומנו ומוספרו. כל צמח נבדק באופן קבוע פעמיים בחודש. הצמחים נבדקו ונרשמו כל שבוע בין אמצע פברואר ועד סוף אפריל, ופעם בחודש בחודשים יוני-ספטמבר. צמיחה וגטטיבית הוגדרה כהופעה של ענפים קצרים חדשים, הנושאים לרוב 4-10 עלים, שהתפתחו מניצנים וגטטיביים. ענפים ארוכים יותר, שכוננו "שרביטים", היו תוצאה של צמיחה וגטטיבית מיוחדת. פריחה זוהתה כאשר אשכולות תפרחת התפתחו מניצני רבייה על ענפים מעוצים משנים קודמות. נוכחות פירות נרשמה בכל ביקור והערכים בעבור פירות בשלים מתייחסים לחודש אוקטובר.

**א. עייתי** - נרשמו התאריכים של ההתחלה, השיא והסוף של הצמיחה והוגטטיבית, של הפריחה ושל הפירות הבשלים בעבור האוכלוסייה בכללותה (סך הכול לכל הצמחים שנבדקו או לטיפול) ובעבור כל פרט. נתוני העייתי מתייחסים לשנים 1994-1997.

**ב. שיעור** - השיעור של הצמיחה והוגטטיבית (כולל נצרים מוארכים), של הפריחה ושל הפירות הבשלים חושב ברמת האוכלוסייה כאחוז הפרטים שבהם נצפה לפחות ענף צומח אחד, תפרחת אחת או פרי בשל אחד.

**ג. תדירות** - התדירות של הצמיחה והוגטטיבית, של הפריחה ושל נוכחות הפירות הבשלים חושבה בעבור כל שיח כחלק היחסי של השנים שבהן הופיע כל אירוע בכל פרט, מתוך חמש שנות התצפית (1994-1998).

**ד. עוצמה** - המספר הכולל של ענפים וגטטיביים, תפרחות ופירות בשלים לשיח בודד נאמדו באופן איכותני באמצעות תצפיות, וניתנה להם דרגת עוצמה. העוצמה דורגה בסולם של 0-3, כאשר 0=אף אחד, 1=בוודדים, 2=בינוני, 3=רבים. היות שצמיחה וגטטיבית הייתה תמיד בעוצמה רבה, רק ערכי עוצמה של פריחה ושל פירות בשלים הוצגו בתוצאות (לשנים 1995-1998).

הטבעיות. הבחנו בין התאמה ארוכת-טווח לסביבה הנוכחית, כתוצאה מתורשה פילוגנטית, לבין תגובות קצרות-מועד, שעשויות לשנות את הדגם הפנולוגי הבסיסי ואת התכונות המורפולוגיות. שינויים אלו פורשו באמצעות מדדים של עיתוי, תדירות, קצב ועוצמה של אירועים פנולוגיים, ומורפולוגיה של עלים ונצרים, והם נבחנו בהיבטים של הקצאת משאבים ומנגנוני המרה (trade-off). מטרה נוספת של מחקר זה הייתה להבחין בין חלקן של תכונות גנטיות אדפטיביות לבין פלסטיות פנוטיפית בפנולוגיה ובמורפולוגיה של בר-זית בינוני בתנאים של תנודות אקלים ושל התערבויות אנושיות.

### שטח המחקר וחלקות הניסוי

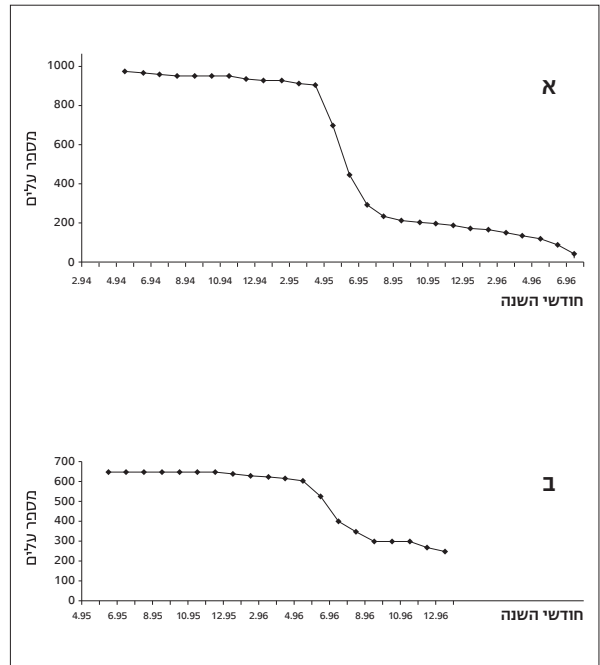
שטח המחקר ממוקם בפארק רמת הנדיב, בקצה הדרומי של רכס הכרמל. בטבלה 1 מוצגים כמות המשקעים במשך ארבע עונות המחקר (1993/4-1996/7) והחלק היחסי של גשמי חורף מוקדמים (ספטמבר-דצמבר). חלקות הניסוי מוקמו בשני אתרים. האתר הראשון נמצא בגובה 120 מטר מעל פני הים, במדרון מתון הפונה לכיוון דרום-מזרח. הצומח הטבעי, שהתאושש משרפה שאירעה בשנת 1980, מייצג שלב מעבר בין בתה לחורש, והוא הוגדר כיחידת צומח "דלילה" של בר-זית בינוני (Cohen 1987). חברת צומח זו נשלטת על-ידי בר-זית בינוני, מלווה באלת המסטיק, קידה שעירה, אשחר ארצישראלי,

**טבלה 1. משקעים שנתיים בזכרון יעקב 1993/4-1996/7 (ממוצע רב-שנתי = 650 מ"מ)**

עונה	כמות כללית (מ"מ)	גשם מצטבר (דצ'-ספ') מ"מ	% מסה"כ
1993/4	465.8	89.5	19
1994/5	900.6	617.7	69
1995/6	476.1	122.9	26
1996/7	625.0	217	35

סירה קוצנית, פואה מצויה, אספרג החורש וקיסוסית קוצנית. אזור זה משמש אזור חיץ (ראה גם פרק 10, שער VI) שמטרתו למנוע התפשטות שרפה מיישבים סמוכים לתוך שטח הפארק ולהפך (Perevolotsky et al. 2003). ארבעה משטרי ממשק הופעלו בחלקות שונות באזור חיץ: 1. בקרה (ללא התערבות); 2. הסרת צמחים - הסרה של שיחים ובני שיח, בעיקר סירה קוצנית וקידה שעירה, לפני תחילת המחקר, בשנת 1992; 3. רעייה - עדר בקר הוכנס לתוך האזור ויצר לחץ רעייה חזק לתקופה קצרה (7-10 ימים); 4. הסרת צמחים+רעייה - שילוב של טיפולים 2 ו-3.

האתר האחר ממוקם ברום של מאה מטרים מעל פני הים במדרון מתון הפונה צפונה. לא תועדו בו שרפות בחמישים



תמונה 1. שרייטי צימוח וגוטיבי בר-זית



צילום: גדי פולק

## מדידת עלים

### סקלרופיליות

עלים נדגמו באקראי בחלקות "טבעי" ו"הסרת צמחים + רעייה" (ארבעים בכל חלקה) במאי 1994. שטח העלה נמדד בפלנימטר. משקל יבש נקבע בעזרת מאזניים אנליטיות לאחר ייבוש בתנור בחום של 90°C. היחס בין משקל יבש לשטח עלה (צד אחד) שימש כמדד לסקלרופיליות העלה.

### משך חיים

במשך תקופת הצמיחה הווגטיבית האביבית בעונות 1994 ו-1995, נבחרו באקראי ארבעים ענפים מעשרה שיחים, וסומנו ומוספרו (בסך הכול מאתיים ענפים). העלים בכל ענף נספרו מדי פעם, במשך 24 חודשים לצמיחה של 1994 ובמשך עשרים חודשים לצמיחה של 1995. שרידות העלים הכללית מוצגת כעקומות שרידה (איור 1).

### קביעת זווית

כל הפרחים הצהבהבים הקטנים על כל השיחים הפורחים כללו שני עלי גביע, ארבעה עלי כותרת, שני אבקנים ועלי המורכב משחלה בת שתי ביציות, עמוד עלי ושתי צלקות. למרות המבנה הבסיסי הדו-זוויגי (הרמפרודיטי) של הפרח, ניתן להבחין בבר-זית בשני טיפוסים זוויגי, והצמח נחשב למין דו-ביתי זכרי (androdioecious) (Herrera et al. 1994). הצורה והגודל של הצלקת שימשו כדי להבדיל בין שתי צורות הזוויגי של השיחים שנחקרו: 1. דו-ביתיים (הרמפרודיטים), שהפרחים בהם בעלי שטחי צלקת גדולים ומפותחים יותר ושיש להם פוטנציאל לייצר פירות. 2. "זכרים", שלפרחים בהם יש צלקות קטנות עם משטח צלקת מצומצם. קביעת הזוויגי נעשתה בזמן הפריחה בעזרת זכוכית מגדלת. מידע זה הושלם על-ידי בדיקה של פרחים משומרים בכוהל במעבדה בסטריאוסקופ.

### אנליזה סטטיסטית

ההבדלים בין ממוצעי הפרמטרים נותחו בעזרת מבחן Duncan Multiple Range (פרוצדורת GLM) בתוכנת SAS. נתונים באחוזים עברו טרנספורמציה arcsine.

### תוצאות

#### דגם פנולוגי כללי

באיור 2 אפשר לראות את הדגם הכללי של האירועים הפנולוגיים המתרחשים בבר-זית בינוני ברמת האוכלוסייה. האביב (מרס-אפריל) הוא עונת הפעילות העיקרית. הפריחה מגיעה לשיא במרס, עוד לפני הצימוח הווגטיבי, המגיע לשיא רק באפריל. יש חפיפה חלקית בין תקופות הפריחה והצימוח הווגטיבי. אפשר למצוא פירות בשלים בין סוף ספטמבר לינואר.

## צימוח וגטטיבי ומדידות עלים

עיתוי

באביב מתפתחים ענפים באורך 2-8 ס"מ מניצנים קודקודיים וצידיים הנמצאים על ענפים משנים קודמות. בכל ענף יש 3-7 זוגות של עלים נגדיים. צימוח וגטטיבי התרחש באופן קבוע בכל שנה בכל השיחים שנבדקו, וענפים רבים לבלבו בכל פרט, בכל העונות ובכל החלקות. ברמת האוכלוסייה, הצימוח הווגטטיבי עשוי להימשך במשך חודשיים, אך הצימוח העיקרי מתרחש במשך תקופת שיא קצרה של 2-4 שבועות. ברמת הפרט, תקופת הצימוח בדרך כלל אינה אורכת יותר מעשרה ימים. עיתוי תקופת השיא ברמת האוכלוסייה השתנה קצת (טווח של ארבעה שבועות) במשך שנות המחקר (איור 1). בשנת 1995, הופיע הצימוח הווגטטיבי 3-4 שבועות מוקדם יותר בהשוואה לשנים אחרות, ואילו בשנת 1997 הוא הופיע מאוחר קצת יותר. בנוסף לצימוח הווגטטיבי העיקרי באביב, ישנה תקופה נוספת של צימוח וגטטיבי שנצפתה בנובמבר ובדצמבר (איור 2). צימוח זה בחורף המוקדם היה לא סדיר ובעל עוצמה פחותה בהרבה. צימוח וגטטיבי בחורף המוקדם התרחש ב-25% מהשיחים בשנת 1994, ורק ב-9% מהשיחים בשנת 1966.

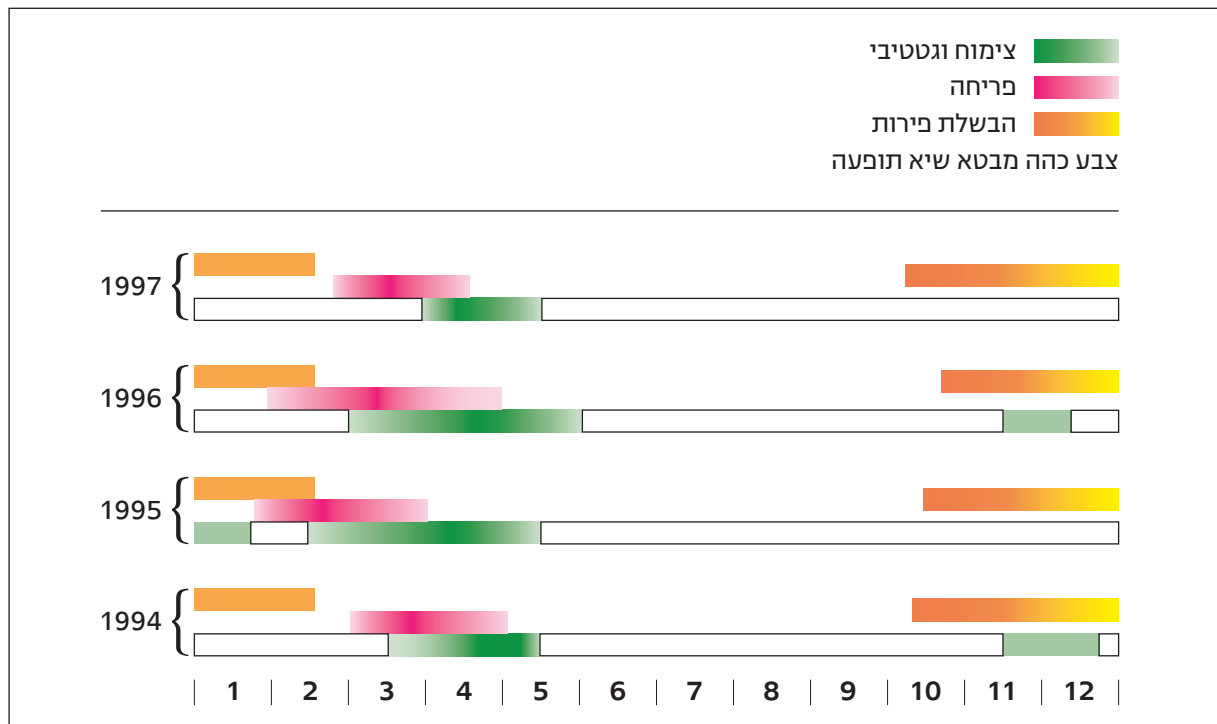
## אורך השרביטים

טיפול ממשק עודדו גדילה של שרביטים שהתרחשה לאחר צימוח של ענפים רגילים בזמן הצימוח הווגטטיבי המוגבר באביב (תמונה 1). ענפים אלו המשיכו לגדול ופיתחו עלים נוספים. תהליך זה התרחש במשך 3-4 שבועות מעבר לתקופת הגדילה האביבית הרגילה והסתיים לכל המאוחר באמצע מאי. שרביטים אלו היו לרוב באורך 15-40 ס"מ. הם הופיעו בכל החלקים של חופת השיח וצמחו גם מחלקים מעוצים בבסיסו. שרביטים הופיעו בצמחים בכל החלקות, אך הם היו נפוצים במיוחד בחלקה שעברה טיפול של הסרת צמחים + רעייה. תגובה חזקה נרשמה גם בטיפולים של רעייה והסרת שיחים. אחוז השיחים בעלי שרביטים היה נמוך מאוד בחלקה הטבעית ובחלקת הבקרה (טבלה 2).

## משקל עלה, שטח עלה והיחס ביניהם

משקל עלה ממוצע, שטח עלה ממוצע והיחס ביניהם היו נמוכים באופן משמעותי בטיפול שכלל הסרת שיחים + רעייה (טבלה 3). זה מצביע על מבנה עלה קשיח פחות. נטייה לעלים קשיחים פחות נמצאה גם בטיפול הרעייה, אך היא לא הייתה מובהקת.

**איור 2.** עיתוי הצימוח הווגטטיבי, פריחה והבשלת הפירות של בר-זית בינוני (צבע כהה יותר מבטא את אינטנסיביות הפעילות הפנולוגית; צבע כהה מבטא את שיא הפעילות המסוימת)



## טבלה 2. השפעת טיפולי ממשק על הצמיחה השנתית של שרביטים

טבעי	ביקורת	הסרת שיחים	רעייה	הסרת שיחים + רעייה	ממוצע כללי
7.5 cd	5.6 d	31.3 b	25.6 bc	73.8 a	28.9

הערכים הם אחוז ממוצע של צמחים שפיתחו שרביטים בשנים 1994-1997. ממוצעים המסומנים באותה אות אינם שונים באופן מובהק.

## טבלה 3. השפעת טיפולי ממשק על משקל עלים יבש, על שטח עלה ועל היחס משקל יבש/שטח עלה

טיפול	משקל יבש (גר')	שטח (ס"מ <sup>2</sup> )	משקל יבש/שטח עלה
טבעי (n=39)	0.036±0.021 a	1.680±0.086 a	0.0212±0.008 a
ביקורת (n=40)	0.030±0.012 a	1.522±0.535 ab	0.0194±0.003 a
הסרת שיחים (n=39)	0.031±0.017 a	1.477±0.610 ab	0.0203±0.004 a
רעייה (n=39)	0.029±0.008 ab	1.524±0.392 ab	0.0189±0.003 ab
הסרת שיחים + רעייה (n=40)	0.023±0.011 b	1.261±0.410 b	0.0173±0.004 b

שטח עלה מתייחס רק לצד אחד || ממוצעים המסומנים באותה אות אינם שונים באופן מובהק.

## שרידות עלים

עקומות שרידות של קוהורטים של עלים מהצימוח הווגטיבי של השנים 1994 ו-1995 מוצגות באיור 2. רוב העלים שרדו על הענפים במשך השנה הראשונה לאחר פרץ הלבוב האביבי. לאחר שנה, בין החודשים מאי ליוני, כאשר היו העלים בני 13-15 חודשים, התרחשה נשירה משמעותית. עם זאת, כ-20% מיבול העלים של שנת 1994 ו-40% מהיבול של שנת 1995 עדיין נשארו על הצמח באוגוסט, 15 חודשים לאחר תחילת הגדילה.

## טבלה 4. שיעורי פריחה והנבת פירות ברמת האוכלוסייה (1994-1997)

שנה	פריחה (%)	הנבת פירות (%)
1994	43.0 b	19.8 ab
1995	59.5 b	9.5 b
1996	81.5 a	31.5 a
1997	47.2 b	20.0 ab
ממוצע	57.8	20.2

האחוזים מתייחסים לסך האוכלוסייה הנחקרת בכל טיפולי הממשק (N=200) ממוצעים המסומנים באותה אות אינם שונים באופן מובהק.

## פנולוגיית רבייה

### פריחה

הפריחה מסודרים על אשכול מסתעף ומתפתחים מניצני רבייה הממוקמים על ענפים מצימוח השנה הקודמת. ברמת האוכלוסייה, שיעור הפריחה הממוצע לכל החלקות במשך שנות המחקר היה 58% (טבלה 4). פרטים רבים לא פרחו בשנים מסוימות, וכ-20% מהפרטים לא פרחו כלל במשך תקופת המחקר. שיעור פריחה גבוה באופן משמעותי נרשם בשנת 1996. תדירות הפריחה, שיעורה ועוצמתה היו גבוהים באופן משמעותי בשיחים "זכריים" (טבלה 5). ברמת האוכלוסייה, תקופת הפריחה כולה ארכה חודשיים, אך רוב הפריחה התרחשה במשך 3-4 שבועות במרס. ברמת הפרט, משך הפריחה הוא בדרך כלל 2-3 שבועות. טווח התנודות השנתיות בעיתוי פריחה דומה לזה של הצימוח הווגטיבי (איור 1). בשנת 1995 התרחשה הפריחה בפברואר, שלושה שבועות מוקדם יותר מאשר בשנים האחרות.

### חנטת פירות

חנטת פירות מתרחשת בהדרגה בפרטים הרמפרודיטים (בעלי הצלקת הגדולה), לאחר הפריחה, בשלהי האביב ובקיץ. פירות כחולים כהים בשלים ועסיסיים מצויים על השיחים בין אוקטובר לינואר (איור 2). במשך תקופה זו, הפירות מוסרים בהדרגה על-ידי ציפורים או נופלים מעצמם. ברמת האוכלוסייה, היה

**טבלה 5. תדירות ועוצמה של פריחה וחנטת פירות בצמחים דו-זוויגיים ו"זכריים" (ממוצע הקטגוריות)**

זוויג	תדירות פריחה	עוצמת פריחה	תדירות חנטת פירות	עוצמת חנטת פירות
דו-זוויגי	3.15 b	1.29 b	1.84	0.60
"זכרי"	3.77 a	1.83 a	0	0

דו-זוויגי - פרטים בעלי צלקת גדולה בפרח. || "זכרי" - פרטים בעלי צלקת קטנה בפרח. || הערכים הם ממוצעים של חמש שנות תצפית, והם מתייחסים לפרטים שפרחו לפחות פעם אחת במשך תקופת המחקר ושסוג הזוויג נקבע בוודאות. || ממוצעים המסומנים באותה אות אינם שונים באופן מובהק.

**טבלה 6. השפעת טיפולי ממשק על התדירות, השיעור והעוצמה של פריחה וחנטת פירות**

טיפול ממשק	פריחה			חנטת פירות		
	עוצמה	שיעור	תדירות	עוצמה	שיעור	תדירות
טבעי	1.33 b	51.3 bc	2.68 b	0.26 ab	16.3 b	0.80 bc
ביקורת	0.91 c	51.9 bc	2.43 bc	0.26 ab	18.1 ab	0.70 c
הסרת שיחים	1.61 a	75.0 a	3.53 a	0.40 a	33.8 a	1.28 a
רעייה	0.88 c	39.6 c	2.00 c	0.13 b	8.9 b	0.40 c
הסרת שיחים + רעייה	1.56 ab	71.3 ab	3.50 a	0.36 a	24.1 ab	1.13 ab

תדירות: מס' אירועי פריחה / חנטת פירות לפרט בין השנים 1994-1998. סולם הדרגות: 0-5. || שיעור: % פריחה / חנטת פירות בעבור כל אוכלוסייה. ממוצעי טיפולים לשנים 1994-1997. || עוצמה: כמות פריחה נאמדת / חנטת פירות לפרט בסולם של 1-3. ממוצעים לשנים 1995-1998. || ממוצעים המסומנים באותה אות אינם שונים באופן מובהק.

**דיון**

לעיתוי של אירועים פנולוגיים בבר-זית בינוני (צימוח וגטטיבי ופריחה באביב והבשלת פירות בסתיו) יש דגם עקבי עם מעט תנודות בין השנים. תהליך זה מתאים לדיווחים קודמים על הפנולוגיה של עצים ושיחים ים-תיכוניים סקלרופיליים ירוקי-עד (Miller 1983, Mooney and Kummerow 1981, Orshan 1989, Perevolotsky and Haimov 1992). דגם זה משקף התאמה ארוכת-טווח למשטר של אקלים ים-תיכוני. הפעילות הפנולוגית הקצרה והאינטנסיבית באביב קשורה בדרך כלל למערכות שורשים עמוקות (Castro-Diez and Montserrat-Marti 1998). אפשר להסביר את התנודות הקלות בין השנים בזמינות המשתנה של לחות הקרקע: כאשר יורד גשם בתחילת החורף, הצימוח הווגטטיבי האביבי והפריחה מתרחשים מוקדם יותר ומשקפים פלסטיות פנוטיפית קצרת-טווח. כמויות גשם מצטברות גדולות היורדות עד דצמבר גורמות לצימוח וגטטיבי מזדמן בחורף. בקיץ ובסתיו לא נרשם כל צימוח וגטטיבי, בין אם ספונטני כמתואר על-ידי רבינוביץ-וין (1986) ובין אם כתגובה להפרעות מלאכותיות (Giovannini et al. 1992). התדירות, השיעור והעוצמה של האירועים הרבייתיים בבר-

האחוז הממוצע של שיחים הנושאים פירות בשלים נמוך מאוד - כ-20% (טבלה 4). מכאן שבמהלך תקופה של חמש שנים, לא הופיעו כלל פירות בשלים על רוב השיחים הדו-זוויגיים. תדירות חנטת הפירות ועוצמת החנטה הממוצעת בשיחים בודדים במשך תקופת התצפיות היו גם הן נמוכות מאוד (טבלה 5).

**השפעה של טיפולי ממשק על פריחה ועל יבול פירות**

העיתוי וההמשך של הפריחה לא הושפעו מטיפולי הממשק. עם זאת, תדירות הפריחה של שיחים בודדים, אחוז הצמחים הפורחים באוכלוסייה ועוצמת הפריחה האינדיבידואלית היו גבוהים באופן משמעותי בטיפולים שבהם הוסרו שיחים ובטיפול הסרה + רעייה (טבלה 6). הערכים של טיפול הרעייה היו נמוכים במיוחד, אף יותר מאלו של החלקה הטבעית ושל חלקת הביקורת. ערכי שיעור החנטה באוכלוסייה ותדירות החנטה ועוצמת יבול הפירות ברמת השיח הבודד היו נמוכים מאוד בכל הטיפולים בהשוואה לערכי הפריחה. הכמות הגדולה ביותר של פירות בשלים נמצאה בחלקה של הסרת שיחים. תדירות החנטה ועוצמתה היו גבוהות באופן מובהק בטיפולים של הסרת שיחים ושל הסרה + רעייה. כל הערכים בטיפולי הרעייה היו נמוכים מאוד (טבלה 6).

הפרט וברמת האוכלוסייה נובעים לא רק משיעורי הפריחה הנמוכים והווריאביליים של הצמחים הדו-זוויגיים הפורחים, אלא גם מאילוצי האבקה והפריה, מכשל בהתפתחות של פירות ומתקפות חרקים (Herrera et al. 1994, Prophetou-Athanasiadou 1996). השחלות של בר-זית בינוני מותקפות על-ידי יתוץ מעפיץ, *(Probrugmanniella phillyreae Cecidomyiidae)*, ונוצרים עפצים במקום פירות נורמליים (פולק ושוורץ-צחור 2003). ייצור עפצי שחלות נצפה גם במין אחר של בר-זית (*Phillyrea angustifolia*) (Traveset 1994). אנו מניחים שביצועים רבייתיים נמוכים ולא סדירים יכולים להיות מוסברים, לפחות חלקית, כסלקציה נגד נזקי חרקים. זמינות נמוכה של משאבים (פרחים ופירות כמקור מזון) בזמן ובמרחב עשויה לשמור על אוכלוסיות חרקים מצומצמות ולהפחית פגיעה פוטנציאלית בפרטים רבים של בר-זית.

התערבויות ממשק אינטנסיביות מסיטות חלק מהצימוח הווגטיבי של בר-זית לייצור אגרסיבי של שרביטים. גידול ספונטאני של שרביטים ללא הפרעה מלאכותית היה זניח. תגובה זו משקפת פלסטיות פנוטיפית קצרת-טווח, שאפשר להסבירה כצמיחת פיזיו בתנאים של רעייה ודילול (Perevolotsky & Haimov 1992). בתנאים של הפרעה מוגברת, לוותה יצירת השרביטים בהופעה של עלים קטנים וסקלרופיליים פחות, לפחות בשלבים המוקדמים של התפתחות העלה. מגמה זו דווחה גם ב-*P. angustifolia* (Pannell and Ojeda 2000). נראה שהקשר בין הפרעה לביצועים רבייתיים מורכב יחסית ועשוי לכלול גם גורמים אחרים. דרוש מחקר נוסף לבירור שאלה זו.

### סיכום

דגם העיתוי הפנולוגי הבסיסי של בר-זית בינוני מייצג התאמה ארוכת-טווח לאקלים היס-תיכוני, בעיקר למשטר הגשמים ולדינמיקה של לחות הקרקע. התנדודות הקלות של העיתוי בין השנים משקפות תגובה פנוטיפית לזמינות מים בזמן נתון. אי-סדירות, ביצועים נמוכים והימנעות חלקית מפריחה ומייצור פרי מרמזים על התאמה ארוכת-טווח לכוחות סלקטיביים אחרים, כנראה אילוצים של ביולוגיית פריחה, הפצה ופגיעות חרקים. טיפולי ממשק מכוונים משנים מרכיבים פנו-מורפולוגיים (למשל, גורמים להופעה של צימוח שרביטים אגרסיבי ולהגברת ייצור הפירות) באופן שעשוי לתרום להצלחות המין בתהליכים הדינמיים המתרחשים בחברה לאחר הפרעה. יש בכך עידוד להתאוששות מהירה ולמתן הזדמנויות משופרות לכיסוי ווגטיבי מחודש של שטחים שהתפנו או להתנחלות במחשופים. יש להביא בחשבון השפעות קצרות-טווח אלו ברמת האוכלוסייה והפרט של מין אחד בעת יישום של טיפולי ממשק.



צילום: אייל ברטוב

זית בינוני היו שונים באופן משמעותי מאלו של האירועים הווגטיביים. צימוח ווגטיבי אביבי נצפה כל שנה בכל הצמחים באורח סדיר והיה אינטנסיבי ביותר, ואילו הפריחה וחנטת הפירות התרחשו בשיעורים נמוכים והראו שונות רבה בין השנים, ברמת האוכלוסייה וברמת הפרט. פרטים רבים הראו דגם לא סדיר של פריחה והנבת פירות. דגם זה אינו ייחודי לבר-זית ברמת הנדיב והוא נצפה גם באוכלוסיות אחרות של בר-זית בינוני בישראל (פולק ושוורץ-צחור 2003). גם בספרד נצפה בבר-זית בינוני דגם לא סדיר של הנבת פירות (Herrera 1998). התדירות הנמוכה והשיעור הנמוך של הנבת הפירות, מיעוט הפריחה והשונות הרבה בפריחה וביכול הפירות המתוארים בבר-זית בינוני הם יוצאי דופן בהשוואה לשיחים סקלרופיליים ירוקי-עד אחרים.

ההבדלים בשיעורי הפריחה, בתדירותה ובעוצמתה בין פרטים דו-זוויגיים ל"זכריים", מרמזים על המרת משאבים trade-off (Crawley 1997, Silvertown and Lovett-Doust 1993). לפרטים "זכריים" שאינם מייצרים פירות נותרים יותר משאבים פנימיים שאפשר להקצותם לפריחה המייצרת אבקה, ואילו פרטים דו-זוויגיים מייצרי פירות חייבים להקצות משאבים לייצור הפרי, ככל הנראה על חשבון ההקצאה למדדי הפריחה. חיזוק לרעיון זה ניתן גם בממצאים לגבי בר-זית צר-עלים *P. angustifolia* (Pannell and Ojeda 2000).

התדירות, השיעור והעוצמה הנמוכים של חנטת הפירות ברמת

Orshan, G. 1989. *Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Dordrecht: Kluwer Academic publishers.

Papathodorou, E.M., Pantis, J.D. and Stamou, G.P. 1998. The effect of grazing on phenology and biomass allocation in *Quercus coccifera* (L.). *Acta Oecologica* 19: 339-347.

Pannel, J.R and Ojeda, F. 2000. Patterns of flowering and sex-ratio variation in the Mediterranean shrub *Phillyrea angustifolia* (Oleaceae): Implications for the maintenance of males with hermaphrodites. *Ecology letters* 3: 495-502.

Pereira, J.S., Beyschlag, G. Lange, O.L., Beyschlag, W. and Tenhunen, J.D. 1987. Comparative phenology of four mediterranean shrub species growing in Portugal. Plant Response to Stress: Functional Analogies in Mediterranean Ecosystems 15:503-513.

Perevolotsky, A. and Haimov, Y. 1992. The effect of thinning and goat browsing on the structure and development of Mediterranean woodland in Israel. *For. Ecol. Manage.* 49: 61-74.

Perevolotsky, A., Etinger, E., Schwartz-Tsachor, R. and Yonatan, R. 2003. Management of fuel breaks in the Israeli Mediterranean ecosystem: the case of Ramat Hanadiv Park. *J. of Mediterranean Ecology* 3: 13-22.

Pollak, G., Schwartz-Tsachor, R. and Perevolotsky, A. 2001. The timing and the intensity of the phenological events in *Phillyrea latifolia* under Mediterranean climate conditions and disturbance regime. *Ecology and Environment* 6: 156-169 (in Hebrew with an English summary).

Pons, A. 1981. The history of the Mediterranean shrublands. In: Di Castri, F., Goodall, D.W. and Specht, R.L. (eds.) *Ecosystems of the World* vol 11. *Mediterranean-type shrublands*. Amsterdam: Elsevier pp. 131-138.

Prophetou-Athanasiadou, D. 1996. Egg distribution patterns of olive Psyllid *Euphyllura phillyreae* (Homoptera: Aphalaridae) on *Phillyrea latifolia* and *Olea europaea* in northern Greece. *Environmental Entomology* 25: 1297-1303.

Rabinovitch-Vin, 1986. *Parent Rock, Soil and Climate in the Galilee*. Tel Aviv: Nature Reserves Authority and Kibbutz Hameuchad Publishing House. (in Hebrew).

Raven, P.H. 1973. The evolution of Mediterranean floras. In: Di Castri, F. and Mooney, H.A. (eds.), *Mediterranean-type ecosystems*. Ecological studies 7. Berlin: Springer-Verlag, pp. 213-224.

Silvertown, J.W. and Lovett Doust, J. 1993. *Introduction to plant population biology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 210 pp.

Traveset, A. 1994. Reproductive biology of *Phillyrea angustifolia* L. (Oleaceae) and effect of galling-insects on its reproductive output. *Botanical Journal of the Linnean Society* 114: 153-166.

Walter, H. 1985. *Vegetation of the earth and ecological systems of the biogeosphere*. Berlin: Springer-Verlag, pp 117-127.

Zohary, M. 1973. *Geobotanical foundations of the Middle East*. Vol. 1,2. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag.

## תודות

המחברים מודים לגב' חגית ברעם מהמחלקה לגידולי שדה ומשאבי טבע במנהל המחקר החקלאי שבמרכז וולקני על הניתוח הסטטיסטי, ולגב' אורלי גולן מסמינר הקיבוצים, המכללה לחינוך, טכנולוגיה ולאמנויות על הכנת האירורים.

פולק, ג. ושוורץ-צחור, ר. 2003. הביולוגיה והאקולוגיה של בר-זית בינוני - סקירת ספרות וסיכום מחקרים ברמת הנדיב. החברה להגנת הטבע ויד הנדיב. 59 ע'.

רבינוביץ'-ויז, א. 1986. סלע-קרקע-צומח בגליל. הקיבוץ המאוחד ורשות שמורות הטבע. 254 ע'.

שוורץ-צחור, ר. ופולק, ג. 2003. יתושים מעפיצים ומיניות נדירה בבר זית בינוני - מה הקשר? טבע הדברים 95: 104-113.

Aronne, G. and Wilcock, C.C. 1994. Reproductive characteristics and breeding system of shrubs of the Mediterranean region. *Functional Ecology* 8: 69-76.

Axelrod, D.J. 1973. History of the Mediterranean ecosystems in California. In: di Castri, F. and Mooney, H.A., (eds.) *Mediterranean Type Ecosystems*. Ecological Studies 7, Berlin: Springer-Verlag, pp. 225-277.

Browitz, K. 1984. *Chorology of Trees and Shrubs in South-West Asia and Adjacent Regions*. Warszawa-Poznan: Polish Scientific publishers.

Castro-Diez, P. and Monserrat-Marti, G. 1998. Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanerophytes from *Quercus ilex* communities of NE-Spain. *Plant Ecol.* 139: 103-115.

Cohen, O. 1987. Vegetation survey at Ramat Hanadiv. (Ms. in Hebrew)

Crawley, M.J. 1997. Life History and Environment. In: Crawley, M.J., editor. *Plant Ecology*. 2nd edition. Oxford: Blackwell Science. 73-131 pp..

de-Lillis, M. and Fontanella, A. 1992. Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. *Vegetatio* 99-100: 83-96.

Feinbrun-Dothan, N. 1978. *Flora Palaestina* III. Jerusalem: The Israel Academy of Science and Humanities.

Giovannini, G., Perulli, D., Piussi, P. and Salbitano, F. 1992. Ecology of vegetative regeneration after coppicing in macchia stands in central Italy. *Vegetatio* 99-100: 331-343.

Herrera, C.M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: A 12-year study. *Ecological Monographs* 68: 511-538.

Herrera, C.M., Jordano, P., Lopez-Soria, L., Amat, J.A. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: Bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 312-344.

Herrera, C.M., Jordano, P., Guitian, J. and Traveset, A. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist* 152: 576-594.

Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*, 3rd Edition. Heidelberg: Springer.

Le Roux, A., Kyriacou, X.L. and Orshan, G. 1984. The phenomorphology of selected plants in Mediterranean-type ecosystems of South Africa. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 131: 441-450.

Margaris, N.S. 1981. Adaptive strategies in plant dominating Mediterranean type ecosystems. In: Di Castri, F., Goodall D.W. and Specht, R.L. (eds.). *Mediterranean-type shrublands*. Ecosystems of the world vol 11. Amsterdam: Elsevier, pp. 303-307.

Miller, P.C. 1983. Canopy structure of Mediterranean-type shrubs in relation to heat and moisture. In: Kruger, F. J., Mitchell, D. T. and Jarvis, J.U.M (eds.) *Mediterranean-type Ecosystems - The Role of Nutrients*. Berlin, Springer. Ecological studies 43: pp.133-166.

Mooney, H.A. and Kummerow, J. 1981. Phenological development of plants in mediterranean-climate regions In: Di Castri, F., Goodall D.W. and Specht, R.L. (eds.). *Mediterranean-type shrublands*. Ecosystems of the world vol 11. Amsterdam: Elsevier, pp. 303-307.