

# הביולוגיה והאקולוגיה של בר-זית בינוני

## *Phillyrea latifolia* L.

סקירת ספרות וסיכום תצפיות ברמת הנדיב

גדי פולק ורחלי שוורץ-צחור

### 1. מבוא

**בר-זית בינוני** הוא שיח גבוה או עץ נמוך (תמונה 1) הנפוץ מאד בחורשים היס-תיכוניים בארצנו. במקומות אחדים, כמו בשפלת יהודה באיזור עדולם-נחושה ובאזורי כרם מהר"ל ורמת הנדיב שבדרום הכרמל, הוא שכיח במיוחד. כאחד המינים המעוצים השכיחים ביותר בנופי הצומח היס-תיכוניים בארץ, **בר-זית בינוני** תואר ונסקר במרבית הפרסומים העוסקים בצומח ובצמחייה של ישראל. ואולם, בניגוד למיני המפתח של הצמחייה היס-תיכונית בארץ, דוגמת מיני **האלון**, מיני **האלה**, **אורן ירושלים** ו**חרוב מצוי** – שהידע עליהם הוא רב והתיעוד הספרותי עליהם הוא עשיר, על הביולוגיה והאקולוגיה של **בר-זית בינוני** המידע מצומצם יותר והחומר בכתב, במיוחד בעברית, לוקה בחסר.

חסר זה הוא שהניע את עריכתם של כמה מחקרי שדה בביולוגיה ובאקולוגיה של **בר-זית בינוני** בשנים האחרונות, בתוך המסגרת המחקרית של פרויקט רמת הנדיב של החברה להגנת הטבע וקרן יד הנדיב. במקביל לכך, התעשרה גם הספרות המדעית הבינלאומית בשנים אלה במספר ניכר של מאמרים המסכמים מחקרים חדשים במין זה בארצות אגן היס תיכון. חוברת זו באה להשלים חסרים בידע אודות **בר-זית בינוני** ולהציג בפני הקורא סקירה כוללת על יסוד הידע מהספרות המקומית והבינלאומית, יחד עם ממצאים מקוריים מתוך הידע שנצבר במחקרי השדה של השנים האחרונות ברמת הנדיב. אנו מאמינים שבכך תתרחב ותעמיק גם ההבנה הכוללת של האקולוגיה של המינים ירוקי העד הסקלרופיליים בצמחייה היס-תיכונית.

### 2. השם

מקור השם של הסוג בעברית הוא קירבתו לסוג **זית** והשתייכותו למשפחת הזיתיים (שמידע ודרום, 1992). השם המדעי של המין הוא *Phillyrea latifolia* שפירושו "רחב עלים". תואר המין בעברית "בינוני" הוא תרגום השם המדעי *media*, שבו כונה מין זה בעבר. כיום נחשב *P. media* למין קרוב, אך נפרד אם כי יש הכוללים את שני המינים הללו במין משותף.

### 3. תיאור הצמח

במקורות מהארץ **בר-זית בינוני** מתואר כשיח או עץ נמוך ירוק-עד, בעל עלים גלדניים (סקלרופיליים) נגדיים (דנין ופינברון, 1991; ויזל, פולק וכהן, 1978; ויזל ואלון, 1970). לפי שמידע ודרום (1992), הצמח דומה בצורתו **לאלון מצוי**, מסועף מהבסיס וגובהו לרוב 2-4 מ'. הצמח סבוך ונוטה להיות מעט קוצני. העלים קטנים, דמויי ביצה ומחודדים בראשם (תמונה 2). אורכם 2-3 ס"מ ושפתם משוננת. לפי Browitz (1984), על יסוד נתונים מכלל אגן הים התיכון, גובה הצמח לרוב 3-5 מ', אך במקרים קיצוניים יכול להגיע גם לגובה 10-15 מ' ולקוטר גזע של 15-20 ס"מ. בצורת העלים ובתכונות מורפולוגיות נוספות של הצמח, קיימת שונות רבה בין הפרטים בכל האוכלוסיות שנצפו ונחקרו: לפי זהרוני (1968), **בר-זית בינוני** מגלה נטייה לפולימורפיות. גם גטריידה ופרבולוצקי (1991), על פי תצפיות על פרטים ברמת הנדיב, מוסרים על שונות רבה במדדים מורפולוגיים, כמו צבע העלים, כמות הפרי, אופי כסות השעם ונוכחות גזע מרכזי. בעקבות זאת הם מציעים לאפיין וריאנטים שונים באוכלוסייה של רמת הנדיב. דיווח על השונות הרבה במדדים המורפולוגיים מגיע גם מארצות נוספות: לפי Browitz (1984), ישנה שונות רבה בגודל העלים, בצורה ובשינון. כפי שנדמה, ההבדלים הללו מותנים מצד אחד בתנאי הסביבה (אור שמש או צל, קרקע יבשה או לחה) ומצד שני בגיל הפרטים והענפים (עלי נעורים – יובנליים, או עלים בוגרים).  
דוגמאות לשונות בצורת העלים – בתמונה 3.

הפרחים דו-מיניים\* ומאורגנים בתפרחות קטנות דמויות מכבד המתפתחות על ענפונים מעוצים מהשנה הקודמת (תמונה 4). גובה הפרח כ- 4 מ"מ; הכותרת גלגלית וקוטרה כ- 3 מ"מ; 4 אונות הגביע משולשות וצבען וירקרק-צהבהב; 4 עלי הכותרת לבנבנים - צהבהבים וצינור הכותרת בולט מהגביע; בפרח 2 אבקנים בעלי זירים קצרים; העלי בעל שחלה עגלגלה-סגלגלה עם 2 ביציות, עמוד העלי קצר והצלקת דו אונתית (תמונה 5)\*\*.

הפרי עסיסי בהבשלתו, צורתו כדורית וצבעו כחול-כהה-שחור (תמונה 6). על פי נתונים מכלל איזור התפוצה, קוטר הפירות הוא 7-10 מ"מ אך בישראל הפירות קטנים יותר, לרוב 4-5 מ"מ. (פינברון-דותן, 1978; Schonfelder and Schonfelder, 1990 ותצפיות שלנו).

\* ראו דיון מפורט בשאלת טיפוסי הזוויג בפרק הביולוגיה של הפריחה והרבייה  
\*\* ראו על טיפוסי צלקת בפרק הביולוגיה של הפריחה ורבייה

#### 4. מעמד טקסונומי - משפחה, סוג ומינים קרובים

**בר-זית בינוני** שייך לבת-משפחת הזית (*Oleoidae*) במשפחת הזיתיים *Oleaceae*. סוגים נוספים מהמוכרים בארץ בבת משפחה זו הם: **זית** (*Olea*), **מילה** (*Fraxinus*), **ליילך** (*Syringa*) ו**ליגוסטריום** (*Ligustrum*) (Heywood, 1978; Taylor, 1945). במחקר סיסטמטי מודרני, על יסוד ניתוח של DNA כלורופלאסטי, בוטל המעמד של בת משפחת *Oleoidae* והיא נחשבת כשבת *Oleaceae*, והסוג **בר-זית בינוני** נמנה על תת השבט *Oleinae*, יחד עם סוגים כמו *Osmanthus*, *Picconia*, *Nestegis* ו-*Notelaea* (Wallander and Albert, 2000). בסוג **בר-זית בינוני** עצמו 4 מינים (Mabberley, 1987). 3 מינים מגלים סימני קירבה רבים ואילו הרביעי, ייתכן ונמנה על סוג אחר:

1. **בר-זית צר-עלים** *Phillyrea angustifolia*: לרוב זהו שיח נמוך יותר המגיע עד לגובה 2.5 מ' ועליו צרים ואזמלניים. תפוצתו היא מיוגוסלביה למערב הים התיכון (Polunin, 1976).

2. **בר-זית בינוני** *Phillyrea latifolia* – המין הנסקר בחוברת זו.

3. המין *Phillyrea media* (זה גם היה שמו המדעי הקודם של **בר-זית בינוני** בארץ וממנו נגזר גם השם "בינוני") דומה מאד ל**בר-זית בינוני** ועליו משוננים בצורה יותר עדינה והקצה שלהם יותר קהה. בקצה הפרי יש חוד קטן, בעוד שב**בר-זית בינוני** (*P. Latifolia*) החוד חסר ובמקום זה יש אפילו שקע קטן (Polunin and Huxley, 1972). לפי מקורות שונים אין הבדל של ממש בין שני המינים (Schonfelder and Schonfelder, 1990) ויש הכוללים אותו כזן (*var.*) בתוך *P. latifolia* (Sfikas, 1978), בכל זאת מבדיל ביוון בין 2 המינים ומציין ש- *P. latifolia* מגיע בגובהו עד ל 8 מ', נפוץ בחורשים ברום נמוך ובינוני והפרי עם שקע קטן בקצהו. לעומתו, *P. media* מגיע בגובהו רק עד ל-5 מ', הפרי ללא שקע והצמח גדל כמעט בכל מקום ביוון.

המין הרביעי שנוכר בספרות הוא *Phillyrea decora*. זהו שיח ירוק-עד הגדל בר בקוקוז, אך משמש גם כצמח נוי בארצות אירופה. עליו גדולים ומוארכים ופרחיו לבנים וריחניים. כיום מקובל לשייך אותו לסוג אחר באותה בת משפחה תחת השם *Osmanthus decorus* (ראו לעיל – הסוג *Osmanthus* קרוב לבר זית).

לפי Taylor (1945), מספר הכרומוזומים בבר זית  $2n=46$  והוא קבוע בכל המינים בסוג. המין שנבדק: *P. decora*.

## 5. מוצא ואבולוציה

הממצא המאובן הקדום ביותר של **בר-זית בינוני** הוא מהמיוקן העליון בהונגריה. ממצאים נוספים מהפליוקן ניתנים לזיהוי ברמת הסוג בלבד. מהפלייסטוקן, בין תקופות הריס והוורס, יש ממצאים מדרום צרפת. הסוג **בר-זית בינוני** הוא בין השיחים הדומיננטיים בספקטרום של מרבצי הכבול מתחילת הוורס בסרדיניה וכן במרבצי פחם מהקרחון המוקדם בצרפת. באנליזה של גרגרי אבקה מהתקופה הפוסטגלאציאלית יש לרוב קביעה ברמת הסוג בלבד. מוצאים גרגרי אבקה של **בר-זית בינוני** בכל התקופות, אך אחוזים גבוהים במיוחד מצויים בתקופה שמרכזה באלף השביעי לפני זמננו. מ-4000 השנים האחרונות יש ממצאים בדרום מערב תורכיה. מתקופות היסטוריות מאוחרות יותר נמצאו גרגרי אבקה בהרי האטלס הגבוהים ומהאלף האחרון באזור א-ריף במרוקו (Pons, 1981).

## 6. תפוצה, פיטוגיאוגרפיה וחברות צומח

### 6.1 תפוצה עולמית

התפוצה הגיאוגרפית של **בר-זית בינוני** היא באגן הים התיכון, בדרך כלל באזורים הנמוכים של תפוצת החורש הים-תיכוני (איור 1). במזרח אגן הים התיכון תפוצתו כוללת את חופי ים השיש, האיים האגאיים, יוון, קפריסין, סוריה ולבנון ובארץ ישראל גבול התפוצה הדרומי הם הרי יהודה. באפריקה הוא מצוי גם בצפון מזרח קירנאיקה (פינברון ודנין, 1991; שמידע ודרום, 1992; Polunin, 1976; Schonfelder and Schonfelder, 1984). לפי Browitz (1984), התפוצה היא כלל ים-תיכונית ומגיעה במערב עד האיים הקנריים והאי מדאירה שבאוקיינוס האטלנטי. כלפי צפון מגיעה התפוצה בבלקן לדלמטיה ולאיסטריה. בחצי האי הבלקני הוא מופיע גם בתרקה ותפוצתו ממשיכה לעמק Struma במזרח הרי רודופה וסטרנדשה שבבולגריה. באנטוליה הוא מצוי בכל חופי הים, כולל בחופי צפון אנטוליה של הים השחור עד טרבזון במזרח. Zohary (1973) מונה את **בר-זית בינוני** בתוך היסוד הפלוריסטי הים-תיכוני, כבעל תפוצה כלל ים-תיכונית יחד עם **זית, חרוב, אורן ירושלים, ער אציל, עצבונית החורש, אלת המסטיק ואשחר רחב עלים**. הסוג **בר-זית** נמנה על היסוד הים-תיכוני האמיתי eu mediterranean. בצפון מזרח אנטוליה, הוא מופיע בצורה מקוטעת גם בתוך טיפוסי צמחיה הנמנים על יסודות פלוריסטיים אחרים ולאזו דווקא ים-תיכוניים. גם בחופי הים השחור של תורכיה ובתרקה מוצאים חורשים פזורים ובהם גם **בר-זית בינוני**, בבתי גידול יבשים, חוליים ובמחשופי סלע – כנראה חדירות, בתוך יערות של **אשור**, בלב איזור פיטוגיאוגרפי צפוני יותר. Zohary (1973), מציין אותו כמרכיב בסדרת החורש *Quercetea calliprini*. בלבנון הוא מרכיב טיפוסי של החורש הזה. גם מקפריסין הוא מצוי כמרכיב בחורש של אלון מצוי שמתפתח ברום שבין 300 ל 1000 מ' יחד עם **לבנה אירופי, זית, קטלב מצוי, ער אציל ואשחר רחב עלים**. בחורשים שבקרבת חופי תורכיה הוא מופיע ברמה החופית בין אנטליה ומנגווט בסלע קארסטי יחד עם הרבה מיני גריגה, הדס וחרוב. זהרי מציין אותו כמרכיב בחברות חורש ויער נוספות בתורכיה, שבחלקן אינן נמנות על צומח ים-תיכוני טיפוסי דווקא: ביערות של אורן ברוטיה בתורכיה, במחוז

איזמיר; ביערות הרריים בצפון מערב תורכיה – שם הוא מצטרף למינים נשירים רחבי עלים בשכבת תת היער ביערות המחט של *Pinus Sylvestris*; ביערות הרריים נוספים כמו של **אלון שסוע** *Quercus cerris* במדרונות צפוניים של הרי הפונטוס. כמו כן הוא יוצר במקומות מסוימים חברה עם ערער ארזי בחתך אנקרה-איזמיר.

## 6.2 תפוצה בארץ

**בר-זית בינוני** גדל בארץ רק בחבל הים-תיכוני ותחום תפוצתו חופף את גבולות החבל הים-תיכוני. לפי רבינוביץ-וין (1986, 1983), הוא נפוץ בעיקר בחבל הים-תיכוני, ממערב לקו פרשת המים, מרום פני הים עד לרום של 1100 מ'. הפלורה פלשתינה והמגדירים מציינים **לבר-זית בינוני** את האזורים הבאים: חוף הגליל, עמק עכו חוף הכרמל, השרון, הגליל העליון, הגליל התחתון, הכרמל, שומרון, השפלה, הרי יהודה הגלבוה, הגלעד. (פינברון ודנין, 1991, Feinbrun-Dothan, 1978; (איור 2).

אוכלוסיות צפופות במיוחד גדלות באזורי כרם מהר"ל ורמת הנדיב שבדרום הכרמל ובשפלת יהודה הגבוהה, שם הוא המין השולט בחורש. גם באזורים אחדים בגליל המערבי הוא נפוץ מאד. במישור החוף הוא נדיר יחסית: הצמח נרשם בחולות קיסריה ובגבעות הכורכר של מעגן מיכאל בחברת חרוב מצוי ואלת המסטיק (זהרי, 1980). קבוצה קטנה נוספת של שיחים גדלה במישור החוף, בתחומי העיר פרדס חנה (פולק, 1983).

## 6.3 דרישות אקולוגיות וקשר לבתי גידול וחברות צומח

### א. באגן הים התיכון

Browitz (1984) מציין את **בר-זית בינוני** כאחד המרכיבים הראשיים של החורש הים-תיכוני, ששכיחותו אינה נופלת מזו של *Quercus coccifera* ולפעמים הוא השליט ויוצר סבכים כמעט טהורים. באזורי התפוצה הצפוניים שלו הוא נכנס גם ל *pseudomaquis* ("חורשים מדומים") יחד עם **ערער ארזי**, **ערער ברושי**, **אלת טרבינת יסמין שיחני**. **לבר-זית בינוני** תחום אקולוגי רחב מאד באופן יוצא מן הכלל. בית הגידול האופייני ביותר לו הוא מדרונות יובשניים הנהנים מקרינה, במיוחד על סלעי גיר. יחד עם זאת הוא גדל גם בקרקעות חצציות, סחף חרסיתי, רנדזינות וחול מיוצב, הן באור שמש מלא והן בתנאי צל, גם בבתי גידול יובשניים וגם בגדות נחלים ונהרות. לרוב הוא מרכיב בתצורות של שיחיה סבוכה או חורש, אך יכול להופיע גם בתת יער ביערות פתוחים של מיני אורן – **אורן ירושלים**, **אורן ברוטיה** או **אורן שחור**. בקשר עם המגוון הגדול של בתי הגידול, התפוצה הגיאוגרפית אינה מוגבלת רק לקירבת חופי הים, כמו רוב החורשים, אלא חודרת דרך עמקי נחלים ונהרות גם לאזורים פנימיים. מבחינת טווח הרום מופיע לרוב בתחום 0-600 מעל פני הים, אם כי במקדוניה ולבנון הוא מצוי גם עד 800 מ', בכרתים ובאי סאמוס עד 1000 מ', ביוון הקונטיננטלית עד 1200-1300 מ' ובאנטוליה אפילו עד 1300 מ'.

בצפון מזרח איטליה, הגורם המגביל הוא הטמפרטורה הנמוכה בחורף, דבר שמגביל את התפוצה לקרבת הים (Tretiach, 1993).

## ב. בישראל

### תחום הרום

**בר-זית בינוני** מופיע בארץ באזורי הגבעות וההרים של החבל הים-תיכוני בדרך כלל בתחום הרום שבין 50 מ' ל-1000 מ' (שמידע ודרום, 1992; Zohary, 1973). הפרטים המועטים הגדלים במישור החוף מופיעים ברום של 50-60 מ'. ברוב המקרים תפוצתו מאפיינת יותר את הרום הנמוך של חגורת החורש. בחרמון לא נרשמה נוכחות של **בר-זית בינוני** (תצפיות רת"ם, רשת מידע לצמחי ישראל).

### סלע וקרקע

**בר-זית בינוני** גדל בארץ על מגוון של טיפוסים הסלע והקרקע המאפיינים את חבל ההרים הים-תיכוני: סלעי גיר ודולומיט עם טרה רוסה וקירטון וחואר עם רנדזינות. (שמידע ודרום, 1992; רבינוביץ-וין, 1986). ברמת הנדיב מתגלה תמונה מעניינת בדבר הקשר בין תפוצתו לבין טיפוסים מצע גידול: **בר-זית בינוני** הוא המין השליט ברוב השטח, ולעומתו **אלון מצוי**, ששולט ברוב טיפוסים החורש בארץ, נדיר ומוגבל באיזור רמת הנדיב לכתמים ספורים. זאת על אף שמדובר באיזור גשום יחסית (600 מ"מ בממוצע שנתי). ברמת הנדיב **בר-זית בינוני** שולט על מסלע קארסטי מתצורת שונה, בעוד **אלון מצוי** מתפתח היטב על סלע הטוף החווארי ומקומות ה"תפר" בין החוואר וסלע הקארסטי. משק המים המשופר של הטוף החווארי מסביר את יכולת האלון המצוי להתפתח שם, והיעדרו מהסלע הקארסי המחלחל, מאפשר את השתלטות ה**בר-זית**. תמונת מצב זו תואמת את הממצאים האקופיסיולוגיים, המעידים על עמידות גבוהה יותר ליובש של **בר-זית בינוני** בהשוואה למיני **אלון** סקלרופיליים (ראו בפרק 11.5). בולטת העובדה שמקרקעות בזלת **בר-זית בינוני** נעדר, ובהתאמה לכך הוא איננו מופיע כלל בגולן. במקומות המועטים שבהם הוא גדל במישור החוף הוא מופיע על חולות וכורכר (זהרי, 1980) ועל חמרה (פולק, 1984).

### חברות צומח

**בר-זית בינוני** מלווה את כל חברות החורש והיער העיקריות של הצומח הים-תיכוני בארץ (Feinbrun-Dothan, 1978). הוא מלווה קבוע בחברות החורש של האלון המצוי, ובגליל המערבי הוא שני בחשיבותו לאלון המצוי. הוא מופיע גם בחורש הלח של נחל כזיב ונפוץ מאד גם בחורשי אלון מצוי יובשניים יותר כמו בשפלת יהודה (זהרי, 1980). **בר-זית בינוני** הוא אחד המרכיבים הראשיים בחברות של חרוב ואלת המסטיק, שמאפיינות גבעות נמוכות ואת השוליים של שדרת ההר המרכזית – בגליל התחתון, בשומרון, בשפלת יהודה ובגליל. כמו כן הוא מופיע בחברות של אלון התבור בגליל התחתון, בחברת אורן ירושלים בכרמל, ובחברות של קטלב מצוי, אלון התולע, ער אציל וערער ארזי בגליל (זהרי, 1980; רבינוביץ 1986). רבינוביץ (1986) מפרטת את נוכחותו בחברות צומח בגליל, על פי זיקה לתנאי אקלים, סלע וקרקע.

**באגד הער האציל**, הקשור לקרקע יער חומה, מונטמורילוניטית או קלציטית הוא מופיע בחברת ער אציל ואדר סורי בתנאי צל במפנים הצפוניים של נחלי הגליל המערבי ובחברת ער אציל – אשחר מנוקד, באזורי טרשונים בגליל המערבי כאשר היחס סידן: מגניון הוא 10: 1. **בר-זית בינוני** נוכח בשכבת העצים ב 78% מהתרשימים, אך הכיסוי שלו הוא 9% בלבד. בתנאי שמש על אותו מסלע מופיעה חברת ער אציל – אלה ארצישראלית וגם בה יש **לבר-זית בינוני** נוכחות גבוהה. **באגד אלון התולע** - על קרקעות יער חומות מונטמורילוניטיות מגניונית הוא נרשם כמלווה בשטחים מצומצמים בחברת אלון התולע - שלהבית דביקה המתפתחת על תצורת דיר חנא. **באגד האלון המצוי**, על קרקעות טרה רוסה מונטמורילוניטיות, הוא נפוץ בחברות הבאות:

א. חברת אלון מצוי- **בר-זית בינוני**, מופע טיפוזי: ברמות ובשלוחות של הגליל המערבי, על סלעי גיר ודולומיט קשים של תצורת סכנין, בקרקעות טרה רוסה חומה-אדומה מונטמורילוניטית ובקיבול בינוני של קטיונים חליפים ומשק מים בינוני. **בר-זית בינוני** הוא המלווה העיקרי של האלון המצוי - נוכחותו בולטת וכמעט מלאה.

ב. חברת אלון מצוי – **בר-זית בינוני**, מופע האלה ארצישראלית: בניגוד למופע הטיפוזי, מאפיין מופע זה שטחים יותר סלעיים וטרשיים הנתונים לכריתה ולרעייה ואלה נותנים יתרון **לאלה הארצישראלית** לעומת **בר-זית בינוני**. האלה הא"י היא צמח סלעים מובהק **לבר-זית בינוני**

מועדף לאכילה ע"י הבקר והצאן ויתכן שרעיית היתר מביאה למחסור בזרעים או שהצמחים הצעירים נאכלים. במקומות מוגנים, כמו ליד חניתה ועבדון, נוכחותו 100% וכיסויו 25%. חברה זו מופיעה על כל המפנים. **בר-זית בינוני** נפוץ בחברה זו גם במופע של הגליל התחתון.

ג. חברות "פסיפס" על חבורת יהודה הקשורות עם החילופים המהירים של סוג המסלע במרחקים קצרים: בחברות הפסיפס של הר מירון, מופיע מופע מיוחד של **בר-זית בינוני** ברכס חורבת שפנים. ככלל, **בר-זית בינוני** מופיע בגוש הר מירון רק בתחום מסוים ומוגדר: רצועה המתחילה מהר כפיר וחורבת שפנים בדרום, דרך הרכסים בגובלים בגרין של בית ג'ון, לכיוון חורפיש. לא ידועה הסיבה מדוע **בר-זית בינוני** נמצא באזור הר מירון רק שם. בגליל המערבי מופיע עוד מופע של **בר-זית בינוני** בחברת הר מירון, עם נוכחות רבה יותר של אלת מסטיק וקורנית מקורקפת.

ד. בחברת אלון מצוי – סירה קוצנית - על סלעי קירטון ורנדזינה קרטונית.

**באגד האורן והקטלב**: **בר-זית בינוני** מופיע בדרגשי סלע קשים במפנה הצפוני של חורבת שפנים ליד בית ג'ון, חברת אורן ירושלים – ערער ארזי, משתלבת במופע **הבר-זית בינוני** של חברת הפסיפס בהר מירון.

**באגד החרוב ואלת המסטיק**, המאפיין אזורים שחונים של הגליל ובגליל התחתון, מופיע **בר-זית בינוני** בחברת חרוב מצוי ואלת המסטיק בגליל המערבי, בגבעות המערביות הגובלות עם מישור החוף, במפנים דרומיים על כל המסלעים והקרקעות. **בר-זית בינוני** נוכח במחצית מהתרשימים שנעשו באגד זה.

## 7. פנולוגיה

## 7.1 הדגם השנתי של התופעות העונתיות

הפנולוגיה – כלומר העיתוי העונתי של אירועים במהלך החיים המתבטאים בהופעה החיצונית, משקפת דגם אסטרטגי של הקצאת משאבים בהתאמה לגורמי הסביבה. **בר-זית בינוני** מגלה בדרך כלל את הדגם הפנולוגי האופייני למיני עצים ושיחים ים-תיכוניים ירוקי-עד בעלי עלים גלדניים (סקלרומורפיים) כמו **אלון מצוי**, **אלת המסטיק**, **קטלב מצוי** ואחרים, שעיקרו פעילות אביבית. עונת הפעילות באביב נפתחת לרוב בראשית מארס בגל פריחה שבעקבותיה מתחיל הצימוח של ענפים חדשים נושאי עלים, המתרחש במשך זמן קצר ומסתיים לא יאוחר מסוף אפריל. חנטת הפירות מתרחשת בסוף האביב, עם סיום הפריחה. במהלך הקיץ גדלים ממדי הפירות ובסתיו הפירות מבשילים, מקבלים גוון כחול-כהה – שחור, ומופצים מהצמח. (איור 3) מדגים מהלך פנולוגי שנתי **בר-זית בינוני** במשך 4 שנות מעקב. בתצפיות קודמות שנערכו ברמת הנדיב, מציינים גטריידה ופרבולוצקי (1991), את השונות הרבה בתוך האוכלוסיות כמאפיין של הפנולוגיה **בר-זית בינוני**, ומעלים השערה על קיום מספר וריאנטים. להלן נאפיין וננתח בפרוטרוט את השלבים הפנולוגיים **בר-זית בינוני**: צימוח וגטטיבי, פריחה, יצירת פירות, נביטה והתבססות נבטים. ננסה לקשור אותם הן למורשת הפילוגנטית של הצמח והן למשתני סביבה ולהבין את השונות הרבה ואת מקורותיה.

## 7.2 הדגם העונתי של הצימוח הוגטטיבי

המידע המובא בזה על מהלך הצימוח הוגטטיבי ועוצמתו לאורך עונות השנה, מתבסס על מקורות שונים מהארץ ומהעולם, ועל ממצאינו שלנו ממעקב של שנים אחדות באוכלוסיות **בר-זית בינוני** ברמת הנדיב.

### מידע מהספרות

המראה הכללי של **בר-זית בינוני** הוא ירוק לאורך כל עונות השנה, תמיד הוא נושא עלים ירוקים ואין הוא עומד ללא עלים בשום תקופה. יחד עם זאת, ההופעה של ענפים ועלים חדשים – הצימוח הוגטטיבי – מוגבלת לעונות מוגדרות ואורך החיים של העלה הבודד על גבי השיח מוגבל אף הוא. כמו בכל המינים הים-תיכוניים הסקלרופיליים, היושב הוא הגורם המגביל את הצימוח הוגטטיבי. בחורש ים-תיכוני באיטליה נמצא שהפעילות הוגטטיבית **בר-זית בינוני** (*P. media*) מוגבלת לתקופה קצרה באביב, לפני שהיובש מתגבר. בכך דומה **בר-זית בינוני** למינים אחרים כמו **אלת המסטיק**, **קטלב אונדו ועצבונית החורש** (de-Lillis and Fontanella, 1992). לפי רבינוביץ-וין (1983), **לבר-זית בינוני** שתי תקופות צמיחה עיקריות: באביב חל הבלבול ומופיעה העלוה החדשה, בלויית פריחה ויצירת פירות. בתחילת הקיץ ובמהלכו נפסק הצימוח ולעתים ישנה גם השרת עלים חלקית בימי הקיץ החמים והיבשים. בסתיו, עם התקצרות אורך היום, ניכרת צמיחת אורך של הענפים, המשנים את הממדים והצורה של העץ. אנו מכנים בסקירה זו את הענפים הארוכים הללו בשם "שרביטים". הצימוח של חודשי אוגוסט וספטמבר (לפי רבינוביץ-וין, 1983), הוא מהיר במיוחד אחרי שנים גשומות ויכול להגיע עד כדי מטר אחד, וחוטרים באורך 2 מטר צומחים מבסיס הצמח. צימוח זה



מתמשך לסתיו, עד אוקטובר ומאריך את הענפים ב 200-20 ס"מ. תופעה זו מאפיינת גם את **אלון מצוי**. גל צמיחה זה מקדים **בר-זית בינוני** ו**בער אציל** וחל בתקופה שבה הקרקע היא בדרגת הייבוש המרבית שלה. ייתכן, שקיים מנגנון פנימי בעץ הגורם לכך ששורשי הרוחב מספקים את המים באביב ובקיץ ואילו מי העומק מנוצלים בשעת הדחק, כאשר התקצרות אורך היום משמשת אולי אות לניצול מי העומק לצורך צמיחת האורך. (רבינוביץ-וין, 1986).

במעקב פנולוגי נוסף, שנעשה בארץ בשפלת יהודה בשנים 1988-1989, נמצא שעונת הבלבוב של **בר-זית בינוני** היא בעיקרה בחודש אפריל. בעונת 1988 היה לבלבוב בחלק מהפרטים גם בחודש ינואר. פריחה נרשמה בחודשי מארס, אפריל ומאי ופירות נצפו על העצים בין יוני לדצמבר. גם במחקר זה דווח על צימוח שרביטים, אלא שהגל העיקרי של צימוח השרביטים הוא אביבי אם כי צימוח שרביטים נצפה בשיעורים נמוכים ובצורה אקראית גם בחודשי הקיץ. צמיחת השרביטים היתה מוגברת במיוחד בהשפעת טיפולי ממשק (=הפרעות). בתגובה לטיפול כריתה ורעייה, מתפתחת מבסיס השיח צמיחה מסיבית של חוטרים, במיוחד בכיוון רוחבי, שממלאה את המרחב בממד אופקי ומפצה על האובדן של חלקים שהוסרו מהשיח ברעיה ובכריתה (פרבולוצקי וחובי, 1991).

#### תצפיות בצימוח הוגטטיבי ברמת הנדיב

בשנים 1994-1997 נערך ברמת הנדיב מעקב פנולוגי מפורט ב-200 שיחים מסומנים של **בר-זית בינוני** (פולק וחובריו, 2001). במעקב נמצא, שהבלבוב (הצימוח הוגטטיבי) מתרחש באביב ותמיד אחרי הפריחה. החפיפה בין הפריחה והבלבוב מעטה ביותר (איור דגם עונתי כללי). לקראת התחלת הבלבוב הניצנים תופחים (תמונה 7). במהלך הצמיחה מתפתחים מהם ענפונים ירוקים, קצרים יחסית, לרוב באורך בין 2-8 ס"מ והם נושאים לרוב 2-6 זוגות עלים (4-12 עלים) (תמונה ענפון מלבב). במקרה של התפתחות שרביטים – אורך הענפים נע לרוב בין 40-8 ס"מ ומספר זוגות העלים עולה על זה שבענפים הקצרים. במהלך הקיץ, הענפונים והשרביטים מתעצמים ומתכסים ברקמת שעם.

#### מועד הבלבוב ומשכו

במשך 4 שנות המעקב, מצאנו שהבלבוב העיקרי מתרחש באביב, ולרוב הוא מתחיל בחודש מארס. רק ב-1995 נמצא לבלבוב חלקי גם בפברואר. הבלבוב מסתיים לרוב בתחילת מאי. כל השיחים במדגם מלבליים ומצמיחים מאות ואלפי ענפונים חדשים לכל שיח. אם בוחנים את משך הבלבוב ברמת האוכלוסייה כולה, הרי שניתן למצוא פרטים במצב לבלבוב במשך כחודשיים. יחד עם זאת, במרבית הזמן בתוך החודשיים הללו, מספר הניצנים המלבליים הוא מועט ומרבית הבלבוב האביבי מתרחש בתקופת שיא קצרה הנמשכת במשך 2-4 שבועות בחודש אפריל, שבה רוב הניצנים על השיח מלבליים. ברמת השיח הבודד, עיקרו של הצימוח הוגטטיבי מתרחש בזמן קצר שאינו עולה על 10 ימים. מועדי שיא הבלבוב ברמת האוכלוסייה במהלך שנות המעקב, השתנו מעט בין השנים: באביב 1995 נרשמה הקדמה של 3-4 שבועות לבלבוב האביבי בהשוואה ליתר השנים (איור 3).

בנוסף לבלבוב האביבי נמצאה בשנים 1994 ו-1996 תקופת לבלבוב נוספת בראשית החורף, בחודשי נובמבר ודצמבר (איור דגם עונתי כללי). הבלבוב החורפי איננו מתרחש כל שנה, ושיעור השיחים

עם לבלוב חורפי קטן בהרבה משיעור הבלבוב האביבי. פיזור הניצנים המלבלבים על גבי השיח הבודד דליל בהשוואה לשפע הענפים המתפתח באביב. בשנת 1994 (עונת המשקעים 5-1994) נמצא לבלוב של ראשית חורף רק ב- 25% מכלל 200 השיחים שנדגמו ובשנת 1996 (עונת הגשמים 7-1996) נמצא לבלוב חורף רק ב- 9% מתוך כלל השיחים. לא מצאנו באף אחת מ-4 שנות המעקב צימוח וגטטיבי כלשהו בסוף הקיץ ובסתיו, לא של ענפונים ולא של שרביטים.

#### צימוח שרביטים

בהמשך לבלבוב האביבי הרגיל, ניכרת בחלק מהשיחים צמיחה מתמשכת של ענפים שלבלבו, באופן שהם מתארכים ונוספים על גביהם עלים נוספים. צמיחה זו, כאשר היא מתרחשת, נמשכת שבוע או שבועיים נוספים מעבר לצמיחת האביב הרגילה, ולכל המאוחר היא מסתיימת בסוף מאי. הענפים שבהם מתרחשת צמיחה נוספת זו מכונים "שרביטים", כאשר שרביט הוגדר כענף צימוח חדש שאורכו יותר מ-15 ס"מ. שרביטים רבים מגיעים גם לאורכים של 20, 30 או 40 ס"מ (תמונה 8). השרביטים מתפתחים בשיח בכל חלקיו – בבסיס הגזעים, בנקודות שונות בכל גובה שמעל הקרקע, כולל קצות הענפים. לא נצפתה הופעת שרביטים במשך 4 שנות המעקב בשום עונה אחרת, ולא נצפה צימוח קיצי של שרביטים כפי שדווח בספרות (רבינוביץ-וין, 1983). בשנת 1996 היתה התפתחות רבה של שרביטים בהשוואה לשנים האחרות, וייתכן שכמות הגשם הרבה של אותה שנה (טבלה 1) יכולה להסביר זאת. אבל, הממצא העיקרי הוא, שהצמחת שרביטים היא תגובה ישירה למשטרי הפרעה שונים, כגון רעייה או גיזום ואינה נצפית בחלקות "טבעיות" שאין בהן הפרעות חזקות (על כך ראו בהמשך בסעיף 7.4).

#### משך החיים של העלים והשרת עלים

השיחים שהיו במעקב, היו ירוקים ונשארו עלים לאורך כל תקופות השנה, אך בראשית הקיץ, בעיקר בחודשי מאי-יולי, נצפתה הצהבה ונשירה של חלק מהעלים. באוכלוסיית השיחים סומנו על 50 פרטים 4 ענפונים לכל שיח, בסך הכל 200 ענפונים. במועדים תקופתיים, נספר בכל ענף מספר העלים שנמצאו עליו. משך המעקב אחרי אוכלוסיית העלים של לבלוב 1994 היה שנתיים ושל לבלוב 1995 היה 20 חודשים. משך החיים של עלים ממועד הופעתם בבלבוב ועד לנשירתם, חושב מתוך עקומות הישרדות שתוארו לאוכלוסיות של עלים שהיו על ענפים שלבלבו ב-1994 וב-1995 (איור 4). נראה שבמהלך השנה הראשונה, הרוב המכריע של העלים שלבלבו באביב שורדים על הענפים, למעט פחת מסוים ולא גדול. ירידה ניכרת במספר העלים המצויים על הענפים מתרחשת בחודשים מאי, יוני ויולי (13-15 חודש לאחר הבלבוב של השנה הקודמת ו-3-1 חודשים לאחר הבלבוב של השנה הנוכחית). חודשים אלה הם תקופת הנשירה העיקרית של עלים ותיקים **בר-זית בינוני** והדבר ניכר גם בריבוי של עלים בצבע חום על הצמחים בתקופה זו. יחד עם זאת, מספר לא מבוטל של עלים ותיקים ממשיך לשרוד על הענפים גם בקיץ השני ובחורף שלאחריו. היה הבדל בין שתי עונות הצימוח בשיעורי הנשירה (ומכאן גם בחלק היחסי של עלים שמשך חייהם עולה על 13-15 חודשים): כ-20% של העלים מבלבוב 1994 שרדו על השיח באוגוסט 1995 אחרי גל הנשירה של מאי-יולי, בעוד שב-1996 נותרו 40% של העלים מבלבוב 1995 (איור 4).

#### דיון בדגם הצימוח הוגטטיבי של בר-זית בינוני

הדגם הבסיסי של מועדי הבלבוב ושיא הבלבוב חזר על עצמו בכל שנות המעקב, דהיינו לבלוב אביבי קצר ששיאו לרוב בראשית אפריל. דגם זה, שבסיסו ככל הנראה גנטי, תואם את ההסבר המקובל, שקושר את עונת הפעילות האביבית הקצרה יחסית של עצים ושיחים סקלרופיליים ים-תיכוניים עם מערכת שורשים מעמיקה (Castro-Diez and Montserrat-Marti, 1998). היות וצמחים אלה מנצלים בעיקר את המים בשכבות הקרקע העמוקות ואין להם כנראה מגבלה של אספקת מים לא בחורף ולא באביב, הצימוח נדחה עד לאפריל, כנראה בגלל הטמפרטורות הנמוכות בחורף (Mooney and Kummerow, 1981). מצד שני, עקת היובש שמתחילה להתפתח בראשית הקיץ בעקבות דילדול מאגרי המים בקרקע, מגבילה את יכולת הצימוח ובסופו של דבר תקופת הבלבוב **בר-זית בינוני**, מצטמצמת לפרק זמן קצר באביב. עקת יובש זו, שגורמת להפסקת הבלבוב בסוף האביב, גורמת כנראה גם לנשירה הרבה של עלים מעונת הצימוח הקודמת, שמתרחשת בראשית הקיץ (איור עקומי הישרדות של עלים). נשירה זו אינה מביאה כמובן למצב של עמידה בשלכת, שכן בתקופה זו של השנה ישנה כבר העלווה החדשה. הנשירה של חודשי מאי - יולי מקיפה אמנם חלק גדול של העלים מעונת הצימוח הקודמת, אך בהחלט לא את כולם, שכן חלק לא מבוטל של העלים מעונת הצימוח הקודמת ממשיך לשרוד על הענפים. במילים אחרות: העלווה המצויה על שיחי **בר-זית בינוני** בקיץ כוללת עלים שהתפתחו בצימוח האביבי של אותה עונה, יחד עם חלק מסוים של עלים שלבלבו בעונות צימוח קודמות. ניתן לקבוע, שמשך החיים של רוב העלים **בר-זית בינוני** הוא לפחות 13-14 חודשים, וחלק לא מבוטל מאריך חיים על הענפים עד שנתיים ואולי יותר. משך כזה של חיי עלה תואם את הידוע במרבית המינים סקלרופיליים הגדלים באגן הים התיכון (Orshan, 1989).

למרות הדגם הבסיסי של הבלבוב האביבי, שחזר על עצמו מדי שנה, נמצא הבדל בין שנתי שהתבטא בתנודות של 3-4 שבועות בין השנים במועדי ההתחלה והשיא של הבלבוב וכן הבדלים בין השנים בעצם ההתרחשות של לבלוב חורפי. ההבדלים במועדי תחילת הבלבוב ושיא הבלבוב נמצאו מובהקים מבחינה סטטיסטית, אך לא היה הבדל מובהק במשך הבלבוב בין שנות המעקב (טבלה 2). אנו מייחסים את התנודות הללו לכמויות המשקעים ובמיוחד לכמות המצטברת במהלך החורף, שהיו שונות בין שנות התצפית (איור 5, טבלה 1). בשנים שבהם ירדה כמות משקעים רבה בראשית החורף, גם הבלבוב וגם הפריחה, ובמיוחד תקופת השיא, מקדימים ב-3 שבועות בערך, לעומת שנים שבהם החורף המוקדם שחון יותר. מכאן אנו משערים, שדרושה כמות קריטית מסוימת של מים בבית השורשים, שמאפשרת התעוררות ניצנים, או שכמות מסוימת של מים בבית השורשים מהווה אות סביבתי להתחלת הפעילות הפנולוגית. עם זאת, גם אם החורף המוקדם היה שחון, הדבר לא מנע בסופו של דבר את הבלבוב והפריחה, אם כי המועד היה מאוחר יותר. מכאן, שלמרות הבסיס הגנטי הקשיח למדי של המועד והסדר בבלבוב ובפריחה, גורמי סביבה, כמו כמות סף של מים בבית הגידול, משנים מעט את העיתוי המדויק של האירועים. אין לשלול את האפשרות שגם למדדי טמפרטורה שונים (טמפרטורה ממוצעת, ערכי מינימום ומקסימום) ולשילוביהם עם גורם המים, יש השפעה על עיתוי תהליכים פנולוגיים, אך גורמים אלה לא נבדקו בעבודה זו.

קיומה של עונת לבלוב נוספת בראשית החורף גם היא מהווה "סטייה" מהדגם הבסיסי, וגם היא אינה עקבית ואינה מתרחשת כל שנה וכאשר היא נצפית - שיעורה בקרב העצים שהיו במעקב, נמוך. מצאנו תופעה זו בשנים 1994 ו-1996, שבהן ירדו כמויות גשם ניכרות בחודשי נובמבר ודצמבר במיוחד ב-1994 (טבלה 1). אנו מניחים, שבדומה לצימוח האביבי, גם הבלבוב החורפי

קשור לזמינות מים בבית השרשים, שמתפתחת מוקדם יותר בשנים עם גשמים מוקדמים. ייתכן שטמפרטורות גבוהות בעקבות גשמים מוקדמים רבים מעודדות לבלוב חורפי והפסקת הבלוב החורפי בשנים אלה לאחר מכן (בחודשי ינואר ופברואר), נובעת מהטמפרטורות הנמוכות מדי של אמצע החורף. אך כאמור, טמפרטורות לא נבדקו בשנות המעקב הללו.

לא מצאנו **בר-זית בינוני** ברמת הנדיב, באף אחת מ 4 שנות המחקר, תקופת לבלוב נוספת כלשהי בסוף הקיץ ובסתיו. גם בתצפיות אחרות שערכנו (מידע שלא פורסם) באוכלוסיות אחרות של **בר-זית בינוני** בישראל (בגליל – חרשים, בשפלת יהודה – צפיריים) לא מצאנו צימוח קיצי או סתווי **בר-זית בינוני**. ממצאינו שונים מאלה של רבינוביץ-וין (1983; 1986), שמסרה על הופעה של ענפים ארוכים בצורת שרביטים בסוף הקיץ ובסתיו. לתופעה זו, אם אמנם היא קיימת, אין לפי שעה הסבר ברור עקב התרחשותה בשיא עונת היובש. במחקרנו נצפתה אמנם התופעה של צימוח שרביטים, אך זו לא התרחשה בסוף הקיץ והסתיו, אלא בחודשי אפריל-מאי, כהמשך לצימוח האביבי וכתגובה למשטרי הפרעה (סעיף 7.4).

הדגם הפנולוגי הבסיסי נשמר גם בהיבט של השרת העלים הקיצית, אלא שגם כאן נמצא הבדל בין שתי שנות מעקב: למרות שהגל העיקרי של השרת עלים התרחש בשתי השנים בחודשי מאי-יולי, הרי שיעור הנשירה בתקופה זו ב-1994, היה גבוה בהרבה מאשר ב-1995. ובהתאמה לכך, אחוז גדול יותר של עלים האריכו את חייהם על הצמח מעבר ל-14-13 חודשים ב-1995 מאשר ב-1994, ושרדו עד שנתיים ואולי אף יותר. לא סביר במקרה זה לקשור את ההבדל לכמות המשקעים של השנה שבה התרחשה הנשירה, שכן דווקא עונת 1994/5 היתה גשומה פי 2 מעונת 1995/6. הסבר אחר יכול לקשור, אולי, משך חיים ארוך יותר של עלה לכמות המים הזמינה שעמדה לרשותו בעונת הבלוב בשנה הקודמת, שבה הוא נוצר, אך לאפשרות כזו לא מצאנו סימוכין כלשהם.

### 7.3 הדגם העונתי של הפריחה והפריה (עשיית פירות) ועוצמתם

#### מועדי הפריחה והפריה

הפריחה של **בר-זית בינוני** מקדימה את הבלוב לרוב ב-4-2 שבועות וקיימת חפיפה חלקית בין מועדי הבלוב והפריחה. שיא הפריחה חל בדרך כלל באמצע חודש מארס ואין חפיפה בינו לבין שיא הבלוב האביבי. בדומה לבלוב, גם בפריחה נרשמה הקדמה של כ-3 שבועות בשנת 1995, והשיא בשנה זו היה בפברואר (איור דגם פנולוגי כללי).

ההבדלים שנמצאו במועדי תחילת הפריחה ובמועדי שיא הפריחה בין שנות המחקר היו מובהקים, אך לא היה הבדל מובהק במשך הפריחה בין השנים (טבלה 3). מכיוון שצמחים רבים לא פרחו כלל במהלך שנות התצפית, ראוי לציין שהתיאור של מדדי הזמן של הפריחה בטבלה מתייחס רק לפרטים שפרחו בכל שנה ובכל חלקה, מבלי לקחת בחשבון את הצמחים שלא פרחו.

לעומת הפריחה, התהליכים הקשורים ביצירת פירות הם הדרגתיים ואינם מתוזמנים בצורה ברורה: אותן שחלות בפרח שמצליחות להתפתח לפרי, צומחות בהדרגה במשך הקיץ. פירות בשלים מצויים על העצים בין ספטמבר לינואר ונשירתם או לקיחתם ע"י אוכלי פירות מתרחשת בהדרגה במהלך הסתו החורף. פירות אחדים שורדים על הענפים עד לתקופת הפריחה הבאה, אולם ברובם הם מצטמקים ולבסוף גם נושרים.

**שיעורי הפריחה והפריה ועוצמה ותדירות של פריחה ופריה**

בניגוד לעובדה שבבר-זית בינוני כל השיחים שנצפו לבלבו בקביעות ובשפע מדי שנה בשנה באביב, הרי ששיעורי הפריחה והפריה ברמת האוכלוסייה (אחוז הצמחים הפורחים והעושים פירות מתוך כלל הצמחים) היו שונים מאד בין שנות המחקר. צמחים רבים לא פרחו כלל במהלך שנות המעקב ועוד הרבה פחות מזה הניבו פירות. שיעור הפריחה הממוצע ב-4 שנות המעקב היה 58%, כאשר שנת 1996 התאפיינה יחסית ליתר שנות המחקר בשיעורי פריחה ופריה גבוהים באופן מובהק (טבלה 4). השיעור הממוצע של שיחים בקרב אוכלוסיית המעקב, שעשו פירות במשך 4 שנים (1994-1997) הוא 20.2% בלבד.

מדדים נוספים רלוונטיים הם העוצמה של הפריחה והפריה ברמת הפרט, שכן גם אם בשיחים מסוימים נרשמו פרחים ופירות, היו הבדלים רבים בקרב הצמחים באוכלוסיה הנבדקת בין מספר התפרחות, הפרחים והפירות המצויים על פרט צמח אחד, ולעתים נמצאו רק פרחים או פירות ספורים. עוצמות הפריחה והפריה דורגו על יסוד אומדן בתצפית, בסולם של 3 דרגות כדלקמן: 1 – פרחים/פירות מעטים בצמח, 2 – מספר בינוני של פרחים/פירות, 3 – שפע פרחים/פירות על צמח. כמו כן נרשם מדד של תדירות הפריחה והפריה שהוא מספר הפעמים שבהם כל פרט פרח/עשה פירות במהלך 5 שנות תצפית. טבלה 5 מראה, כי מתוך סך כל הפרטים של אוכלוסיית המחקר, כל פרט פרח בממוצע 2.83 פעמים במשך 5 עונות הפריחה שנדגמו, כלומר ההסתברות לפריחה (על בסיס 5 שנות תצפית) היא כ-56%. עוצמת הפריחה הממוצעת היתה נמוכה אף היא, 1.26, בסולם 1-3. כלומר: ברמת האוכלוסייה, הפריחה דלילה למדי. יחד עם זאת יש לזכור שמדובר בממוצע של כל האוכלוסייה, כולל פרטים שלא פרחו כלל. למעשה, בזמן הפריחה ישנם פרטים שופעי פרחים ולעומתם פרטים ללא פרחים או כאלה עם מעט פרחים בלבד. בהשוואה לפריחה, התדירות והעוצמה של יצירת הפירות נמוכים עוד יותר: כל פרט עשה פירות בממוצע פחות מפעם אחת במשך 5 שנים (0.86). כלומר ההסתברות של פרט לשאת פירות היא כ-17% (שוב, על בסיס 5 שנות תצפית). עוצמת הפריה ברמת האוכלוסייה נמוכה ביותר (0.28 בסולם 1-3), כלומר השפע הכללי של פירות באוכלוסיית אתר המחקר בעונת ההבשלה הוא נמוך. בקשר לפריה, מן הראוי לציין כאן, שכמחצית מהפרטים באוכלוסייה נושאים פרחים בעלי צלקות קטנות, שתיפקודם למעשה זכרי (למרות שיש להם שחלות עם ביציות – ראו להלן בפרק 8). מכאן שמראש יש לצפות שכמחצית מהפרטים לא יעשו פירות כלל ואת הערכים הנמוכים של הפריה יש להכפיל בערך פי 2, על מנת לייחס אותם לאותם פרטים "נקביים" שלהם פוטנציאל לעשות פירות. גם כך הערכים שמתקבלים נמוכים (הסתברות של כ-34% לעשות פרי בקרב הפרטים בעלי הצלקות הגדולות, עוצמת פריה של כ-0.6 בסולם 1-3).

דיון בדגם העונתי והבין-שנתי של הפריחה והפריה

בניגוד לבלבוב הוגטטיבי **בר-זית בינוני**, שמתרחש מדי שנה בכל הפרטים ובעוצמה ניכרת, בשלבים הפנולוגיים הרפרודוקטיביים - הפריחה ויצירת פירות - ניכרת שונות בין-שנתית רבה והתנדודות הן גדולות מאד, הן ברמת האוכלוסיה והן ברמת הפרטים. תופעה זו אינה מוגבלת רק לאוכלוסיות **בר-זית בינוני** ברמת הנדיב, והיא נצפתה גם בעוד 2 אוכלוסיות בארץ: במצפה חרשים בגליל העליון ובשמורת עדולם-צפרירים בשפלת יהודה. ככל הידוע לנו, התדירות הנמוכה יחסית של הפריחה ויצירת הפירות, וחוסר העקביות בהתרחשותן, הן יוצאות דופן בין מיני השיחים והעצים הים-תיכוניים הסקלרופיליים. כאמור, פרטים רבים בכל חלקות המעקב לא פרחו כלל בחלק משנות המעקב או באף אחת מ-4 שנות המעקב. ההסתברות של שיח, הנמנה על 200 השיחים שהיו בתצפית, לפרוח, היא 2.8 מתוך 5, כלומר כ-56%. שנת 1996 היתה שנה עם שיעור פריחה גבוה באופן מובהק (97.5%) לעומת שנים אחרות, אך אין בידינו כרגע נתונים ברורים כדי לקשור את התנדודות הבין-שנתיות הניכרות בשיעורי הפריחה למשתנה סביבתי כלשהו. יצויין כי דווקא שנת השיא בפריחה (1996) היתה שנה שחונה יחסית, בעוד שהשנה שקדמה לה היתה דווקא גשומה במיוחד. לא מצאנו גם מתאם בין גודל השיח לבין תדירות הפריחה ועצמתה (הנתונים לא הובאו). נראה לנו שדרוש מחקר רב שנים לחיפוש קשר למגוון גדול של גורמי סביבה וגורמים של הצמח עצמו, על מנת להבין כראוי את מכלול הנסיבות הקובע אם השיח יפרח ובאיזו עוצמה. בכל זאת, מצאנו קשר בין תדירות הפריחה ועוצמתה לבין 2 הגורמים הבאים: 1. הפרעות 2. טיפוס הצלקת בפרח. שיעור הפריחה. תדירות הפריחה ועוצמת הפריחה היו בדרך כלל גבוהים בצורה מובהקת בתנאי הפרעה (הממצאים והדיון יובאו להלן בסעיף 7.4). לגבי הקשר בין תדירות הפריחה ועוצמתה לבין טיפוס הצלקת, נמצא שפרטים בעלי צלקת קטנה, שהם למעשה זכרים פונקציונליים ולרוב גם אינם עושים פרי, פורחים בתדירות ובעוצמה גבוהים יותר מאשר פרטים בעלי צלקת גדולה, שהם הרמפרודיטים ובעלי פוטנציאל של יצירת פירות. ההסבר המקובל מתבסס על עקרונות של הקצאת משאבים: ידוע שהתיפקוד הזכרי דורש בדרך כלל פחות משאבים בצמח מהתיפקוד הנקבי, ובצמחים הרמפרודיטיים הנתונים בתנאי עקה או הגבלה במשאבים בא לעתים לידי ביטוי התיפקוד הזכרי בלבד (Crawley, 1997). ככל שהראו תצפיותינו, טיפוס המיניות האנדרודיאוצי (דו-ביתי זכרי) בבר זית, כפי שמזוהה לפי סוג הצלקת, הוא קבוע בכל פרט ואינו משתנה לפי גודל הצמח או לפי תנאי סביבה. אנו מציעים איפוא את ההסבר, ש"קל" יותר לשחרר משאבים לפריחה זכרית, בעוד שהשקעה נקבית בתנאים כאלה עלולה להיות יקרה מדי ואולי אף לפגוע בתיפקודים אחרים (כגון צימוח וגטטיבי עתידי), ולכן תדירות הפריחה אצל הזכרים הפונקציונאליים גבוהה יותר. עם זאת, עדיין איננו יודעים דבר על המכניזם הפנימי שמווסת ו"מחליט" האם, מתי ובאיזו עוצמה לאפשר פריחה של פרטים "זכריים" או אנדרוגיניים **בר-זית בינוני**.

השונות במדדי הפריה – שיעור הפרטים העושים פרי, תדירות הפריה ועוצמתה - רבה עוד יותר מזו של מדדי הפריחה. השונות במדדי הפריחה יכולה כשלעצמה לשמש כאחד ההסברים לפוריות הנמוכה ולתנדודות הרבה בייצור פירות בעלי זרעים, אם כי זו בודאי לא הסיבה היחידה. זאת, משום שגם אם היתה פריחה, הרי שהצלחת יצירת הפרי והבשלתו לקראת הפצה, מותנים בהאבקה ובהפריה נאותים, ומושפעים משיעורי הפלת פירות לאחר חניטתם עקב גורמים פנימיים וחיצוניים ומפחת עקב תקיפה של מזיקים וטורפים. על כל אלה עדיין לא ידוע לנו במידה מספקת ובימים אלה מתקיים מחקר נוסף בנושא. מדדי הפריה שנמדדו – % הפרטים שעושים פרי,

תדירות הפריה ועוצמתה - היו נמוכים בהרבה מהמדדים הדומים של הפריחה, והתייחסו לשנות הטיפול ולטיפול ההפרעה במגמה דומה לזו של הפריחה. כפי שמצופה, יש קשר מובהק וחד משמעי בין תדירות יצירת פרי ועוצמת פריה לבין צלקת גדולה (=פרטים הרמפרודיטיים), אם כי יצירת פירות נמצאה בשיעור מסוים, אמנם קטן מאד, גם בצמחים בעלי צלקת קטנה (=זכרים פונקציונליים). מכאן, שגם פרטים שהם זכרים פונקציונליים, מסוגלים לעשות פרי, אם כי מעט, והפרדת הזוויגים **בר-זית בינוני** כנראה אינה חד משמעית ומוחלטת. בחלק גדול של המקרים שבהם נמצא פרי על צמח בעל צלקת קטנה, הפירות היו מצולעים ועקרים, והם למעשה עפצים שנוצרו ע"י יתוצים שביציהם מוטלות בשחלה וזחליהם מתפתחים בתוכה (שוורץ-צחור, מידע שטרם פורסם; ראו גם בפרק 9).

בכל מקרה, כל מדדי הפריה היו נמוכים ביותר במשך כל שנות המעקב ולמעשה, כמות הפירות הזמינה לצפורים פרוגיבוריות (אוכלות פרי) ברמת האוכלוסיה, היתה תמיד קטנה ביותר. על מיעוט הפירות הנוצרים **בר-זית בינוני** דווח גם בספרד (Herrera וחובי, 1994). הם צפו במהלך 15 שנות מעקב בין 1978 ל-1992, רק פעמיים ביבולי פרי משמעותיים, ב-1981 וב-1989. לפיכך אופיין הדגם של עשיית הפרי **בר-זית בינוני** כ- mast-fruiting, כלומר, ייצור מתוזמן של יבולי פרי גדולים באוכלוסיות של צמחים במרווחי זמן גדולים ובלתי סדירים, כאשר בין שנות היבול הגבוה יבולי הפרי קטנים. מקובל שתופעת ה-masting היא התאמה כנגד אכילת יתר של פירות ע"י בעלי חיים או פגיעה ע"י מזיקים, באופן שבשנים כאלה נוצרים עודפים שהאויבים הטבעיים אינם יכולים "לטפל" בהם ואלה זמינים לרביית הצמח (Harper, 1977). יצויין כאן שבמאמר ביקורתי מאוחר יותר, הציעו Herrera וחובריו (1998), לוותר על השימוש במושג ה-"masting" כתופעה אקולוגית והציעו להתייחס לכל מיני טיפוסים של שונות בגודל יבולי פירות, לגופם. במהלך שנות המעקב **בר-זית בינוני** ברמת הנדיב לא נצפתה שום שנה של Masting ולכן איננו יכולים בשלב זה לקבוע אם גם באוכלוסיות רמת הנדיב ישנה תופעה כזו ואם בעתיד צפויה שנה כלשהי של שפע רב של פירות.

#### 7.4 השפעת הפרעות והתערבות מימשקית על הפנולוגיה

הצומח היס-תיכוני נתון כל העת בלחצים הפרעה חזקים ובעיקר ע"י רעייה, כריתה ושריפות. בסעיפים 11.2 ו-11.3 נדון במכלול התגובות של הצמח להפרעה. כאן נייחד את הדברים לקשר בין ההפרעות והתהליכים הפנולוגיים בלבד. במעקב שערכנו ברמת הנדיב, בדקנו האם התערבות מימשקית בשטח, משפיעה על העיתוי והעוצמה של התהליכים הפנולוגיים **בר-זית בינוני**: הצימוח הוגטטיבי, הפריחה והפריה. המעקב נערך במשך 4 שנים בין 1.1.1994 עד ל-31.12.97. תצפיות הפריחה והפריה נמשכו גם ב-1998. התצפיות נעשו ב-5 חלקות שהיו ממוקמות בשני שטחים שונים באזור הפארק: השטח הראשון היה בעל שיפוע קל לכיוון דרום-מזרח וכלל 4 חלקות טיפול שהיו בסביבות נ.צ.מ. 14582183, ברום של כ-120 מ'. תצורת הצומח בשטח זה היא גריגה, או מעבר בינה לבין חורש. המין השליט בחלקות אלה הוא **בר-זית בינוני** והשיחים המלווים הם בעיקר **אלת המסטיק, קידה שעירה, אשחר ארץ ישראלי, וסידה קוצנית**. בנוסף לכך נפוצים מטפסי חורש כמו **פואה מצויה, אספרג החורש וקיסוסית קוצנית**. שטח זה נשרף כליל בשנת 1980.

- בשטח זה נמצאו 4 חלקות שהיו תחת טיפולי ממשק, שמגמתם היתה ליצור אזורי חיץ למניעת התפשטות שריפות (תמונה 9). טיפולי המימשק היו כדלקמן:
1. ביקורת - ללא התערבות כלשהי.
  2. דילול - חלקה שבה סולקו בשנת 1992 כל השיחים, בעיקר **אלת המסטיק וקידה שעירה**, אך מרבית שיחי **הבר-זית** נשארו.
  3. רעייה - חלקה שאליה נכנס עדר בקר בן 180 ראש מדי שנה במהלך המעקב למשך 7-10 ימים בתחילת חודש אפריל. עדר הבקר הפעיל לחץ רעייה חזק וכילה במהלך שהותו בחלקה את כל הצומח העשבוני. ראשי הבקר לחכו ענפים הן מצימוח ישן והן מצימוח חדש של אותה עונה בשיחי **בר-זית בינוני**.
  4. דילול עם רעייה - שילוב של טיפולים 2 ו-3.
- חלקת המעקב החמישית, היתה ממוקמת בשטח התצפית השני בפארק רמת הנדיב, ב.נ.צ. 14462174 ברום של כ-100 מ', על מדרגה בעלת שיפוע מתון במדרון הפונה לצפון. ככל הידוע, לא התרחשה באתר זה שריפה לפחות במשך 50 שנה. תצורת הצמח בחלקה זו היתה מעבר בין חורש פתוח לחורש סבוך. חלקה זו כונתה "טבעית".
- 5 החלקות ביטאו רצף עולה של עוצמת הפרעה לפי הסדר הבא: טבעית ← ביקורת ← דילול ← רעייה ← דילול עם רעייה.

טבלה 6 מעידה, שטיפולי מימשק (=הפרעות) אינם משפיעים על מדדי הזמן של הבלבוב והפריחה – עיתוי ומשך. לעומת זאת, מדדים שונים של השיעור והעוצמה של התהליכים הפנולוגיים, מושפעים במידה זו או אחרת מטיפולי המימשק. בצימוח הוגסטיבי ישנה השפעה ברורה להפרעה בשני היבטים עיקריים, הדומים ומשלימים אחד את השני:

- א. מספר העלים המתפתח על ענפון: ניכרת נטייה למספר גדול יותר של עלים בטיפול משולב של דילול ורעייה בהשוואה לטיפולים האחרים (טבלה 7). המספר הממוצע הגבוה יחסית במימשק זה מגלם בתוכו את הנטייה להצמיח יותר שרביטים.
- ב. שיעור הפרטים באוכלוסיה המצמיח שרביטים (טבלה 8). נראה, כי תופעת הצמחת השרביטים קיימת בכל צורות המימשק, אך היא שכיחה במיוחד בחלקת הדילול עם רעייה. בחלקות הדילול והרעייה נמצא גם כן מספר ניכר של צמחים שהצמיחו שרביטים, אך במידה פחותה באופן מובהק מזו של חלקת הדילול עם רעייה. בחלקה הטבעית ובחלקת הביקורת שיעור הצמחת השרביטים זעום ביותר. מכאן, שככל שעוצמת ההתערבות גדולה יותר, נמצא צימוח מסיבי יותר של שרביטים. בתנאים שאין בהם הפרעה, צימוח השרביטים היה זניח ומכאן ניתן להסיק, שצימוח השרביטים **בר-זית בינוני** ברוב המקרים אינו תופעה ספונטנית טבעית, אלא הוא אחת הצורות של תגובת הצמח להפרעה (רעייה או כריתה). ממצאים אלה דומים לתוצאות של פרבולוצקי (1991) ושל Perevolotsky and Haimov (1992), שמצאו תגובת צימוח אגרסיבי מפצה **בר-זית בינוני** בתגובה לרעייה ולכריתה. אפשר להניח, שהפגיעה המכנית בענפים יש לה אפקט של גיזום, שמעורר התפתחות של ניצנים חדשים וצמיחה נמרצת יותר של ענפים שלא נפגעו. חשוב כאן לציין, שבחלקות ברמת הנדיב שאליהן



הוכנס הבקר, תקופת הרעייה חפפה לרוב את הבלבוב, והעלווה החדשה נאכלה בחלקה ע"י הבקר. ייתכן שהצמחת השרביטים בעקבות תקופת הרעייה הושפעה מכך.

בפריחה ובפריה נודעת להפרעות וטיפול מימשק השפעה על השיעור (מספר הפרטים הפורחים ועושים פירות באוכלוסיה), על העוצמה (שפע הפרחים והפירות על הצמחים) ועל התדירות (מספר אירועי הפריחה והפריה לפרט במהלך שנות המחקר). טבלה 9 מראה מגמות משתנות: בהשוואה בין טיפולי הממשק, מסתמנת מגמה, שלרוב שיעורי הפריחה גבוהים יותר בחלקות הדילול והדילול עם רעייה מאשר בחלקות האחרות. מספר גבוה יחסית של פרטים בעלי פירות בשלים נמצא בחלקת הדילול ומספר נמוך במיוחד נמצא בחלקת הרעייה. בטיפול הדילול והדילול עם רעייה מוצאים את תדירויות הפריחה הגבוהות ביותר, בעוד שבטיפול הרעייה תדירות הפריחה נמוכה במיוחד. עוצמת הפריחה נמצאת במתאם עם התדירות. תמונה דומה מתקבלת גם לגבי התדירות והעוצמה של הפריה – בטיפול הדילול והדילול עם רעייה נמצאו תדירויות פריה גבוהות באופן מובהק מהתדירויות בטיפולים האחרים, אם כי כאמור, הערכים הם נמוכים תמיד. בהכללה ניתן לומר, כי שיעור הפריחה, תדירות הפריחה ועוצמת הפריחה היו בדרך כלל גבוהים בצורה מובהקת בטיפולי התערבות חזקה כמו דילול ודילול משולב ברעייה לעומת טיפולים ללא הפרעות (חלקה טבעית וחלקת ביקורת). טיפול הרעייה היה חריג ודמה יותר בדגם הפריחה לטיפולים ללא הפרעות. תמונת מצב זו מקשה על מתן הסבר פשוט לקשר החיובי בין הפרעות לפריחה, אולם ככל הנראה לאפקט שיוצר הדילול (בעיקר סילוק צמחים מתחרים) יש השפעה ולא רעייה כשלעצמה, אלא שקשה להציג מנגנון ישיר כלשהו שמשפיע על הפריחה.

## 8. ביולוגיה של הפריחה

### 8.1 טיפוס זויג של הצמח והפרח

כאמור (עמוד 2), הפרחים קטנים (3-2 מ"מ) ונישאים על אשכולות קצרים שבהם בדרך כלל בין 4-10 פרחים (המספר הממוצע הוא בערך 6). ענפי הפריחה מתפתחים מהענפונים של צימוח השנה הקודמת. צבע הפרחים קרם, הגביע קטן מאד ונראה כ 4 שיניים המתרוממות מהמצעית. לכותרת 4 אוניות, בפרח 2 אבקנים. בשחלה 2 ביציות. הפרחים בכל אשכול נפתחים בזמנים שונים במהלך כשבועיים. משך הזמן שבו הפרח היחיד פתוח הוא 4-3 ימים (לפי תצפיות אישיות). הימצאותם של אברים זכריים ונקביים באותו פרח מצביעה לכאורה על טיפוס זויגיות הרמפרודיטי (אנדרוגיני). כך סברו עד ראשית שנות ה-90 המאה ה-20 וכך גם תוארו הפרחים בכל המקורות הבוטניים. אלא שהתמונה האמיתית שונה לגמרי, ובבר-זית בינוני ישנה דו-ביתיות (הפרדה של טיפוס הזויג) מטיפוס מיוחד שאותה נתאר כאן בהרחבה.

Herrera וחבריו (1994) דיווחו לראשונה, שבאוכלוסיות בר-זית בינוני בספרד, הפרטים נחלקים ל-2 טיפוסים לפי העלי: טיפוס אחד הם שיחים בעלי פרחים אנדרוגיניים, שעמוד העלי שלהם פונקציונלי ועושים פירות. הטיפוס השני הם שיחים עם פרחים "מלאים", כלומר מכילים גם אבקנים וגם עלי, אך עמוד העלי שלהם איננו פונקציונלי והם אינם עושים פירות. לפנינו איפוא טיפוס זויגיות נדיר בעולם הצמחים הקרוי "דו-ביתיות זכרית" או אנדרודיאציות

(Androdioecy). במילים אחרות: באוכלוסייה, בצד פרטים בעלי פרחים אנדרוגיניים המייצרים פירות, מצויים פרטים שמתפקדים כזכרים ואינם עושים פרי. להלן יכוננו האחרונים "זכרים פונקציונליים".

טיפוס הזוויגיות של הצמח באוכלוסיות הגדלות בדרום מזרח ספרד הוא אנדרודיאוצי, כלומר דו-ביתיות זכרית (חלק מהפרטים אנדרוגיניים וחלק מהפרטים עקרים נקבית, כלומר הם זכרים פונקציונליים). עצי הזכר בעלי פרחים מלאים, אך עמודי העלי שלהם אינם פונקציונליים ולא נוצרים מהם פירות. לפרטים ההרמפרודיטיים יש גם אבקה פונקציונלית והם גם מייצרים פירות (Herrera et al., 1994). ממצאים אלה זכו לחיזוק מתצפיות באיטליה באוכלוסיות של **בר-זית**

**בינוני** *Phillyrea latifolia* הגדלות בקרקע חולית בקסטל-וולטורנו שמצפון למפרץ נאפולי באיטליה. שם נמצאו פרטים הרמפרודיטיים בצד פרטים עקרים נקבית, המתפקדים כזכרים. בפרטים העקרים נקבית (הזכרים הפונקציונליים) השחלה מנוונת כמעט לחלוטין ושיעורם של אלה באוכלוסייה שנבדקה הוא 67% מכלל הפרטים. החיוניות והאיכות של גרגרי האבקה דומה בשני טיפוס הזוויג, אך הפרטים ה"זכריים" מייצרים פי 3 גרגרי אבקה מאשר הפרטים ההרמפרודיטיים וכמו כן יש בהם מספר גדול יותר של פרחים בכל תפוחת (Aronne and Wilcock, 1994)<sup>1</sup>.

כאן המקום לציין שגם במין השני של **בר-זית בינוני** הנפוץ במערב אגן הים התיכון, **בר-זית צר עלים** (*Phillyrea angustifolia*), נמצאה באוכלוסיות בדרום צרפת דו-ביתיות זכרית (אנדרודיאוציות): מחצית הפרטים הם אנדרוגיניים הנושאים פרחים עם עלי תקין בעל צלקת ושחלה מפותחים. המחצית האחרת הם "זכרים פונקציונליים" נושאים פרחים עקרים נקבית, חסרי עמוד עלי ובעלי שחלה מנוונת (Lepart and Domee, 1992). לפאר ודומה מצטטים במאמרם מחקרים קודמים עוד מסוף המאה ה-19 ומשנות ה-50 של המאה ה-20, שצינו **לבר-זית צר עלים** טיפוס זוויגיות אנדרודיאוצי. גם בספרד ובאיים הבלאריים מצאה החוקרת אנה טראווסט **שבבר-זית צר עלים** ישנם 2 טיפוסים זוויג באוכלוסיות: הרמפרודיטים (אנדרוגיניים) בעלי שחלה מפותחת וצלקות דו-אונתיות בעלות מרקם ספוגי שעליו גרגרי אבקה נובטים, וזכרים בעלי שחלה לא מפותחת, עמוד עלי קצר וצלקת בעלת גוון חום שחסרים בה השטחים הספוגיים (Traveset, 1994). גם בספרד וגם באיים הבלאריים, רוב הפרטים באוכלוסייה הם הרמפרודיטים והזכרים הם במיעוט, אך שיעור זה משתנה באזורים שונים שנבדקו באותו מחקר. יתרה מזו, גם על חלק מהפרטים ההרמפרודיטיים נמצאו במקרים רבים פרחים זכריים בצד הפרחים האנדרוגיניים.

כאשר התחלנו את המחקר ברמת הנדיב, לא ידענו על הדו-ביתיות הזכרית שנמצאה בשני המינים של **בר-זית** בספרד, באיטליה ובצרפת, אבל שמנו לב לעובדה, שלאורך כל שנות המעקב, למעלה ממחצית הפרטים לא עשו פירות כלל. תופעה זו עוררה אצלנו מלכתחילה חשד בדבר עקרות נקבית של חלק מהפרטים, וכאשר התוודענו למחקרים אלה, פנינו גם אנו לבדוק את שאלת טיפוס הזוויג באוכלוסיות בישראל.

<sup>1</sup> הערת המחבר: הפרחים באוכלוסיות אלה של **בר-זית בינוני** גדולים פי 2 מאלה שבישראל.

תצפיותינו על טיפוס הזויג של שיחי **בר-זית בינוני** ברמת הנדיב, דמו באופן עקרוני לממצאים מספרד, איטליה וצרפת בשני מיני **הבר-זית**, אך גם נבדלו מהן בפרטים לא מעטים. בדיקות במיקרוסקופ ובבינוקולר של פרחים משיחים של אוכלוסיית המחקר ברמת הנדיב, אישרו את הממצאים של הררה מספרד: כל הפרטים הפורחים נושאים פרחים "מלאים", דו זויגיים לכאורה, המכילים גם אבקנים וגם עלי (שחלה עם ביציות, עמוד עלי וצלקת). אלא, שהללו מתחלקים לשני טיפוסים מורפולוגיים הנבדלים באורך עמוד העלי ובמיוחד בגודל הצלקת. יצויין שברמת השיחים ישנה עקביות מלאה בסוג הפרחים שהם נושאים: על כל פרט צמח מופיע סוג אחד של הטיפוס המורפולוגי של הפרח. בטיפוס האחד, עמוד העלי ארוך יותר, 2 אונות הצלקת מפותחות ונושאות משטחים צלקתיים רחבים בעלי מרקם ספוגי בגוון ירקרק-צהבהב. ככל שצפינו, כל הפרחים בפרטים אלה היו אנדרוגיניים ולא מצאנו פרחים זכריים. בטיפוס השני, עמוד העלי קצר יותר אונות הצלקת קטנות, צבען חום-אדמדם והמשטחים הצלקתיים פחות מפותחים (תמונות 10,11,12,13). בניגוד ל**בר-זית צר עלים** ובניגוד ל**בר-זית בינוני** מאיזור נאפולי באיטליה, כל השחלות בפרחים אלה דמו לשחלות של הפרחים האנדרוגיניים ה"רגילים" והכילו 2 ביציות. לא מצאנו פרחים עם שחלות מנוונות.

טבלה 10 מסכמת מדדי גודל שונים של העלי בשני טיפוסים הפרחים. הקשר בין מדדי פריחה ופריה לבין טיפוס עמוד העלי והצלקת מוצג בטבלה 11. נראה, כי הצמחים בעלי הצלקת הקטנה נוטים לפרוח בתדירות ובעוצמה גבוהה יותר, מאשר הצמחים בעלי הצלקת הגדולה. הבדל חד משמעי נצפה בתדירות הפריה ובעוצמתה: בין הפרטים שנרשמה בהם יצירת פירות לפחות פעם אחת לאורך 4 שנות מעקב, היו כמעט רק בעלי צלקת גדולה. בפרטים בעלי הצלקת הקטנה שבהם נצפו לכאורה פירות, מדובר בפירות מעוותים שנותרים ירוקים ואינם מבשילים, ולמעשה אלה עפצים הנוצרים בשחלות ע"י יתוצים. "פירות" כאלה (עפצים לאמיתו של דבר) מופיעים גם בצמחים העלי הצלקת הגדלה (לפירוט על העפצים ראו בהמשך בסעיף 9.1). הממצאים מעידים איפוא, שהאוכלוסיות של **בר-זית בינוני** ברמת הנדיב כוללות מצד אחד פרטים אנדרוגיניים פוריים שתיפקודם גם זכרי וגם נקבי (מכילים גם אבקנים וגם שחלות פוריות), ומצד שני "זכרים פונקציונליים" שיש להם אמנם שחלות וביציות, אך אינם עושים פירות ותיפקודם ככל הנראה זכרי בלבד. מצאנו עקביות בטיפוסי הפרחים באותו פרט צמח – תמיד נמצאו פרחים מאותו טיפוס צלקת על אותו פרט.

תכונות נוספות של הפרחים משני הטיפוסים משלימות את המידע אודות טיפוס הזויג: הפרטים האנדרוגיניים והזכרים הפונקציונליים דומים במספר הענפונים שנושאים תפרחות ובמספר הפרחים בתפרחת אחת אך נבדלים ביניהם במספר התפרחות הכללי בענפון ומכאן גם במספר הפרחים הכללי על ענפי הצמח (טבלה 12). כלומר, עוצמת הפריחה לפרט, על פי מספר הפרחים הכללי לענף בצמח, גבוהה יותר בזכרים הפונקציונליים מאשר בצמחים האנדרוגיניים. מספר גרגרי האבקה לפרח אינו נבדל באופן מובהק בין פרח של צמח אנדרוגיני ובין פרח של זכר פונקציונלי (טבלה 13), אך מכיוון שמספר הפרחים הכללי גבוה יותר בזכרים הפונקציונליים, התרומה הכוללת של גרגרי אבקה להאבקה מהזכרים הפונקציונליים רבה יותר מתרומת גרגרי האבקה של הצמחים האנדרוגיניים. ייתכן שבכך מתבטא העיקרון של המרת המשאבים (trade off), כאשר במקרה זה לרשות הפרטים ש"הוסטו" לתיפקוד זכרי יותר מודגש (=הזכרים

הפונקציונליים), "שחררו" משאבים ליצירת יותר גרגרי אבקה לפרח, "על חשבון" משאבים שמשמשים ליצירת פרי בפרט האנדרוגיני. מוסכמה מקובלת היא, שהשקעת משאבי הצמח ביצירת פירות רבה יותר מאשר בייצור גרגרי אבקה, ויצירת פירות עסיסיים בצמחים מואבקי רוח קשורה בסלקציה לטובת דו-ביתית. ייתכן ש**בר-זית בינוני** נמצא ב"אמצע" הדרך לכיוון אבולוציוני של דו ביתיות מלאה (הדיון התיאורטי בשאלה זו הוא מעבר לתחומה של חוברת זו).

בסיכומו של דבר, באוכלוסיות של **בר-זית בינוני** בישראל, לשני טיפוסים הצמחים יש בפרחים פוטנציאל נקבי וזכרי גם יחד, שכן בשניהם יש גם גרגרי אבקה וגם ביציות. אך בעוד ששני הטיפוסים מממשים את התיפקוד הזכרי ע"י שיחרור גרגרי אבקה (ראו גם בהמשך על האבקה פתוחה וסגורה), רק הפרטים האנדרוגיניים, המזוהים לפי הצלקת הגדולה בפרחיהם, מממשים את התיפקוד הנקבי. יכולת המימוש של התיפקוד הנקבי בבר זית, דהיינו, התרחשות הפריה, מוכתבת לדעתנו ע"י תכונות הצלקת. הצלקות הגדולות מכילות פני שטח צלקתיים שמקנים רצפטיביות ומאפשרים נביטת גרגרי אבקה, בעוד שהצלקות הקטנות חסרות את השטחים הצלקתיים ולכן כנראה אינן רצפטיביות. איננו יודעים בשלב זה האם בביציות בשחלות של הפרחים בזכרים הפונקציונליים מתרחשת מאקרוספורוגונה תקינה ואכן יש בהן תאי ביצה שיכולים להיות מופרים אילו גרגרי אבקה היו נובטים על הצלקות. יחד עם זאת, עלינו לציין שהידע שלנו על הביולוגיה של ההאבקה וההפריה ב**בר-זית בינוני** עדיין לוקה מאד בחסר.

בהמשך, בדקנו את החלק היחסי של הפרטים האנדרוגיניים ושל הזכרים הפונקציונליים באוכלוסיות. השווינו 3 אתרים במקומות שונים בארץ ומצאנו, שבקרב הצמחים שפרחו במהלך שנות התצפית, ההתפלגות של הפרטים בין 2 טיפוסים הזוויג היא פחות או יותר שווה – כ-40% לכל טיפוס (טבלה 14). יש לזכור שאותם 20% הנותרים בכל אחת מהאוכלוסיות שנבדקו, הם פרטים שלא פרחו כלל ובקרבם טיפוס הזוויג לא ידוע, ולא ברור אם יחס הזוויגים בקרב הפרטים שלא פרחו דומה או שונה לזה של הפרטים שפרחו. נתונים נוספים ודומים בעיקרם על היחס הכמותי בין 2 טיפוסים הזוויג בישראל נמסרו ע"י רוטנברג (1998, Rottenberg), במסגרת סקר מקיף על צמחים דו-ביתיים בישראל. **בר-זית בינוני** בסקר זה צוין כמין דו ביתי זכרי (אנדרודיאוצי) ו-1% ה"נקבות" (פרטים אנדרוגיניים לפי המינוח שלנו) היה כדלקמן: בעבדון (הגליל המערבי) – 48.6, בבית אורן – 46.3 ובזכרון יעקב – 54.5. ההבדל בין היחס שנמצא בבית אורן לבין יחס זוויגים צפוי של 1:1 לא היה מובהק סטטיסטית.

היחס השווה פחות או יותר בין שני טיפוסים הזוויג שנמצא באתרים שונים בישראל, תואם את הצפוי ליחס זוויגים בטבע (Fisher, 1930). יחד עם זאת קיימות גם סטיות. לפי Aronne and Wilcock (1994), צריך לצפות שבתנאי עקה מספר הזכרים הפונקציונליים יהיה גדול יותר ממספר הפרטים האנדרוגיניים משיקולים של זמינות משאבים, שכן חסר במשאבים יפעל כנגד הפרטים הנקביים יותר מאשר כנגד הפרטים הזכריים. ואמנם, האוכלוסייה שנחקרה באיטליה, גדלה על קרקע חולית עם משק מים גרוע ו-1% הפרטים העקרים נקבית (=זכרים פונקציונליים) באוכלוסייה הוא 67%. התוצאות מישראל המובאות בטבלת טיפוסים הזוויג אינן מאשרות ציפיה זו באשר לעקת יובש: 3 האוכלוסיות שנבדקו בישראל מצויות על מפל משקעים ולמרות זאת אין ביניהן הבדל משמעותי ביחס טיפוסים הזוויג. גם באוכלוסייה של האיזור השחון ביותר בנחוושה

שבשפלת יהודה, בגבול החבל היס-תיכוני עם 450 מ"מ משקעים בממוצע רב-שנתי, יחס הזוויגים שווה פחות או יותר.

על מנת להאיר את תוצאותינו באשר ליחס הזוויגים בהקשר רחב יותר, כדאי גם להשוותן לממצאים ב**בר-זית צר עלים** (*Phillyrea angustifolia*) – המין השני של **בר-זית** הגדל באגן היס התיכון, שגם הוא, כאמור, אנדרודיאצי. הנתונים על יחס הזוויגים במין זה על פי נתוני הספרות אינם אחידים. לפי Lepart and Domee (1992), בדרום צרפת ההתפלגות בין 2 טיפוסים הזוויג היא שווה. לעומת זאת בדרום ספרד, בדרום פורטוגל ובאיים הבלאריים, במרבית האוכלוסיות רוב הפרטים הם הרמפרודיטים ומיעוטם זכרים. השיעור הממוצע של הזכרים הוא בסביבות 30%. חלק מהפרטים באוכלוסיות של **בר-זית צר עלים** אינו פורח כלל וטיפוס הזוויג אינו ידוע בוודאות (בדומה לממצאים שלנו ב**בר-זית בינוני**). השיעור היחסי של הזכרים משתנה בהתאם למיקום בית הגידול, לשיעור העקה וההפרעות (Traveset, 1994; Pannell and Ojeda, 2000). טרווסט סבורה שלאנדרודיאציות ניכרת (=שיעור גבוה יחסי של זכרים) יש חשיבות באוכלוסיות של איים (כדוגמת מיוורקה באיים הבלאריים) בהשוואה ליבשת, שכן בכך מובטח גם שיעור גבוה יותר של הפרייה זרה ובכך הימנעות מסיכונים של הפרייה עצמית שיכלה להתרחש אילו כל הפרטים באוכלוסיות הקטנות שבאי, היו הרמפרודיטים (Traveset, 1994) וראו גם בסעיף 8.2). פנל ואוחדה, מציעים קשר בין שיעור הזכרים לבין תנאי עקה והפרעות, תוך התייחסות גם לפרטים שאינם פורחים. באוכלוסיות של **בר-זית צר עלים** הנתונות לעקת יובש והפרעות, כדוגמת רעייה ושריפות, שיעור הזכרים נוטה להיות יותר גבוה, אך במקביל עולה גם שיעור הפרטים שאינם פורחים כלל. הם מניחים, שבקרב אלה שאינם פורחים רוב הפרטים הם הרמפרודיטים, ומכאן שהשיעור הגבוה יחסית של זכרים בתנאי עקה והפרעות נובע מכך שיותר פרטים הרמפרודיטים, אינם פורחים. ההסבר לכך מתבסס על המרת משאבים (trade off) בין תחזוקה לרבייה. בתנאי עקה והפרעה, התחזוקה וההתאוששות הוגטטיבית של הצמח מסיטות משאבים בעקר מהפונקציה הנקבית, הדורשת הקצאה רבה יותר, בעיקר ליצירת פירות. התוצאה היא "הימנעות מפריחה" ולכן ירידה בשיעור ההרמפרודיטים הפורחים. לפי המקובל, הקצאת המשאבים לתיפקודים הרבייתיים בזכרים קטנה יותר ולכן גם הקצאת משאבים לרבייה בתנאי עקה נפגעת פחות. כמו כן, תדירות הפריחה בזכרים גבוהה יותר (בדומה לתוצאות שלנו). מכל אלה צפוי, ששיעור הזכרים הנצפה בתנאי עקה והפרעות בקרב הפרטים שכן פורחים, יהיה גבוה יותר (Pannell and Ojeda, 2000).

אם נשוב ל**בר-זית בינוני** בישראל, נראה שבאשר ליחס הזוויגים, במובנים אחדים קיים דמיון לממצאים ב**בר-זית צר עלים** ובמובנים אחרים קיים שוני. בדומה ל**בר-זית צר עלים**, גם ב**בר-זית בינוני** קיימת "הימנעות מפריחה" באחוז ניכר של האוכלוסיה. כמו כן, תדירות הפריחה של הזכרים הפונקציונליים גבוהה מזו של הפרטים ההרמפרודיטיים (טבלה 11). אולם, מנגד, ממצאינו שונים בדברים הבאים:

1. בניגוד ל**בר-זית צר עלים**, ב**בר-זית בינוני** גם בפרחים ה"זכריים" יש שחלות ועמודי עלי, ומכאן שההפרדה בין הקצאות משאבים זכריות ונקביות פחות ברורה.

2. עקת יובש משפיעה על שיעור הפריחה בכיוון הפוך : דווקא באוכלוסיות של האיזור הגשום ביותר, בחורשים שבגליל, נמצא שיעור הפריחה הנמוך ביותר ואילו בנחושה, שבה התנאים יובשניים יותר, מצא שיעור הפריחה הגבוה ביותר (טבלה 14).
  3. שיעור הפריחה הגבוה ביותר נמצא דווקא בהפרעה חזקה (דילול עם רעייה – טבלה 9).
  4. שיעור הזכרים הפורחים דומה ב-3 האוכלוסיות שנבדקו בארץ על מפל משקעים (כ-40%) ואינו גבוה יותר באתרים יובשניים (טבלה 14).
- כדי לחדד יותר את ההיבט של הקצאת משאבים, בדקנו **בר-זית בינוני** גם את הקשר בין צימוח וגטטיבי לבין טיפוס הזוויג. על יסוד ההנחה שהפרטים האנדרוגיניים יוצרי הפירות מקצים יותר משאבים לתיפקוד הנקבי מאשר הזכרים הפונקציונליים שאינם יוצרים פירות, בדקנו האם הפניית משאבים זו עלולה לבוא על חשבון הצימוח הוגטטיבי. לא מצאנו הבדל מובהק בעוצמת הצימוח הוגטטיבי בעונת הבלבוב בין פרטים אנדרוגיניים לבין זכרים פונקציונליים (טבלה 15). כמו כן, שיעור הפריה הנמוך מאד (סעיף 9.1) מעורר אף הוא ספק עד כמה הקצאת המשאבים בנתיב הנקבי אכן יכולה להשפיע על השיעור והתדירות של הפריחה של הפרטים ההרמפרודיטיים. לאור כל אלה, ולאור העובדה שהבאנו קודם לכן בדבר אי ההשפעה של עקת יובש, אנו מניחים שלאילוצי משאבים אין תפקיד מרכזי בהשפעה על יחסי הזוויגים באוכלוסיה, ושהיחסים הכמותיים שנמצאו, מושפעים מאילוצים אחרים.
- אין ספק שהתופעה הנדירה יחסית בטבע של דו-ביתיות זכרית (אנדרודיאציות), המאפיינת את מיני הסוג **בר-זית**, מעוררת הרבה שאלות תיאורטיות מעניינות באשר לתופעות הזוויג בצמחים. שאלות אלה הן מעבר לתחום חוברת זו, אך משמשות היום נושא למחקר בשדה ולדיון תיאורטי בהיבטים אבולוציוניים ואקולוגיים.

## 8.2 האבקה ומערכות זיווג

תכונות הפרחים של **בר-זית בינוני** תואמות את סינדרום האבקה הרוח: הפרחים קטנים (1.5-2.5 מ"מ) ירקרקים וחסרי צוף. בנוסף לכך, לפי שמידע ודרום (1992) הם מואבקים ע"י זבובים. בתצפיות שערכנו ברמת הנדיב, צפינו גם כן בזבובונים רבים שרוחשים סביב הפרחים, אלא שלא ברור אם אמנם הם תורמים להאבקה. בהשוואה של יצירת פירות בפרטים אנדרוגיניים, בין ענפים פורחים מכוייסים שנמנעה מהם האבקה זרה, לבין ענפים שהיו בתנאי האבקה פתוחה (טבלה 16), מצאנו שבשני המקרים יש יצירת פירות, דבר המעיד על פוריות עצמית (self sterility) בתחומי אותו ענף, וממילא גם באותו צמח. יתרה מזאת, התוצאות מעידות גם שהאבקה של הפרחים האנדרוגיניים פוריה ולפרחים האנדרוגיניים יש תיפקודי זכרי מובהק בצד התיפקוד הנקבי. אפשר להרחיק לכת ולומר שהפרייה אפשרית באוכלוסייה גם ללא נוכחותם של הזכרים הפונקציונליים. יחד עם זאת, שיעורי הפוריות היו מעט גבוהים יותר בהאבקה פתוחה, דבר המעיד על הצלחה רבה יותר של האבקה הדדית או זרה (שמקורותיה יכולים להיות אבקה מענפים שכנים של אותו פרט או מפרטים אחרים – אנדרוגיניים או זכרים פונקציונליים). כצפוי, בזכרים הפונקציונליים לא נוצרים פירות (למרות שיש להם שחלות עם ביציות).

מעניין להשוות את התוצאות הללו לתוצאות של Traveset (1994) **בר-זית צר עלים** *Phillyrea angustifolia*. באוכלוסיות הגדלות בספרד ביבשת, נמצא שהאבקה מלאכותית מגדילה את שיעור יצירת הפירות בהשוואה להאבקה ספונטנית, דבר המעיד על אפשרות שאספקת גרגרי האבקה הספונטנית אינה מספקת. בהאבקה זרה שיעור הפירות הנוצר גבוה מהאבקה עצמית ואין הבדל אם האבקה מגיעה מפרט הרמפרודיטי או מזכר. כלומר: התרומה הזכרית של האנדרוגיניים שוות ערך לזו של הזכרים. לעומת זאת, באי מיורקה, ההצלחה ביצירת פירות היתה גבוהה בהרבה כאשר מקור האבקה היה בפרטים זכריים בהשוואה ליצירת הפירות כאשר מקור האבקה היה מפרטים הרמפרודיטיים (אנדרוגיניים). במקרה זה היה גם שוני מורפולוגי בין גרגרי האבקה משני טיפוס הזוויג, כאשר גרגרי אבקה שמקורם בזכרים יותר נקבוביים וייתכן שנביטתם בצלקת טובה יותר. כלומר: ההבחנה והפונקציונליות של שני הזוויגים מודגשת יותר באוכלוסייה הגדלה באי מאשר ביבשת. הפירוש שניתן הוא שבאי יש חשיבות רבה יותר למניעת סיכוני Inbreeding בגלל האוכלוסיות הקטנות והסלקציה היא לכיוון הפרדת הזוויגים בדרך לדו-זוויגיות, דרך שלב ביניים אבולוציוני של אנדרודיאוציות. מול אלה, הנתונים שהצגנו **בר-זית בינוני** בישראל מעטים מדי מכדי להגיע למסקנות ברורות באשר לטיפוסי הזוויג, ביטויי הזוויג ומערכות הזיווג. אולם, אין ספק שמסתמן כאן כיוון מחקרי שיש להמשיכו על מנת להבין את התופעות לאשורן.

## 9. פריה והפצה

### 9.1 שיעורי הפריה

שיעורי הפריה **בר-זית בינוני** הם נמוכים ביותר, הן ברמת האוכלוסייה כולה והן ברמת הפרטים הבודדים. יחד עם זאת, בשנים מסוימות בתדירות לא סדירה, עשויים להופיע יבולי פרי גדולים ברוב הפרטים באוכלוסייה. תופעה זו מכונה בשם mast fruiting או masting. במעקב שערכו הררה וחובריו (Herrera et al. 1994) בספרד, נמצא **שבר-זית בינוני** הוא mast-fruiting ובמשך 15 שנות מעקב בין 1978 ו 1992, רק בשתי עונות פריה, 1981 ו 1989, היו יבולי פירות גדולים, בעוד שביתר השנים היבול היה אפסי (ראו בנושא זה גם בפרק הפנולוגיה בסעיף 7.3). גם באוכלוסיית רמת הנדיב גלינו במהלך 4 שנים שיעור נמוך של יצירת פירות (טבלה 9), אך התקופה היתה קצרה מכדי לזהות masting. כאשר נבחן שיעור הפריה ברמת הפרטים, ראינו שמתוך 84 שיחים של **בר-זית בינוני** שזוהו בוודאות כאנדרוגיניים (מתוך 200 השיחים שבמחקר), רק ב-47 נרשמה עשיית פרי, כלומר ב-56%. כלומר, 44% מהשיחים האנדרוגיניים שפרחו לפחות פעם במהלך 4 שנות המעקב, לא עשו פרי אפילו פעם אחת בתקופה זו. השיעור הנמוך של יצירת פרי מתבטא גם בצפיפות הפירות על אותם השיחים שבהם נרשמו פירות. על פי מדד עוצמת הפריה שהשתמשנו בו בסולם 1-3 (סעיף 7.3), מצאנו שמדי שנה רק במספר קטן של שיחים נרשמה צפיפות גבוהה של פרי. רוב השיחים נושאים יבול פרי דליל, אם כי בפרטים בודדים בכל אוכלוסייה ובכל שנה נצפו, על פי אומדן, יבולים גבוהים בסדר גודל של אלפי פירות לשיח (תמונה 14). עוד מצאנו, שלא היתה עקביות בזהות של השיחים עתירי הפרי בשנות המעקב השונות. טבלה 16 מספקת אינדיקציה לשיעור ההצלחה של יצירת הפרי בפרחים האנדרוגיניים. שיעור זה נמוך ואינו עולה על 15%. כלומר: רק חלק קטן יחסית מהשחלות בפרחים האנדרוגיניים מתפתח לפירות. הסיבות האפשריות לכשלון של רוב השחלות להתפתח לפרי בשל הן:

- א. זמינות לא מספקת של גרגרי אבקה להפריה
- ב. צלקות לא רצפטיביות או ביציות לא פוריות
- ג. התנוונות מוקדמת של העוברים והפלת הפירות
- ד. פגיעה של מזיקים

שתי האפשרויות הראשונות קשורות לשלב של טרום הפריה, ולגביהן אין בידינו בשלב זה מידע מספיק. ללא ספק מתבקש גם כאן כאן מחקר נוסף. האפשרות השלישית היא תופעה מאד נפוצה במיני עצים רבים ובכללם עצי פרי חקלאיים, והיא מבטאת לפי המקובל ויסות של כמות הצאצאים ואיכותם על פי כמות המשאבים העומדת לרשות הצמח (ראו לדוגמה אצל שמידע, 1993). הפלה מסיבית וסלקטיבית בשלב מוקדם של פירות עם עוברים "פחות מוצלחים" וברירת מספר קטן של פירות עם עוברים באיכות גבוהה, יכולה אולי להסביר את העובדה שרוב השחלות **בר-זית בינוני** אינן מתפתחות לפרי. תמיכה באפשרות של הפלת רוב הפירות בשלב מוקדם ניתנת מהממצאים במין השני של **בר-זית בינוני** *Phillyrea angustifolia*, שנפוץ במערב אגן הים התיכון. ממחקרה של Traveset (1994) באוכלוסיות של מין זה בדרום ספרד ובאיים הבלאריים, מתברר שאכן קיימת הפלה מסיבית. יחד עם זאת, עצם ההפלה של פירות איננה מסבירה כראוי



את השונות הרבה בצפיפות הפירות בקרב הפרטים בכל אוכלוסיה בתוך כל עונת גידול ואת השונות בצפיפות הפירות בכל אחד מהשיחים משנה לשנה. העדר החוקיות ביצירת פירות שנצפה **בר-זית בינוני** עומד בניגוד לחוקיות הידועה כ"סירווגיות" ביבולי פרי, שמאפיינת עצי פרי רבים ובכללם את הזית הנמנה על אותה משפחה. תופעה זו מתייחסת לשנים עתירות יבול פרי, שבאות לסירווגין אחרי שנים דלות יבול והדבר מוסבר בזמינות המשאבים המוקצים לעשיית פרי. יבול גדול מדלדל משאבים ובשנה העוקבת היבול נמוך, העץ "מתאושש" ובשנה שלאחר מכן שוב יש יבול גבוה וחוזר חלילה. כאמור, אין זה המקרה של **בר-זית בינוני**. ייתכן איפוא, שהאפשרות הרביעית - פגיעת מזיקים - אחראית לפחות לחלק מהפחת בייצור הפירות ויכולה לסייע בהסבר השונות הגדולה. פגיעת מזיקים בשחלות, לפני או אחרי ההפרייה, יכולה לגרום לאי התפתחות העובר, לכשלון ביצירת פרי ולפחת הגדול של מספרי פירות בהשוואה למספרי שחלות. ואמנם, ישנם דיווחים ותצפיות על חרקים הפוגעים בשחלות באופנים שונים. בספרד נמצא ע"י Herrera וחוב' (1994), שבשנים מסוימות נפוצים זחלים של החיפושית *Cionellus gibbifrons* על התפרחות וגורמים לכישלון ביצירת פירות בעצים נגועים. בתצפיותינו ברמת הנדיב נמצא, שחלק מהשחלות מתפתחות לעפצים שנראות כפרי ירוק ומעוות. במשך 4 שנות מעקב (1997-2000), נמצאו עפצים ב-30% מכלל השיחים שפרחו, בחלוקה שווה פחות או יותר בין שחלות של פרחים בפרטים אנדרוגיניים ושחלות של פרחים בפרטים מהטיפוס של זכר פונקציונלי. שוורץ-צחור (טרם פורסם), שחקרה את התפתחות העפצים הללו **בר-זית בינוני** ברמת הנדיב, הבחינה לראשונה שחלק מה"פירות" מעוותים ואינם כדוריים כמו הפירות ה"רגילים" ונותרים ירוקים גם בעונת ההבשלה (תמונה 15). כאשר חותכים "פרי" מצולע כזה, ומתבוננים לתוכו מבעד בינוקולר - מתגלה זחל כתום זעיר (תמונה 16). הזחל זוהה כזחל של יתוץ (זבובאים (Diptera, Cecidomyiidae) על ידי נטע דורצין העושה דוקטורט באוניברסיטת תל אביב על משפחה זו. המסקנה הטבעית היתה שהפרי המעוות אינו פרי כי אם עפץ. בהמשך המחקר הסתבר שהזחל מתגלם בתוך העפץ ולקראת עונת פריחת **בר-זית** פורץ הגולם את דופן העפץ בעזרת זיזים מיוחדים בהם הוא מצויד. מעטפת הגולם נשארת דבוקה לעפץ (תמונה 17) ומתוכה מתעופף היתוץ הבוגר. היתוצים מתעופפים אל פרחי **בר-זית בינוני** נפגשים ומזדווגים. הנקבה, לאחר שהופרתה, מטילה לתוך שחלת הפרח בעזרת צינור הטלה נשלף ודמוי מחט (תמונה 18). שחלת הפרח מתפתחת לעפץ בו גדל זחל היתוץ וחוזר חלילה. היתוץ המעפיץ נקרא *Probruggmanniella phillyreae* ומסתבר שהוא מעפיץ לא רק את **בר-זית בינוני** (*Phillyrea latifolia*) אלא גם את **בר-זית צר עלים** *Phillyrea angustifolia*, שאינו גדל בארץ (Mohn (1961).

Traveset (1994), דיווחה גם היא על התפתחות עפצים **בר-זית צר עלים**, אך החרק המעפיץ הוגדר כ-*Schizomyia phillyreae* ממשפחת *Cecidomyiidae*. העפצים הללו דומים בצורתם לאלה שנמצאו **בר-זית בינוני** - לא התפתחו בהם זרעים ובתוכם נמצאו שחלי היתוץ המעפיץ.

## 9.2 תכונות הפרי

החל מחודש יוני נראים על השיחים פירות ירוקים כמעט כדוריים. בחודש ספטמבר הפירות מתחילים להשחיר ולהתמלא עסיס, אך עיקר ההבשלה חל באוקטובר. הפרי הבשל הוא בית גלעין

כדורי קטן בקוטר 4-5 מ"מ. מ-2 הביציות של הפרח מתפתחת רק אחת והפרי מכיל בהבשלתו רק זרע אחד. בהבשלה צבעו כחול-סגול-שחור (תמונה 19), הציפה עסיסית ומתוקה והוא נאכל ע"י צפורים (שמידע ודרום, 1992, Feinbrun-Dothan, 1978). לעתים מופיעים גם פירות בצבע אדום-סגול (תמונה 20). במערב הים התיכון הפרי גדול יותר. על פי הנתונים של Herrera (1994), אורך הפירות הממוצע בדרום מזרח ספרד הוא 7.1 מ"מ והרוחב הממוצע הוא 7.5 מ"מ. צבעם שחור, מכילים זרע אחד ומבשילים גם שם בספטמבר-אוקטובר. משקלם בממוצע 259 מ"ג והציפה מכילה על בסיס משקל יבש כ 87% פחמימות מסיסות, 5.6% סיבים, 3.1% ליפידים, 2.3% חלבונים ו-2.2% אפר. אין כמעט נשירה ספונטנית של פירות והפירות עשויים להישאר על העצים עד לאביב הבא ללא ריקבון. גם ברמת הנדיב ניתן היה למצוא פירות על השיחים במשך כל החורף ואפילו בעונת הפריחה הבאה, אלא שרבים מהם הצטמקו בהדרגה ובמהלך הקיץ הבא הם נעלמו מהשיחים.

### 9.3 הפצת הפירות וגורלם אחרי הפצתם

שמידע וארונסון (1983) מונים את **בר-זית בינוני** בין בעלי הפירות העסיסיים השחורים שנאכלים ומופצים ע"י צפורים. מידע מקיף על הביולוגיה של ההפצה של פירות **בר-זית בינוני** סיפק המחקר של הררה וחובריו (Herrera et al. 1994) בספרד. הפירות נאכלים ומופצים בעיקר ע"י צפורים פרוגיבוריות (אוכלות פרי) בגודל קטן עד בינוני. עיקר האכילה וההפצה מתרחשים בין אוקטובר למארס. לא נרשמה טריפה של זרעים ע"י חסרי חוליות (Herrera et al. 1994). כזכור, ציינו כבר מקודם שיבולי פרי גדולים באוכלוסיה הם נדירים ובלתי סדירים. במשך 15 שנות המעקב בספרד בין 1978 ו 1992, רק בשתי עונות פריה, 1981 ו 1989, היו יבולי פירות גדולים, בעוד שביתר השנים היבול היה אפסי. בעונת 1989 נמצא שהפירות היו זמינים לעופות מפיצים בין אמצע ספטמבר עד יוני של עונת הגידול הבאה. הסרה נרחבת של פירות הייתה אחרי שיבולי הפירות של מינים אחרים בשטח הידלדלו. גם בשיחיה פתוחה וגם ביער, מפיצי זרעים היו נפוצים בהרבה מטורפי זרעים. הפירות של **בר-זית בינוני** היו מרכיב ראשי בתפריט של **סבכי שחור כיפה** (*Sylvia atricapilla*) ושל **אדום חזה** (*Erithacus rubecula*) והן היו תלויות במקור מזון זה באופן בלעדי. ככל שכמות הפרי שהוסרה הייתה רבה יותר, דולדלה כמות הפרי על השיחים והעצים. גודל היבול הוא המנבא הטוב ביותר של מספר הפירות המופצים בשיחיה, בעוד שאיכות הפרי משפיעה יותר ביער. כל הפירות מופצים בתוככי התחום של אותה אוכלוסייה ולא נמצאו פירות שהגיעו מעבר לתחום שבו ישנן אוכלוסיות קיימות של **בר-זית בינוני**. רוב הפירות ב"מטר הזרעים" (seed rain) נמצאו מתחת לצמחים עתירי פירות, אך גם בשיחיה ובפערים ביער. טריפה לאחר הפצה וטריפת זרעים במהלך שנה אחת לאחר ההפצה הייתה נמוכה יחסית - 39% בשיחיה ו 54% ביער הסגור. בישראל נצפתה לקיחת פירות של **בר-זית בינוני** ע"י הצפורים אוכלות הפרי השכיחות אך אין כמעט נתונים כמותיים על הלקיחה במין זה (יצחקי, 1988). ברמת הנדיב נצפו גם כן ביקורים של סבכים ובולבולים שיחים נושאי פרי, אך גם כאן חסרים נתונים כמותיים.

## 10. נביטה והתבססות נבטים

לפי ויזל, פולק וכהן (1978), ציפת הפרי של **בר-זית בינוני** מכילה חומרי עיכוב והסרת הקליפה מזרזת את הנביטה. הנביטה היא בתחום  $10-30^{\circ}\text{C}$  והאופטימום  $10^{\circ}\text{C}$ . לזרעים תרדמה כפולה והנביטה יכולה להתרחש עד 3 שנים לאחר ההפצה. בספרד, הנביטה בשדה מתרחשת בין ינואר למאי (Herrera et al., 1994). הגיוס לנביטה של הזרעים המופצים במטר הזרעים (seed rain) תלוי בטיב בית הגידול. לפי הנתונים מספרד, בשיחיה פתוחה הגורם המכריע הוא העוצמה של seed rain והישרדות הזרעים, בעוד שביער סגור הגורם המכריע הוא אירועים שלאחר שלב הנביטה ובשלב ההצצה של הנבטים (Jordano and Herrera, 1995).

ביער, הישרדות הזרעים הייתה נמוכה בקרחות מאשר בפנים החורש או בשולי החורש. בשיחיה, הישרדות הזרעים נבדלה מאד לפי מיקרו בתי גידול שונים, בהתאם לצמחים שמתחת לנופם היו הזרעים. בקרקע חשופה שיעור ההישרדות היה 19% בעוד שמתחת לשיחי **רוזמרין רפואי** השיעור היה 61%. ביער, צפיפות הנבטים ביער לא הייתה תלויה במיקום במערך הפסיפס של מיקרו בתי גידול, אך הראתה שונות גבוהה בשיחיה הפתוחה. מרבית הנביטה הייתה מתחת לצמחים יוצרי פירות עסיסיים. הישרדות הנבטים הייתה גבוהה יותר בחורש הסגור מאשר בשיחיה, שבה הייתה תמותה גבוהה יותר כנראה עקב התייבשות. בשני בתי הגידול, הישרדות הנבטים הייתה תלויה בטיב מיקרו בית גידול, ודוכאה ע"י פרטים בוגרים של **בר-זית בינוני**. הפיזור של הנבטים נקבע ע"י פעילות הפרוגניבורים בשיחיה, והדגם המרחבי שלהם אינו משתנה בהמשך ע"י הגורמים המאוחרים, כמו טריפה ע"י מכרסמים או הבדלים בשיעור הנביטה. בחורש הסגור, הייתה אי התאמה בין מטר הזרעים לבין דגם פיזור הנבטים בשטח, כתוצאה מההשפעה הרבה של הגורמים הפועלים בשלב הנביטה ולאחריה (Herrera et al., 1994).

בישראל נצפתה נביטה של **בר-זית בינוני** בשדה, אך בינתיים ללא תיעוד כמותי. ברמת הנדיב, בשטחים שבהם גדלות האוכלוסיות הצפופות של **בר-זית בינוני**, כמעט ולא מאותרים נבטים בתוך הצומח העשבוני, אך בכך אין כמובן הוכחה לאי קיומם של נביטה והתבססות נבטים בשטחים אלה. לעומת זאת, נבטים נצפו בוודאות בכמה חלקות בשטחי נטיעות של אורנים וברושים (שוורץ צחור, מידע אישי). אנו מניחים לפיכך שברמת הנדיב, על אף שיבולי הזרעים ברמת האוכלוסיה הם קטנים ובלתי סדירים וקשה לזהות נבטים בשדה, ייתכן שקיימת נביטה, גם אם שיעורה זעום. בכך נוצר פוטנציאל להופעת פרטים חדשים ולתחלופה באוכלוסייה. לפוטנציאל זה ישנה חשיבות בתהליכי סוקצסיה שסבירות התרחשותם גבוהה בתנאי ההפרעה של האקוסיסטמה היס-תיכונית. יחד עם זאת, התמונה המתקבלת ברמת הנדיב היא שמתקיימת אוטוסוקצסיה, הווה אומר התחדשות לאחר כריתה ושריפה מגדמים ומצוואר השורש של אותם הפרטים, כנראה ללא תחלופה. יכולת הנביטה רלבנטית להתנחלות ולייסוד אוכלוסיות חדשות במקומות פנויים, או לחידוש גנטי בתוך אוכלוסיות קיימות, אלא שעל אלה אין בידינו מידע ברור. איננו יודעים בבירור גם על מקומו של **בר-זית בינוני** בתהליכי סוקצסיה שתוארו במקומות אחרים בארץ, אך יש להניח שהתמונה דומה לזו שברמת הנדיב.

## 11. התאמות במבנה ובתיפקוד

**בר-זית בינוני** מדגים מגוון של התאמות מבנה מורפולוגיות ואנטומיות, בצד התאמות אקופיסיולוגיות, לתנאי הסובב הים-תיכוניים. תכונות אלה נבחנות על פי התאמתן לאקלים הים-תיכוני, לנוכחות בעלי החיים ולהפרעות הסביבתיות התדירות. ההנחה היא שתכונות אלה נבררו תחת לחצי הסלקציה הקיימים במערכות אקולוגיות ים-תיכוניות, או שעוצבו כבר מקודם בהיסטוריה האבולוציונית של המין, והוכיחו יתרון בנסיבות הים-תיכוניות (=פרה-אדפטציה). המאפיין הבולט ביותר של רוב מיני השיחים והעצים המהווים את היסוד הפלוריסטי של האקוסיסטמה ים-תיכונית הוא היותם ירוקי העד ובעלי העלים הנוקשים (גלדניים, סקלרומורפיים). **בר-זית בינוני** הוא מין מובהק בקבוצה זו של מינים. להלן נסקור את מאפייני הגלדניות בעלים של **בר-זית בינוני**, וננתח את ההתאמות הפיזיולוגיות הקשורות לעובדה שעלים גלדניים אלה שורדים על הצמח גם במשך הקיץ החם והיבש, ובו בזמן חשופים כל העת להפרעות השכיחות של האקוסיסטמה הים-תיכונית, כמו רעייה, כריתה ושריפה.

### 11.1 גלדניות (סקלרופיליות)

הגלדניות (הסקלרופיליות), כתכונת התאמה של עלים לתנאי סובב ים-תיכוני, מיוחסת בדרך כלל ל-3 גורמי סביבה: יובש הקיץ, דלות במזינים מינרליים (נוטריינטים) והגנה מפני רעייה. היא נפוצה בתנאים של הארה חזקה כאשר עודפי הפחמן מושקעים ביצירת המבנים הסקלרומורפיים (פרבולוצקי, לחמן ופולק, 1992; Margaris, 1981; Miller, 1983; Walter, 1985). ברמת המבנה האנטומי, הגלדניות מתבטאת בתאים צפופים מעובי דפנות העשירים בתאית ובליגנין, ברקמת סקלרנכימה מפותחת ובקוטיקולה עבה (תמונה 21). ישנו מתאם בין סקלרופיליות לבין משך החיים של העלים, כאשר העלים בצמחים סקלרופיליים מאריכים חיים ושורדים על הצמח בין שנה ל-3 שנים. זאת לעומת משך חיים קצר, לרוב חדשים אחדים, של עלים בצמחים ים-תיכוניים בעלי עלווה עונתית כמו נשירי חורף, נשירי קיץ ומחליפי עלים שעליהם אינם סקלרומורפיים (Pereira et al., 1987; Orshan, 1989). ההסבר המקובל למשך חיים ארוך יחסית של העלים בצמחים ים-תיכוניים ירוקי-עד סקלרופיליים הוא חסכון במשאבים בהשוואה לצמחים נשירי חורף או קיץ, שמחליפים את כל עליהם מדי שנה ומשך חיי העלים אצלם הוא חודשים ספורים. על פי קו מחשבה זה, בתנאים של דלות הזנתית, שמאפיינת בדרך כלל אקוסיסטמות ים-תיכוניות, "כדאי" להפנות משאבים לבניית עלה צפוף, קשיח ומאריך חיים, מה גם שמשאבי הפחמן אינם מוגבלים והקרנה חזקה. אמנם לצמח יותר "יקר" לייצר עלים כאלה, אך ההשקעה בהם "משתלמת" בגלל משך הזמן הארוך של יכולת הפעילות הפוטוסינתטית (Chabot and Hicks, 1982).

אפשר גם להניח שהמורשת הפילוגנטית היא זו שבאה כאן לידי ביטוי, שכן על פי הדעה המקובלת, הצמחייה הסקלרופילית ירוקת-העד הים-תיכונית מוצאה מצמחים ירוקי-עד שהתקיימו ביערות השלישוניים בתנאים של טמפרטורות גבוהות וגשמי קיץ (Raven, ; Pons, 1981; Axelrod, 1973). **בר-זית בינוני** היה מרכיב באותן צמחיות, על פי מאובנים שנמצאו במיוקן ובפליוקן. (1973). להלן נתונים אחדים על גלדניות של **בר-זית בינוני**, על פי מדדים שונים:

לפי (Christodoulakis & Mitrakos, 1987), צפיפות העלים של **בר-זית בינוני** היא 0.56 גר' לסמ"ק והיחס בין משקל העלה לשטחו הוא 171 גרם לסמ"ק<sup>2</sup>. להשוואה: צפיפות העלים ב-65666666 (קרוב לאלון מצוי) היא 0.71 גרם לסמ"ק והיחס בין המשקל והשטח הוא 216. כלומר: **בר-זית בינוני** פחות גלדני מאלון מצוי. לעומת זאת עלים של הדס מצוי, קטלב מצוי וער אציל פחות גלדניים מאלה של **בר-זית בינוני** (צפיפות: 0.44, 0.39, 0.37; יחס משקל/שטח: 138, 220, 123 בהתאמה). נתונים נוספים על הסקלרופיליות ב**בר-זית בינוני** הובאו מאיטליה: הטווח של מקדם הסקלרופיליות היה 80-140 גרם למ<sup>2</sup>, ולא הושפע משיעור הקרינה שהעלים נחשפו אליו על פי מיקומם במרחב (בשולי חורש, בפערים או במעבה החורש). זאת, על אף העובדה שבתנאי צל העלים גדולים יותר מאשר בשמש (Gratani, 1993).

דרך אחרת לקביעת הגלדניות (סקלרופיליות) היא לפי המשקל הדרוש לניקוב חור עגול בעלה ע"י מוט העובר דרך מכבש בו מונח העלה. לחלקו העליון של המוט מחברים דיסקית ועליה מניחים את המשקולות. ערכי הגלדניות שנמצאו ב**בר-זית בינוני** במחקר שנערך בארץ בבית ניר נמוכים גם הם מאלה של מאלה של אלון מצוי. טיפולי ממשק הכוללים דילול, גיזום ורעייה מגדילים את גלדניות העלים (פרבולוצקי וחבריו, 1991).

במחקרנו על **בר-זית בינוני** ברמת הנדיב שימש היחס בין משקל העלה לבין שטחו (צד אחד) כמדד לגלדניות. ההשוואה נעשתה במקרה זה לא בין **בר-זית בינוני** למינים אחרים, אלא בין צמחים המצויים במימשק שטח המבטא במפל של משטרי הפרעה (טבלה 17). נראה, כי בטיפול הדילול עם רעייה (הפרעה מרבית) ניכרת נטייה מובהקת להופעת עלים בעלי שטח קטן יותר ובעל משקל נמוך יותר לעומת יתר הטיפולים. היחס משקל יבש/שטח בעלים מצמחים הגדלים במימשק זה נמוך אף הוא באופן מובהק לעומת יתר הטיפולים. נטייה דומה נראית גם בטיפול הרעייה אך היא איננה מובהקת. מתוצאות אלה ניתן להסיק, שבטיפול הפרעה קיצוניים, העלים הם פחות סקלרומורפיים. ההסבר האפשרי לתופעה זו, יובא להלן בסעיף 11.2.

## 11.2 התאמות לרעייה והגנה כימית

צאן ובקר ברצון אוכלים את העלים של **בר-זית בינוני** למרות מבנם הגלדני (תמונה 22). יחד עם זאת, מצטיין **בר-זית בינוני** כושר התחדשות מעולה בעקבות רעייה לאחר שזו פוסקת (ויזל, פולק וכהן, 1978)

בחברות צמחים בגליל, נמצא כי **בר-זית בינוני** נאכל ע"י צאן ובקר ונוכחותו וכיסויו היחסי פוחתים מאד בתנאי רעייה חזקה. לעומת זאת, במקומות מוגנים מרעייה הנוכחות והכיסוי גבוהים. (רבינוביץ-וין, 1986).

**בר-זית בינוני** מהווה מקור מזון טעים ונמנה על המינים המועדפים (פרבולוצקי, 1991; פרבולוצקי וחובי, 1992). ייתכן שדבר נובע מהעובדה שהעלים מכילים יחסית מעט טאנינים (0.73%) מהמשקל היבש, (להשוואה: אלון מצוי 2.18, אלת המסטיק – 11.5). אין הבדלים משמעותיים בתכולת הטאנינים בעונות השנה השונות, לפי טיפולי ממשק (כמו גיזום, דילול ורעייה) ומיקום העלים בנוף העץ.

מידת ההעדפה של צאן לאכילת עלים של **בר-זית בינוני** נקבעה לפי שכיחותו במזון הנאכל ביחס לשכיחות הצמח בשטח. בממוצע שנתי ניכרת העדפה לאכילת **בר-זית בינוני**, והוא מדורג אחרי

המטפסים, העשבונניים, אלון מצוי, אשחר איי, אלה איי ושפתניים, ומועדף יותר מסירה קוצנית, לוטם, אלת המסטיק ואחרים. ישנם הבדלים במידת ההעדפה בין עונות השנה, כאשר באביב ובקיץ **בר-זית בינוני** נמנה בין המועדפים, בעוד שבסתיו ובחורף הוא נמנה על הנדחים ע"י הצאן (פרבולוצקי וחובריו, 1991). כיצד קשורה מידת הטעימות של הצמח למדדי העדפה אלה שנמצאו: הטעימות או הערך המזוני של עלים של **בר-זית בינוני** עבור צאן ובקר נבדק לפי 3 מדדים: הנעכלות, שהוא החלק היחסי שניתן לניצול מתוך המזון הנאכל ע"י בעל החיים, תכולת החלבון ותכולת המים. אלה משמשים אינדיקציה לטעימות ולאטרקטיביות של העלים. לגבי נעכלות, נמצאו **בר-זית בינוני** באזור בית ניר שפלת יהודה ערכים ממוצעים של 46%, בהשוואה לצמחים אחרים במקום כמו אלת המסטיק (30%), אלון מצוי (35%) ולוטם (45%). הנעכלות בקיץ נמוכה ב 17% לעומת החורף. תכולת החנקן נעה בין 1.1 ל 1.5%. תכולת המים הממוצעת בעלים היא 40% והיא קבועה למדי במשך עונות השנה (להשוואה: אלון מצוי 40.2%, אלת המסטיק 47.3%, אשחר איי 38.1 ולוטם 51.9). שקלול 3 המדדים הללו יחד כמדד לערך המזוני של עלי **בר-זית בינוני** מדרג את **בר-זית בינוני** במקום שני אחרי לוטם (עלים לא סקלרופיליים) ולפני אלון ואשחר ובר זית. מכאן **שבר-זית בינוני** אמור להיות אטרקטיבי למדי לצאן ובקר בין המינים הים-תיכוניים המעוצים הללו. למרות זאת, מידת ההעדפה שנמצאה היא בינונית בלבד. (פרבולוצקי וחובריו, 1991).

תכולת הטאנינים הנמוכה בבר זית, אינה נמצאת בהתאמה עם תיאורית הבולטות (apparency) שקושרת עלים בצמחים ירוקי עד עם הגנה כימית מרובה (להרחבה על תיאוריית הבולטות ראו אצל פרבולוצקי ופולק, 2002 ובמקורות המצוטטים שם). נראה שבמינים הסקלרופיליים ישנו מגוון של אסטרטגיות הגנה כתגובה למורכבות ההפרעות והתנאים האקולוגיים אליהם הם נחשפו לאורך תקופה ארוכה, וב**בר-זית בינוני** כנראה שכושר ההתחדשות החזק מפצה על האובדן באכילת עלים (פרבולוצקי וחובי, 1991). נמצא כי בעקבות רעייה (המשולבת עם דילול וגזיזום) ישנה הנצה של נצרים מהבסיס וצמיחה בכיוון אופקי המקנה יתרון בתחרות על תפיסת מרחב. עצי **בר-זית בינוני** צומחים לגובה רק לאחר רעייה חזקה המאלצת את העץ לצימוח אנכי. יחד עם זאת, הצימוח האגרסיבי בעקבות רעייה אינו מלווה בהופעת אמצעי הגנה מכניים בעלים, כדוגמת קוצניות או קשיות יתר. בהקשר זה, ממצאינו ברמת הנדיב מראים שדווקא במשטר הפרעה קיצוני של רעיית בקר ודילול, העלים הצומחים בעקבות הפרעה הם פחות גלדניים מעלי חלקות ביקורת שאין בהן רעייה (טבלה 17). נראה כי היחס משקל/שטח פנים, המהווה מדד למידת הגלדניות, נמוך באופן מובהק בטיפול הרעייה המשולבת בדילול, מאשר בכל החלקות האחרות. ייתכן שתופעה זו מבטאת המרת משאבים (trade off) מהשקעה פחותה של תוצרי פוטוסינתזה בפיתוח עלים גלדניים, לכיוון של השקעה גדולה יותר בצימוח וגטטיבי נמרץ עם עלים מרובים, אך פחות גלדניים (לפחות בתקופה שלאחר הפסקת הרעייה).

בנוסף לצאן ובקר, גם צבאים ניזונים מענפי **בר-זית בינוני** ומכרסמים חוטרים של **בר-זית בינוני** הצומחים בעקבות דילול וגזיזום. כאשר הנגישות לחוטרים גבוהה (כאשר הגזם מסולק ומורחקים מינים מעוצים נוספים) – הפגיעה של הצבאים יותר חזקה ונעשית גם על הקליפה של הענפים המרכזיים (גטריידה ופרבולוצקי, 1991).

### 11.3 התחדשות כתגובה לכריתה ולפגיעות מכניות

**בר-זית בינוני** מתחדש היטב מגדמים ומענפים בעקבות כריתה (נאוה, 1981). במעקב אחר התחדשות הוגטטיבית בעקבות כריתה, שנעשה בפארק Maremma באיטליה, נמצא שבמשך 3 השנים הראשונות לאחר הכריתה, הצימוח החדש הוא מהיר ותופס 95% מהמרחב האופקי הזמין. תמותה של גדמים מועטה ביותר. עונת הפעילות של ניצני ההתחדשות לאחר הכריתה **בר-זית בינוני** ובאלון אילקס (ירוק-עד), ממושכת בהשוואה למין המילה *Fraxinus ornus* הנשיר. כמו כן היו מספר גלים של לבלוב ולא רק לבלוב אביבי (Giovannini et al., 1992) פגיעה מכנית חזקה בשיחים מעוררת צמיחה המשלימה במהירות את הנוף המרחבי של הצמח והשקעת המשאבים של הצמח מכוונת להגדלה מיידית של "שטח המעטפת" של הנוף הירוק ע"י הפניית אנרגיה אל מרבית ניצני ההתחדשות התת קרקעיים הכשרים לצימוח. אסטרטגיה זו מאפשרת הגנה הדדית של החוטרים והקטנת פגיעה באמירי הצימוח הממוקמים במרכז. מנגנון צמיחה זה נברר כנראה אבולוציונית כתגובה לתנאי הפרעה ומשפיע גם על מידת הנזק שגורמות חיות בר כמו צבאים. תוך 3 שנים אחרי טיפולי הדילול וההרחקה נסגר השיח וחוזר למצבו ההתחלתי (גטריידה ופרבולוצקי, 1991).

ניתן לנצל את יכולת ההתחדשות הגבוהה של **בר-זית בינוני** במגמה לעצב לצמח נוף רצוי ע"י פעולות גיזום מתאימות. ניסיונות לעצב את דגם הצימוח, ע"י טיפולי ממשק שכללו קומבינציות של הרחקת צמחייה רב שנתית מתחרה, ברדיוס 1.5 מ', דילול הגזעים הצמח והשארית גזע בודד, דישון והשארית גזם ליד העץ המטופל, הראו כי: הרחקת מתחרים מביאה לגידול חלקי בקצב הצימוח לגובה, אל לא לנפח השיח; בקומבינציות מסוימות השארית גזע בודד יחד עם הרחקת מתחרים עודדה צימוח לגובה. תוצאת טיפולים אלה הייתה צמיחה רבה של חוטרים מהבסיס, אך קליפתם החיצונית נפגעה במידה רבה ע"י צבאים.

## 11.4 תגובה לשריפה

בתגובה לשריפה, **בר-זית בינוני** מפגין כושר התחדשות מעולה. נאוה (1981) משייך אותו לקבוצת המנצים מחדש בעקבות שריפה (נאוה, 1981). פרבולוצקי, לחמן ופולק (1992) מציינים את **בר-זית בינוני** כפירופיט (צמח מותאם לאש או מגיב אליה חיובית) אקטיבי שבו הצימוח הוגטיבי מזורז בעקבות שריפה, ע"י צימוח מהשורש מתחת לפני הקרקע. באיטליה נמצא, שכל עצי ושיחי החורש הים-תיכוני, **בר-זית בינוני** בכלל זה, מתחדשים היטב בהנצה מהגדמים וצומחים מהר במיוחד השנה הראשונה לאחר השריפה. לאחר 4-5 שנים החורש משתקם למצבו הקודם (Gratani and Amadori, 1991). במחקר השוואתי שנעשה בצפון מזרח ספרד נמצא שלאחר שריפה, שיעור ההתחדשות של צמחי **בר-זית בינוני** מגיע ל 86%, והשונות בשיעור זה בין אוכלוסיות שונות היא נמוכה (דומים ל**בר-זית בינוני** - **אלון אילקס תמורן החורש**). ההתחדשות נעשית ע"י הנצה מצוואר השורש. נמצא ביסוס חלש לטענה שהאש היא גורם באבולוציה של טיפוס הגדילה המתחדש בדרך של הנצה (Lopez-Soria, and Castell, 1992).

## 11.5 משק המים, פוטוסינתזה ומשק החום

במערכת אקולוגית ים-תיכונית, שמאופיינת לרוב בקיץ חם ויבש, יש משמעות רבה לתכונות המאפשרות מצד אחד חיסכון במים ומצד שני יכולת קיבוע פחמן בפוטוסינתזה במהלך הקיץ החם והיבש. מערך התאמות כזה, חשוב במיוחד במיני העצים והשיחים ירוקי העד, שעלוותם חשופה לעקות הסביבה לאורך כל השנה ובמיוחד בתנאי הקיץ הקשים. המחקרים שנעשו בעשרות השנים האחרונות במינים אלה באגן הים התיכון, מספקים מידע רב על מדדי משק המים והפוטוסינתזה גם ב**בר-זית בינוני**. שילוב התכונות של מאזן המים ב**בר-זית בינוני**, יחד עם חילוף הגזים ושיעורי הפוטוסינתזה, עומדים בבסיס ההתאמה של המין לתנאי הסובב הים-תיכוני ובמיוחד ליובש ולחום הקיץ.

### משק המים

**בר-זית בינוני** מסווג בדרך כלל כמין עמיד ליובש בעל יכולת ויסות מוצלחת של משק המים בתנאי העקה שבהם הוא נתון. המדדים המאפיינים התאמה כזו הם שיעורי הדיות (טרנספירציה), יכולת שמירה על תכולת מים גבוהה בתנאי יובש ואיזון של הפוטנציאל האוסמוטי ברקמות הצמח. **דיות**: לפי Oppenheimer (1953), ערכי הדיות ב**בר-זית בינוני** נמוכים יחסית ופחות או יותר קבועים במשך כל עונות השנה. ערכי הדיות ב**בר-זית בינוני**, שנמדדו בדלמטיה שלחופי הים האדריאטי הם 1023 מ"ג/שעה. זהרי, ממקם אותו יחד עם רוב עצי החורש ירוקי העד כבינוני - לא חסכוני ולא בזבזני (Zohary, 1962).

מדידות דיות ב**בר-זית בינוני** שנערכו בשנים האחרונות ברמת הנדיב ע"י שילר וחובריו (2001) בשיטת מעבר גלי חום הנישאים בזרם העולה בגזע, הראו שיש מתאם חיובי בין שיעורי הדיות



לבין היקף הגזע, המהווה אינדיקציה לשטח העלווה. שטח העלווה הממוצע לגזע הוא 8.7 מ"ר והטל הצמרת על השטח הוא 3.24 מ"ר. מכאן שהיחס בין שטח העלווה לשטח היטל הצמרת (LAI) הוא 2.69. יחד עם זאת, מן הראוי להעיר, שנצפתה שונות רבה בדיות בין פרטים שונים של בר זית, גם אם הם דומים בהיקף הגזע. הדיות היומי של "העץ הממוצע" ברמת הנדיב במשך כל השנה היה כ-5.5 ליטר ליום, ו-2024 ליטר בשנה. עוצמת הדיות גבוהה במהלך עונת הגשמים וככל שמתרחקים ממנה אל הקיץ שיעורי הדיות יורדים, אך אף פעם אינם פוסקים לחלוטין. נמצאו גם הבדלים בשיעורי הדיות ובמהלך השנתי של הדיות בהתאם לתנאים האקולוגיים המקומיים ובעיקר לפי סוג המצע. ככלל, בבתי הגידול הקארסטיים, שבהם קיבול המים נמוך יותר, שיעורי הדיות נמוכים והירידה לקראת הקיץ מתונה יותר מאשר בבתי גידול עם טוף חווארי.

מתוך נתוני שטח העלווה ועל סמך העובדה ששיעור הכיסוי בשטח של **בר-זית בינוני** בחלקות רמת הנדיב הוא כ-40%, ניתן היה להעריך ששיעור הדיות היומי הממוצע מצמחי **בר-זית בינוני** בשטח של דונם הוא 688 ליטר ביום או 250 מ"ק בשנה. כמות זו היא 42% מכמות משקעים שנתיים של 600 מ"מ. מול נתונים אלה, נמצא ברמת הנדיב, שבאלון מצוי, אובדים בדיות 75% מכמות המשקעים השנתית. מכאן עולה שב-**בר-זית בינוני** הוא צמח יותר חסכוני במשק המים בהשוואה לאלון מצוי. ייתכן שחסכנות זו מקנה לו יתרון על פני אלון מצוי ומסבירה את שליטתו ברוב בתי הגידול ברמת הנדיב שאופיים קארסטי ויובשני יחסית (גיר קשה ודולומיט מתצורת שונה).

**תכולת מים וגירעון עד לרווייה:** העלים של **בר-זית בינוני** עומדים בגירעונות מים גדולים ללא נזק הנראה לעין. הגירעון לרווייה בחודש יוני מגיע ל-43.5% (Zohary 1962), מצטט כתב יד של ברלינגר מ-1955). גם ביוון, לפי Rhizopoulou and Mitrakos (1990), **בר-זית בינוני** סובל גירעון לרווייה, בתכולת מים יחסית של 70%.

**פוטנציאל מים ופוטנציאל אוסמוטי בעלים:** ערכים גבוהים (שליליים) של פוטנציאל אוסמוטי ופוטנציאל מים מהווים אינדיקציה לעמידות ליובש, שכן הם תורמים ליכולת היניקה של מים מהקרקע כאשר אלו מידלדלים (פוטנציאל המים בקרקע יותר נמוך - שלילי). הערכים שנמדדו לפוטנציאל אוסמוטי **בר-זית בינוני** הם הבאים: בקיץ נמצאו במוהל העלים ערכים גבוהים של פוטנציאל אוסמוטי (עד -55 בר). זהרי מצטט גם כתב יד שלו ושל אורשן ואת Poljakoff ובו מצוין **בר-זית בינוני** ערך אוסמוטי של 40.1 אטמ' בקיץ. לפי ולטר, המצוטט אצל זהרי (1959), נמדדו **בר-זית בינוני** ערכים אוסמוטיים מקסימליים של 62 אטמוספירות. אלה ערכים כפולים מאלו של אלון מצוי. במחקר השוואתי שנערך בחורש הים-תיכוני ביוון במיני עצים ושיחים סקלרופיליים, נמצאו הערכים הבאים לפוטנציאל מים בקיץ: **בר-זית בינוני** נמדדו ערכי פוטנציאל מים בעלים מתחת ל 3.5 Mpa (-35) מגה פסקל, שהם בקירוב -35 בר), בדומה לער **אציל ולית אירופי**. לעומת זאת ערכי פוטנציאל המים **בהרדוף הנחלים**, **בהדס מצוי** וב-2 מיני **קטלב** מגיעים ל 1.6 מגה פסקל בערך. התנודה בין עונות השנה מגיעה **בר-זית בינוני** ל 3 מגה-פסקל (בהרדוף, בהדס ובקטלב – טווח התנודה קטן ביותר). מכאן עולה כי **בר-זית בינוני** עמיד מאד ליובש באופן יחסי למינים האחרים שנבדקו ויכול למצות מים מהקרקע גם ביובש יחסי (Rhizopoulou and Mitrakos, 1990).

**פוטוסינתזה בתנאי עקת מים**

כשיח ירוק-עד, מקיים **בר-זית בינוני** פוטוסינתזה במשך כל השנה ושיעורה גבוה גם בחודשי הקיץ (Tretiach, 1993). מחקרים אקופיסיולוגיים שנערכו בשנים האחרונות באיטליה ובספרד, מעמידים את מאפייני חילוף הגאזים ושיעורי הפוטוסינתזה בבסיס העמידות של **בר-זית בינוני** ליובש ומציבים אותו בקרב המינים האופייניים למערכת היס-תיכונית כאחד המינים העמידים ביותר. במחקרים השוואתיים אלה אופיינו מדדים כמו שיעור החזרת הקרינה, פלואורוסנציה, פוטורספירציה (נשימה באור שכרוכה בהפסדי אנרגיה), מוליכות הפיוניות, תכולת מים בעלים וגירעון לרווייה, הפוטנציאל האוסמוטי של העלים ופוטנציאל המים בעלים. מתוצאות המחקרים הללו עולה, כי **בר-זית בינוני**, הירידה בחילוף הגאזים בתנאי הקיץ קטנה יותר מאשר במינים ים-תיכוניים אחרים ומתקיים בו מאזן פחמן חיובי גם בתנאי עקת יובש. **לבר-זית בינוני** יכולת טובה של ויסות פוטנציאל המים בתנאי העקה (Gucci et al. 1997). בהשוואה למינים סקלרופיליים אופייניים, **בר-זית בינוני** יעיל יותר בתיפקוד הפוטוסינתטי בתנאי עקה מאשר **אלון אילקס** (*Quercus ilex*) ודומה **לאלת המסטיק** במובן זה. אחת ההשלכות האפשריות של עובדה זו קשורה למגמת ההתחממות הגלובאלית: אם מגמת ההתחממות תימשך, ייתכן שהשלטון של **אלון אילקס** ביערות ים-תיכוניים ירוקי עד יוחלף במינים העמידים יותר, דוגמת **בר-זית בינוני** (Filella et al., 1998; Penuelas et al., 1998).

תופעה אנטומית מעניינת בעלים של **בר-זית בינוני** מסייעת כנראה ליעילות הפוטוסינתטית הגבוהה. בעלים מצויים תאי אבן (סקלראידים) שכיוונם מאונך לשטח פני העלה. נמצא כי הסקלראידים הללו הם מוליכי אור טובים (מעין "סיבים אופטיים") מפני השטח העליונים המוארים, אל פנים העלה ורקמותיו הפוטוסינתטיות (תמונה 23). האור מגיע עד האפידרמיס (רקמת החיפוי) התחתון ומוחזר פנימה אל הרקמה הספוגית. עוד נמצא, שעובי עלים חשופים לשמש גדל בהשוואה לעלי צל ובמקביל צפיפות הסקלראידים גדלה אף היא. ההנחה היא, שריבוי סקלראידים משפר את הולכת האור הפנימית ומקוזז את בלימת מעבר האור ברקמת העמודים הצפופה שבצד העליון של העלה, ומאפשר הגעת אור טובה יותר לרקמה הספוגית שבצד התחתון של העלה. יתרה מזו, האור המגיע לרקמה הספוגית לאחר מעברו ברקמת העמודים בתחום אורכי הגל הירוקים והאדום רחוק, שאינם מנוצלים בפוטוסינתזה. לעומת זאת הסקלראידים מעבירים לרקמה הספוגית אור לבן בספקטרום מלא, כולל אורכי הגל היעילים בפוטוסינתזה. מכאן, שסביר להניח ששיפור אפשרי של התיפקוד הפוטוסינתטי של הרקמה הספוגית בעזרת הסקלראידים, תורם ליעילות הפוטוסינתטית הכללית של הצמח (Karabourniotis, 1998).

מאידך, גם עלים של **בר-זית בינוני** הנתונים בצל, יעילים מאד בלכידת אור. תכולת הכלורופיל הכללית בהם עולה ובאופן יחסי גדלה הפרופורציה של כלורופיל b (Gratani, 1998).

**עמידות לחום**

הטמפרטורות הגבוהות בקיץ והקרינה החזקה מחייבות התאמה נאותה גם לחום. לפי זהרי (1959) ו Zohary (1962), המצטט את קוניס (1949), סף הסבילות של עלים בוגרים של **בר-זית בינוני** לטמפרטורות גבוהות הוא  $56^{\circ}\text{C}$ , בדומה לעצי חורש סקלרופיליים אחרים.

**בר-זית בינוני** רגיש יותר לקור מאשר **אלון אילקס** *Quercus ilex* ובהתאמה לכך מוצאים אותו בצפון מזרח איטליה, באזור טרייסט, רק בקרבת חופי הים (Tretiach, 1993).

## 11.6 עמידות למליחות

צמחי **בר-זית בינוני** נחשפים לתנאי מליחות בנסיבות שונות: א. בחורשים ים-תיכוניים שמתפתחים במקומות שחונים, שבהם הדחת המלחים מעטה בגלל מיעוט הגשמים. ב. בקרבת חופי ים, המושפעים מרסס מלוח או שמליחות מי התהום גוברת בעקבות חדירת מי ים לאקוויפרים בתנאי שאיבת יתר ובעקבות חלחול של מים מזוהמים ומלוחים. מידת ההסתגלות של **בר-זית בינוני** לתנאי מליחות נחקרה באיטליה. בניסויי השקיה מלוחה שנעשו בשתילי **בר-זית בינוני** נמצא, שטיפולי מליחות מקטינים אמנם את הצמיחה של השתילים ככל שריכוז המלח (NaCl) עולה, אך הם יכלו לצמוח ולשרוד אפילו עד לריכוז של 300 mM. גוצי ועמיתיו, מסווגים תגובה זו כעמדת ביניים בין גליקופיטים (צמחים שאינם צמחי מלחה) לבין הלופיטים (צמחי מלחה) (Gucci et al. 1997). עמידות זו מוקנית הן בעזרת מניעת הצטברות נתרן כלורי בעלים והן בעזרת סילוקו מהעלים בצורה של הפרשה החוצה. המלחים מופרשים דרך בלוטות מלח מיוחדות באפידרמיס. מבנה הבלוטות הללו דומה לאלה של מינים מפרשי מלח אחרים, דוגמת צמח המנגרוב אביסניה (תמונה 24). גבישי המלח המצטברים מחוץ לבלוטות אלה מכילים יונים שונים, כאשר הכלוריד מצוי בכמות ניכרת, בעוד שהנתרן מיוצג בכמות פחותה (Gucci et al. 1997). מחקר אנטומי ואולטרסטרוקטורלי מפורט בבלוטות אלה נעשה ע"י Gravano וחבריו (1998). התפתחות הבלוטות הללו מזורזת בצמחים שנחשפים למליחות. על אף מציאותן של בלוטות מלח בעלים של **בר-זית בינוני**, נראה שתרומת הפרשת המלחים דרכן לעמידות הצמח למליחות אינה מכריעה. נמצא כי מניעת ההצטברות של המלחים בעלים ועדיפות להעברת אשלגן (יסוד חיוני) אל העלים לעומת העברת נתרן (יסוד רעיל), מהווים מנגנון עיקרי התורם לעמידות למליחות, בעוד שתרומת ההפרשה היא משנית (Tattini and Gucci, 1999).

## 12. בעלי חיים הקשורים לבר-זית בינוני

**בר-זית בינוני** נתקף בצפון יוון ע"י הכנימה *Euphyllura phillyreae* ממשפחת *Aphalaridae*. כנימה זו תוקפת גם עצי זית. הכנימה מטילה את הביצים בזמן הפריחה, לרוב בחודש מארס, בתפרחות בתחילת התפתחותן. מקומות ההטלה המועדפים הם החפים, שמחיקיהם יוצאת התפרחת, ועלי העטיף. לאחר הבקיעה, הזחלים הצעירים יוצרים הפרשה שעוותית לבנה וטיפות טל-דבש כדוריות. הבוגרים מתפתחים במאי. הנקבות מתרבות כל הקיץ, הסתיו והחורף (Prophetou-Athanasiadou, 1996). גם Herrera וחבריו (1994), מציינים כנימה זו מדרום מזרח ספרד כתוקפת פרחים, ניצנים ונבטים. בארץ ניתן לראות לעתים קרובות הפרשה קמחית וטיפות טל דבש, במיוחד בתפרחות ובפירות (תמונה 25), אולם הכנימה או הכנימות האחראיות לכך לא נחקרו ולא זוהו.

בשנים מסוימות נפוצים זחלים של החיפושית *Cionellus gibbifrons* על התפרחות וגורמים לכישלון ביצירת פירות בעצים נגועים (Herrera et al., 1994) תופעה נוספת הראויה לציון מיוחד הם העפצים הנוצרים בשחלות ע"י יתוצים ונראים כפירות מעוותים. הללו נדונו בסעיף 9.1.

הנתונים מישראל על עולם החי הקשור לשיחי **בר-זית בינוני**, ובמיוחד החרקים, עדיין מועטים ונושא זה מצפה עדיין למחקר מקיף. כן יש מקום לחקור את הביולוגיה של הזבובונים הרבים המרחפים סביב פרחי בר זית בינוני בזמן הפריחה, שתפקידם, אם קיים, בהאבקה – לא ברור.

### 13. סיכום

סיכום הספרות והממצאים ממחקרי רמת הנדיב שהובאו בחיבור זה, מרחיבים מאד את הידע שלנו על הביולוגיה והאקולוגיה של **בר-זית בינוני**. לפנינו מין שיח או עץ נמוך המשתייך לקבוצת המינים הים-תיכוניים ירוקי-העד, בעלי העלים הגלדניים. הוא דומה למינים אלה בדמות הכללית ובמהלך של השלבים הפנולוגיים, המתבטא בעיקר בפעילות אביבית של לבלוב ופריחה, ביכולת טובה לשרוד ולקיים פעילות בתנאי הקיץ היבש והחם הודות להתאמות במשק המים, בכושר הפוטוסינתטי ובמשק החום. זמינות המים היא הגורם המשפיע ביותר על דגם הפעילות. כמו כן הודגמה התאמה טובה להפרעות השכיחות של האקוסיסטמה הים-תיכונית – כריתה, רעייה ושריפות, גם זאת בדומה למינים הסקלרופיליים האחרים.

תופעות אחדות מייחדות את **בר-זית בינוני**, וחלקן גם שונות מאד מאלו של מינים סקלרופיליים אחרים:

- א. **בר-זית בינוני** הוא כנראה אחד המינים הסקלרופיליים המותאמים ביותר ליובש. הוא מגלה כנראה עמידות רבה יותר מאשר מיני אלון (באגן הים התיכון - **אלון אילקס**, בישראל – **אלון מצוי**). עמידות זו יכולה להסביר את שכחותו ושלטונו בכמה אזורים ובתי גידול בארץ, דוגמת בתי גידול טיפוסיים ברמת הנדיב ובשפלת יהודה.
- ב. עמידותו לרעייה אינה מתבססת דווקא על הגנה כימית אלא יותר על כושר התחדשות וצימוח מעולים בעקבות הרעייה.
- ג. טיפוס המיניות של הצמחים הוא דו ביתיות זכרית (אנדרודיאציות) – טיפוס זוויגיות נדיר בעולם הצמחים.
- ד. הביולוגיה של הרבייה מגלה דגם של שונות גבוהה ואי סדירות במדדים של שיעור הפריחה והפריה ועוצמתה. באופן כללי ניתן לומר שמדדים אלה נמוכים. ברוב השנים יבולי הפרי אינם משמעותיים, אך פרטים מסוימים או האוכלוסייה כולה, פוריים מאד בשנים מסוימות, בתדירות לא סדירה. ייתכן שהדבר קשור לכך שעיקר ההתחדשות והתחלופה באוכלוסיות מתבסס על צימוח וגטטיבי מגדמים.

הייחוד והשוני של **בר-זית בינוני** מצביעים כנראה על פתרונות סלקציוניים חלופיים לאילוצי הסובב הים-תיכוני או על היסטוריה אבולוציונית שונה. יחד עם זאת, מצב הידע העכשווי עדיין לא נותן הסברים מספקים למשמעות האקולוגית והאבולוציונית של כל התופעות הללו. במיוחד

חסרים ידע והבנה מקיפים ומעמיקים יותר של הביולוגיה הרפרודוקטיבית במין זה ותופעותיה המיוחדות.

**14. מקורות**

- גטריידה, ג. ופרבולוצקי, א. 1991. השפעת טיפולים ממשקיים על צימוח שיחי **בר-זית בינוני** (*Phillyrea latifolia*) ברמת הנדיב. דוח מחקר מס' 6, החברה להגנת הטבע וקרן הנדיב.
- ויזל, י., פולק, ג. וכהן, י. 1978. **אקולוגיה של הצומח בארץ ישראל**. הוצאת המדור לאקולוגיה. זהרונ, מ. 1968. להכרת חורש האלון המצוי. **טבע וארץ** י'.
- זהרי, מ. (1959). **גיאובוטניקה**. ספרית פועלים, תל אביב.
- זהרי, מ. 1980. **נופי הצומח של הארץ**, עם עובד, תל אביב.
- נאוה, ז. 1981. **אקולוגיה של אדם ונוף**. גסטליט, חיפה.
- פולק, ג. 1983. חורשת האלוניים במרכז פרדס חנה. הצומח של החמרה והכורכר במישור החוף. **רתם** 13 : 87.
- פולק, ג., שוורץ-צחור, ר. ופרבולוצקי, א. 2001. העיתוי והעוצמה של התהליכים הפנולוגיים **בר-זית בינוני** *Phillyrea latifolia* L. בתנאי סובב ים-תיכוני ותחת משטרי הפרעה. **אקולוגיה וסביבה** 6 : 156-169.
- פינברון-דותן, נ. ודנין, א. 1991. **המגדיר לצמחי בר בישראל**. הוצאת כנה, ירושלים.
- פרבולוצקי, א., יונתן, ר., חיימוב, י. וברעם, ח. 1991. השפעות טיפולים (גיזום ודילול) ורעיית עזים על חורש ים-תיכוני. דו"ח לוועדת המחקרים של המנהל לפיתוח הקרקע, הקרן הקיימת לישראל.
- פרבולוצקי, א. 1991. השפעת טיפולים (גיזום ודילול) ורעיית עזים על חורש ים-תיכוני. "פרויקט בית ניר" – דו"ח סופי.
- פרבולוצקי, א. 1992. אזורי חיץ להקטנת נזקי שריפות ביער ובחורש : או, השימוש בעז השחורה ככלי ממשקי בניהול החורש. **אופקים בגיאוגרפיה** 35-36, 107-118.
- פרבולוצקי, א., לחמן, א. ופולק, ג. 1992. **החורש הים-תיכוני: רקע כללי - סיכום ספרות**. החברה להגנת הטבע ויד הנדיב.
- פרבולוצקי, א. ופולק, ג. 2001. **אקולוגיה – התיאוריה והמציאות הישראלית**. הוצאת כרטא, ירושלים. 780 עמ'.
- רבינוביץ-וין, א. 1983. **בר-זית בינוני**. בתוך : אלון, ע. (עורך ראשי). **החי והצומח של ארץ ישראל**, כרך 11, צמחים בעלי פרחים ב'. עורכים : לבנה, מ. והלר, ד.
- רבינוביץ-וין, א. 1986. **סלע-קרקע-צומח בגליל**. הקיבוץ המאוחד ורשות שמורות הטבע.
- שילר, ג., אונגר, י.ג. וכהן, י. 2001. ידיעת שיעור הדיות כגורם מכוון בממשק אקוסיסטמה ים-תיכונית – מקרה רמת הנדיב. **אקולוגיה וסביבה** 6 : 170-177.
- שמידע, א. 1993. דו צבעוניות בפירות האלה. **טבע וארץ** 262.
- שמידע, א. ודרום, ד. 1992. **מדריך העצים והשיחים בישראל**. בית הוצאה כתר, ירושלים.

- 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 Adejcent Regions**. Polish Scientific publishers. Warszawa-Poznan.
- Castro-Diez,P. and Montserrat-Marti, G. 1998. Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanerophytes from *Quercus ilex* communities of NE-Spain. **Plant Ecol.** 139: 103-115.
- Chabot, B. F. and Hicks, D.J. 1982. The ecology of leaf spans. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 13: 229-259.
- Christodoulakis, M. and Mitrakos, K.A. 1987. Structural analysis of sclerophilly in evergreen phanerophytes in Greece. In: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. and Oechel, W.C. (eds.): **Plant Responses to Stress – Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems**. NATO ASI series G: Ecological sciences. Vol. 15: 514-519.
- 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**. The Israel Academy of Science and Humanities. Jerusalem.
- Filella, I., Llusia, J., Pinol, J. and Penulas, J. 1998. Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions. **Environmental and Experimental Botany** 39: 213-220.
- Fisher, R.A. 1930. **The genetical theory of natural selection**. Claredon Press, Oxford.
- Giovannini,G., Perulli,D., Piusi,P.,and Salbitano,F. 1992. Ecology of vegetative regeneration after coppicing in macchia stands in central Italy. **Vegetatio** 99-100: 331-343.
- Gratani, L. 1993. Response to microclimate of morphological leaf attributes, Photosynthetic and water relations of evergreen sclerophyllous shrub species. **Photosynthetica** 29: 573-582.
- Gratani,L.and Amadori,M. 1991. Post-fire resprouting of shrubby species in Mediterranean maquis. **Vegetatio** 96: 137-143.
- Gravano, E., Tani, C., Bennici, A. and Gucci, R. 1998. The ultrastructure of glandular trichomes of *Phillyrea latifolia* L. (Oleaceae) leaves. **Annals of Botany** 81: 327-335.

- Gucci, R., Aronne, G., Lombardini, L. and Tattini, M. 1997. Salinity tolerance in *Phillyrea* species. **New Phytol.** 135: 227-234 .
- Gucci, R. Massai, R., Casano, S., Gravano, E. and Lucchesini, M. 1997. The effect of drought on gas exchange and water potential in leaves of seven Mediterranean woody species. In: Mohren et al. (eds.) **Impacts of Global Change on Tree and Forest Ecosystems.** pp 225-231. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- 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-fruited, bird-dispersed tree: Bridging frugivore activity and seedling establishment. **Ecol. Monogr.** 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.
- Heywood, V.H. (ed.). **Flowering Plants of the World.** Mayflower Books, New York.
- Jordano, P. and Herrera, C.M. 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. **Ecoscience** 2: 230-237.
- Karabourniotis, G. 1998. Light-guiding function of foliar sclereids in the evergreen sclerophyll *Phillyrea latifolia*; a quantitative approach. **Journal of Experimental Botany** 49: 739-746.
- Kutbay, H.G. and Kilinc, M. 1994. Sclerophylly in *Quercus cerris* L. var. *cerris* and *Phillyrea latifolia* L. and edaphic relations of these species. **Vegetatio** 113: 93-97.
- Lepart, J. and Domec, B. 1992. Is *Phillyrea angustifolia* L. (Oleaceae) an androdioecious species? **Botanical Journal of the Linnean Society**, 108: 375-387.
- Lopez-Soria, L. and Castell, C. 1992. Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. **Oecologia** 91: 493-499.
- Mabbreley, D.J. 1987. **The Plant Book.** Cambridge University Press, Cambridge.
- Margaris, N.S. 1981. Adaptive strategies in plant dominating mediterranean type ecosystems. In: Di Castri, F., D.W. Goodall and R.L. Specht (eds.), **Mediterranean-type shrublands.** Ecosystems of the World vol 11. Amsterdam: Elsevier, pp303-307.
- Miller, P.C. 1983. Canopy structure of Mediterranean-type shrubs in relation to heat and moisture. In: "Mediterranean-type Ecosystems – The Role of Nutrients". **Ecological studies** 43. Berlin: Springer, pp 133-166.



Mohn E., 1961. Neue Asphondyliidi-Gattungen (Diptera, Itonididae). Stuttgarter beitrage zur naturkunde, aus dem staatlichen museum fur naturkunde in stuttgart.

Mooney, H.A. and Kummerow, J. 1981. Phenological development of plants in mediterranean-climate regions. In: Di Castri, F., D.W. Goodall and R.L. Specht (eds.), **Mediterranean-type shrublands**. Ecosystems of the World vol 11. Amsrterdam: Elsevier, pp303-307.

Oppenheimer, H.R. 1953. An experimental study on ecological relationships and water expenses of mediterranean vegetation. **Pales.J. Bot. Rehovot**. 8: 103-124.

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

Pannell, J.R. and Ojeda, F. 2000. Patterns of flowering and sex ratio variation in ths Mediterranean shrub *Phillyrea angustifolia* (Oleaceae): Implications for the maintenance of males with hermaphrodites. **Ecology letters** 3: 405-502.

Penuelas, J., Filella, I., Llusia, J., Siscart, D. and Pinol, J. 1998. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. **Journal of Experimental Botany** 49: 229-238.

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. In: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. and Oechel. W.C. (eds.): **Plant Response to Stress – Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems**. NATO ASI series G: Ecological sciences, vol 15, pp 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.

Polunin, O, 1976. **Trees and Bushes of Britain and Europe**. Paladin

Polunin, O. and Huxley, A. 1972. **Flowers of the Mediterranean**. Chatto and Windus, London.

Pons, A. 1981. The History of the Mediterranean shrublands. Pages 131-138 in F. Di Castri, D.W. Goodall and R.L. Specht. eds. **Ecosystems of the World. Vol.11. Mediterranean-type shrublands**. Elsevier, Amsterdam.

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. 225-277.

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.

Rhizopoulou, S. and Mitrakos, K. 1990. Water relations of Evergreen Sclerophylls. 1. Seasonal Changes in the Water Relations of Eleven Species from the Same Environment. **Annals of Botany** 65: 171-178.

Rottenberg, A. (1998). Sex ratio and gender stability in the dioecious plants in Israel. **Botanical Journal of the Linnean Society** 128: 137-148.

Schonfelder, I. And Schonfelder, P. 1984. **Collins photoguide to the wild flowers of the Mediterranean**. Collins, London.

Sfikas, G. 1978. **Trees and Shrubs of Greece**. Efsathiadis & Sons, Athens.

Tattini, M. and Gucci, R. 1999. Ionic relations of *Phillyrea latifolia* L. plants during NaCl stress and relief from stress. **Can. J. Bot.** 77: 969-975.

Taylor, H. 1945. Cytotaxonomy and phylogeny of the Oleaceae. **Brittonia** 5: 337-367.

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.

Tretiach, M. 1993. Photosynthesis and transpiration of evergreen Mediterranean and deciduous trees in an ecotone during a growing season . **Acta Oecol.** 14, 341-360.

Walter, H. 1985. **Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geobiosphere**. Berlin, Springer-Verlag 14. pp117-127.

Zohary, M. 1962. **Plant Life of Palestine – Israel and Jordan**. Ronald Press, New York.

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