טיפוסי מיניות במילה אירופית Fraxinus excelsior כרקע להבנת טיפוסי המיניות במילה סורית

אופיר טל ophirtal10@gmail.com
אבי שמידע המחלקה לאקולוגיה, אבולוציה והתנהגות והמרכז לרציונליות, האוניברסיטה העברית, ירושלים avi.shmida@gmail.com

———————————-

תקציר: מילה – *Fraxinus* היא סוג של עצים במשפחת הזיתיים הכולל מינים בעלי רמות שונות של הפרדת זוויגים ומאפייני פריחה המקושרים לרצף שבין האבקת חרקים והאבקת רוח. **מילה סורית** *Fraxinus syriaca* הגדלה בישראל היא עץ דו-מיני הנושא על התפרחת פרחים אנדרוגיניים קטנים וחסרי גביע וכותרת המואבקים ברוח. לעומתה המילה האירופית *Fraxinus excelsior* מציגה דגם מיניות פוליגמי בעל הטרוגניות בפרחים ובפרטים באוכלוסיה, כאשר חלם רק זכריים או רק נקביים ואחרים הם בדרגות משתנות של זכריות ונקביות על פרטים שונים. מיניות המילה האירופית נחקרה באופן מפורט בעבודת הדוקטורט של אחד מעמנו (א.ט.) והיא מסוכמת בעבודה זו. תוצאות מחקר המילה האירופית עשוי לשפוך אור על האבולוציה של התפתחות המיניות במיני הסוג בכלל, ועל הקצאת המשאבים הזכרית והנקבית ב**מילה סורית** הגדלה בישראל.
==========

פריחה, מיניות והאבקה בסוג מילה ובמילה אירופית

הסוג **מילה** נמנה על משפחת הזיתיים, שרוב סוגיה בעלי פרחים עם כותרת וצוף מפותחים המואבקים על ידי חרקים. הסוגים המוכרים והנפוצים במשפחה בנוסף למילה הם **יסמין**, **לילך**, **ליגוסטרום**, **פורסיתיה** וכמובן **זית** ו**בר-זית**. בתוך המשפחה, הסוג מילה מציג מגמה התפתחותית לכיוון של עצים נשירים של יער ממוזג עם התאמה בפריחה להאבקת רוח (Wallander, 2001)) ובפירות – להפצה ע"י רוח (בכשני שליש מהמינים בסוג). מחקרים על מורפולוגית הפריחה במילה האירופית מציינים עד עשרה טיפוסי מיניות (Schultz, 1892), כולל התייחסות קצרה של דארווין במבוא לספרו על צורות הפרחים (Darwin, 1877) – המתאר את המילה כתלת-ביתית, כלומר בעלת עצים זכריים (בעלי פרחים זכריים וללא פירות), עצים נקביים (בעלי פרחים נקביים ועמוסים בפירות) ועצים דו-מיניים בעלי

עירובי תכונות שונים. כבר בחמישה עשר העצים שבחן, דארווין מתאר שונות משמעותית בצורת הפרח בשלושת הטיפוסים:

“Of this latter or trioicous sub-group, the common Ash (Fraxinus excelsior) offers a good instance: thus, I examined during the spring and autumn fifteen trees growing in the same field; and of these, eight produced male flowers alone, and in the autumn not a single seed; four produced only female flowers, which set an abundance of seeds; three were hermaphrodites, which had a different aspect from the other trees whilst in flower, and two of them produced nearly as many seeds as the female trees, whilst the third produced none, so that it was in function a male. The separation of the sexes, however, is not complete in the Ash; for the female flowers include stamens, which drop off at an early period, and their anthers, which never open or dehisce, generally contain pulpy matter instead of pollen. On some female trees, however, I found a few anthers containing pollen-grains apparently sound. On the male trees most of the flowers include pistils, but these likewise drop off at an early period; and the ovules, which ultimately abort, are very small compared with those in female flowers of the same age.”

המאמר שלנו עוסק מחד בסכום הביולוגיה הרפרודוקטיבית ומחקר המיניות ב**מילה האירופית** ומאידך בסיכום דומה אך פשוט הרבה יותר של המיניות ב**מילה הסורית**. ההשוואה בין שני המינים תוך סיכום ספרותי על מיני הסוג מילה מציגים קשר מעניין שטרם נפתר בין שיטות האבקה, מיניות הפרחים והמורפולוגיה שלהם ואסטרטגיות הקצאה זוויגית באוכלוסיות עצים צפוניים.

מורפולוגיה ופנולוגיה של הפריחה במילה אירופית *Fraxinus excelsior*

מטרות המחקר, המקום והשיטות

המחקר במורפולוגיה ובפנולוגיה של הפריחה המוצג כאן, הוא חלק ממחקר השוואתי של אקולוגית הפריחה של **מילה אירופית**, שני מיני אדר (*Acer platanoides, Acer pseudoplatanus*), ו-*Tilia cordata* השולטים בתצורת יער אירופית ומציגים גרדיינט

בזמני הפריחה, בהתפלגויות הזוויגים ובשיטות ההאבקה – שמטרתו להבין את הקשרים בין מאפיינים אלה (Tal, 2006).
המחקר הוא תיאורי בעיקרו, ונערך ביער של מישור הצפה (riparian forest) באמצעות מנוף שאיפשר גישה נוחה לצמרות העצים, שגובהן ביער זה 20-35 מטרים. המחקר נמשך לאורך ארבע שנים שבהן נסקרה הפריחה בכמאה עצי מילה.
היער ממוקם במישור הצפה של נהר האלסטר העובר בלייפציג בגרמניה. הוא מושפע מפעילות אדם והשתנה מתצורה של אלונים גדולים המופרדים ע"י עצים צעירים שנכרתים כל 10-15 שנה לצורך הסקה ומוצף באופן תדיר במאה ה-18, ליער צפוף וגבוה יותר במהלך הרגולציה של ההצפות במאה ה-19 (שגם מיגרה את המלריה שהייתה בימי המלחין באך אנדמית בלייפציג). תוך כדי כך חדרה המילה האירופית והפכה למין דומיננטי בתחילת הייבוש (העצים הגדולים היום בני כ 150 שנה). מאוחר יותר נוסף האדר *Acer pseudoplatanus* כמין דומיננטי תוך כדי המשך ההתייבשות (העצים הגדולים היום בני 100 שנה ופחות). ממוצע המשקעים השנתי באזור הוא 512 מ"מ. המחקר נערך בשטח של כ-16 דונם ביער, מתא תלוי על מנוף בעל זרוע של 45 מ' שהותקן על מסילה באורך 120 מ' ואיפשר גישה לצמרת היער עד גובה 32 מ'. הפריחה תועדה ב-97 עצי מילה הגובה החציוני של העצים היה 30.4 מ' , הקוטר החציוני 59 ס"מ ושטח צמרת החציוני במבט-על היה 50 מ"ר. התיעוד נערך ברמות דיוק שונות בעצים שונים, תוך התמקדות בעצים הגדולים יותר במהלך ההתקדמות המרחבית של הפריחה בנוף העץ ובהבדלים במאפייני הפרחים באזורים שונים בתפרחת, לאורך הענפים הפורחים ובאזורים שונים בנוף העץ. כהשלמה לתיעוד הפריחה נבדקה הפנולוגיה, נדגמו פרחים שבהם נעשתה בדיקה מיקרוסקופית של שיעור ההאבקה ונביטת האבקה על הצלקות, נבדקו ביקורי חרקים בתפרחות, תועדו מאפייני הלבלוב, בוצעה הערכה כמותית ואיכותית של הפירות ונעשו בדיקות גנטיות ואקלימיות. להלן נתמקד רק בחלק העוסק בהתפלגות הזוויגים בעצים.

ממצאים אודות התפלגות דגמי הזוויגים בעצי מילה אירופית

בעבודה הנוכחית מובחנים טיפוס זכרי וטיפוס נקבי הנבדלים ביניהם בתכונות המורפולוגיות של הפרחים, בהתנהגות פנולוגית ואף במאפיינים וגטטיביים של העץ. בנוסף להם זוהו פרחים מטיפוסי ביניים מבחינה מורפולוגית (הכוללים הן אבקנים והן עלי), אך הם ניתנים לרוב לסיווג לטיפוס זכרי או נקבי על פי תיפקודם.
בדומה ל**מילה סורית** בארץ הפורחת בינואר כאשר העצים בשלכת עוד לפני הלבלוב, גם המילה האירופית פורחת לפני הלבלוב (בגרמניה – אמצע מרץ עד אמצע אפריל). ניצני

התפרחות הם חיקיים על ענף של השנה הקודמת, והלבלוב החדש מתחיל מראש הענף. לעתים מעורבות תפרחות בעלים המלבלבים, מצב שעשוי להצביע אולי על השתלשלות אבולוציונית ממין מוצא אחר של מילה שפרח אחרי או בעת הלבלוב, בדומה למיני מילה מואבקי החרקים (למשל *F. ornus*).

מספר הפרחים על עץ גדול הוערך בסדר גודל של 4-5 מיליון.

מאפייני הפריחה (מורפולוגיה, פנולוגיה), ההבדלים והשונות בטיפוסי המיניות – נסקרים ומנותחים להלן בארבע רמות: רמת הפרח, רמת התפרחת, רמת העץ ורמת האוכלוסייה.

<u>א. רמת הפרח</u>

פרחי המילה קטנים (2-4 מ"מ, איור 1); באוכלוסייה ניתן למצוא שלושה טיפוסי פרחים: פרחים זכריים, פרחים נקביים ופרחים דו-מיניים. הפרחים הזכריים כוללים שני אבקנים עם לשכות גדולות וסגולות על זירים קצרים, הפרחים הנקביים כוללים עמוד עלי אחד עם צלקת ורודה בעלת שתי אונות עם עלה שחלה הכולל ארבע ביציות, מהן בדרך כלל רק אחת מתפתחת לזרע. הפרחים הדו-מיניים משלבים אברים זכריים ונקביים ביחסי גודל משתנים. הפרחים הדו-מיניים הם פרוטוגינים, כלומר הצלקת מבשילה לפני האבקנים. עמוד העלי מזדקר מעל זוג האבקנים ומתפצל לצלקת סגולה בעלת שתי אונות המתלבשות ככובע על ראש העלי. גודל וצבע אונות הצלקת תלוי ברמת ההתפתחות של האברים הנקביים. האבקנים נפתחים לאחר תקופה של בשלות הצלקת, ונראה שתוך חפיפה חלקית עם סיום תקופת הפוריות הנקבית. כמות האבקה המשוחררת תלויה בגודל המאבק. איור 1 מציג תמונות של סוגי הפרחים השונים.



ברמת הפרח קיימות כל צורות המעבר מפרח זכרי לחלוטין ועד פרח נקבי לחלוטין דרך שלבי ביניים של פרחים דו-מיניים, דו-מיניים זכריים[1], דו-מיניים נקביים וכן טיפוסי פרחים יוצאי דופן, כמודגם באיור 1. ישנם פרחים שבהם קיים רצף מלא בגודל האבקנים ובגודל הצלקות, החל מצורה זכרית מפותחת ביותר עד לצורה מנוונת או חסרת אבקנים לגמרי ומצורה נקבית מפותחת ביותר (בעלת עלי פורה) לצורה מנוונת או חסרה לחלוטין עלי

ושחלה, בהתאמה.

<u>ב – רמת התפרחת</u>

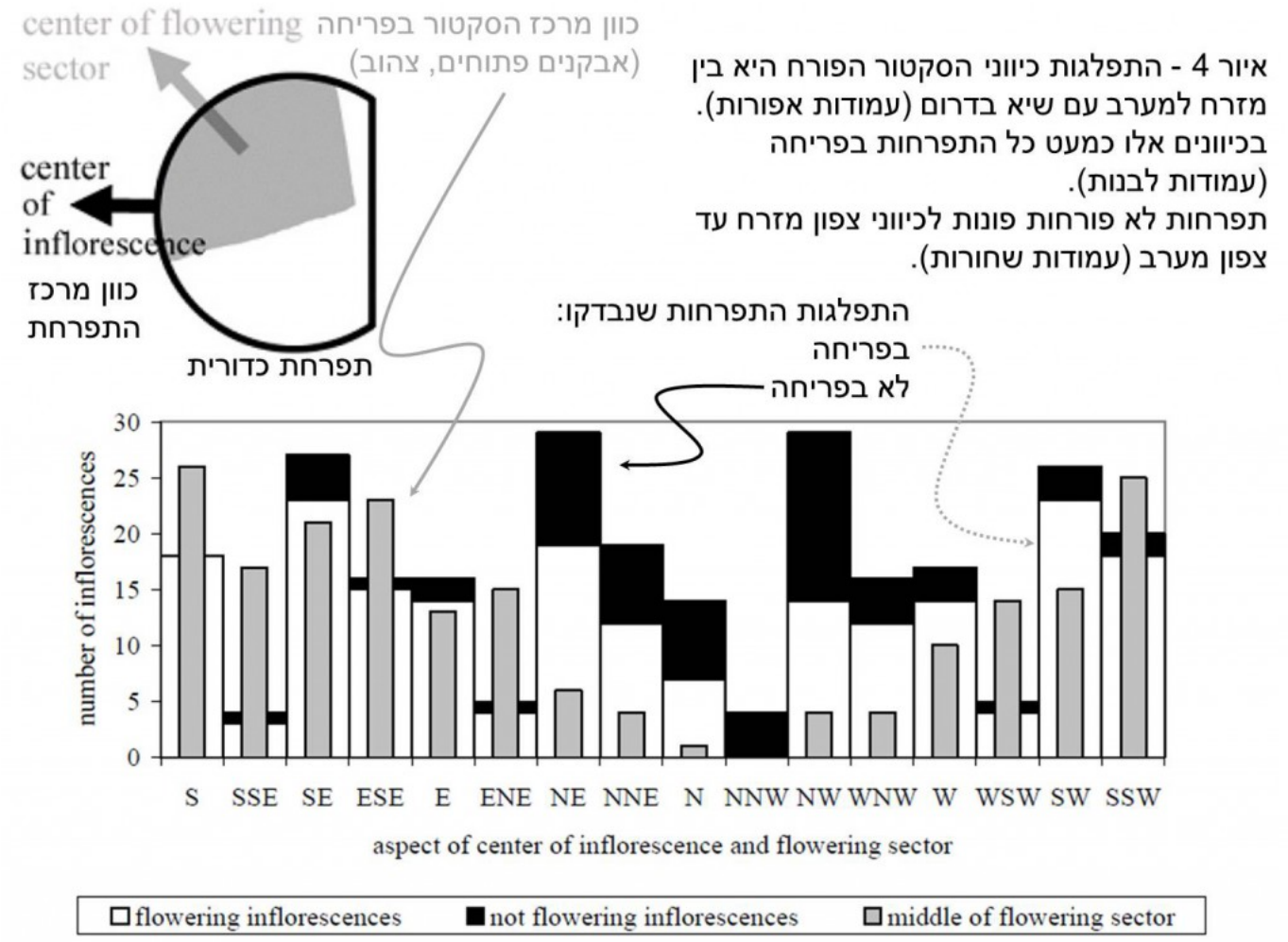
התפרחות במילה אירופית מתפתחות מניצנים שחורים היושבים לאורך הענפים שצמחו בשנה הקודמת, בחיקי עלים שנשרו (תפרחות שיוריות נמצאות ונפתחות לפעמים גם עם העלים המלבלבים של הניצן הראשי, לאחר שהפריחה בעץ הסתיימה). הצבע השחור של חפי הניצן טיפוסי למילה אירופית (ברוב שאר מיני המילה הניצנים חומים), וייתכן שצבע זה קשור לויסות המדויק של מועד הפריחה (למשל ע"י הגברת הרגישות לקליטת חום השמש), שעשוי להיות גורם קריטי עקב הרגישות הגדולה של הפרחים לנזקי קור במועד הפריחה, לפני הלבלוב. איור 2 מתאר באופן סכמטי את שלבי התארכות התפרחות בזוויגים השונים, איור 3 מציג דוגמאות בתמונות לסוגי התפרחות השונים ושלבי התפתחותן ואיור 4 מציג נתונים על התפלגות הקטע הפורח בתפרחות הזכריות.



בתפרחות נקביות ודו-מיניות, הפרחים מסודרים לאורך תפרחת אשכולית זקופה ההולכת ומתארכת ככל שהפריחה מתקדמת, עד שמגיעה לאורך מספר ס"מ. עם התפתחות הפירות ממשיכות התפרחות להתארך. בהתאם לפרוטוגיניות של הפרחים, הצלקות בראש התפרחות מבצבצות ראשונות מהניצן, ומספר הצלקות החשופות הולך וגדל עם התארכות התפרחת. פתיחת האבקנים בצמחים דו-מיניים מתרחשת לאחר שבוע-שבועיים של פריחה נקבית, כשהתפרחת כבר פרושה באורך של כ 5 ס"מ (תלוי במידת הזכריות של התפרחת). תפרחות זכריות בוקעות מהניצנים ונשארות בצורת כדור סגול כהה של אבקנים סגורים בקוטר 7-10 מ"מ למשך כשבוע ויותר, בתלות גבוהה במזג האוויר. פתיחת האבקנים מתרחשת לאחר המתנה של התפרחת במצב כזה ומתחילה בצד הדרומי של העץ וממשיכה לכיוון מערב ומזרח וללא קשר למיקום האבקנים בתוך מבנה התפרחת (איור 4). עם התקדמות עונת הפריחה מתארכות גם תפרחות אלו, בדומה לתפרחות הנקביות, תוך

חשיפת עוד ועוד אבקנים. תפרחות דו-מיניות מוטות לזכר הן בעלות אבקנים גדולים וצלקות דקות, ודומות לדגם הפריחה של התפרחות הזכריות, כאשר הצלקות מבצבצות מעל האבקנים בשלב הכדורי.

ברמת התפרחת קיים מגוון של טיפוסי-מין בטווח צורות החל מתפרחת זכרית לחלוטין ועד לתפרחת נקבית לחלוטין דרך שלבי ביניים של תפרחות דו-מיניות, תפרחות מעורבות עם פרחים זכריים ופרחים דו-מיניים ותפרחות מעורבות עם פרחים נקביים ופרחים דו-מיניים וכן צורות יוצאות דופן, כמודגם באיורים 4,3,2.



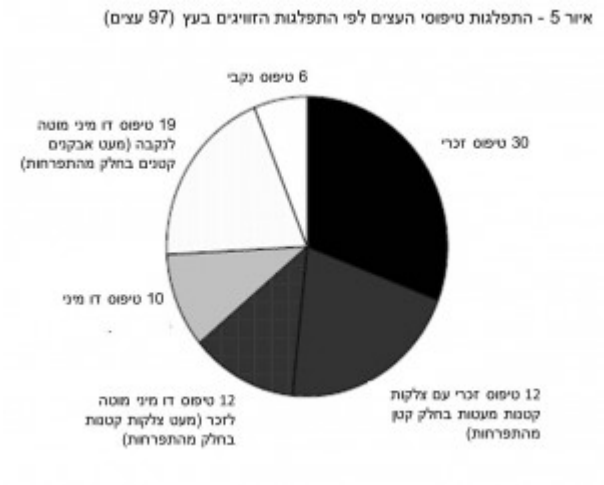
איור 4 - התפלגות כיווני הסקטור הפורח היא בין מזרח למערב עם שיא בדרום (עמודות אפורות). בכיוונים אלו כמעט כל התפרחות בפריחה (עמודות לבנות). תפרחות לא פורחות פונות לכיווני צפון מזרח עד צפון מערב (עמודות שחורות).

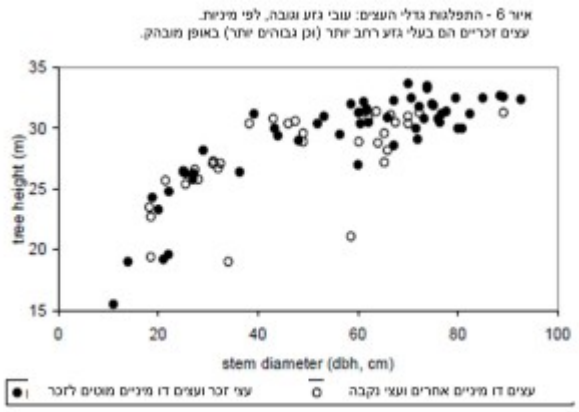
<u>ג – רמת העץ</u>

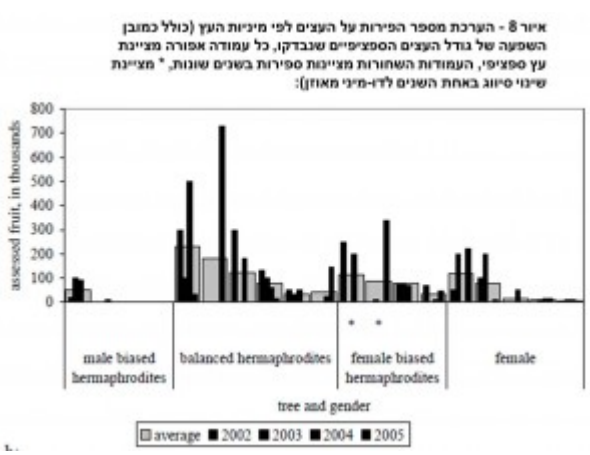
ברמת העץ מובחנים טיפוס עץ זכרי וטיפוס עץ נקבי הנבדלים במאפיינים המורפולוגיים של הפרחים, בהתנהגותם הפנולוגית ואף במאפיינים וגטטיביים, וכן עצים המהווים טיפוסי ביניים הכוללים פרחים דו מיניים בשיעורים שונים. איור 5 מתאר את התפלגות טיפוסי העצים לפי התפלגות הזוויגים בעץ, איור 6 מתאר את התפלגות גדלי העצים (עובי גזע וגובה) לפי מיניות, איור 7 הוא דוגמא לתיעוד של הפנולוגיה, לפי מיניות העץ ושלב הפריחה, ואיור 8 מציג את הערכת מספר הפירות על העצים לפי מיניות העץ. להלן תיאור הטיפוסים:

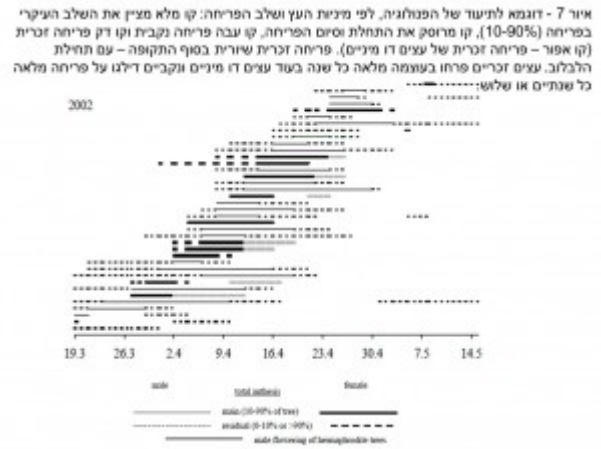
1 – טיפוס עץ זכרי: טיפוס זה הוא בעל מספר רב יותר של פרחים לתפרחת (100-150 בתפרחות המפותחות), אבקנים גדולים יותר, מספר גדול יותר של תפרחות לענף, ופריחה בכל שנה ביחס לטיפוס העץ הנקבי. ניצני התפרחות של הטיפוס הזכרי נפתחים וחושפים את התפרחות מוקדם יותר מאשר בטיפוס הנקבי, והתפרחת שוהה שבוע-שבועיים במצב כדורי עם אבקנים סגורים, כאילו היא ממתינה לסיום של משך הפריחה של שלב נקבי שכבר לא קיים (ראו תמונות). במצב הזה התפרחת עמידה לכפור. לאחר תקופת ה"המתנה" נפתחים האבקנים כאשר התפרחת שומרת על צורתה הכדורית אך גדלה במקצת (איורים 2, 3), תוך התארכות התפרחת והיפרדות ענפיה. הפרחים בצידו הדרומי של הכדור, כלומר זה המקבל יותר שמש וקרינה, נפתחים ראשונים.במצב הזה התפרחת עלולה להיפגע מכפור.

העצים הזכריים גדולים יותר מאשר העצים הנקביים וענפיהם עבים יותר, ובעצים הזכריים נפוצים מאוד עפצי תפרחת שהוטפלו על ידי אקריות.









לצפייה מיטבית לחצו על התמונות

2- טיפוס עץ נקבי: בטיפוס העץ הנקבי יש פחות פרחים לתפרחת (60-80 בתפרחות המפותחות), הפרחים חסרי אבקנים או עם אבקנים מנוונים זעירים או כאלה אשר אינם נפתחים. הצלקות של הפרחים הנקביים גדולות וורודות בהבשלתן. ניצני התפרחות של עצי הנקבה נפתחים מאוחר בהשוואה לניצני התפרחות הזכריות, כוללות צלקות מבצבצות שנראות פוריות, והתפרחת מתארכת בהדרגה תוך חשיפת עוד ועוד פרחים. תפרחות במצב הזה נפגעות מכפור. ההתארכות נמשכת באופן רציף ליצירת פירות תוך דילול מספר הפירות.

העצים הנקביים הם בעלי מקצב פריחה סירוגי לעומת העצים הזכריים הפורחים כל שנה: בדרך כלל הם פורחים שנתיים ברציפות ואינם פורחים בשנה השלישית. העצים הנקביים קטנים יותר וענפי העצים דקים יותר בהשוואה לעצים הזכריים,ועפצי תפרחות נדירים בהם מאוד.

3 – עצים בעלי טיפוסי ביניים של מיניות: עצים אלו חולקו לארבע קבוצות, לפי מאפיינים מורפולוגיים של התפרחות ושל הפרחים שנמצאו בהם. כל העצים כוללים פרחים דו-מיניים ובנוסף פרחים זכריים או פרחים נקביים. מורפולוגיית הפרחים הדו מיניים שונה בעצים שונים ונעה בין פרחים בעלי אבקנים גדולים ועלי שחלה קטנים עם צלקות כהות ודקות לבין פרחים בעל עלי שחלה גדולים, צלקות מפותחות ואבקנים קטנים ולא חיוניים.ריבוי טיפוסים במין צמח אחד ידוע בספרות הסיסטמטית כפוליגמיה (העבודה המפורטת ביותר בנושא – (Schultz, 1982), מיינה את העצים לעשרה טיפוסים).

טיפוסי הביניים שהובחנו (ההגדרה המלאה מבוססת באופן כמותי על טיפוסי פרחים וטיפוסי תפרחות, כאן הצגת ההגדרות סכמטית) הם:

- טיפוס דו-מיני הכולל פרחים דו-מיניים בעלי עלי מפותח ואבקנים מפותחים (בינוניים,

בגודל כ 1מ"מ).

- טיפוס זכרי שכלל מעט תפרחות עם פרחים דו-מיניים (פחות מאחוז פרחים דו-מיניים בעץ כולו).
- טיפוס דו-מיני מוטה זכר – בעל פרחים זכריים עם אבקנים גדולים ובחלק משמעותי מהפרחים גם עלי מפותח (קטן יותר מבטיפוס הנקבי, 10-50% מהפרחים בעץ דו-מיניים).
- טיפוס דו-מיני מוטה נקבה – בעל עלי מפותח ובחלק משמעותי מהפרחים גם אבקנים פוריים קטנים (משחררים אבקה).

נצפתה הבחנה ברורה בין טיפוס העץ הזכרי ושני טיפוסי הביניים הזכריים מחד, וטיפוס העץ הנקבי, הטיפוס הדו-מיני והטיפוס הדו-מיני המוטה לנקבה מאידך, ביחס לתכונות: גודל העץ, מורפולוגית הענפים, כמות עפצי התפרחת, תדירות והיקף הפריחה, מורפולוגיה ופנולוגיה של התפרחות וייצור הפירות – כך שנראה שניתן לחלק כמעט את כל הפרטים באוכלוסיה לטיפוס מוכלל זכרי בפועל ולטיפוס מוכלל נקבי בפועל.

מכיוון שהמחקר נערך במשך ארבע שנים, ניתנה לנו ההזדמנות לעקוב אחרי שינוי טיפוס מיניות העצים לאורך השנים. שינויי טיפוס נצפו ב 10-20% מהעצים (בשנים שונות), כמעט כולם בין הטיפוסים: זכרי, זכרי עם מעט פרחים דו-מיניים ודו-מיני מוטה זכר. כיוון השינוי נמצא תלוי באופן מובהק בכיוון שינויי הטמפרטורה המינימלית הממוצעת בזמן תחילת הפריחה בשנה המתאימה (חם יותר – שינויים לכיוון נקבי יותר). יחד עם זאת, עלולה להיות הטיה של השפעת מזג האוויר על שרידת האיברים הנקביים העדינים בעצים אלו – כפור פוגע בחלקים הנקביים העדינים וכך עשוי היה להטות את קביעת טיפוס העץ במועד מאוחר יותר. בתפרחות לא בשלות (בניצנים סגורים לפני תחילת הפריחה) צורות הפרחים היו מגוונות יותר מאשר בתפרחות הבוגרות ונמצאו פרחים דו-מיניים לא בשלים בכל טיפוסי הזוויג (כלומר גם בטיפוס הזכרי ובטיפוס הנקבי). פרחים דו-מיניים בטיפוסים הזכריים יותר נטו להימצא בראש התפרחות, ופרחים בבסיס התפרחת נטו להיות יותר ממוינים לטיפוס זכרי או נקבי. כמו כן נמדד גודל גרגירי אבקה בטיפוסי המיניות השונים. לא נמצא הבדל מובהק בגודל הגרגר בין האבקה בטיפוס הפרח הזכרי לבין טיפוס הפרח הדו-מיני (גודל גרגיר האבקה הוא 22 מיקרון: יצוין כי 4 העצים עם גרגירי האבקה הגדולים ביותר (>25μ) היו בעלי פרחים דו-מיניים).

הבדלים בהעפצה

עצים זכריים של המילה האירופית מתאפיינים בעפצי תפרחת הנגרמים ע"י האקרית Acaria faximivora, Eriophydae המתגוררת במושבות בעפצים (Buhr,1964; Castranali,1996). התפתחות העפצים מתרחשת בתזמון דומה עם התפתחות התפרחות, עפצי כל שנה מתפתחים ביחד עם התפרחות של אותה שנה, ללא התפתחות עפצים על חלקים אחרים של העץ. במקרה אחד נצפה דגם הפצה של האקריות מענף לענפים סמוכים באותו עץ שנראתה כהפצה ברוח.

התפלגות המשקל היבש של סך כל העפצים לעץ בין העצים הזכריים דומה להתפלגות המשקל היבש של סך כל הפירות לעץ בין העצים הנקביים והדו-מיניים, כך שנראה שהשקעת האנרגיה בהם דומות. נראה כי ההעפצה של עצים זכריים נובעת מכך שבאזור המחקר העצים הזכריים פורחים מדי שנה בעוד שפריחת העצים הנקביים והדו-מיניים מאופיינת בהפסקות בהן העץ לא פורח, מדי שנה-שנתיים. ייתכן שחוסר הפריחה קוטע את המשכיות אוכלוסיית האקריות. הסבר חלופי יכול להיות בפיזיולוגיה של ההעפצה– ייתכן שהאפקטיביות של החומרים בהם משתמשות האקריות קשורה להעדר הפונקציה הנקבית בעצים הזכריים, אך זה נושא למחקר בפני עצמו.

באיור 9 נראים אשכולות עפצים (עם האקרית ושלבי ההתפתחות) על ענפים עם תפרחות זכריות ועל ענפים עם תפרחות דו-מיניות.כמות העפצים בעצים הזכריים נע ובין מספר ק"ג לעץ ועד 14 ק"ג לעץ לשנה (משקל יבש). עצים דו-מיניים או נקביים בד"כ לא נשאו עפצים, ולכל היותר נשאו עפצים מבודדים (100 גר' לעץ). לשם השוואה, משקל הפירות על העצים מהטיפוס הנקבי נעו בין 1-10ק"ג לעץ לשנה ועד 47 ק"ג לעץ (משקל יבש).



השלכות הממצאים במילה אירופית על הבנת דגמי המיניות במילה סורית

מין המילה הגדל בארץ הוא **מילה סורית** המצוי בגדות מעיינות ונחלים שופעי מים בעמק הירדן העליון – בעיקר בעמק החולה ובבקעת בית ציידא. בעבר היתה נפוצה יותר ונמצאה גם באזור גן שמואל ונחל התנינים (שניהם במישור החוף) ובעמק בית שאן. העץ הדרומי ביותר אשר כנראה הוא עץ בר נמצא ב-1996- באפיק נחל נחשון ליד לטרון. בעוד שבאירופה ובטורקיה המילה הסורית אינה מוגבלת לגדות מקווי מים וגדלה גם במדרונות, הרי שבישראל מעדיף העץ בתי גידול קרירים ואדמות עמוקות לחות במשך כל השנה. היא גדלה מרום 200 מטר מתחת לפני הים (חוף הכנרת וטירת צבי) ועד לרום של 200 מטר מעל פני הים. לעומת זאת בהרי האטלס, בהרי טורקיה ובאגן הים-התיכון, טווח הרום רחב יותר והעץ גדל עד לרום של 1980 מטר.

מילה סורית פורחת בחודשי ינואר-פברואר כאשר העץ עומד בשלכת והיא מלבלבת בחודשים מארס-אפריל. הפרי של ה**מילה** ה**סורית** הוא כנפית חד-זרעית המבשיל באוגוסט-

ספטמבר ונשאר תלוי על העץ תקופה ארוכה. על פי הספרות הוא מותאם להפצה על ידי רוח למרחקים בינוניים ולציפה על גבי מים בנהרות למרחקים גדולים.
יש שהפריחה מקדימה לחודש דצמבר. קרשון (1984) מוסר כי הפריחה בעמק הירדן מאחרת בערך בשבועיים אחרי הפריחה במישור החוף.הפרחים חסרי כותרת, קטנטנים וצבעם ירקרק-קרם גודלם כ-3-4 מ"מ והם אינם בולטים לעין. הפרחים מסודרים לאורך תפרחת אשכול זקופה או אלכסונית שאורך הציר שלה 3-5 ס"מ. לפני היפתחן, התפרחות יושבות בקצות ענפים חסרי עלים, בחיק צלקת העלים של שנה שעברה שנשרו. צורתן בשלב זה היא ככדורים שחורים (או סגולים כהים), מבריקים בקוטר 7-10 מ"מ, שאינם דומים כלל לתפרחת הפתוחה. בבסיס כל תפרחת 3-5 קשקשים שעירים; באורך 3-5 מ"מ. בכל תפרחת מצויים 18-26 פרחים המבשילים מלמעלה כלפי למטה לכיוון בסיס התפרחת, כלומר בסדר בזיפטאלי שהוא הפוך מזה שקיים ברוב התפרחות בצמחים. הפרחים אינם מלווים בחפים כלשהם. כל פרח נישא על עוקץ ירקרק שאורכו 5-7 מ"מ; כל פרח חסר לחלוטין עלי גביע וכותרת; הפרח דו-מיני ונושא שני אבקנים כהים ועמוד עלי זעיר המתרומם מעליהם. זירי האבקנים קצרים ביותר ושני המאבקים הכהים צמודים לעמוד העלי משני צידיו. פרח המילה הוא פרוטוגיני, כלומר הצלקת מבשילה לפני האבקנים. עמוד העלי מזדקר מעל זוג האבקנים ומתפצל לצלקת סגולה-כהה בעלת שתי אונות המתלבשות ככובע על ראש העלי הירקרק. בשלב הזכרי התפרחת פורצת מתוך מבנה הכדור, ציר התפרחת מתארך ומזדקף בבת אחת לאשכול זקוף באורך 40-65 מ"מ שעליו הפרחים מסודרים בצורה מסורגת או בשלשות. המאבקים נבקעים ואבקה צהובה מופיעה עליהם. עוקץ הפרח מתארך לקראת סוף השלב הזכרי וגם השחלה בבסיס עמוד העלי מתרחבת.



תפרחות של מילה סורית
מימין – תפרחות סגורות ("כדורים כהים") ופתוחות. צילם: דרור גלילי ©
משמאל – תפרחות פתוחות. צילמה: נעמי מרגלית ©

קרשון וגרונוולד (1984) אשר חקרו את המילה הסורית, מצאו כ- 10% פרחים זכריים

חסרי עלי בבסיס התפרחות. פרחים אלה מבשילים בסוף פריחת תפרחת האשכול.

רק הסתכלות ומחקר בעתיד יאמתו או יפריכו את תצפיתם המיוחדת של קרשון וגרונוולד כי בתפרחות ה**מילה** ה**סורית** יש גם פרחים שהם רק זכריים. לנתון זה יש חשיבות רבה כיוון שהתיאוריה על ההקצאה הזוויגית (Charnov, 1982) חוזה כי עצים בעלי פרחים קטנים אך חסרי פרי עסיסי יהיו בעלי אסטרטגיה מינית של חד-ביתיות זכרית (Andromonoecy), כלומר התפרחות שלהם ישאו גם פרחים הרמפרודיטים וגם פרחים זכריים (Jong de & Shmida, 2008). במחקרים במיני תרבות במשפחת הזיתיים מדווח על דגם מיניות כזה בזית ובמיני עצים נוספים (Erel et al., 2013 , שמידע, 1994).
דגם המיניות ב**מילה סורית** שונה מזה שברוב מיני הסוג שרובם דו-ביתיים מובהקים (עצי הזכר והנקבה נפרדים): 11 מבין 19 מיני המילה בצפון אמריקה הם דו-ביתיים, 3 מינים פוליגמיים ורק 3 מינים הם הרמפרודיטים. נציין כי במעט מאוד סוגים של צמחים ובמיוחד בעצים יש גיוון ושוני תוך סוגי בטיפוס המיניות ובאסטרטגית האבקה. כלומר לכל מיני הסוג יש בדרך כלל אותו טיפוס מיניות ושיטת האבקה, למשל, לכל מאות מיני הסוג **אלון** ו**אורן** הם מואבקי רוח ודגם המיניות שלהם הוא חד-ביתיות (Monoeicious), כלומר הם נושאים פרחים חד- מינים זכריים ונקביים נפרדים על אותם צמחים. כל מיני הסוגים **אלה, תמר**, **אשחר**, ו**אוג** הם דו-ביתיים ומיני הסוגים **רתם**, **כליל**, **מכנף** ו**שלטית** הם כולם דו-מיניים. אך דווקא בסוג מילה מוצאים מגוון רב בטיפוס המיניות בין מינים שונים בתוך אותו סוג ו**מילה אירופית** היא אולי המין הפולימורפי ביותר ולכן גם חשוב לחקור את הנושא במין זה. אמנם נכון שרוב מיני ה**מילה** הם מואבקי רוח, אך באירופה למשל גדלה **מילה לבנת-פרחים** (*Fraxinus ornus*) (פינס, 2008) אשר לה פרחים לבנים גדולים יחסית, והיא מואבקת חרקים ופרחיה הם דו-מיניים. לכן מחקר מיני המילה בכלל והמילה האירופית בפרט הוא כה חשוב.
הספרות מתארת את צורת התפרחת ב**מילה סורית** כתפרחת מוארכת דמוית אשכול באורך 5-4 ס"מ, בדומה לתפרחת ה**מילה** ה**אירופית** בסיום שלב הפוריות. תצפיות אקראיות מצביעות על ניצנים קטנים יותר ב**מילה סורית** אך תהליך התארכות התפרחות דומה בשני המינים. התלות של התארכות התפרחות בתנאי מזג האוויר לא נבדקה ב**מילה סורית**. זו צפויה להיות פחותה מאשר במילה האירופית בגלל מזג האוויר המתון יותר בארץ, ללא תקופות כפור שכיחות במועד הפריחה.

על ביקורי דבורת-דבש בעצי מילה סורית

מילה סורית ידועה כעץ המואבק על ידי הרוח ובתור שכזאת לא ציפינו לראות בה חרקים המבקרים בפרחיה ומאביקים את הפרחים. אלא שתוך כדי מחקר הפריחה בעצי מילה סורית באגמון החולה ובעיינות דבשה, גילתה נעמי מרגליות כי דבורי דבש מבקרות בהמוניהן בעצי מילה פורחים ואוספות כמויות גדולות של אבקה בצמדיות רגליהן. תופעה זו חזרה על עצמה כמה פעמים והיא מתקשרת היטב לדגם הכללי: בחורף כוורות דבורי הדבש צמאות מאוד למקור חלבוני ומחפשות נואשות צמחים המציעים שפע של אבקה בפרחיהם. כיוון שמספר הצמחים הפורחים בחורף קטן ביותר הן מבקרות בשכיחות גבוהה גם מיני צמחים המואבקים כרגיל בעזרת רוח, אך בפרחיהם שפע של אבקה. נמנה לדוגמא – מיני לחך, מרקולית מצויה, קזוארינה ואף מיני אלון (אלון, 2015).

נדגיש כי הפרחים הדו-מיניים של ה**מילה** ה**אירופית** שתוארו לעיל דומים לפרחי ה**מילה הסורית**. תכונה חשובה, אשר לא הודגשה בספרות הסיסטמטית ובפלורות הכוללות שני מינים אלה, היא כי כל עצי ה**מילה** ה**סורית** הם אנדרוגיניים וכל התפרחות הן דו-מיניות בעוד ש**מילה אירופית** היא פוליגמית הן ברמת התפרחת והן ברמת העצים. כלומר: קיימים באוכלוסיות של מין זה מגוון רחב של טיפוסי מיניות הכוללים גם עצים שהינם רק זכרים. עם זאת, תצפיות אקראיות וראשוניות מצביעות על רבגוניות מינית גם ב**מילה סורית**. ומחוזקות על ידי הדיווח של קרשון וגרונולד על מעבר לפרחים זכריים בסוף פריחת אשכול התפרחת. אנו מעודדים את חובבי הטבע לבדוק את עצי המילה השתולים בשדרות הישובים ברחבי הארץ בזמן הפריחה ולגלות את טיפוס המיניות של העץ; מחד הגדרת המיניות של הפרחים והתפרחות עוזרת להבדלה בין המינים השונים ומאידך היא עשויה לשפוך אור על ה"התנהגות" המינית של המילה והאם תואמת לכללי התיאוריה של ההקצאה הזוויגית (Charnov, 1982, Maynard-Smith & Szathmary, 1995).

מחקר ההמשך בדגמי המיניות ב**מילה סורית** ייערך לאור הממצאים ב**מילה האירופית** ויתמקד בהקצאות הזכריות והנקביות תחת השפעת גורמי סביבה שונים (תנאי עקה לעומת תנאים משופרים) והאם אכן נמצא בתפרחות **מילה סורית** גם פרחים זכריים כמו שחוזה תיאוריית צ'רנוב וכפי שעד כה רק קרשון וגרונולד (1984) הצליחו לתעד זאת באוכלוסיות ארץ-ישראל. זהו אתגר לחובבי הצמחים!

מיני מילה בצמחיית הנוי בישראל

פינס בספרו על "עצי נוי בישראל" (2008) מסכם כי בארץ מגדלים בתרבות 6 מינים של מילה: **מילה אמריקאית, מילה חדת-עלים, מילה סורית, מילה ירוקת-עלים, מילה לבנת-פרחים ומילה פנסילוונית**. פרט ל**מילה לבנת-פרחים**, ההבחנה ביניהם קשה ביותר שבן נוצרים גם טיפוסי כלאיים המגודלים במשתלות ונמכרים לנטיעה.

איך נבדיל בין מיני המילה בשדרות ובגינות ? **מילה ירוקת-עלים** היא עץ ירוק-עד (מוצאו מדרום אמריקה) ואילו שאר מיני המילה הם נשירים וצורת עליהם דומה מאוד: העלה מורכב ובעל עלעלים אזמלניים משוננים בשפתם והפרי כנפית שטוחה, זהה כמעט לכל המינים. מסתבר שדווקא מיניות העצים עוזרת מאוד בהגדרה: בעוד ש**מילה ירוקת-עלים**, **מילה אמריקאית** ו**מילה פנסילוונית** הם עצים דו-ביתיים (כלומר מפרידי זוויגים) הרי **מילה סורית** ו**מילה חדת-עלים** הם עצים בעלי פרחים דו-מיניים. יש לציין כי חוקר העצים החשוב ייאלטריק כלל את ה**מילה** ה**סורית** כתת-מין בתוך **מילה חדת-עלים** (Yaltirk, 1978) ועל כן הגיוני כי דגם מיניות הפרח שלהם זהה (אם כי הנושא לא נבדק לעומק ואנו קוראים לחובבי הצמחים להתעמק ולבדוק נושא זה). פינס מספר בספרו כי בארץ מגדלים זן עקר של **מילה חדת-עלים** אשר כותב הספר הביא אותו במיוחד מקליפורניה ואשר מרכיבים אותו על כנה של **מילה סורית**. עלוותו יפה במיוחד ומאדימה בעונת השלכת.

ספרות:

אלון ג 2015 איסוף אבקה של אלון מצוי על ידי דבורים, כלנית, 2.

קרשון ר וגרונולד ק 1984 תרומת-עט לצומח היערני בישראל: מילה סורית. ליערן 34: 8-12.

רענן מ 2012 וחמש מלתראות של מילת היו על גביו – אלון התולע (לזיהוי המילת במקורות), פורטל הדף היומי.

פליקס י 1957 עולם הצומח המקראי. הוצאת מסדה, תל אביב.

פינס נ 2008 עצי נוי בישראל. הוצאת המחבר, בית-חנן.

———————————-

Binggeli P and Power J 1991 Gender variation in ash (*Fraxinus excelsior* L.). In: Proceedings of the Irish botanist meeting, University college Dublin, Dublin. After http://members.lycos.co.uk/woodyplantecology/species/ash.htm, April 2006.

Buhr H 1964 Bestimmungstabellen der Gallen an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. Gustav Fischer, Jena.
Castagnoli M 1996 Ornamental coniferous and shade trees. In: Lindquist E E Sabelis M W and Bruin J (eds.) Eriophyoid mites – Their biology, natural enemies and control. Elsevier pp. 661-672.
Charnov EL 1982 The Theory of Sex Allocation. Princeton University Press, Princeton New Jersey.
Darwin C 1877 The different forms of flowers on plants of the same species. John Murray, London.
Erel R Yermiyahu U Van Opstal J Ben-Gal A et al. 2013 The importance of olive (Olea europea) treenutritional status on its productivity. Scientia Horticulturae 159: 8 – 18.
Huldén E 1941 Studien über *Fraxinus excelsior*. L. Acta botanica Fennica 28: 1-250. Helsingforsiae.
de Jong TJ Thuijsman F and Shmida A 2008 Optimal sex allocation in plants and the evolution of Monoecy. Evolutionary Ecology Research, 10: 1082-1109.
Krzyżkiewiczówna W 1928 Przyczynek do morfologjiianatomjijesionu, Lwow. (As cited in Huldén 1941).
Lingelsheim A 1920 Oleaceae-Oleoideae-Fraxinueae.In- Engler, A. Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus IV 243 I u. II, pp. 1-125.
Maynard-Smith J and Szathmary E 1995 The Major Transitions in Evolution. Freeman H H publisher, Oxford.
Paw UKT and Hotton C 1989 Optimum pollen and female receptor size for anemophily. American journal of botany. 76: 445-453.
Rohmeder E 1952 Untersuchungen über die Verteilung der Geschlechter bei den Blüten von *Fraxinus excelsior*. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 71: 17-29.
Tal O 2003 Geschlechtsverteilung und Blühphänologie der gemeinen Esche (*Fraxinus excelsior* L.). Diplomarbeit Leipzig.
Tal O 2006 Comparative flowering ecology of *Fraxinus excelsior*, Acer

platanoides, Acer pseudoplatanus and Tiliacordata in the canopy of Leipzig's floodplain forest.PhD thesis, Leipzig, Germany.(http://d-nb.info/989688283/34)
Tapper PG 1996 Long-term patterns of mast fruiting in *Fraxinus excelsior*. Ecology 77: 2567-2572.
Verdú M 2004 Physiological and reproductive differences between hermaphrodites and males in the androdioecious plant Fraxinusornus. Oikos 105: 239-246.
Wallander E 2001 Evolution of wind-pollination in *Fraxinus* (Oleaceae) – an ecophylogenetic approach.PhD thesis, Göteborg, Sweden.
Wallander E and Dahl A 2006 Reproductive ecology of *Fraxinus excelsior* (Oleaceae): A long term study on flowering phenology, periodicity and sex expression.
Wardle P 1961 *Fraxinus excelsior* L. Journal of ecology 49: 739-751.
Yaltrik F 1978 *Fraxinus* L in Davis PH (Ed.) Flora of Turkey, vol.6, 147-154. Edinburgh Univ. Press.

הערות

[1] דו-מיני זכרי (Androdioecious) הוא צמח שבפרח יש לו גם אברי נקבה וגם אברי זכר אך אברי הנקבה שלו אינם חיוניים ולא יוצרים זרעים ולכן הוא זכרי מבחינה תיפקודית (Functional male). המושג "דו-מיני נקבי" (Gynodioecious או Functional female) מוגדר בהתאמה; המאבקים של הפרח אינם מבשילים ומתפוצצים ולא יוצרים גרגירי אבקה חיוניים, לרוב הם יותר קטנים ממאבקים חיוניים.

==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

ציטוט: טל א ושמידע א 2016 טיפוסי מיניות במילה אירופית *Fraxinus excelsior* כרקע להבנת טיפוסי המיניות במילה סורית, כתב-עת "כלנית" מספר 3.

==========

עוד בכלנית בנושאים דומים:

איסוף אבקה של אלון מצוי ע"י דבורים

מילה סורית – עץ בר מוגן הפורח עכשיו (ינואר 2016)