

מחזורי אגירה בגיאופיטים

אמוץ דפני, דן כהן, עמנואל נוי-מאיר

ליעקב גליל

חלוץ חקר הגיאופיטים בארץ

ביובלו ה-70.

תפוצת הגיאופיטים ומוצאם

מקובל לראות בגיאופיטים צורת-חלים המותאמת לאקלים עונתי; ראונקיה (Raunkiaer, 1934) מציין שהגיאופיטים מופיעים בעיקר באזורים כמו ערבות יבשות, שם הם מהווים מרכיב חשוב של הצמחיה. לפי אותו מקור, מצויים הגיאופיטים באזורים המאפשרים תקופת צמחיה ארוכה וכן במקומות בהם התקופה הבלתי נוחה אינה חמה ויבשה אלא חורף קשה, פחות או יותר. סקר שנעשה אודות תפוצת הגיאופיטים באוסטרליה (Pate & Dixon, 1982) מראה שרוב המינים מופיעים בתנאי אקלים עונתיים הנתונים לתקופות יובש תקופתיות ובקרקעות דלים מבחינה תזונתית - בתנאים אלו יש יתרון תחרותי לאבר אגירה תת-קרקעי המאפשר להשרד מעבר לתקופות לא נוחות.

בתנאים אלפיניים ותת-אלפיניים וכן בטונדרה, בהם עונת הצמיחה קצרה, עשוי להיות יתרון לאבר אגירה תת-קרקעי הנושא ניצנים. בבתי גידול אלו יש חשיבות להגנה על הניצן החבוי מתחת לפני הקרקע (Arber, 1910; Burt, 1970) ולאספקת מזון מהירה הדרושה לצמחיה נמרצת בתחילת העונה (Russel, 1940, 1948; Mooney & Billings, 1960; Ogden, 1974). האספקה מבוצעת על-ידי אבר אגירה תת-קרקעי המסוגל להזרים מלאי מזון ניכר, המוכן מראש, בתקופה קצרה.

תפוצת הגיאופיטים באזורים הממוזגים, שהם בעלי עונתיות ברורה, הודגשה על-ידי Burns (1946), המציין שרוב מיני הדגניים בעלי בצל ופקעת, מצויים בתחומם קוי הרוחב 23° ו- 45° משני צידי קו המשווה. חוקר זה מציע שאקלים ואורך יום ממוצעים הם הגורמים החשובים באבולוציה של הגיאופיטים. סבוסקין (Svoskin, 1960) סבור שמציאותו של אקלים חם ויבש היא בעלת חשיבות עיקרית בהופעתם של גיאופיטים בעלי בצל וכי דגם ההתפתחות נגרם על-ידי ריתמוס אקלימי ים-תיכוני של חורף חמים ורטוב

וקיץ לבש וחס. דעה דומה מובעת על-ידי ריס (Rees, 1972) המדגיש שרזרבת המזון בצמחי בצל מאפשרת לצמח להתקיים מעבר לתקופות בהן צמיחה היא בלתי אפשרית כמו חורפים קרים וקליצים יבשים. יתרון זה, לדעת ריס, עודד את ההתפתחות הרבה של צמחיה בעלי בצל באזורים מטיפוס אקלים ים-תיכוני.

דעה שונה מובעת על-ידי הולטום (Holtum, 1955) המגיע למסקנה, בעיקר על סמך שיקולים מורפולוגיים, שמוצא הגיאופיטים החד-פסיגיים הוא באזורים הטרופיים - זאת למרות תפוצתם הרבה באזורים הים-תיכוניים.

גיאופיטים חד-שנתיים ורב-שנתיים

נבחין בגיאופיטים באברי אגירה חד-שנתיים המוחלפים מדי שנה בשנה לבין אברים רב-שנתיים בהם קיימת אגירה מצטברת - הצמח עצמו, בכל מקרה מוגדר כרב-שנתי. האבר החד-שנתי עשוי להיות בצל (צבעוני, זהבית), פקעת שורש (סחלב, דבורנית) או פקעת (-בעלת פרק אחד: סתונית, כרכם, או בעלת כמה פרקים: סיפן). האבר הרב-שנתי הוא, לרוב, בעל בצל, פקעת או קנה-שורש.

לאבר אגירה עשויות להיות שתי תרומות עיקריות להצלחתו של המין:

- 1) היכולת להתקיים בסביבה בעלת אקלים עונתי;
- 2) אפשרות להתקיים באקלים עונתי בו קיימים הבדלים ניכרים משנה לשנה שאינם ניתנים לחיזוי.

אבר אגירה חד-שנתי יענה בעיקר על האפשרות הראשונה בעוד אבר אגירה רב-שנתי עשוי להוות פתרון לשתי האפשרויות.

לאבר חד-שנתי עשוי להיות יתרון בניצול עונה פוטוסינתטית קצרה בבתי גידול זמני או המוגבל, עד מהרה, על-ידי גורם כלשהוא, בדרך כלל המדובר באזילת המים הזמינים (כמו בכיסי עפר בין סלעים או במדבר). סביר להניח, שעקב אי הצורך להחזיק מלאי קבוע, שיש עליו "הוצאות" אחזקה, ייעשה ליצור הזרעים בהשקעה אנרגטית קטנה יותר יחסית לעומת ליצור אותה כמות זרעים על ידי אבר רב-שנתי. החסרונות של אבר אגירה חד-שנתי הם הרגישות הרבה לשינויים בסביבה ואי היכולת להענות לשינויים קיצוניים בבתי הגידול משך העונה. ההתאמה היא, לכן, ככל הנראה, לסביבה קבועה יחסית הניתנת לניבוי ויש לשער שמבחר בתי הגידול האלה יהיה קטן יותר לעומת זה העומד לרשות הרב-שנתיים.

אבר אגירה רב-שנתי פעיל, לרוב, משך עונה ממושכת יותר תוך כדי עימות עם שינויים בלתי צפויים משך עונת הגידול כמו עצירת הגשמים. כמו כן קיימת אפשרות רבה יותר

להתחדשות לאחר פגיעה (ראה גוטרמן, 1984) לעומת אבר חד-שנתי. עקב ההשקעה האנרגטית הדרושה להתמרת החומרים המוטמעים כחומרי תשמורת ובאחזקת המלאי - סביר להניח שייצור הזרעים "יקר" יותר.

ריתמוסים פנולוגיים בגיאופיטים

לפי רצף הופעת העלווה והפריחה מבחינים בגיאופיטים בשתי קבוצות ברורות:

(1) גיאופיטים בהם מופיעים עלים ופרחים בו-זמנית.

(2) גיאופיטים בהם קיימת הפרדה בזמן בין מופע העלים ומופע הפרחים.

הגיאופיטים בעלי העלים הסיננטיים (=המופיעים עם הפרחים) פורחים לאחר הגשמים בסתיו, בחורף ובאביב בעוד הגיאופיטים ההיסטרנטיים (=בהם נפרדים העלים מהפרחים) פורחים באזור הים התיכון, בסוף הקיץ לפני הגשמים. בשני הטיפוסים מוצאים אברי אגירה הן חד-שנתיים והן רב-שנתיים, מתוך כלל 20 המינים בעלי העלים ההיסטרנטיים בצמחיה של ישראל מחציתם חד-שנתיים והמחצית האחרת רב-שנתיים (Dafni, Shmida & Avishai, 1981).

הפרדה בזמן בין מופע הפריחה ומופע האגירה מחליב שינוי במועדי האגירה והשימוש במלאי המזון, ברור שמלאי האגור מראש והמוכן לשימוש מידי, הוא תנאי מוקדם לפריחה בעונה שאינה מאפשרת תוספת מזון מייצור שוטף (Burt, 1970).

בעבודה זו נבדל לפי אורך חילי אבר האגירה בשתי אפשרויות:

I. אבר אגירה חד-שנתי;

II. אבר אגירה רב-שנתי.

בכל אפשרות שני טיפוסים:

(1) גיאופיטים בעלי עלים היסטרנטיים.

(2) גיאופיטים בעלי עלים סיננטיים

בכל טיפוס יובחנו מסלולים משניים בציר הזמן (ראה להלן).

תצפיות והכללות

אברי אגירה חד-שנתיים

I. גיאופיטים בעלי עלים סיננטיים - בקבוצה זו אברי האגירה מוחלפים במלואם מדי שנה. חומרי האגירה מספקים את הדרוש לתחילת הצמיחה של האברים המטמיעים. הקצבת

הרזרבות לאבר האגירה של השנה הבאה, לפריחה ולייצור הזרעים עשויים להיות על חשבון אבר האגירה או מליצור שוטף.

בכמה סחלביים ים-תיכוניים (דבורנית, סחלב, שפתן), פקעת השורש מוחלפת מדי שנה, גדלה בהדרגה ופורחת לראשונה רק אחרי חמש עד שמונה שנים, לאחר צבירת "מסה קריטית" מינימלית, כפי שידוע הדבר מצמחי תרבות בעלי בצל (ראה הדיון). רוב המינים בקבוצה זו פורחים חודשיים-שלושה לאחר תחילת עונת הגשמים. תופעה זו מתפרשת על ידינו כ"תקופת פיגור" המוקדשת לייצור ולהקצאה של חומרי התשמורת הנחוצים לשנה הבאה. מחסור בגשם בתקופה זו פוגע בעיקר הפריחה הנוכחית ובמידה פחותה בהקצאה לשנה הבאה. נראה הדבר, שבהשרדות גיאופיטים בסביבה בלתי ניתנת לחיזוי הסיכון הכרוך בפגיעה באבר האגירה הוא חמור מזה שלא לפרוח ולא לייצר זרעים באותה שנה. אנחנו מניחים שהקצבת המשאבים לשנה הבאה בעדיפות ראשונה עשויה להחשב כמנגנון של נטילת הסיכון הקטן ביותר. איור מס' 1 מתאר את המהלך המשוער של רמת חומרי התשמורת, הפריחה וייצור הזרעים בקבוצה זו, מהלך דומה של ארועים נמצא בצבעוני תרבותי (Rees, 1966).

לפי תצפיות פנולוגיות מסתמנות שתי תת-קבוצות בהתבסס על מהירות התפתחות העלים ומשך התקופה הפוטוסינתטית:

המסלול המהיר - התפתחות עלים מהירה עשויה להיות יתרונית כאשר תקופת ההטמעה קצרה (Burt, 1974). הגורם המגביל המצוי ביותר הוא מחסור במים. תופעה זו מתרחשת בעיקר בערבות, מדבריות, כיסי עפר בין סלעים, קרקעות קלים ודיונות חול. כמו כן עשויה צמיחה מהירה להיות יתרונית בתנאים של תחרות קשה (Harper, 1967), כאשר הצמח שיתבסס ראשון יהיה זה המנצח בתחרות. הסכון מתבטא בכך שכל נזק כתוצאה מרעיה, רסס מי-ים או קרה הוא בלתי ניתן לתיקון כתוצאה מרמת מלאי מוגבלת.

מאחר ועונת ההטמעה קצרה, יהיה זה יתרוני להבטיח תחילה את המלאי לשנה הבאה ורק אחר כך להזין את מחזור הרבייה הנוכחי. התפתחות מהירה ומקוצרת לפי דגם זה נצפתה בזהבית שרונית (בשני תת המינים שרונית ונגבית) ובזהבית דמשקאית הגדלות בסדקי סלעים גירניים, כורכר או בחולות, משך תקופת ההטמעה הוא 2-3 חודשים (Heyn & Dafni, 1971).

המסלול האיטל - התפתחות עלים אטית מתאימה לתקופת הטמעה ממושכת שבה הלחות, האור או הטמפרטורה אינה גורמים מגבילים. בית גידול טיפוסי מסוג זה מצוי בבתות (כאשר הקרקע מספיק עמוקה) או בשולי שדות. חשיפה ממושכת יותר של העלים פירושה יותר סיכוני רעיה או תחרות.

כאשר העלים פעילים משך תקופה ארוכה באופן בו-זמני עם הפריחה אפשרי שהקצאת המשאבים לשנה הבאה ועבור הפריחה הנוכחית ייעשו במקביל ללא סיכון המאגר לשנה

הבאה. מאחר והתקופה הנוחה ארוכה יחסית, תורם הייצור הנוכחי לפריחה וזו אפשרית גם אם לא הושלם המלאי לשנה הבאה תוך הבטחת סיכוי שיהיו מספיק חומרי מזון גם עבור הזרעים. אי לכך יש לצפות שהמסה הקריטית בגיאופיטים במסלול זה תהיה קטנה יותר מזו המצויה במסלול האיטי.

פריחה ממושכת עשויה להיות יתרונית במצב של מחסור במאבקים או כאשר היא מהווה פיצוי על מספר פרטים נמוך כפי שהדבר ביחסי הגומלין שבין מינים נדירים ומאבקים ייחודיים (Drury, 1974); זאת בתנאי שאין בבית הגידול סיכונים אחרים הנובעים מחשיפה ממושכת של הפרחים. דוגמא לכך היא זהבית השדות הגדלה בשולי שדות לחים בחבל הים-תיכוני, משך עונת ההטמעה במין זה היא 4-6 חודשים (Heyn & Dafni, 1971).

II. גיאופיטים בעלי עלים היסטרנטיים - כתוצאה מההפרדה הגמורה בין עונת הרבייה לבין עונת האגירה, יש לאגור את המלאי הדרוש עבור הפריחה בעונת ההטמעה שלפניה. אם רמת המלאי אינה מספקת לא תתרחש פריחה באותה שנה וכל המלאי יוקדש לביסוס אברי ההטמעה. המסה הקריטית עבור הפריחה בגיאופיטים חד-שנתיים בעלי עלים היסטרנטיים חייבת לכלול מלאי מספיק הדרוש הן לפריחה והן לייצור הזרעים ללא תלות בתנאי הסביבה. זאת בניגוד לחד-שנתיים בעלי עלים סינטטיים המסכנים את ייצור הזרעים אם תנאי הסביבה גרועים לאחר הפריחה.

מהלך המלאי בגיאופיטים מטיפוס זה מתואר באיור 2, $B \leftarrow A$ מליצג את תקופת ההכנה שלקראת הפריחה (אוגוסט-ספטמבר), $C \leftarrow B$ שלב ההוצאה על הפריחה ועל ייצור הזרעים, $D \leftarrow C$ פסק הזמן שבין סיום ייצור הזרעים לבין הופעת העלים, $E \leftarrow D$ ההוצאה על ביסוס העלים. זו רמת המלאי המזערית, $F \leftarrow E$ מופע ייצור המוטמעים והקצבת המלאי לשנה הבאה (נובמבר-אפריל).

המסלולים והאפשרויות שתוארו לגבי הקבוצה הקודמת צפויים גם בקבוצה זו. הפריחה תלויה באופן בלעדי ברמת מלאי האגירה שהושגה בסוף עונת הצמיחה הקודמת ואינה תלויה בתנאים האקולוגיים השוררים בזמן הפריחה. תנאים מקומיים עשויים להכתיב את מהלך הפריחה. לאחר הפריחה יש לצפות למסלול ייצור מהיר בערכות ומדבריות דוגמת סתונית הקליפות וכרכם דמשקאי ולמסלול אטי בתנאים ים-תיכוניים נוחים יותר דוגמת סתונית ירושלים או כרכם צהבהב.

אברי אגירה רב-שנתיים

I. גיאופיטים בעלי עלים סינטטיים - ברב שנתיים יש ל"מסה הקריטית" משמעות שונה מאחר והפריחה הראשונה חלה רק לאחר אגירת מלאי עוף; (Rees 1972, Frontanier, 1973), כך שהפריחה תושלם גם אם יש מחסור במוטמעים בשנה הנוכחית. ניתן לשער שבבתי גידול מתונים והניתנים לחיזוי תהיה "קרן הגרעון" (המלאי שמעל התצרוכת של שנה אחת) קטנה

יחסית מאחר וקיים סיכוי קטן לרצף של שנים גרועות (בהן יש אילוץ להשתמש בקרן הגרעון). בבתי גידול קיצוניים ובלתי ניתנים לחיזוי, בהם יש סיכויים גבוהים יותר לרצף שנים גרועות, יש לצפות שהפריחה הראשונה תתרחש רק לאחר אגירת קרן גרעון גדולה. תצפיות שדה מראות שמלאי האגירה גדול דיו כדי להבטיח פריחה כמעט מדי שנה למרות תנאי הסביבה השונים. יש, עם זאת, לזכור שרמת המלאי אינה התנאי הבלעדי לפריחה וזו תלויה גם במשטרי הטמפרטורה (Rees, 1966; Hartsema, 1961). מכין המינים בעלי המלאי הגדול הפורחים כמעט כל שנה יימנו: בן-חצב יקינטוני, רקפת מצויה, שושן צחור ורבים אחרים. מהלך רמת המלאי מתואר בציר 3. בשנה טובה ($F \leftarrow A$), נבחין במופעים הבאים: $A \leftarrow$, הוצאות על ביסוס העלים עד לנקודה בה הייצור עולה על ההוצאה; $C \leftarrow B$ אלו "קירות המחסן" בצירוף "קרן הגרעון"; $D \leftarrow C$ תחילת הפריחה והמשך הייצור הנטו; $E \leftarrow D$ תקופת איזון בין ייצור בין הוצאה; $F \leftarrow E$ הוצאה עבור הפריחה וייצור הזרעים הגדולים מהייצור; $F \leftarrow A$ הרווח מהעונה הנוכחית המוספים ל"קרן הגרעון". בשנה גרועה ($F' \leftarrow A$), תקופת ההוצאה על ביסוס העלים הארוכה מזו של שנה טובה ($B \leftarrow A$), קצב הייצור נמוך מזה של שנה טובה. F' נמצא ברמה נמוכה מנקודת ההתחלה (A) וזה הגרעון של השנה הנוכחית.

מהלך דומה של מלאי האגירה נמצא בנרקיס תרבותי (Grainger, 1941) ב-Polygonum bistortoides וב-Geum turbinatum (Mooney & Billings, 1960) וכן בשני מיני Erythronium ו-Dicentra (Risser & Cottam, 1968).

גם בקבוצה זו יש לצפות למסלולים משניים. מסלול מהיר עשוי להיות התאמה לבתי גידול קיצוניים בהם גיאופיט חד-שנתי אינו מסוגל להתקיים ובית הגידול מאפשר צמיחה בתקופה קצרה בלבד. לדוגמה ב-Polygonum bistortoides הגדל בטונדרה קיצונית, 50 אחוזים מכלל רמת המלאי מנוצלים בשבוע אחד (Mooney & Billings, 1960). מחזור חיים מואץ קיים גם ב-Erythronium וב-Dicentra הגדלים ביער נשיר שבו עונת ההטמעה קצרה ואפשרית רק בתחילת האביב לפני הופעת עלי העצים (Risser & Cottam, 1968), דוגמה נוספת הוא Carex bigelowii מאזור אלפיני שבו תקופת הצמיחה קצרה (Fonda & Bliss, 1966).

גיאופיטים בעלי מסלול איטי ימצאו בבתי גידול מתונים המאפשרים עונת צמיחה ארוכה כמו בתנאים ים-תיכוניים טיפוסיים בהן אפשרית עונת צמיחה בת חמשה-ששה חודשים. גיאופיטים רבים מטיפוס זה מפתחים עלים לאחר הגשם הראשון אך פורחים רק בסוף החורף או באביב כמו: שושן צחור, עירית גדולה, זמזומית מצויה, נץ-חלב צרפתי, יקינטון מזרחי ורבים אחרים.

II. גיאופיטים בעלי עלים היסטרנטילים - בקבוצה זו מתרחשות הפריחה והאגירה בעונות שונות. שפע הפריחה מושפע רק במידה מועטת מתנאי האקלים בזמן התרחשותה

ונקבע על-ידי המלאי האגור מראש - זאת בניגוד למסורת הערבית הרואה בפריחת שפע חצבים כסימן ברכה לשנה הבאה. הפריחה הרבה היא תוצאה השנה שהליתה ואינה קשורה לעונה הבאה. לאחר אגירת המסה הקריטית הראשונית, והפריחה תתרחש כמעט מדי שנה כאשר ההבדלים הצפויים משנה לשנה הם קטנים (יש להנח שהתופעה של שנת שפע חצבים מול שנה גרועה תלויה גם במשטרי הטמפרטורה ולא רק במלאי האגירה).

מהלך המלאי המשוער מתואר באיור 4. באופן עקרוני דומה מהלך הארועים לזה של גיאופיט חד-שנתי בעל עלים היסטרנטיים (איור 2) בהבדל משמעותי אחד - קיומה של "קרן הגרעון" בצירוף "קירות המחסן" (הדפנות שאינן ניתנות לניצול). בשנה טובה נצפה לעודף מעל התצרוכת של אותה שנה ($G < A$) שיצטרף ל"קרן הגרעון" בעוד בשנה גרועה יילקח הגרעון ($F < A$) מהקרן המיועדת לכך. מהלך הפריחה יהיה זהה בשתי השנים הודות להפרדת מופע האגירה ממופע הפריחה.

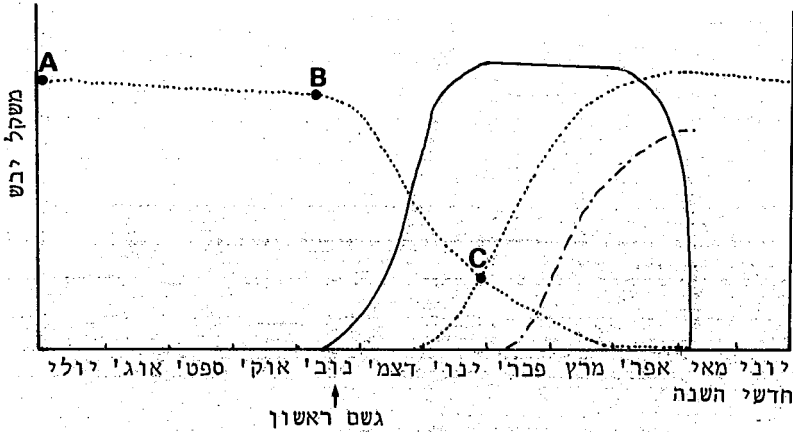
מסלולי המשנה יהיו דומים לאלו של הקבוצות האחרות. בן-חצב מדברי הגדל בערבות מקיים את עליו משך חודשים בעוד בן-חצב סתוני הגדל בתנאים ים-תיכוניים פעיל לפחות שלושה-ארבעה חודשים. חצב מקיים עלים משך שמונה חודשים וחבצלת החוף עד תשעה. עונת הצמיחה נראית מקבילה לזמינות המים, הצמיחה הוגטטיבית שונה בעוצמתה מדי שנה אך הפריחה חלק כמעט בכל שנה.



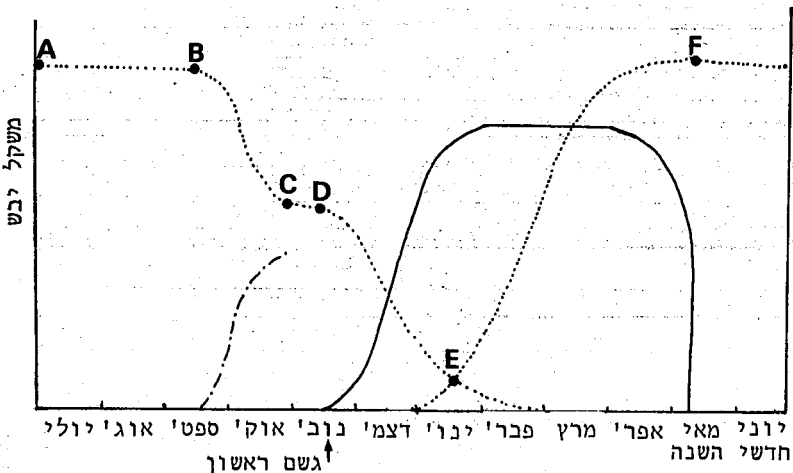
סתונית היורה - גיאופיט בעל פקעת חד-שנתית
(מתוך: כל עולם הצמחים / זהרי)

איורים 1 - 4 : (הסברי האותיות ומהלך הגרפים - בטקסט)
 מהלך המופעים השונים במחזור חילי הגיאופיזיס, צמיחה, רבייה והתפתחות אברי האגירה
 משך שנה מיוולי עד יוני. החץ מסמן את תחילת עונת הגשמים.

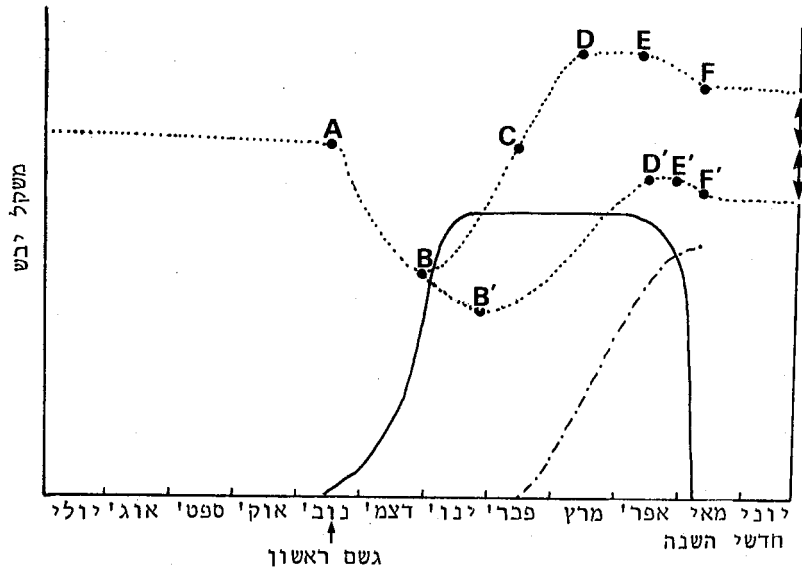
----- הפרחים וזרעים
 ----- התפתחות העלים
 אברי האגירה



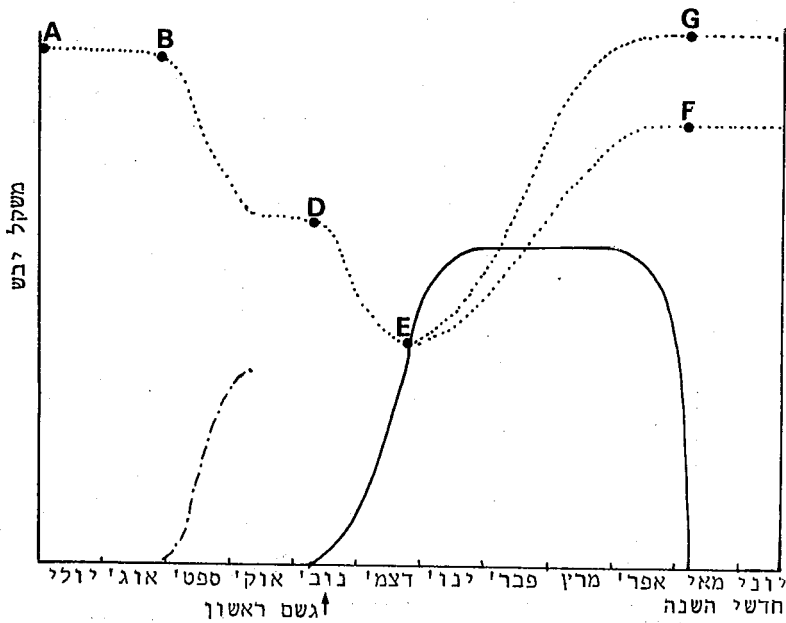
איור 1: מחזור החיים של גיאופיט חד-שנתי בעל עלים בוזמניים עם הפרחים, מבוסס על תצפיות בשפתן מצוי.



איור 2: מודל לגיאופיט חד-שנתי בעל עלים היסטרנטיים.



איור 3: מודל לגיאופיט רב-שנתי בעל עלים סיננטיים.



איור 4: מודל לגיאופיט בעל עלים היסטרנטיים.

דיון ומסקנות:

מגדלי בצלים ופקעות תרבותיים יודעים היטב שמתחת לגודל מסוים של אבר האגירה אין לצפות לפריחה. נראה שיש גודל מלאי מינימלי העשוי להבטיח פריחה והאופיני לכל מין וזן (Rees, 1966, 1972). תקופת "הנעורים" של בצלים ופקעות היא בין שנה אחת לשבע ולתקופה זו יש קשר למשקל מינימלי של אבר האגירה (Frontanier, 1973). יש להתחשב שנתונים אלו הושגו בגידולי תרבות בתנאים חקלאיים הניתנים לחיזוי וסביר לכן, להניח שגודל מלאי האגירה הוא הגורם המוסת העיקרי הקובע את הפריחה הראשונה. לאחר מכן יש לצפות, לפריחה מדי שנה מאחר והחקלאי דואג להקטין את הגורמים המגבילים.

כסביבה טבעית שאינה ניתנת לחיזוי הצמחים חייבים להיות גמישים יותר וכך להמנע מפריחה בשנה גרועה שפירושו התחמקות מהרעבה בסוף העונה ועליהם להבטיח תחילה את הפאזה הוגטיבית לשנה הבאה.

לגיאופיטים הגדלים באקלים עונתי שבו תקופת הצמיחה מוגבלת יש מחזורי אגירה מורכבים יותר בהם מופחת הסיכון. החוקר Frontanier (1973) מדגיש, לגבי גיאופיטים תרבותיים, שכאשר התקופה בין התפתחות הניצנים לבין הפריחה ארוכה יש להבחין בין זרחה מינימלית הדרושה להתפתחות הניצנים ומלאי שני להבטחת התפתחות הפרחים. לפי הנתונים של פרונטניה גודל הבצל יותר חשוב בגיאופיטים בהם התפתחות ניצני הפריחה חלה משך תקופת האגירה (כמו צבעוני וכרכם) לבין אלו בהם מתפתחים הניצנים לאחר השתילה (שושן, שום).

מאחר ומחזור חיים חד-שנתי הוא יותר אופורטוניסטי מאשר מחזור רב-שנתי עקב המחסור ב"קרן גרעון" אצל הראשון, יש לצפות שלימצאו באופן יחסי פחות גיאופיטים חד-שנתיים במדבר ובערבה לעומת גיאופיטים רב-שנתיים. מאחר ובמחזור חיים של גיאופיט חד-שנתי היסטרנטי יש פחות סיכונים לעומת זה בעל עלים סיננטיים הודות להפרדת המופעים - יש לצפות ליותר נציגים מהטיפוס הראשון בתנאים צחיחים. כן יש לצפות לאברי אגירה גדולים יותר יחסית בתנאים צחיחים לעומת גיאופיטים הגדלים בתנאים מזיזים (משופרים) וכי אברי האגירה של גיאופיטים בעלי עלים היסטרנטיים יהיו גדולים מאלו של מקביליהם בעלי העלים הסיננטיים, זאת עקב הצורך לקיים קרן גרעון גדולה יותר. התחזית הראשונה מתאשרת על-ידי שמשי (1972) בסוגים כרכם, סתונית וצבעוני, דוגמאות נוספות אפשר למצוא בסוגים בן-חצב וחבצלת (ל**בן-חצב** מדברי בצל גדול בהרבה מזה של בן-חצב סתוני, הבצל של חבצלת הנגב גדול יחסית לעומת זה של חבצלת קטנת פרחים). עם זאת, עד כה אין נתונים שיעידו כי בתנאים צחיחים אברי אגירה של גיאופיטים היסטרנטיים גדולים יותר מאברי האגירה של גיאופיטים סיננטיים.

יש לצפות שהמקטע המוקדש לפריחה, מכלל רמת המלאי הרב-שנתי, יהיה קטן יותר בתנאי אקלים בלתי ניתנים לחיזוי. בכל המקרים, מחזור חיים הכולל שימוש נרחב במלאי נאגר יצטין ביעילות בתמרה גבוהה של הרזרבה ובהוצאות נמוכות לקיום המלאי. לגיאופיטים

רב-שנתיים בעלי עלים היסטורנטיים יש מלאי גדול יותר ויש לכן לצפות ליעילות גדולה יותר בשימוש במוטמעים לעומת גיאופיטים בעלי עלים סיננטיים וכן להוצאות קיום נמוכות יותר אצל הראשונים. אם הוצאות האגירה גבוהות, יש לצפות שלפחות כמה מהעלים יוצרו על חשבון הייצור הנוכחי ולא רק מהמלאי. מצב שכזה אפשרי לגלות כאשר משווים את הקצאת המלאי עבור העלים במקביל לירידת המלאי באבר האגירה (Grainger, 1941; Rees, 1972:47).

סכום הדברים הוא כדלהלן:

- (1) הובחנו שני דגמים עיקריים של אברי אגירה בגיאופיטים, רב-שנתיים בהם קיימת אגירה מצטברת וחד-שנתיים בהם מוחלף כל המלאי מדי שנה. בכל קבוצה קיימים שני מסלולים מהיר ואיטי, בראשון תקופת הצמיחה קצרה וארוכה בשני.
- (2) בגיאופיטים חד-שנתיים בעלי עלים סיננטיים תתרחש הפריחה רק לאחר צבירת מלאי מזערי מסוים משך תקופת הצמיחה. כמות זו מכונה בשם ה"מסה הקריטית". המופע התלוי ביותר בתנאי הסביבה הוא ייצור הזרעים מאחר ומופע זה דורש תוספת מלאי מהייצור הנוכחי. בשנה גרועה ייפגעו הפריחה ובמיוחד ייצור הזרעים או שלא יתרחשו בכלל עקב אי היכולת לצבור את ה"מסה הקריטית". ברב-שנתיים רמת המלאי גדולה מהתצרוכת של שנה אחת וכונתה בשם "קרן הגרעון". מלאי זה מאפשר את השלמת הפריחה ואת ייצור הזרעים גם אם הייצור בשנה הנוכחית אינו מספיק להשלמת שני מופעים אלו. לפיכך יש לצפות להבדלים קטנים בשפע הפריחה משנה לשנה.
- (3) בגיאופיטים חד-שנתיים בעלי עלים היסטורנטיים המלאי הנאגר בשנה אחת חייב להיות מספיק לפריחה, ייצור זרעים ולהבטחת התבססות העלים הראשונים בשנה הבאה. חד-שנתיים תלויים בתנודות משנה לשנה ואם לא תאגר ה"מסה הקריטית" לא תהיה פריחה, אם תהיה פריחה יש לצפות להשלמתה מאחר והמסה הקריטית כוללת את רוב המלאי הדרוש לייצור הזרעים.

רשימת הספרות

גורטמן, י, 1983. השפעת פעילות הדרבנים על אוכלוסיית הגיאופיטים וההמיקריפטופיטים הנאכלים על ידם בהר הנגב.
יחסי צמחים-בע"ח, רתם 10, 92-104.

- Burns, W., 1946. Corm and bulb formation with special reference to the Graminae. *Trans & Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 34: 316-347.
- Burt, B.L., 1970. The evolution and taxonomic significance of a subterranean ovary in certain Monocotyledons. *Isr. J. Bot.* 19: 77-90.
- _____, 1974. Patterns of structural change in the flowering plants. *Trans & Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 42: 133-142.
- Dafni, A.A. Shmida, & M. Avishai, 1981. Leafless autumnal-flowering geophytes in the Mediterranean region-phytogeographical, ecological, and evolutionary aspects. *Pl. Syst. Evol.* 137: 181-193.
- Drury, W.H., 1974. Rare species. *Biol. Conserv.* 6: 162-169.
- Fonda, R., & L. C. Bliss., 1966. Annual carbohydrate cycle of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire, Bull. *Torrey Bot. Club.* 93: 268-279.
- Frontanier, R.J., 1973. Reviewing the length of the generation period and its shortening, particularly in tulips. *Sci. Hort.* 1: 107-116.
- Grainger, J., 1941. Food manufacture and flowering in the daffodil. *Herbertia* 8: 134-145.
- Hartsema, A. M., 1961. Influence of temperatures on flower formation of bulbous and tuberous plants. In: *Encyclopedia of Plant Physiology* (W. Ruhland. ed.) Springer Verlag. Berlin. 16: 123-167.
- Heyn, C. C. & A. Dafni., 1971. Studies in the genus Gagea (Liliaceae) species in Israel and neighbouring areas. I. The Platyspermous species *Isr. J. Bot.* 20: 214-233.
- _____ & _____ 1977 Studies in the genus Gagea (Liliaceae) species in Israel and neighbouring areas 2. The non-Platyspermous species. *Isr. J. Bot.* 26: 11-22.
- Holdsworth, I.C. & A.R. Rees., 1975. Aspects of translocation of carbon in the tulip. *New Phytol.* 74: 421-418.
- Holdsworth, M., 1961. The flowering of rain flowers. *J.W. African Sci. Assoc.* 7: 28-36.

- Holtum, R.I., 1955. Growth-habits of Monocotyledons, variations on a theme. *Phytomorphology* 5: 399-413.
- Mooney, H.A. & W.D. Billings., 1960. The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth. *Amer. J. Bot.* 47: 594-598.
- ___ & ___ 1961 Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations: of *Oxyria digyna*. *Ecol. Monogr.* 31: 1-20.
- Ogden, J., 1974. The reproductive strategy of higher plants. 2. The reproductive strategy of *Tussilago farfara*, L. *J. Ecol.* 62: 291-324.
- Pate, J.S. & R.W. Dixon, (1982) Plant with underground storage organs - A Western Australian review. pp. 181-215 in *Biology of Australian Plants* eds. J.S. Pate & A.J. McComb. University of Western Australia, Perth.
- Raunkiaer, C., 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon Press. Oxford 631. p.
- Rees, A.R., 1966. The physiology of ornamental bulbous plants. *Bot. Rev.* (Lancaster). 32: 1-23.
- ___ 1972. *The Growth of Bulbs*. Academic Press. London & New York. 291p.
- ___ 1969. Effect of the bulb size on the growth of tulip. *Ann. Bot.* (London) N.S. 33: 133-142.
- Risser, P.G. & G. Cottam, 1968 Carbohydrate cycle in the bulbs of some spring ephemerals. *Bull. Torrey Bot. Club.* 95: 359-309.
- Russel, R.S., 1940. Physiological and ecological studies on an arctic vegetation. 3. Observations on carbon assimilation. Carbohydrate storage and stomatal movement in the relation to growth of plants on Jan Mayen Island. *J. Ecol.* 28: 289-309.
- ___ . 1948. The effect of arctic and high mountain climates on the carbohydrate content of *Oxyria digyna*. *J. Ecol.* 36: 91-95.
- Shimshi, D., 1972. Four geophytes from the Negev mountain. *Teva Va-Aretz.* 15: 268-273 (in Hebrew).
- Svoskin, I. P. 1960. Specific biological characteristics of bulbous geophytes as related to their past and present ecology. *Bot. Zhur.* 45: 1073-1078. *Biol. Abst.* 38: 261.