האבקה בלילות ירח או חלף עם הרוח? – האבקה בסוג שרביטן

אמוץ דפני, החוג לביולוגיה אבולוציונית וסביבתית, והמכון לאבולוציה, אוניברסיטת חיפה, חיפה adafni@research.haifa.ac.il

———————

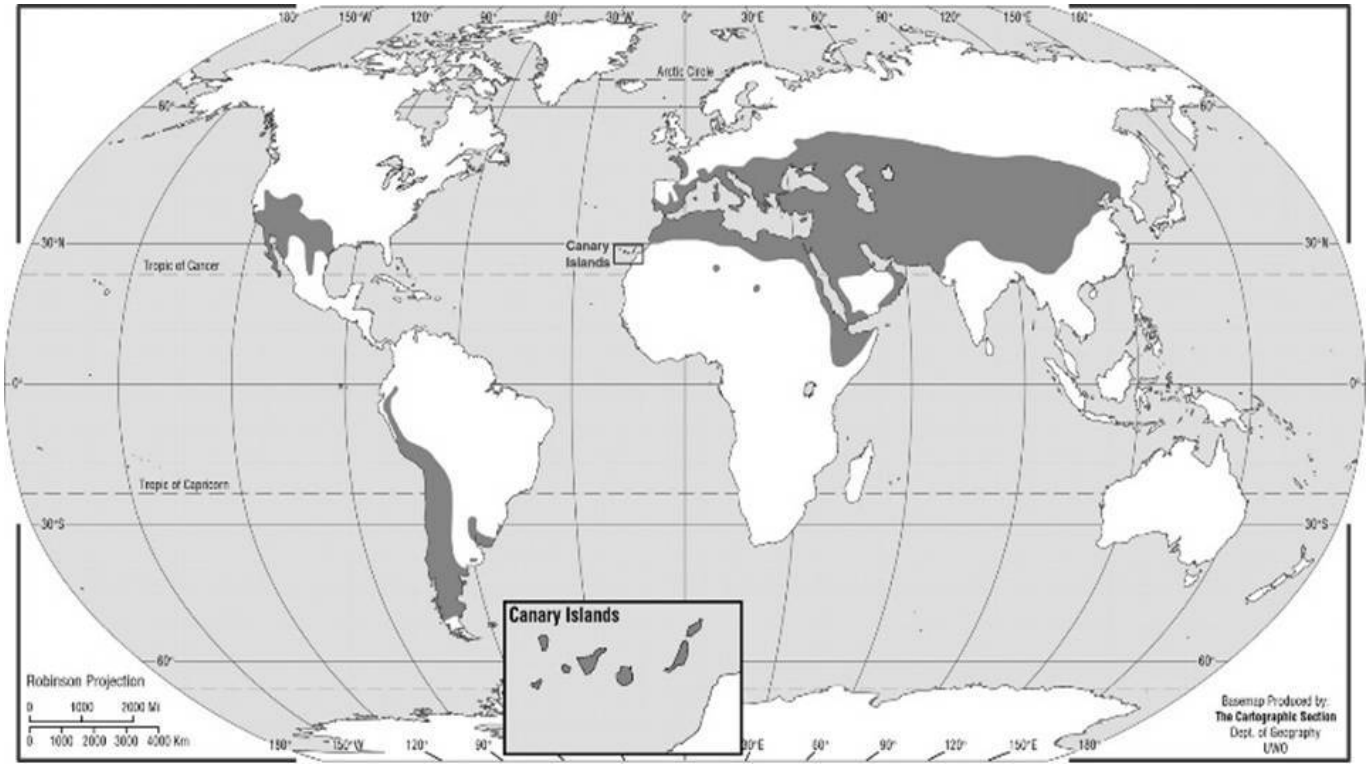
תקציר: הסוג **שרביטן** מונה 55 עד 65 מינים, ההאבקה נחקרה עד כה בעשרה מהם. נמצא כי רק בשני מינים, **שרביטן מצוי** ו**שרביטן ריסני** קיימת האבקת חרקים בצירוף עם האבקת רוח. עד כה לא נמצא אף מין המואבק רק על ידי חרקים. בכל שאר המינים שנחקרו, עד כה, נמצאה האבקת רוח בלבד. ברשימה זו נסקור את דרכי ההאבקה והאבולוציה שלהן בסוג **שרביטן**.

==========

מבוא

מנגנוני ההאבקה בסוג **שרביטן** עדיין אינם ברורים דיים ומידת הבנתנו בנושא רעועה למדי (Endress1996; Gorelick 2001). כבר בסוף המאה התשע עשרה הציע ז'אקאר (Jaccard 1894) שהסוג מואבק על ידי הרוח. ביקורי חרקים ב*שרביטן מצוי* נצפו כבר על ידי (Porsch 1910). מאז התמקד רוב המחקר בנושא בכמה מוקדים. Niklas ועמיתיו חקרו בעיקר את האוירודינמיקה של האבקת רוח במינים בצפון אמריקה (Niklas, 2015 ועבודות המצוטטות על ידו). Meeuse ועמיתיו עסקו בהאבקת רוח מול אבקת חרקים בישראל, ב**שרביטן מצוי** וב**שרביטן ריסני**. מאז 2010 התעורר הנושא בגל פרסומים חדש של החוקרים Rydin ו-Bolinder (ראו להלן) שנעזרו בשיטות של ביולוגיה מולקולרית ומחקר פלינולוגי – פלאונטולוגי לחקר האבולוציה ושחזור דרכי ההאבקה בסוג ***שרביטן***, זאת בשילוב עם חקר ההאבקה בשדה.

הסוג **שרביטן** (*Ephedra*) נמנה על משפחת השרביטניים (Ephedraceae) הכוללת סוג זה בלבד. מיני הסוג נפוצים בעיקר בבתי יובשניים הן באמריקה והן באסיה (איור 1). הסוג מונה כ-55 עד 65 מינים (Kubitzki , 1990). בארץ נמצאים חמישה מינים: **ש.גס, ש.הערבה, ש.מכונף, ש.מצוי** ו**ש.ריסני**.



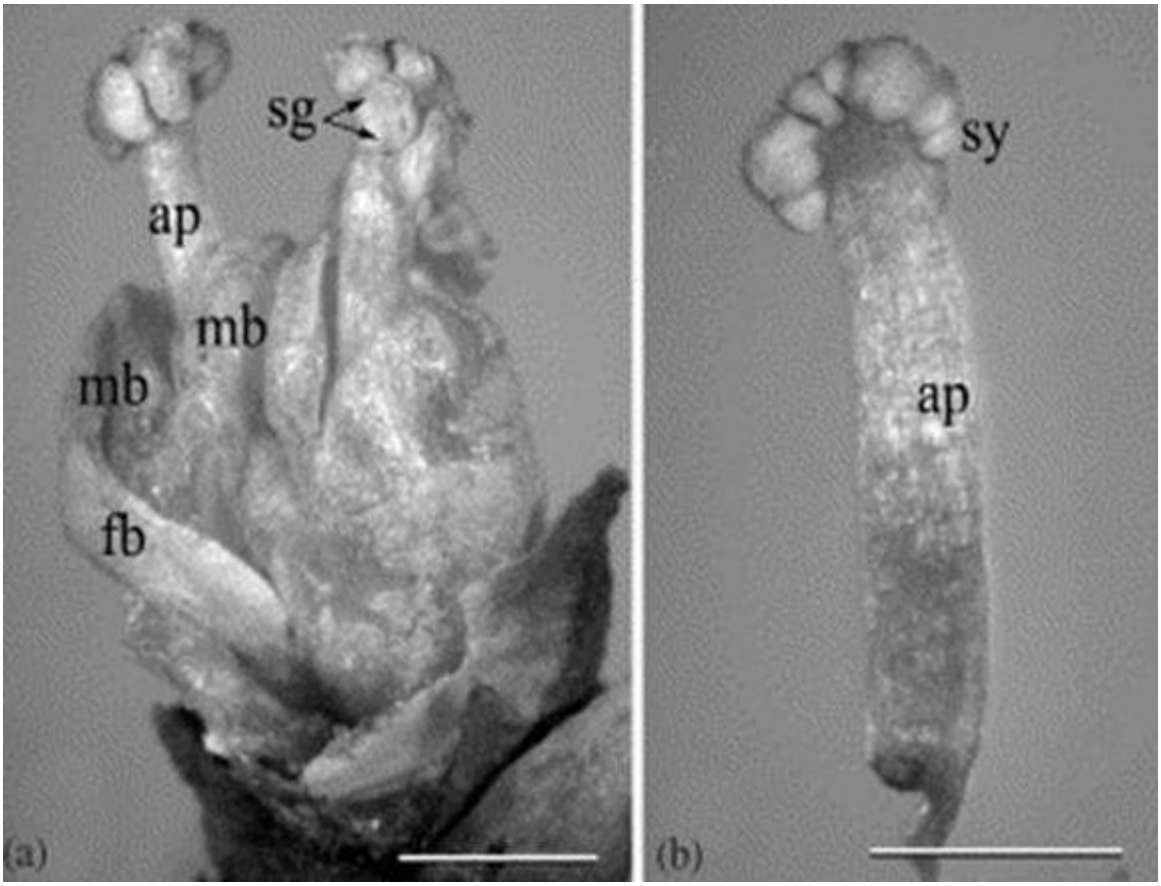
איור 1: תפוצת הסוג שרביטן בעולם. (Caveney et al., 2001)

מבנה אברי הרבייה בסוג שרביטן

הסוג **שרביטן** נמנה על הקבוצה של חשופי הזרע – בהם אברי הרבייה אינם מוגנים בתוך שחלה ופרח (כמו במכוסי הזרע) אלא נישאים על חפים המרכיבים אצטרובלים חד מיניים ורוב המינים הם דו-ביתיים.

ברוב מיני ה**שרביטן** האצטרובל הזכרי מורכב מאברים זכריים בלבד. כלומר חפה ובחיקו "נושא אבקנים" (איור 2)

ב**שרביטן מצוי** קיים מקרה חריג בו מופיעות ביציות עקרות מעל המרכיבים הזכריים (איור מס.4)



איור 2 : מבנה האצטרובל הזכרי בשרביטן דיסטכיה (*E. distachia*). מתוך (Mundry and Stützel) , 2004)
a)). אצטרובל זכרי הכולל שני "נושאי אבקנים" (.(antherophores
b)). נושא אבקה בעל שמונה "שקי האבקה" (synangia) שכל אחד מהם מורכב משני מנבגים (sporangia). מרכיבים נוספים: חפה פורה (fb) וחפה אמצעי (mb).כל אצטרובל זכרי מורכב משני חפים פוריים, ביניהם נמצא נושא האבקה אחד, כל היחידה נמצאת בחיק חפה פורה. אורך קנה המידה -1 מ"מ.



איור 3 (מימין) – אצטרובלים זכריים של שרביטן דיסטכיה
(https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ephedra_distachya_male_flowers)_1.jpg
איור 4 (משמאל) – אצטרובל זכרי בשרביטן מצוי עם ביצית עקרה שבראשה טיפת האבקה . (Rydin and Bolinder, 2015).
להגדלה – לחצו על התמונות

ב**שרביטן מצוי** קיים מצב ייחודי בסוג: בראש האצטרובל הזכרי שתי ביציות עקרות. ביציות אלו מייצרות "טיפת ההאבקה" ובכך מספקות גמול סוכרי למבקרים הפוטנציאליים, בנוסף

להאבקה הגלויה לכל דורש.
האצטרובל הנקבי בסוג מורכב משתי ביציות חשופות הנישאות בתוך חפים. בראש כל ביצית יש פתח של התעלה המיקרופילרית שדרכו ינבטו גרגרי האבקה. כאשר הביצית, מוכנה מופיע בראשה "טיפת האבקה" המשמשת כמלכודת לגרגרי האבקה (איור 5).



איור 5. אצטרובל נקבי של שרביטן הערבה (4.2.16, הר נשף) צילום: גלית משה ©
להגדלה – לחצו על התמונה

ההאבקה בסוג שרביטן

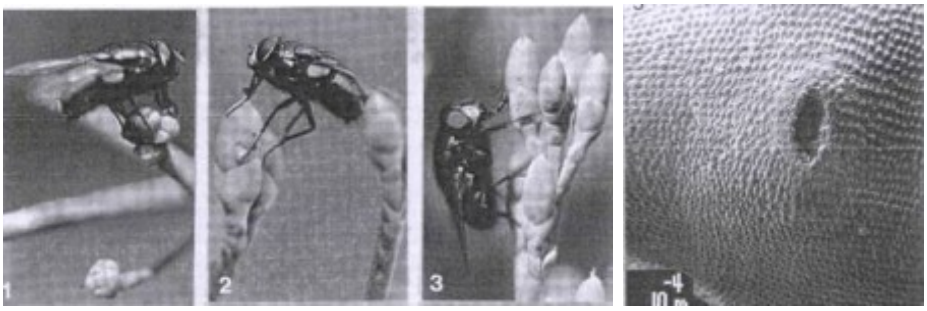
האבקה על ידי חרקים

כדי שתתבצע ההאבקה על ידי חרקים (בהנחה שאין רמייה) חייב הפרח להציע למבקר גמול המלווה בפרסומת. במקרה של שרביטן הגמול הוא "טיפת ההאבקה" המופיעה בראש הביצית והמכילה סוכרים וחומצות אמינו (Nepi et al. 2009). מראה האצטרובלים אינו מצודד ולמעשה אין פרסומת ויזואלית ועד כה לא נחקרה נוכחות ריחות כגורם משיכה אפשרי אל אברי הרבייה. על החרקים המבקרים למצוא את הגמול על סמך "חיפוש וטעייה". כבר בתחילת המאה ה-20 הראה פורש (Porsch 1910) ב**שרביטן ריסני** (*E. alte* = *E. aphyla*) שחרקים משתמשים ב"טיפת ההאבקה" אך לא הוברר מה חלקם בהאבקה.

<u>האבקת יום:</u>

ב**שרביטן ריסני** (Bino and Dafni, 1983) נמצא גמול סוכר הן בצמחי הזכר והן בצמחי הנקבה. בצמחי הזכר מופרשות טיפות סוכריות מצופנים המצויים בצד החיצוני של החפה הבשרני. עיקר ההפרשה נעשה לפני פתיחת האבקנים.
בצמחי הנקבה, כמו בכל מיני הסוג **שרביטן** (וגם במשפחות קרובות) "טיפת ההאבקה"

נוצרת בקצה העליון של המעטה הפנימי המגן על הביצית. בנוסף לכך, ביחידות הרבייה של הנקבה נוצרת טיפת צוף לפעמים גם בחפה החיצוני של הביצית. בבדיקה מיקרוסקופית נמצאו נקבים בחפים החיצוניים דרכם נפרש הצוף (איור 5). משך הפרשת הצוף יומיים עד ארבעה ימים. אם מכסים את האצטרובלים הפרשת הצוף עשויה להימשך אפילו שבועיים.



איור 6 (מימין) – צופן על החפה של האצטרובל הנקבי בשרביטן ריסני. (Bino and Dafni, 1983)
איור 7 (משמאל) – זבוב (*Lucilia caesar*) מלקק צוף בפרחי שרביטן ריסני (Bino and Dafni ,1983)
הזבוב מלקק צוף משלושה מקורות:1. על האצטרובל הזכרי 2. מ"טיפת ההאבקה" שבראש הביצית . 3. מ"טיפת הצוף החפי" אצל הנקבה.
לצפייה מיטבית – לחצו על התמונות

הפרשת ה"צוף החפי" מקדימה את הפרשת "טיפת ההאבקה" אבל, לעתים, אפשר למצוא את שתי הטיפות באופן בו-זמני. לעתים הפרשת הצוף נמשכת גם אחרי היעלמות "טיפת ההאבקה".ריכוז הסוכר (שווה ערך לסוכרוז) הן בטיפת ההאבקה אצל הנקבה והן בצופנים של הזכר ושל הנקבה היה בתחום של 60% עד80% בהתאם ללחות היחסית. הפרשת הסוכר אינה תלויה לא בטמפרטורה ולא בשלבי ההבשלה של יחידות הרביה, הן בזכר והן בנקבה. בכל הטיפות הסוכריות נמצאו חומצות אמינו. המחקר, שנערך בסטלה מאריס שבחיפה, הראה שהמבקרים העיקריים היו זבובי רחף מהסוג **רחפן** *Metasyrphus corollae, M.latifaciatus* וזבובים אחרים מהסוג **בוהקן** *Lucilia caesar* ו**שחמטן** *Sarcophaga*. המבקרים לא התעניינו באבקה החשופה לכל דורש אלא רק בצוף. ממצא זה די מפתיע מאחר ורחפן נפוץ *Metasyrphus corollae* ידוע כניזון הן מצוף והן מאבקה (Gilbert,1985).

כאשר נבדקה תכולת הקיבה של **רחפן נפוץ** נמצאו בנוסף לשאריות עלים גם כמה גרגרי אבקה של **שרביטן**. החרקים המבקרים באצטרובל הנקבי נצפו מלקקים הן מטיפת ההאבקה שבראש הביצית והן מטיפת הצוף שבחפה החיצוני (איור 7). לפי התנהגות החרקים לא נראה שהם הבדילו בין צמחי הזכר והנקבה. מבקרים על צמחי הנקבה נשאו על בטנם גרגרי אבקה של *שרביטן* בחלק התחתון של הבטן (איור 8).



איור 8 (מימין) – אבקה של שרביטן ריסני הנישאת על גוף הזבוב *Lucilia caesar*. מתוך: ((Meeuse et. al., 1990
A – האבקה נדבקת בעיקר לקוטיקולה של החרק; B – גרגרי אבקה הצמודים לשערות הזבוב, עדות ליכולת ההידבקות שלהן.
איור 9 (משמאל) – "טיפות האבקה" בשרביטן מצוי "זורחות בלילה"

http://phenomena.nationalgeographic.com/2015/03/31/shrub-attract-pollinators-by-glittering-under-the-full-moon/

האבקה לאור הירח ב**שרביטן מצוי?**

שני חוקרים (Rydin and Bolinder, 2015) בדקו את האבקת **שרביטן מצוי** בבלקן ומצא שמין זה מסנכרן את פיזור האבקה והבשלת הביציות (הניכרת בהופעת "טיפת ההאבקה") עם לילות ירח מלאים. לפי דברי החוקרים "טיפות ההאבקה הרבות מנצנצות כמו יהלומים בלילות ירח מלא" וזה אפילו "מחזה מרהיב עבור העין האנושית" (איור 9). המבקרים היו עשים וזבובים הפעילים בלילה ולפי דעת החוקרים חרקים אלו מסוגלים לנווט לאור הירח. החזרת האור מהטיפות וזה אמצעי הפרסומת היחידי של האצטרובלים שהם חסרי ריח לאף האנושי. תאריכי חשיפת האבקה היו שונים מאד בארבעת שנות המחקר (2011-2014), אבל נמצא מתאם גבוה ומובהק עם לילות ירח. במחקר נוסף (Rydin and Bolinder 2015) נמסר שעש מסוים (*Cnephasiaa sp.*) נצפה בתדירות על האצטרובלים הזכריים שותה מהצוף אך רק אחד מהם נצפה על צמח הנקבה והחוקרים מניחים שזה המאביק העיקרי (איור 10). מין זה וכן מין זבוב ונמלה נוספים נלכדו על שיחי הנקבה והיו טעונים באבקה של **שרביטן**. מאחר והתצפיות נערכו בלילה אין בידיהם נתונים על העברת אבקה ולכן הם עדיין בגדר "מאביקים משוערים".



איור 10. העש (*Cnephasiaa sp.*) מבקר זכר של שרביטן מצוי. (Rydin and Bolinder, 2015).

ממצאים אלו נתקלו, מיד לאחר פרסומם, בביקורת חמורה של Margot (2015), המערער על המתאם בין אירועי ההאבקה לבין לילות ירח. לדעתו הנתונים אינם מספקים ואפילו מטעים וכן הוא מפקפק ביכולתם של הצמחים ל"זהות" לילות ירח. בכך הוא מטיל ספק בכך שהפריחה בלילות ירח היא התאמה אבולוציונית המקלה על הניווט הלילי של המאביקים. במילותיו "הראינו שאין מספיק נתונים להכרזה זו (של פריחה בלילות ירח) ואנחנו מנבאים שמאביקי ה**שרביטן** ה**מצוי** אינם, באופן כללי, מופיעים ביחד עם לילות ירח". יצוין שבספרות אין עדויות לכך שהחרקים ה"חשודים" כמאביקי ה**שרביטן** ה**מצוי** בלילה, אכן מסוגלים לנצל את אור הירח לצורכי ניווט ולזיהוי האצטרובלים בעזרת חוש הראיה.

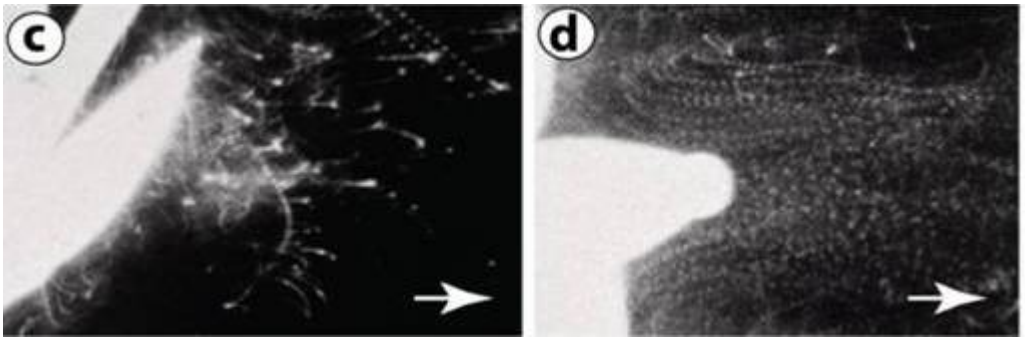
חלף עם הרוח

מחקרים רבים במיוחד של Niklas ועמיתיו (ראו סיכום אצל Niklas 2015) מצביעים על כך שרוב מיני ה**שרביטן** הם מואבקי רוח, כפי שנטען בעבר (Jaccard 1894). במיוחד במינים *Ephedra nevadensis* ו-*Ephedra trifurca* נערכו מחקרים ענפים שכללו בדיקת התכונות האווירודינמיות הן של גרגרי האבקה (אופן תנועתם בזרמי אוויר) והן את המבנה של הצלקות וזרמי האוויר הנוצרים סביבן. כן נבדקו סיכויי גרגרי האבקה להגיע ולהיתפס על ידי "טיפת ההאבקה". החוקרים השתמשו ביצירת זרמי אויר מבוקרים במנהרות רוח, שיטות צילום מתקדמות ומודלים חדישים של תנועות חלקיקים בזרמי רוח ובשטח הגבולי של פני הצלקת.

לסיכום, במחקרים אלו נמצאו התכונות הבאות, במיני **שרביטן**, המתאימות להאבקת רוח: 1. הצמחים חסרי עלים העשויים "לשבור" את רצף זרמי הרוח. 2. המבנה התלת-ממדי של הצלקות מתאים ליצירת זרמי אויר סביבן (ולכן לקליטת גרגרי אבקה הנישאים ברוח). 3. עמדתן של הצלקות מבטיחה " פגישה מרבית" עם זרמי האוויר הנוצרים סביבה. 4. העמדה

המרחבית של צבר האצטרובלים הנקביים "משפר" את זרימת האוויר סביב כל ביצית ולכן מגדיל את סיכויי קליטת גרגרי האבקה על יד "טיפת ההאבקה". 5. תנודת הענפים הגמישים ברוח מגדילים את הסיכויים ללכידת גרגרי ההאבקה ב"טיפת ההאבקה". למרות כל זאת מסכם Niklas (2015): **"אף אחת מהתכונות האלה אינה מוציאה מהכלל דרכי ההאבקה חלופיות, לדוגמא הבאת אבקה על ידי חרקים הבאים אל טיפות ההאבקה"**.

במחקר בו השתמשו בצילום סטרובוסקופי (צילום בפרקי זמן קצרים וקצובים) הצליחו החוקרים (Niklas, 2015) להראות את מסלולי הזרימה של גרגרי האבקה סביב הצלקת של **שרביטן** (איור 11).



איור 11: זרימת גרגרי בהאבקה סביב הצלקת בשרביטן *Ephedra trifurca*. מתוך: Niklas, 2015.
הצילום מראה את ההיטל של תנועת גרגרי האבקה הנוצרים סביב הביציות של *השרביטן*. החיצים מסמנים את כיוון זרימת האוויר. גרגרי אבקה הנמצאים בסמוך לביצית "מתועלים" אל ראש הביצית וכך מוגדלים הסיכויים שיילכדו על ידי "טיפת ההאבקה" שבראשה.
לצפייה מיטבית – לחצו על התמונה

וגם מזה אל תנח ידך- האבקה משולבת רוח וחרקים

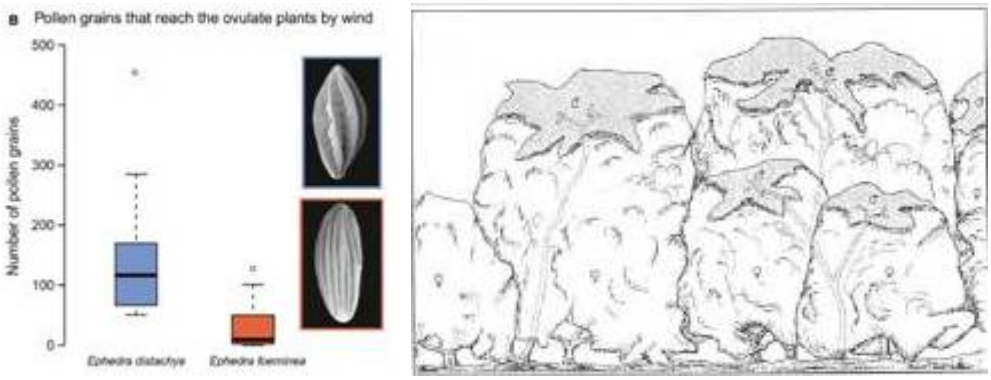
במחקר שנעשה אודות ההאבקה ב**שרביטן ריסני** בארץ (Meeuse et al., 1990) נמצא שילוב של האבקת חרקים בצד האבקת רוח (אמבופיליה). המבקרים העיקריים, הנחשבים כמאביקים, היו זבובים בעיקר *Sarcophagidae sp*.,*Sarcophaga* sp. *Lucilia caesar*. זבובים אלו היו מבקרים סדירים הן בצמחי הזכר והן בצמחי הנקבה. לפי *Calliphora*-ו אופן התנהגותם נראה שהם אינם מבחינים בין שני הזוויגים. זבובים אלו, שנתפשו על האצטרובלים הנקביים, נשאו בין 57 ל-200 גרגרי אבקה של **שרביטן** לפרט. רוב גרגרי האבקה נמצאו על בטן החרקים ויש סיכוי סביר שיילכדו בטיפת ההאבקה אם אותו פרט יבוא ללגום ממנה בצמח הנקבה.

בדיקה של תפוצת גרגרי האבקה ברוח, בעזרת מלכודות דביקות, העלתה את הממצאים הבאים:

1. גרגרי האבקה דביקים ורובם נופלים בגושים הכוללים 2 עד 250 גרגרים.
2. כ9% מהגרגירים הין בגושים שכללו מעל 7 גרגרים.

3. גושי אבקה רבים נופלים באופן אנכי עם השתחררם מהאבקנים.
4. רוב האבקה התפזרה בטווח של 15מ' מהצמח הזכרי.

נמצא, שצמחי **שרביטן ריסני** מגיעים לגובה של כ-10 מטרים כאשר, במקרים רבים, צמחי הנקבה נמוכים משיחי הזכר ונמצאים מתחתם (איור 12). סביר להניח שלפחות חלק מההאבקה מבוצע על ידי גרגרי אבקה שנשרו אנכית בכוח המשיכה של כדור הארץ ואופן האבקה זה כונה בשם "האבקה גרביטציונית", זאת בנוסף להאבקת רוח רגילה שנמצאה בצמחים שכוסו ברשת שמנעה ביקורי חרקים והיו תחת גג שמנע נפילה חופשית של גרגרי אבקה. שיעור האבקת הרוח (ללא הבחנה בין שני הטיפוסים) היה כ-15%.



איור 12 (מימין) – הפיזור המרחבי של הזוויגים בצמחי שרביטן ריסני (Meeuse et al., 1990)
לפי האיור אפשר לראות שרוב שיחי הנקבה מצויים מתחת לצמחי הזכר ובכך גדלים הסיכויים ל"האבקה גרביטציונית".
איור 13 (משמאל) – הגעת גרגרי אבקה, באמצעות הרוח, אל "טיפת ההאבקה" של שני מינים של שרביטן וכמות האבקה המגיעה אל מלכודות אבקה בשני מיני שרביטן (Bolinder et al., 2016).
לצפייה מיטבית – לחצו על התמונות

באחד המחקרים (Bolinder et al., 2016) השוו את כמות גרגרי האבקה המגיעים אל הנקבה ואת המורפולוגיה של גרגרי האבקה בשני מיני **שרביטן** (איור 13). גרגרי האבקה של המין *E. distachya* נישאים באוויר במידה רבה יותר מאשר ב**שרביטן מצוי** (*E. foeminea*). בשני המינים כמות גרגרי האבקה שנלכדו במלכודות אבקה דביקות הייתה תלוי במקור האבקה. אותם חוקרים מציינים שגרגרי האבקה של **שרביטן מצוי** יוצרים גושים ואלו של **שרביטן דיסטכיה** מתפזרים אחד אחד.

מספר גרגרי האבקה הנישאים ברוח הרבה יותר גדול ב**שרביטן דיסטכיה** לעומת **שרביטן מצוי**. כמו כן לא נמצאו חרקים מבקרים במין הראשון. מכאן מסיקים המחברים ש**שרביטן דיסטיכיה** מואבק בלעדית על ידי הרוח. כמו כן גרגרי האבקה של המין המואבק על ידי חרקים הוא בעל שטח פנים "מחוספס" יותר לעומת המין המואבק רק על ידי הרוח. למעשה ממצאים אלו מאפשרים מצב של אמבופיליה ב**שרביטן מצוי**, למרות שהמחברים נמנעים מלציין זאת במפורש.

גרגרי אבקה של **שרביטן מצוי** מופצים באוויר ועשויים להגיע לצלקת (איור 13). מניעת הגעתם אל הצלקת על ידי כיוס הפחיתה (Rydin and Bolinder 2015), במידה רבה את ייצור הזרעים אך לא מנעה אותם כליל. החוקרים הסיקו לכן שחרקים הם המאביקים העיקריים במין זה.

דיון

דרכי ההאבקה בסוג שרביטן

הרוב הגדול של מיני **שרביטן** מואבק על ידי הרוח (Bolinder et al., 2016; Niklas, 2015; וספרות המצוטטת על ידם).

סקר הספרות הראה שעד היום נחקרו דרכי ההאבקה רק בעשרה מיני **שרביטן** ורק בשניים מהם נמצאה האבקת חרקים (**שרביטן מצוי** ו**שרביטן ריסני**) המשולבת בהאבקת רוח. למעשה לא נמצא אף מין של **שרביטן** המואבק רק באמצעות חרקים. רבים מהמינים חולקים תכונות המשותפות הן למואבקי רוח והן למואבקי חרקים (Bolinder 2014; Niklas, 2015) וייתכן שקיימים עוד מינים אמבופיליים (Niklas, 2015).

במיני **שרביטן** טיפות ההאבקה מצויות רק בצמח הנקבה ומופרשות מרקמת הנוצלוס (Takaso ,1990) ורק ב**שרביטן מצוי** יש ביציות עקרות בצמחי הזכר וזה מין ה**שרביטן** היחידי היכול להציע גמול טיפות ההאבקה בשני הזוויגים. מצב זה נחשב כקדום (Rothwell and Scheckler, 1988). ברוב מכוסי הזרע בהם יש "טיפת ההאבקה" היא נחשבת כמצע ללכידת גרגרי אבקה ולנביטתם (Gelbart and von Aderkas, 2002), אם כי ייתכן ובעבר שימשו טיפות אלו כגמול במשך האבולוציה של מכוסי הזרע (Doyle,1954). ב**שרביטן ריסני** נמצא גמול צוף בטיפות מיוחדות הנוצרות הן אצל הזכר והן אצל הנקבה תופעה העשויה להסביר האבקת חרקים כתוצאה מביקורים גומלים בשני הזוויגים (Meeuse et al., 1990).

ב**שרביטן מצוי** נמצאה הן האבקת יום והן האבקת לילה, למרות המחלוקת השוללת התאמות לסינכרוניזציה של ההאבקה עם לילות ירח מלאים (ראו לעיל). ב**שרביטן ריסני** נמצאה הן האבקה על ידי חרקים ביום והן שתי צורות של האבקת רוח: "האבקה גרביטציונית" והאבקת רוח "רגילה". עדיין לא ברורה הסיבה לביקור המאביקים בצמחי הזכר מאחר והמאביקים שנמצאו אינם ידועים כניזונים מאבקה. נציין שהן ב**שרביטן מצוי** והן ב**שרביטן ריסני** האבקה דביקה והפיזור הוא בגושים, מה שמתאים להאבקה על ידי חרקים (Bino et al., 1984a).

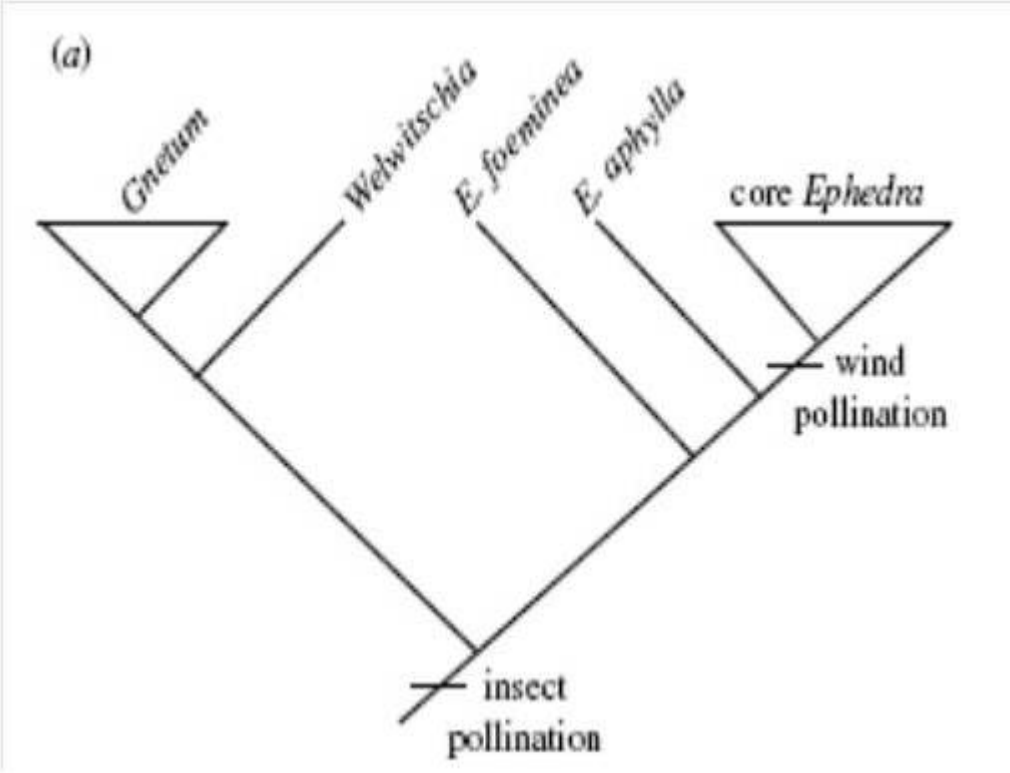
מגלי ההאבקה בלילות ירח (Rydin and Bolinder, 2015) מייחסים לממצאיהם חשיבות

אבולוציונית רבה ולדבריהם: "ההתאמה הירחית (של האבקת **שרביטן מצוי**) אבדה ככל הנראה ברוב מיני ה**שרביטן** שעברו תזוזה אבולוציונית להאבקת רוח בכל הקבוצה...כאשר חרקים אינם נחוצים עוד להאבקה, הערך האדפטיבי של תיאום ההאבקה עם לילות ירח אבד וכך גם תכונה זו". קשה לקבל קביעה זו על סמך הנימוקים הבאים: "האבקה לאור הירח" נמצאה עד כה במין אחד בלבד (ויש המפקפקים בתופעה זו בכלל, ראו למעלה) וכן אין שום סימוכין לכך שזה היה המצב בקדום בסוג **שרביטן**. המין **שרביטן מצוי**, בו נמצאה ה"האבקה לאור הירח", מואבק גם ביום (Bino et al, 1984a) ולא נראה שום לחץ אבולוציוני שיצדיק האבקת לילה.

לאור המחלוקות הן אודות "האבקה בלילות ירח" והן אודות חשיבותה של האבקת רוח במיני **שרביטן** הקימיים כיום , מן הראוי לקבל את דעתה של בולינדר (Bolinder, 2014) שנחוצות עדויות שדה נוספות כדי לקבוע את התדירות היחסית של דרכי ההאבקה בסוג **שרביטן**.

מי קדם למי?

מיוזה ועמיתיו (Meeuse et al, 1990 ; Bino et al, 1984 a,b), סברו שהאבקת רוח היא המצב הקדום ב**שרביטן** וקרוביו וכי האבקת חרקים היא המתקדמת. קיומה של האמבופיליה נחשב, על ידם, כמצב ביניים בדרך שבין האבקת רוח להתפתחות של האבקת חרקים.



איור 14. האילן הפילוגנטי של מיני שרביטן והסוגים הקרובים בסדרת הגנטיים (Rydin and Bolinder, 2015).

לפי אילן היוחסין הפילוגנטי של הסוג **שרביטן** וקרוביו (איור 14) אפשר לראות שהמצב הקדום הוא של האבקת חרקים. בסוג **שרביטן**, פרט לשני מינים עתיקים יותר, המואבקים "עדיין" על ידי חרקים, כל שאר מיני הסוג מואבקים על ידי הרוח.

ההתפתחות האבולוציונית והפילוגנטית של ההאבקה בסוג שרביטן נחקרה לאחרונה בגישות המשלבות כיווני מחקר שונים: הן כללו עבודות מולקולריות שהראו את הקירבה בין המשפחות של סדרת הגנטיים (Jörgensen and Rydin, 2015) עליהם נמנית גם משפחת השרביטניים ואת האבולוציה בסוג **שרביטן** (Rydin et al., 2004; 2006 Rydin and Korall 2009;)‏, מחקרים בגרגרי האבקה בסוג (Bolinder et al., 2015a,b), ומחקרי האבקה בשדה (Rydin and Bolinder, 2015; Ryden et al., 2016). אלה סוכמו אצל Bolinder ועמיתיו (2016).

חוקרים אלו מראים שהאבקת הסוג **שרביטן** על ידי הרוח זו התפתחות מאוחרת ואילו המצב הקדום הוא של האבקת חרקים. עיקרי נימוקיהם הם: בכל סדרת הגנטליים נראה שאצטרובלים דו-מיניים והאבקת חרקים היא המצב הקדום ו **שרביטן מצוי** הוא מין קדום יותר בסוג לעומת שאר המינים המואבקים על ידי הרוח (איור 14). מבנה התעלה המיקרופילרית במינים העתיקים (דופן עבה יותר) עשוי להצביע על הגנה מפני פגיעה של חרקים מאביקים. מבנה גרגרי האבקה ובמיוחד זה של השכבה החיצונית מראה "צורה קדומה" הנראית כמתאימה יותר להאבקה על ידי חרקים לעומת "צורה חדשה" יותר המצויה כיום רק במיני **שרביטן** המואבקים ברוח.

ספרות:

Bino RJ and Dafni A 1983 Entomophily and nectar secretion in the dioecious gymnosperm *Ephedra aphylla* Forsk. Pollen Biology and Implications in Plant Breeding. Elsevier Science, New York, pp.99-104.

Bino RJN Devente and Meeuse ADJ 1984 Entomophily in the dioecious gymnosperm *Ephedra aphylla* Forssk. (=E. alte C.A. Mey.), with some notes on E. campylopoda C.A. Mey. II. Pollination droplets, nectaries, and nectarial secretion in *Ephedra*. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series C: Biological and Medical Sciences 87:15–24.

Bino RJN Devente and Meeuse ADJ 1984 Entomophily in the dioecious gymnosperm *Ephedra aphylla*Forsk. (=E. alte C.A. Mey.), with some notes on E. campylopoda C.A. Mey. I. Aspects of the entomophilous syndrome. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series C: Biological and Medical Sciences 87: 1-13.
Bolinder K 2014 Pollination in *Ephedra* (Gnetales). PhD Thesis. Department of Ecology, Environment and Plant Sciences Stockholm University.
Bolinder K Niklas KJ and Rydin C 2015 Aerodynamics and pollen ultrastructure in *Ephedra* (Gnetales). American Journal of Botany 102: 457–470.
Bolinder K Humphreys AM Ehrlén J Alexandersson R et al. 2016 From near extinction to diversification by means of a shift in pollination mechanism in the gymnosperm relict *Ephedra* (Ephedraceae, Gnetales). Botanical Journal of the Linnean Society.
http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/boj.12380/epdf
Caveney S Charlet DA Freitag H Maier-Stolte M et al. 2001 New observations on the secondary chemistry of world *Ephedra* (Ephedraceae). American Journal of Botany, 88: 1199-1208.
Doyle J 1945 Developmental lines in pollination mechanisms in the Coniferales. Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society 24: 43- 62.
Gelbart G and von Aderkas P 2002 Ovular secretions as part of pollination mechanisms in conifers.- Annals of Forest Science 59: 345-357.
Gilbert FS 1985 Ecomorphological relationships in hoverflies (Diptera, Syrphidae). Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 224: 91-105.
Gorelick R 2001 Did insect pollination cause increased seed plant diversity? Biologigal Journal of the Linneaen Society 74: 407-427.
Ickert-Bond SM Rydin C and Renner SS 2009 A fossil-calibrated relaxed clock for *Ephedra* indicates an Oligocene age for the divergence of Asian and New World clades and Miocene dispersal into South America. Journal of Systematics and Evolution 47: 444–456.

Jaccard P 1894 Recherches embryologiques sur l'*Ephedra* helvetica. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 30: 46 -84.
Jörgensen A and Rydin C 2015 Reproductive morphology in the Gnetum cuspidatum group (Gnetales) and its implications for pollination biology in the Gnetales. Plant Ecology and Evolution, 148: 387-396.
Kubitzki K 1990 Ephedraceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms, Kubitzki, K. (ed), Springer, Berlin,pp. 379-382.
Margot JL 2015 Insufficient evidence of purported lunar effect on pollination in *Ephedra*. Journal of Bological Rhythms.
Meeuse ADJ De Meijer AH Mohr OW P and Wellinga SM 1990 Entomophily in the dioecious gymnosperm *Ephedra aphylla* Forsk. (=*E. alte* C.A. Mey.), with some notes on Ephedra campylopodaC.A.Mey. III. Further anthecological studies and relative importance of entomophily. Israel Journal of Botany 39: 113-123.
Mundry M and Stützel T 2004 Morphogenesis of the reproductive shoots of Welwitschia mirabilis and *Ephedra distachya* (Gnetales), and its evolutionary implications. Organisms Diversity and Evolution, 4: 91-108.
Nepi M von Aderkas P Wagner R Mugnaini S et al. 2009 Nectar and pollination drops: how different are they?Annals of Botany 104: 205–219.
Niklas KJ 2015 A biophysical perspective on the pollination biology of *Ephedra* nevadensis and E. trifurca. The Botanical Review 81: 28-41.
Porsch O 1910 *Ephedra* campylopoda C A Mey eine entomophile Gymnosperme. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 28: 404-412.
Rothwell GW and Scheckler SE 1988 Biology of ancestral gymnosperms. In: Beck CB, (ed.) Origin and Eolution of Gymnosperms. New York, Columbia University Press, pp. 85–134.
Rydin C Pedersen KR and Friis EM 2004 On the evolutionary history of *Ephedra*: Cretaceous fossils and extant molecules. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101:

16571-16576.
Rydin C Pedersen KR Crane PR and Friis EM 2006 Former diversity of *Ephedra* (Gnetales): evidence from early Cretaceous seeds from Portugal and North America. Annals of Botany 98: 123-140.
Rydin C and Bolinder K 2015 Moonlight pollination in the gymnosperm *Ephedra* (Gnetales). Biology Letters 11: 20140993.
Rydin C and Korall P 2009 Evolutionary relationships in *Ephedra* (Gnetales), with implications for seed plant phylogeny. International Journal of Plant iences 170: 1031-1043.
Takaso T 1990 ‘Pollination drop’ time at the Arnold Arboretum. Arnoldia 50: 2–7.

==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

ציטוט: דפני א 2016 האבקה בלילות ירח או חלף עם הרוח? – האבקה בסוג שרביטן, כתב-עת "כלנית" מספר 3.

==========