מדוע תפרחות בעלות דגל כה נדירות? על אקולוגית ההאבקה של אזוביון דגול *Lavandula stoechas*

גדי פולק ז"ל – מכללת סמינר הקיבוצים תל אביב וחוג טבע "רתם-כלנית"

אבי שמידע – המרכז לחקר הרציונליות והמחלקת לאבולוציה ואקולוגיה, האוניברסיטה העברית, ירושלים avi.shmida@gmail.com

תקציר: אזוביון דגול ***Lavandula stoechas*** הוא אחד ממיני הצמחים הבודדים אשר אצלם התפתחה תופעת "הדגל" כאמצעי ראווה ופרסומת. בצמחיית ישראל ידועים רק מינים מעטים בעלי תפרחת דגל (**אזוביון דגול א.משונן, מרווה דגולה, מצילות מצויצות, כדן נאה**) ובכל צמחיית הים התיכון בת 20000 מינים ישנם פחות ממאה מינים בעלי דגל השייכים למספר סוגים מועט ביותר (**מרווה, אזוביון, מצילות, כדן, עדעד ונזמית**). מתוצאות ניתן להסיק כי מערכת ההתנהגויות והעדפות של דבורים לבקר בתפרחות דגל לעומת "לא דגל" הן מורכבות וכוללות הן מרכיב תורשתי מולד והן מרכיב חשוב נלמד ומתעדכן

==========

אזוביון דגול ***Lavandula stoechas*** הוא אחד ממיני הצמחים הבודדים אשר אצלם התפתחה תופעת "הדגל" כאמצעי ראווה ופרסומת. בצמחיית ישראל ידועים רק מינים מעטים בעלי תפרחת דגל (**אזוביון דגול א.משונן, מרווה דגולה, מצילות מצויצות, כדן נאה**) ובכל צמחיית הים התיכון בת 20000 מינים ישנם פחות ממאה מינים בעלי דגל השייכים למספר סוגים מועט ביותר (**מרווה, אזוביון, מצילות, כדן, עדעד ונזמית**).

בסוג אזוביון ישנן קבוצות אחדות אשר תפרחותיהן חסרות כל דגל וישנה קבוצה אחת בעלת דגלים בראש התפרחת שמקורם בעלים אשר גדלו והפכו צבעוניים. במינים בעלי הדגל הפרחים קטנים יותר בברור לעומת מיני האזוביון חסרי הדגל. בנוסף לכך בא.דגול הפרחים מסודרים בארבעה טורים אנכיים, צבע הפרחים כחול-כהה עד שחור ואין הם מחזירים אולטרה-סגול; זאת לעומת מיני האזוביון חסרי הדגל שהם בעלי צבע כחול בוהק המחזיר צבע אולטרה-סגול חזק.

חרקים מאביקים מקבוצות שונות מבקרים בפרחי אזוביון דגול: פרפרים, זבובים אך בעיקר דבורים. בישראל נמצא כי דבורת-הדבש היא המאביק העיקרי כאשר בסוף עונת הפריחה מבקרות בפרחים גם דבורים בודדות: **מחושית, אנטופורה, נומדה ובנאית**. בשנת 2014 נצפו גם **דבורי-בומבוס** בודדות. מעל 90% מכלל הביקורים שנצפו במשך 4 חודשים באוכלוסיות בר של אזוביון בשמורת חרוצים היו של דבורי-דבש; **דבורת הדבש** איננה מתקרבת כלל לדגל אלא נוחתת בבסיס טור הפרחים ומבקרת בפרחים מלמטה למעלה ומבקרות בהם בשיטתיות ולפי הסדר כלפי מעלה. בניסויי מעבדה נמצא כי דבורי בומבוס מתקרבות קודם לדגל ויורדות לאורך טור הפרחים באופן לא רגולרי.

שאלות המחקר העיקריות היו: מהי משמעות הדגל כאמצעי משיכה עבור החרקים המאביקים? האם קיומו של הדגל משפיע על שכיחות המאביקים הבאים לתפרחות הצמח ? אם הדגל הוא אמצעי פרסומת כה טוב (כמו שכתוב בספרות) מדוע אבר זה כה נדיר בצמחיית ארצנו ובצמחיה הים-תיכונית והממוזגת? ואיך נוכל להסביר את התנהגות דבורי הדבש שכמעט כולן אינן ניגשות כלל אל הדגלים?

כדי לענות על שאלות אלה בצענו ניסיונות רבים באתרים אחדים בישראל וכן ניסיונות באוכלוסיות תרבות ובמעבדה בתנאים מבוקרים. ערכנו ניסוי של השוואת ביקורי דבורים בתפרחות אזוביון דגול עם דגל וללא דגל (הדגל נתלש) וכן ניסינו לבדוק הבדלים בין דבורים נאיביות לדבורי-דבש מנוסות. ניסינו להוסיף צוף לתפרחות ובתפרחות אחרות הגדלנו באופן מלאכותי את הדגלים. בניסיונות אחרונים אלה לא קבלנו תוצאות כיוון שהדבורים עפו למקומות אחרים.

מתוצאות אשר קבלנו ניתן להסיק כי מערכת ההתנהגויות והעדפות של דבורים לבקר בתפרחות דגל לעומת "לא דגל" הן מורכבות וכוללות הן מרכיב תורשתי מולד והן מרכיב חשוב נלמד ומתעדכן:

1. דבורים מנוסות (כאלה שבקרו במשך חייהן בפרחים רבים) בפרוש אינן מעדיפות תפרחות עם דגלים. תוצאה זו מנוגדת למאמרי המחקר שנעשו באזוביון בעבר.
2. במספר רב-יחסית של מקרים תעדנו התקרבות זבובים קודם אל דגל התפרחת ולאחר מכן נחיתה בפרחים עצמם. דגם זה מצאנו גם בכדן , בעדעד ובמרווה דגולה.
3. לא הצלחנו להוכיח כי בשלב הנאיבי של חיי הדבורה, כאשר היא מבקרת בפעמים הראשונות בתפרחות אזוביון, הדבורה מזהה יותר בקלות את התפרחות ומנסה לנחות קודם על הדגלים ורק לאחר מכן על הפרחים. אנו חושבים כי זהו התהליך שקיים בטבע ובמהלכו נבררו בסלקציה אדפטיבית הסוגים הנושאים תפרחות עם דגל: מרווה, אזוביון, עדעד, כדן, מצילות ונזמית.

– נדגיש כי בניסיון נוסף אשר ערכנו בשנת 2010 בגן הבוטני בירושלים, קבלנו העדפה ברורה של דבורי-דבש "מנוסות" לצמחים בעלי דגל לעומת צמחים שדגליהם נתלשו.

4. את נדירות התופעה של "תפרחות בעלות דגלים" היינו – תפרחות בעלות אברי פרסומת העוזרים לכלל התפרחת בנוסף לפרחים עצמם – אנו מייחסים לקושי של תזמון בין הופעת הפרחים להופעת הדגלים; תוצאות המעקב אחרי הפנולוגיה של הפריחה והופעת הדגלים באוכלוסיית חרוצים מראה באופן ברור כי אין תזמון טוב בין הדגלים לתקופת הופעת הפרחים; בטבע נמצא כי שבועות רבים ישנם חפים צבעוניים בראש תפרחות ללא פרחים! מצב זה קיים גם ב**אזוביון משונן** ומצאנו אותו גם ב**מרווה דגולה.**

מבוא

תצוגה צבעונית של אברי ראוה הממוקמים מחוץ לכותרת הפרח, בפרחים מושכי חרקים, מוכרת במספר סוגים ומינים של צמחים (Faegri and van der Pijl 1979). במקרים אחדים, האברים הצבעוניים מקיפים את הפרחים מסביב, כמו למשל החפים הצבעוניים בבוגנוויליאה, או בתפרחות שבהם הגביע צבעוני (עדעד). כאשר התוספות הצבעוניות ממוקמות בראש תפרחת, הם מכונות "דגל". לכל התוספות הללו יוחס בספרות תפקיד של אמצעי תצוגה ואיתות המסמנים למאביקים הפוטנציאליים היכן הפרחים ממוקמים, כלומר את המיקום הצפוי של גמולי המזון (Barth 1985, Grant and Grant 1964, Knuth 1988, Meeuse and Meeuse 1984, Muller 1883, Selten and Shmida 1991).



במרכז: תפרחת של אזוביון דגול, קדימה. צילם אברהם אבנר ©
מימין ומשמאל: אזוביון דגול בבית-גידול טבעי, ספרד. צילם א. שמידע ©
להגדלה – לחצו על המתונה.

כל המחקרים מדגישים את ההיבט של היתרון והיעילות ה"כלכליים" שיש לאברי תצוגה כאלה – הם מאותתים למאביקים מרוחקים וחוסכים אנרגיה ע"י בנייה של מעט אברי תצוגה בולטים במקום רבים וקטנים; בנוסף לבניית אברי פרסומת רבים מסביב לכל פרח נבנה גם אבר פרסומת משותף בראש כל תפרחת, הם אבר הדגל (Faegri and van der Pijl 1979, Gottsberger and Hartmann 1988). התופעה של אברי תצוגה נוספים על הפרחים עצמם מוצגת בכל המחקרים לעיל ובספרי לימוד רבים כדוגמה מצוינת להתאמה הדדית בהאבקה (Raven et al. 1981). אך כאן נשאלת השאלה: אם הדבר כה "טוב" – מדוע הוא כה נדיר?

יש להבחין בין דגלים לבין אברי תצוגה נלווים אחרים. כ"דגל", אנו מגדירים, כאמור, את כל האברים הממוקמים בראש תפרחת שלמה ואינם מקיפים כל פרח יחיד או קבוצות של פרחים, כפי שמצוי בכמה מינים בעלי חפים צבעוניים במשפחת השפתניים (מינים אחדים של **מרווה**),בלועניתיים (**עלוק, עלקלוק**) ובגביעים צבעוניים בסוג **עדעד**. בדרך כלל, תפרחות בעלות דגל הן טוריות והדגל משמש לתצוגה משותפת של פרחים שפורחים ברצף לאורך זמן ממושך.

רק בארבעה סוגים הגדלים באגן הים התיכון ובאירופה מוצאים תפרחות נושאות דגל: **מצילות וכדן** (שושניים), **נזמית**, **אזוביון** ו**מרווה** (שפתניים). בסך הכל, רק ל-22 מינים מתוך למעלה מ 20000 מינים הגדלים באגן הים-התיכון, יש דגלים. מספרים אלה ממחישים את נדירות התופעה ומעלים אפשרות של גישה שונה להסבר: במקום לנסות להסביר את התועלת בדגלים להאבקה, אנו צריכים גם להסביר מדוע דגלים כה נדירים?

אזוביון דגול *Lavandula stoechas* שייך לקבוצה מיוחדת בסוג אזוביון, בסקציה "סטוכאס" Stoechas בעלת המאפיינים הבאים (Upson and Andrews 2004):

1. חפים צבעוניים(=דגלים) בראש התפרחת
2. תפרחת מאד צפופה וקומפקטית
3. הפרחים מאורגנים בדרך כלל בטורים אנכיים והמשכיים

בישראל גדל רק מין אחד מסקציית סטוכאס, **אזוביון דגול**, הגדל רק במישור החוף ובמרגלות החרמון על גבי תשתית קלציפובית (אבן-חול, שמידע ופולק 2008) מין שני בקבוצה, **אזוביון משונן** הוא צמח גינון שכיח, אך כצמח בר גדל במזה"ת רק בהרי אדום ובתימן. לעומת א.דגול הפרחים באזוביון משונן אינן מאורגנים בטורי אורך סדורים.
מטרת המחקר הייתה לגלות כיצד שלושת התכונות המצוינות לעיל, עומדות בהתאמה למאביקים ולפנולוגיה של הפריחה.



תפרחת של אזוביון דגול במצבים שונים: מימין תפרחת בה הפרחים מסודרים בטור אנכי עם דגל. במרכז תפרחת בעלת דגל ללא פרחים פורחים, ומשמאל תפרחת בעל דגל וסידור פרחים מפוזר. דגם מפוזר זה קורה בעיקר בסוף עונת הפריחה. צילמה ע. אלוני ©
להגדלה – לחצו על התמונה.

תכונות הפרחים והתפרחות של אזוביון דגול, נחקרו בשני מחקרים קודמים שנערכו בספרד ובפורטוגל. בעבודה יסודית ומפורטת, חקרו דבסה וחבריו (Devesa et al. 1985) שלושה תת מינים של *אזוביון דגול* בספרד. ממצאיהם העיקריים היו:

1. המין הוא בעל אי התאם עצמי.
2. הסרת הדגלים לא הפחיתה את ייצור הזרעים בהשוואה לתפרחות נורמליות בעלות דגל. הם הסיקו שלדגלים אין ערך חשוב כאברי איתות (אם כי במחקר זה לא נבדקו מאביקים). עם זאת, צריך גם לציין שייצור זרעים והצלחה רפרודוקטיבית אינם מותנים רק בביקורי מאביקים אלא גם בגורמים אחרים.
3. משך חיי הפרח יורד לקראת סוף עונת הפריחה. חנטת הפירות של פרחים מוקדמים גבוהה בהרבה מזו של פרחים בסוף העונה. דבר זה הוסבר בכך שהפרחים המאוחרים של טורי הפרחים המשניים מתפקדים כזכרים, אך הסבר אפשרי נוסף הוא מגבלות של משאבים לקראת סוף העונה.
4. משך החיים של הפרחים שבבסיס טורי הפרחים ארוך מזה של הפרחים העליונים.

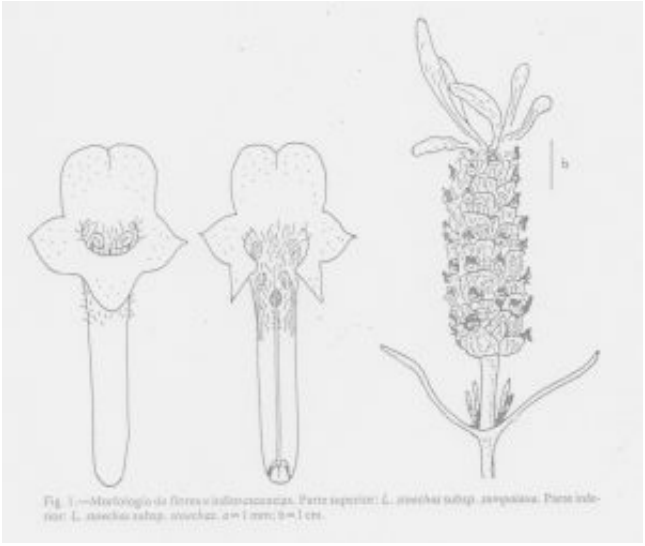
גוטסברגר והרטמן (Gottsberger and Hartmann 1988), בדקו תפרחות בעלות דגל של **אזוביון דגול** ושל **מצילות מצויצות** בפורטוגל, והדגישו את חשיבות הדגל כאמצעי משיכה למאביקים. הסידור האנכי הצפוף של הפרחים פורש כתכונה העוזרת לשיחור המזון (=צוף) של הדבורים. יותר מכך, לפי מחקרם, ייצור הצוף בפרח (אמנם ללא נתונים כמותיים), יכול להימשך עד שבועיים, ואפילו בפרחים נבולים. כל התכונות הללו באזוביון דגול התפרשו כמגדילות את ההצלחה הרבייתית, שיכולה גם להסביר את תפוצתו הרחבה של המין באגן הים-התיכון.

על יסוד הידע הזה, החלטנו לבחון מחדש בפרוטרוט כמה מתכונות הפרח והתפרחת ואת

פעילות המאביקים באוכלוסיות טבעיות של אזוביון דגול בישראל. מטרת העבודה היתה לצפות באופן כמותי בתכונות הרלוונטיות, כמו משך החיים של הדגל, הפרח והתפרחת, מבנה התפרחות, ייצור הצוף ויבול הצוף והתנהגות הרעיה(שיחור) של המאביקים.

במיוחד עסקנו בשאלות הבאות:
א. האם הפרחים מסודרים בטורים וכיצד זה מתקשר לעמדת הפרח ולמשך חייו?
ב. האם יש תיזמון טוב בין הדגל ובין שלב הפריחה של הפרחים?
ג. האם פרחים נובלים מניבים צוף?
ד. האם המאביקים מגלים ומזהים טוב יותר תפרחות בעלות דגל?
ה. מהי המשמעות של עונת פריחה ממושכת ברמת הצמח וברמת התפרחת?

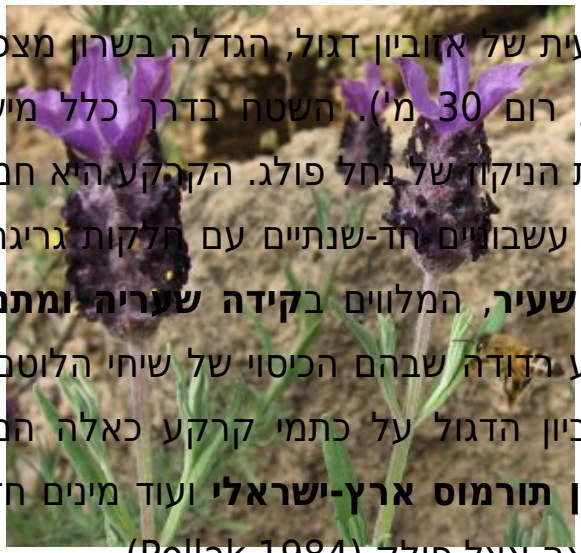
שאלות פרטניות אלה היו ברקע השאלה המרכזית: **האם קיומו של הדגל משפיע על שכיחות המאביקים הבאים לתפרחות הצמח?** שאלה זו התחזקה כיון ובתצפיות מקדימות ראינו פעמים רבות שהדבורים מבקרות בשכיחות שווה בתפרחות עם דגל ותפרחות ללא דגל.



משמאל: אזוביון דגול בגן הבוטני בהר הצופים. צירמה: מ. מונוסוב ©
מימין: איור של תפרחת אזוביון דגול מאוכלוסית בר בספרד. ניתן לראות שהאבקנים אינם בולטים מצינור הכותרת, ולכן הגמול העיקרי של הפרח הוא צוף. הצוף נמצא תמיד בבסיס צינור הכותרת ומופרש לרוב בבסיס השחלה.
להגדלה – לחצו על התמונה.

חומרים ושיטות

א. המקום ובית הגידול



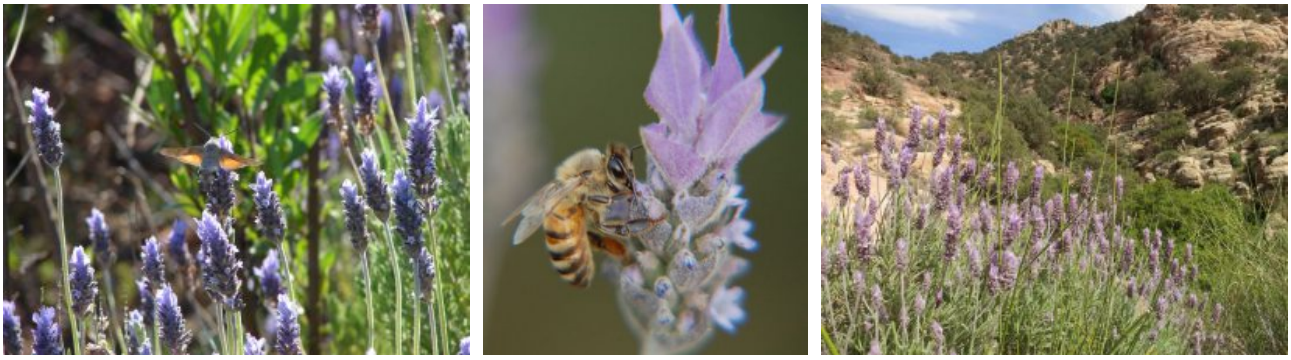
המדידות והתצפיות נערכו באוכלוסייה טבעית של אזוביון דגול, הגדלה בשרון מצפון מערב לחרוצים (נ"צ 1367/1817 רשת ישראל, רום 30 מ'). השטח בדרך כלל מישורי, אך מבותר ע"י ערוצים קטנים השייכים למערכת הניקוז של נחל פולג. הקרקע היא חמרה בגוון חום-אדום. הצומח הוא פסיפס של חלקות עשבוניים חד-שנתיים עם חלקות גריגה נמוכה. הגריגה נשלטת ע"י **לוטם מרווני ולוטם שעיר**, המלווים ב**קידה שעריה ומתנן שעיר**. שיחי אזוביון דגול גדלים לרוב בכתמי קרקע רדודה שבהם הכיסוי של שיחי הלוטם והקידה נמוך או חסר. המינים המלווים את האזוביון הדגול על כתמי קרקע כאלה הם צמחים אופייניים לחמרא חולית כמו **צבעוני השרון תורמוס ארץ-ישראלי** ועוד מינים חד-שנתיים רבים. לתיאור מפורט של חברת הצמחים ראה אצל פולק (Pollak 1984).
כוורות של דבורי דבש היו ממוקמות בזמן המחקר במרחק של 200 מ' מאתר המחקר. כל המדידות והתצפיות נערכו בין סוף דצמבר 1989 ואמצע מאי 1990.

ב. תצפיות במהלך הפריחה באוכלוסייה של אזוביון דגול

30 שיחים באוכלוסייה נבחרו באקראי וסומנו בתוויות ממוספרות. אלה שימשו כקבוצת התייחסות לסקר פריחה שבועי באוכלוסייה. התפרחות שעליהם נמצאו פרחים פתוחים, נספרו מדי שבוע במהלך תקופת המחקר בכל אחד מהצמחים המסומנים.

ג. תצפיות ומדידות בדגלים ובפרחים בתפרחות של אזוביון דגול

התצפיות נערכו בקבוצות אחדות של תפרחות מסומנות וממוספרות בקבוצה של 100 תפרחות; נרשמו מועדי ההופעה והכמישה של הדגל, מועד ההתחלה (הזמן שבו נפתח הפרח הראשון) ומועד הסיום (הזמן שבו נבל הפרח האחרון) של הפריחה בכל תפרחת. אורך הדגלים והתפרחות נמדד בסרגל. בשתי קבוצות אחרות, שכל אחת מנתה 30 תפרחות, ביצענו תצפיות יותר מפורטות שכללו ספירה של מספר הפרחים הפתוחים בכל תפרחת. שתי הקבוצות נבדלו בכך שבאחת הדגל הוסר מן התפרחות בשלב הניצן בעוד שבשנייה הדגל התפתח כרגיל. בפרק בתוצאות הובא מדגם מייצג של התצפיות בשתי קבוצות אלה. התצפיות נערכו שלוש פעמים בשבוע. קבוצה רביעית של תפרחות, כללה 10 תפרחות שבהן נרשם משך הפריחה של כל פרח בנפרד. תצפיות אלה נערכו מדי יום. הפרחים זוהו לפי מיקומם ביחס לסימון צבעוני בבסיס התפרחת.

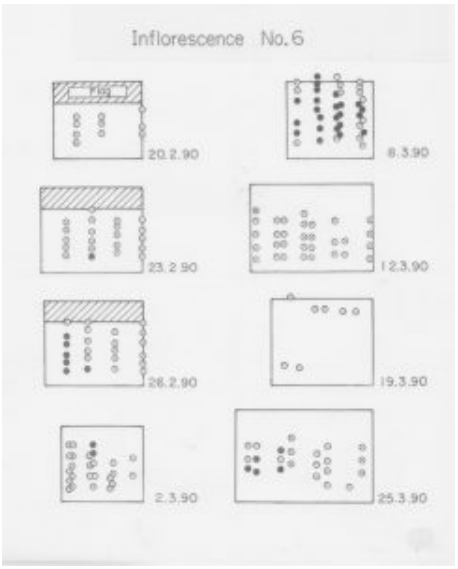


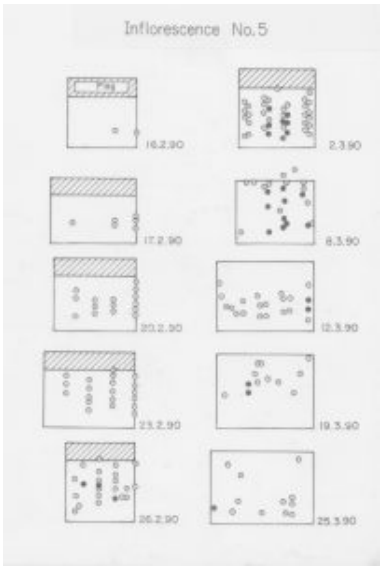
אזוביון משונן הוא מין קרוב של אזוביון דגול, אך הפרחים בתפרחת אינם מסודרים אף פעם בטור אנכי. לעמות אזוביון דגול, שלו עלים צרים ופשוטים, שפת העלה של אזוביון משונן חרוקה.
מימין: א. משונן גדל בר בשמורת דנה באדום על סלע אבן-חול. צילם י. וינר ©
במרכז: דבורת דבש מבקרת בזן תרבותי של א. משונן, הר-גילו. צילם א. שמידע ©
משמאל: רפרף הדבקה מבקר בא. משונן, מכורת מנות. צילם ד. צוקר ©
להגדלה – לחצו על התמונה.

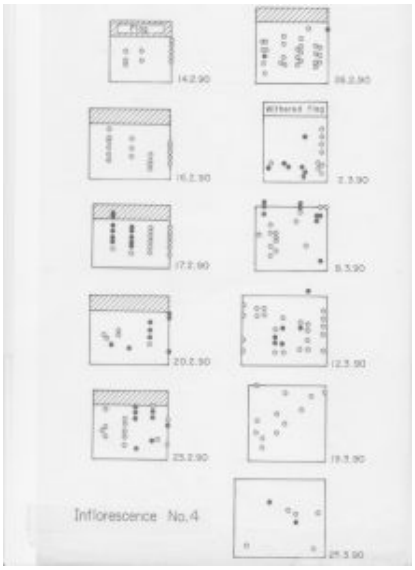
ד. הסידור המרחבי של פרחים בתפרחות

10 תפרחות סומנו בתוויות ממוספרות. כל תפרחת סומנה בבסיסה בסימון צבע, ששימש נקודת ייחוס לקביעת מיקום הפרחים בתפרחת. עמדת הפרח על שטח פני התפרחת תוארה בתרשים גראפי של השלכת שטח הפנים של התפרחת על מישור מלבני, בהנחה שצורת התפרחת היא גליל. סימן הצבע מוקם באופן עקבי בפינה הימנית התחתונה של התרשים ומיקום הפרחים בתרשים ממיקום סימן הצבע הוא בכיוון השעון (ראה איורים 1 א', ב', ג').

איור 1. פנולוגית הפריחה של תפרחות **אזוביון דגול**: דוגמאות פרטניות של מספר תפרחות מאפיינות (לפרטים ראה בגוף המאמר).







ה. החזרת אור על-סגול מהפרחים ומהדגלים

החזרת אור מהדגלים ומהפרחים של תפרחות אזוביון דגול נמדדו ב Image intensifier devise עם מסננים שמעבירים רק את תחום אורכי הגל העל-סגול (Menzel and Shmida 1991) (UV).

ו. המאביקים

כל החרקים שנצפו מבקרים בתפרחות של אזוביון דגול במהלך הפריחה נרשמו. אלה הוגדרו כ"מאביקים". רישום מפורט יותר של מאביקים נעשה במהלך תצפיות שמשכן הסטנדרטי היה 10 דקות (לעתים משך התצפית היה ארוך יותר). במהלך התצפיות רשמנו את פעילות המאביקים בקטעים שונים של הצמח, שבהם כל התצפיות נספרו. שני המשתנים הבאים נרשמו בתצפיות: מספר ה**הגעות** של חרקים אל קטע הצמח ומספר **הביקורים** (מספר המקרים שבהם דבורים נחתו ונגעו בפרחים). מנתונים אלה חישבנו ערכים סטנדרטיים של הגעות וביקורים לכל תפרחת ב- 10 דקות, שהם המספר הכולל של הגעות וביקורים בקטע הצמח שנצפה ב 10 דקות, מחולק במספר התפרחות באותו הקטע.

ז. מניפולציות בדגלים

חלק מהתצפיות על פעילות מאביקים נעשו בתפרחות, שמהן הדגל הוסר מלאכותית. מניפולציה זו נעשתה בשני אופנים שונים:

1. בחלק מהתפרחות, הדגל הוסר בשלה הניצן של התפרחת. מניפולציה זו נעשתה בצורה עקבית בצמחים מסוימים שבהם רק טיפול זה בוצע. במקרה זה, הצמחים נשאו תפרחות חסרות דגל לאורך כל תקופת הפריחה. בניתוח זה עסקנו בהבדלים בין פרטי צמח בעלי גדל לבין פרטים חסרי דגל.
2. בקבוצה שניה של צמחים, הדגלים הוסרו מהתפרחות מיד לפני תחילת תצפית הרישום הסטנדרטית על צמח בפריחה.

קטעי הצמח שבהם היו תפרחות בעלות דגל ותפרחות חסרות דגל נבחרו באקראי ובסך הכל הם היו מפוזרים אקראית בשטח של 100 מ"ר. יחד עם זאת, חשוב לציין שבמצב הטבעי למעלה מ 30% מהתפרחות אין להן כלל דגל ברגע נתון (ראו להלן בתוצאות).

ח. איסוף הצוף

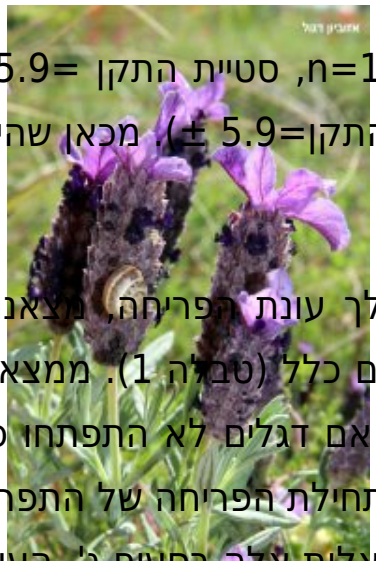
הצוף נאסף מהפרחים בעזרת צינור קפילרי בנפח של 1 מיקרוליטר שהוכנס מצידו התחתון אל צינור הכותרת של פרחים שנותקו מהמצעית. כל הצוף שנאגר בצינור הכותרת נשאב אל הקפילרה. נפח הצוף חושב כמכפלת החלק היחסי של הקפילרה שהיה מלא בצוף, ב 1 מיקרוליטר. ריכוז הסוכרוז בצוף נקבע בעזרת רפרקטומטר של Bellingham & Stanley, בטווחי ריכוזים 0-85%. ייצור הצוף (nectar production) נקבע כדלקמן: כמות הצוף שהפרח מכיל ברגע נתון (יבול הצוף – nectar standing crop) נמדדה במדגמים של 30 פרחים או יותר. חלק מהתפרחות כוסו בו בזמן בשקית רשת שמנעו לקיחת צוף ע"י חרקים מבקרים. לאחר 4 שעות (ולעתים יותר מכך) נמדד יבול הצוף הפרחים הן בתפרחות הגלויות והן במכוסות. ההפרש בכמות הצוף לפרח בין שתי הקבוצות הוא ייצור הצוף ליחידת הזמן הנתונה.



אזוביון דגול. מימין צילם ג. פולק ©, במרכז ומשמאל צילמה ע. אלוני ©
להגדלה - לחצו על התמונה.

תוצאות

א. יחסי הגודל של דגלים ותפרחות ושכיחות הדגלים באוכלוסיות של תפרחות.



האורך הממוצע של תפרחת ***אזוביון דגול*** היה 22 מ"מ (n=100, סטיית התקן =5.9 ±)בעוד שאורכו הממוצע של הדגל היה 7 מ"מ (n=85, סטית התקן=5.9 ±). מכאן שהיחס בין אורך הדגל לאורך התפרחת הוא 0.32.

במדגמים של תפרחות שנאספו בשלושה אתרים שונים במהלך עונת הפריחה, מצאנו כי חלק יחסי גדול (בסביבות 30%) של התפרחות הוא חסר דגלים כלל (טבלה 1). ממצא זה משקף את המצב הנכון לזמני הדיגום. אי אפשר להסיק מכך אם דגלים לא התפתחו כלל באותן תפרחות חסרות דגל, או אם גדלים התפתחו רק לאחר תחילת הפריחה של התפרחת או אם הדגלים כמשו מוקדם והתפוררו. אנו ננסה לענות על שאלות אלה בסעיף ג', העוסק בעיתוי של הופעת הדגלים והפרחים בתפרחת.

טבלה 1. מספר התפרחות בעלות דגל וחסרות הדגל

התפרחות נדגמו באקראי בצמחים שונים באוכלוסיה

התאריך	מספר התפרחות שנדגמו	מספר התפרחות בעלות דגל	% התפרחות בעלות דגל
26.1.1990	153	93	60.8
5.2.1990	29	24	82.8
8.3.1990	99	67	67.7

ב. הצבע של הפרחים ושל הדגל

צבע הפרחים של אזוביון דגול הוא ארגמן כהה עד שחור. צבעם של חפי הדגל הוא לילך – סגול והם בהירים יותר מיתר התפרחת. הצבע הכהה של התפרחות בולט לעין אדם על הרקע הירוק של עלוות הצמחים. על מנת לקבל אינדיקציה טובה יותר של התמונה הנראית לעין הדבורה, בדקנו את החזית האור העל-סגול מפרחים ומדגלים של אזוביון דגול. הפרחים הם שחורים בתחום אורכי הגל העל-סגולים ולא התגלתה כל החזרה של אור על סגול מהם. לעומת זאת, עוד יש החזרת אור על סגול מהדגלים בעוצמה בינונית (דרגה 2 ב"סולם מנצל"). לפיכך, אינם בולטים בהשוואה לרקע הכללי של התפרחת, הן בתחום האור הנראה והן בתחום העל-סגול. הדגלים בולטים בצבעיהם ומנוגדים לרקע הכללי [ירוק הצמחים נראה כירוק-כחול לדבורי דבש (Menzel and Shmida 1991) הן באור הנראה והן בתחום אורכי הגל של העל-סגול].

ג. עיתוי הופעת הדגלים והפרחים בתפרחות

תצפיות רצופות בפריחה משלב הניצן ועד סוף הפריחה נערכו ב-100 תפרחות מסומנות על גבי 10 צמחים.
ב-11 תפרחות מתוך 99 (תפרחת אחת מתוך ה-100 נשברה במהלך התצפיות ולא נכללה בטבלת הנותנים הסופית), לא הופיע כלל דגל במהלך עונת הפריחה. ההתחלה והסיום של הפריחה נרשמו בכל אחת מהתפרחות המסומנות. ב-88 התפרחות שנשאו דגלים, נרשמו גם המועדים של ההופעה והכמישה הסופית של הדגלים (כלומר: המועד שבו כמש החפה האחרון בדגל).

טבלה 2 מראה שמשך הפריחה הממוצע של התפרחות היא בערך 13 ימים יותר מזה של הדגלים (47 ו-34 ימים בהתאמה). מכיוון שהדגלים מופיעים בממוצע 5 ימים לפני הפרח הראשון, וכומשים 18 יום לפני סוף הפחתה, הדגלים והפרחים מופיעים יחד בתפרחות רק לאורך 27-28 ימים (60%) מתוך הממוצע של 47 ימי פריחה לתפרחת. אם לוקחים בחשבון ש-10% מהתפרחות הן חסרות דגל לחלוטין, ניתן להסיק שההסתברות למצוא תפרחת עם דגל היא בערך 50%.

טבלה 2. מועדי הפריחה ונוכחות דגל בתפרחות של אזוביון דגול
סימן (-) מציין את היחס לזמן האפס שנקבע כמועד שבו התחילה הפריחה או שהסתיימה.

כלומר: מספרים שבצידם מופיע סימן (-) מתייחסים לזמן שקדם להתחלה או לסיום של פריחת התפרחות.

	משך זמן פריחת התפרחת (ימים)	משך חיי הדגל (ימים)	פער הזמן בין הופעת הפרח הראשון והופעת הדגל (ימים)	פער הזמן בין סוף הפריחה ובין נבילת הדגל (ימים)	חפיפת זמן בין הדגלים לפרחים (ימים)	חפיפת זמן בין דגלים לפרחים (% ממשך הפריחה הכללי)
ממוצע	46.56 ± 6.34	33.58 ± 13.91	4.83- ± 3.72	18.05- ± 13.91	27.59 ± 11.73	59.59 ± 25.88
מכסימום	58	65	6	19	49	100.00
מינימום	27	2	12-	45-	0	0.00
גודל המדגם	99	88	88	87	87	87

ד. מהלך ההופעה של פרחים בתפרחת

משך הזמן הממוצע של פריחת תפרחת של אזוביון דגול הוא בערך 47 יום (טבלה 2). המספר של פרחים פתוחים בתפרחת, שמציעים גמול למאבקים, משתנה מאד במהלך עונת הפריחה.

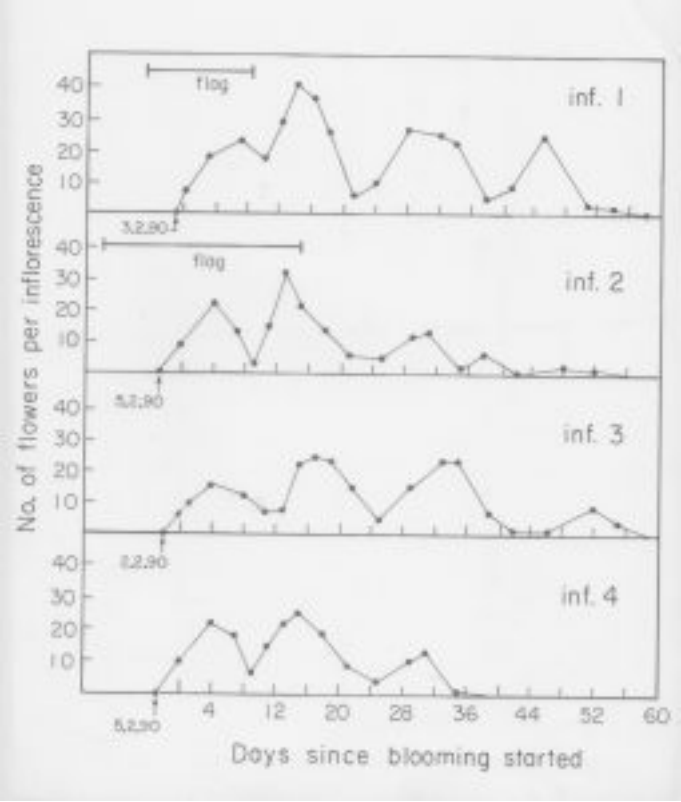
איור 2 מראה דגמים אופייניים של מהלכי פריחה שנמצאו ב-60 תפרחות שבהן נרשם מהלך הפריחה. תרשמי הפריחה מגלים כמה גלי פריחה שבהם בעקבות כל שיא מובאים תקופות שפל. בדרך כלל ישנם 3-4 שיאים. הראשון חל בדרך כלל ביום הרביעי של פריחת התפרחת. השיא הבא אחריו, חל בין היום ה-12 וה-18; השיא השלישי מתרחש בין היום ה-25 והיום ה-35 לפריחה והרביעי אחרי היום הארבעים. השיא הרביעי פחות ברור ולעיתים הוא חסר. דגם פריחה זה דומה מאד לממצאים של דבסה וחבריו (Devesa et al. 1985). וניתן להסבירו בעריכת הפרחים בתוך התפרחת על ענפים קצרים בדגם הסתעפות סימפודיאלי, המכתיב את סדר הפתיחה (ראה להלן סעיף ג').

התכונה הבולטת ביותר של מהלך הפריחה היא שהדגלים נוכחים על התפרחות רק במשך השיא הראשון של פתיחת הפרחים בתפרחת, ולעתים גם בשיא השני. שיאי הפריחה

המאוחרים יותר לרוב אינם מלווים בדגל. דגם הפריחה באותן התפרחות שמהן הוסרו הדגלים היה דומה לזה של תפרחות אינטקטיות (ראה למשל תפרחות 3 ו-4 בהשוואה לתפרחות 1 ו-2 באיור 1). מכאן אנו מסיקים שנוכחות או העדר דגל ככל הנראה אינם משפיעים פיסיולוגית על משך הפריחה של הפרחים.

איור 2. סידור הפרחים הפורחים בתפרחות אזוביון דגול והשינוי במיקומם לאורך הזמן.

רק הפרחים הפורחים או הנבולים מסומנים באיור. הפרחים הפורחים מסומנים בעיגול חלול. הפרחים הנבולים מסומנים בעיגול שחור. המלבן מציין את שטח התפרחת. מלבן בעל קו אלכסוני מסמל את הדגל. המיפוי הפרחים נעשה על 9 תפרחות שונות מהן מוצגות שלוש.



ה. הסידור והעמדה של פרחים בתפרחת

במקביל לתקופות השיא והשפל של מספרי פרחים פתוחים בתפרחת, ישנו גם שינוי בעמדה ובאזור של הפרחים בתוך התפרחות. שינויים אלה נבחנו בפרוטרוט ב-9 תפרחות מסומנות. הפריחה בתפרחות המסומנות מופתה מרחבית מספר פעמים לאורך תקופת הפריחה. איור 2 מסכם את מיפוי הפריחה של שלוש מתוך תשע התפרחות שנבדקו (איור 2).

איור 2 מראה, שבזמן שיאי הפריחה מוצאים היערכות של פרחים בטורי אורך. איור 2 ג' מראה סידור כמעט אידיאלי של טורים מקבילים: בזמן של שיא הפריחה הראשון, ושום ארבעה טורים נפרדים של פרחים ברווחים שווים ביניהם היוצרים מעין רכסים. ביתר שלושת השיאים היו 4 זוגות של טורים כאלה, ובסך הכל 8 טורים פרחים על תפרחת בזמן אותם שיאים. מיקומם של הטורים של השיא השני היו באמצע הרווח של טורי השיא הראשון.

טורי השיא השלישי ממוקמים בצדי הטורים של השיא השני ואלה של השיא הרביעי נמצאים בצידי הטורים של השיא השלישי. העמדה של שטורי הפרחים נגזרת מהדגם הסימפודיאלי של ענפוני המשנה נושאי הפרחים היוצאים מהציר המרכזי של התפרחת, שבהם הפרחים של שיא הפריחה השני מתפתחים מניצן חיק הסמוך לפרחים של השיא הקודם. טורי הפריחה של השיא השני סמוכים זה לזה, אלה של השיא השלישי מרוחקים יותר זה מזה ואלה של השיא הרביעי עוד יותר.

הסידור בטורים נעשה למעשה מטושטש בשיא השלישי והרביעי (ראה איור 2 א' מהתאריכים 12.3.90 ו 19.3.90; איור 2 ג' מתאריך 25.3.90), בגלל חפיפה חלקית במועד השיאים הללו. בתקופות השפל, כאשר יש מעט פרחים פתוחים בתפרחת, קשה להבחין במערך הטורים (דוגמה באיור 2 ג' מה 19.3.90). לכן נראה שהתפרחות של אזוביון דגול עוברות במהלך פריחתן חילופים בין פרקי זמן של השיאים, שבהם הפרחים ערוכים במערכים מסודרים, לבין פרקי זמן של שיעור פריחה נמוך שבהם אי אפשר להבחין בסדר כלשהו בהיערכות הפרחים. כמו כן יש ירידה במידת הסידור החל מהשיא הראשון של הפריחה, שבו הסידור הוא כמעט טורי מושלם, עד לשיא הרביעי שבו סידור הטורים איננו ברור עוד.

טורי הפרחים המסודרים שמתגלים בשיאי הפריחה של התפרחת הם לרוב מלאים, ללא פערים של פרחים חסרים. דבר זה בולט במיוחד בשיא הפריחה הראשון. טבלה 3 מראה ש-30 (83.3%) מתוך סך כל 36 טורים ב-9 תפרחות בשלב שיא הפריחה הראשון היו מלאים לחלוטין ללא פערים. מספר העמדות הפנויות ללא פרחים פתוחים בטור הוא 9 מתוך המספר הכללי של 176 פרחים, כלומר כ-5%. מאוחר יותר בעונת הפריחה של התפרחת ובמיוחד בין השיאים, מוצאים טורים פחות ברורים ומלאים ומספר העמדות ללא פרחים בטור גדל עד 80%. הנתונים באיור 2 מראים, כאמור, שהדגלים מלווים את התפרחות בעיקר בשלבי הפריחה המוקדמים, כאשר המערך המסודר של הפרחים יותר שכיח.

טבלה 3. מספר הפרחים הפורחים לטור, מספר הפערים ומיקום הפערים בתוך התפרחת.

סיכום הטבלה: המספר הכללי של הפרחים – 176, טורים מלאים – 30 (83.3%), מספר העמדות הריקות – 9 (5.1%). הספירות נערכו בשיא הפריחה הראשון

מספר התפרחת	התאריך	מספר הטור	מספר הפרחים הפורחים	מספר הפערים	מיקום הפערים
1	17.2.90	1	4	0	–
		2	3	0	–
		3	4	1	2
		4	5	0	–
2	26.2.90	1	4	0	–
		2	6	1	2
		3	4	3	4,6,7
		4	8	0	–
3	23.2.90	1	5	0	–
		2	5	0	–
		3	6	0	–
		4	5	0	–
4	16.2.90	1	5	0	–
		2	4	0	–
		3	3	2	4,6
		4	6	0	–
5	23.2.90	1	6	0	–
		2	6	0	–
		3	5	0	–
		4	3	0	–
6	23.2.90	1	5	0	–
		2	5	0	–
		3	5	2	5,7
		4	5	0	–
7	26.2.90	1	5	0	–
		2	6	0	–
		3	6	0	–
		4	4	0	–
8	20.2.90	1	3	1	–
		2	6	0	–
		3	5	0	–
		4	5	0	–
9	26.2.90	1	6	0	–
		2	5	0	–
		3	5	0	–
		4	3	0	–

ו. יחסי הגודל של פרחים

הכותרת של פרחי אזוביון דגול מחולקת ל-2 חלקים: חלק פתוח ופרוש (האוגן) שבו חור באמצעו שהוא הפתח של החלק הסגור הצינורי (צינור הכותרת). צינור הכותרת מחוברת

למצעית הפרח והוא אלכסוני עד מקביל לציר התפרחת.

טבלה 4 מציגה נתונים של קוטר אגן הכותרת ואורך צינור הכותרת. מוצגים בה גם נתונים משני מיני אזוביון אחרים הגדלים בערוצים מדבריים, שאין להם דגלים בראש התפרחות. מנתוני הטבלה נראה כי לאזוביון דגול פרחים קטנים בהרבה מאלה של שני מיני הבר האחרים של אזוביון בישראל.

טבלה 4. קוטר הכותרת ואורך צינור הכותרת בפרחי אזוביון דגול, א.שעיר וא.מדברי

נמדדו 30 פרחים מכל מין. הפרחים נלקחו מ-4 שיחים שונים.

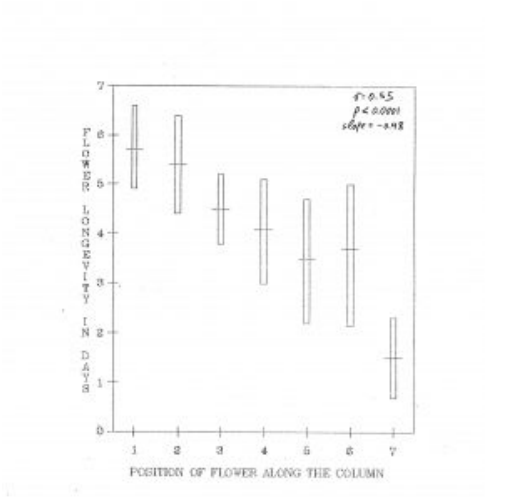
שם המין	ממוצע קוטר אוגן הכותרת (מ"מ)	ממוצע אורך הכותרת (מ"מ)
אזוביון דגול	2.77 ± 0.48	6.62 ± 0.67
אזוביון מדברי	5.83 ± 0.21	10.11 ± 0.44
אזוביון שעיר	6.01 ± 0.28	11.03 ± 0.31

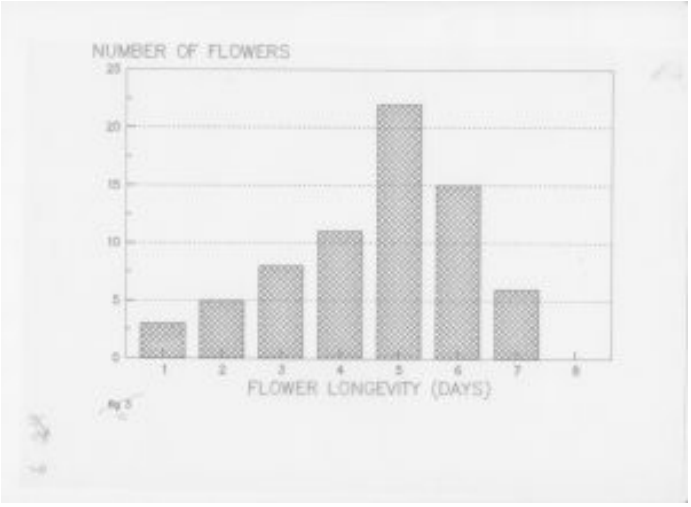
ז. משך הפריחה של פרחים

איור 3 מציג את השכיחויות של משך חיי פרח. רוב הפרחים חיים כ-5 ימים ומשך החיים הממוצע של פרח הוא 4.61 ימים. משך חיי הפרחים נבדק בתפרחות בשלב שיא הפריחה הראשון, ביחס לעמדתם בטורי הפרחים. אורך החיים של פרח הוא באופן מובהק במתאם הפוך עם מיקומו בטור הפרחים (איור 4): הפרחים בבסיס הטור פורחים זמן ארוך יותר מאלה שבראש הטור.

מכיוון שסדר הפתיחה של הפרחים הוא בדרך כלל מבסיס התפרחת אל ראשה, משך החיים הארוך יותר של הפרחים התחתונים תורם ליצירת הטורים שבהם יש פרחים פתוחים בו זמנית לאורכו של כל הטור. הדגמים של אורך חיי הפרח בטורים המאוחרים, של שיאי הפריחה המאוחרים של התפרחות, לא נבדקו. מתצפיותינו מתקבל הרושם שהמגמה דומה לזו של הטורים הראשונים.

מימין: איור 3. עקומת השכיחות של משך-חיי-הפרח של **אזוביון דגול:** משך-חיי-הפרח השכיח הוא חמישה ימים.
משמאל: איור 4. משך חיי הפרח של **אזוביון דגול** כתלות במיקום הפרח בתפרחת.





ח. שפע הפרחים הפתוחים ברמת פרטי צמחים וברמת האוכלוסייה

1. **מספר הפרחים בתפרחת**

מספר הפרחים הפתוחים בו זמנית על גבי תפרחת משתנה מאד (ראה גם סעיפים ב' ו-ג') במשך עונת הפריחה. על מנת להשיג נתונים על מספר הפרחים הפתוחים לצמח ולאוכלוסייה בזמן נתון, דגמנו תפרחות בתאריכים שונים וספרנו את מספר הפרחים הפתוחים בתאריך הדיגום. ב-58 תפרחות מצאנו מספר ממוצע של 15 פרחים פתוחים לתפרחת (8.3 ± 15, עם מינימום 10 ומכסימום 32).

התפרחות נדגמו בפברואר ובמארס. סביר להניח שחלק מהתפרחות היו באחד משיאי הפריחה שלהן ואחרות היו בתקופת השפל. לכן הממוצע שהתקבל מייצג את המספר האמיתי של פרחים פתוחים פר תפרחת. אנו מכנים את מספר הפרחים הפתוחים של תפרחת לאורך כל עונת הפריחה כ**מספר הפוטנציאלי של פרחים**. מספר זה ניתן לאמוד לפי הכפלת מספרי טורי הפרחים במספר הפרחים פר טור. בתפרחת עם שלוש שיאי פריחה ישנם 4 טורים בשיא הראשון, 8 טורים בשיא השני ו-3 בשיא השלישי. אם אנו מניחים 7 פרחים פר טור והעדר חפיפה בין הטורים של שיאים שונים אנו מקבלים 140 פרחים פוטנציאליים פר תפרחת במשך עונת פריחה אחת [לפי החישוב: 7×4) + 2 (8×7) = 28 + 56 + 56 = 140)]. לכך יש להוסיף את הפרחים של שיא הפריחה הרביעי, שלא תמיד מתרחש, ומספר הפרחים בו מאד ואריאבילי, ומוערך ב-30 בערך. מכאן אנו מגיעים לאומדן של 140-170 פרחים פוטנציאלים לתפרחת.

2. **מספר הפרחים והתפרחות לצמח ובאוכלוסייה**

אוכלוסייה של 30 שיחים נבחרה למעקב אחר מספר התפרחות הנושאות פרחים פתוחים. טבלה 5 מציגה נתונים שהתקבלו בשלושה תאריכים שונים, קרוב לשיא הפריחה באוכלוסייה (ראה גם איור 5). בשיא הפריחה כל שיח באוכלוסייה הנבדקת נשא בממוצע 110-119 תפרחות פורחות. מכאן שהמספר הממוצע של פרחים פר צמח נאמד ב1650-1800, מבוסס על הממוצע של 15 פרחים לתפרחת.

אוכלוסיית שיחי האזוביון שנבדקה מצווה בשטח של כ-100 מ"ר ומכך נגזר אומדן של 49500-53500 פרחים לכל חלקת המחקר בתקופת שיא הפריחה.

טבלה 5. מספר התפרחות לצמח של שיחי אזוביון דגול

התאריך	מספר התפרחות הממוצע	מספר הצמחים שנדגמו
21.3.90	110 ± 82	30
28.3.90	119 ± 86	30
6.4.90	110 ± 77	30

ט. מהלך הפריחה של אזוביון דגול בפרטים ובאוכלוסייה

תצפיות כלליות באתר המחקר בחרוצים הראו שהפריחה התחילה בשבוע האחרון של דצמבר, אך הייתה מאוד דלילה וספוראדית. במדגם של 30 שיחי אזוביון דגול, שבהם ערכנו ספירות מפורטות של מספרי תפרחות פורחות לצמח, נמצא כי שיעור הפריחה הלך וגבר בהמשך החורף ותחילת האביב והגיעה לשיאו בסוף מארס ותחילת אפריל. לקראת סוף אפריל, שיעור הפריחה ירד במהירות והפריחה נפסקה למעשה בשבוע השני של מאי.

טבלה 6 מראה שתאריך התחלת הפריחה משתנה מאד בין הפרטים. הפרטים המקדימים החלו לפרוח באמצע ינואר, בעוד שהמאחרים החלו לפרוח רק בסוף פברואר. סוף שלב הפריחה בפרטים שונים התרחש בין 19.4 ו10.5-. משך הפריחה הממוצע של פרט היה 3 חדשים. משך הפריחה הקצר ביותר של צמח היה 56 יום והארוך ביותר היה 121 יום (4 חדשים).

בהשוואה לנתונים שהתקבלו מ79- מיני צמחי בר אחרים בארץ (Shmida et al. 1991) זהו משך הפריחה הארוך ביותר של פרטים שנרשמו בארץ.

טבלה 6. משך הפריחה של פרטים שונים בשיחי אזוביון דגול

מספר הצמח	התחלת הפריחה	סיום הפריחה	משך הפריחה (ימים)
1	25.1.90	3.5.90	98
2	22.2.90	3.5.90	70
3	1.2.90	3.5.90	92
4	18.1.90	10.5.90	112
5	25.1.90	3.5.90	98
6	1.2.90	10.5.90	99
7	14.2.90	26.4.90	71
8	1.2.90	10.5.90	99
9	9.2.90	3.5.90	83
10	14.2.90	10.5.90	85
11	1.2.90	10.5.90	99
12	14.2.90	19.4.90	64
13	14.2.90	3.5.90	78
14	25.1.90	10.5.90	105
15	12.1.90	10.5.90	118
16	18.1.90	10.5.90	112
17	22.2.90	19.4.90	56
18	2.1.90	3.5.90	121
19	9.2.90	3.5.90	83
20	25.1.90	10.5.90	105
21	25.1.90	10.5.90	105
22	25.1.90	10.5.90	105
23	22.2.90	10.5.90	77
24	25.1.90	10.5.90	105
25	22.2.90	3.5.90	71
26	22.2.90	26.4.90	63
27	18.1.90	25.4.90	97
28	1.2.90	10.5.90	99
29	22.2.90	3.5.90	70
30	14.2.90	10.5.90	85
ממוצע			90.83 ± 17.19
מכסימום			121
מינימום			56

י. מאביקים

המאביק השכיח ביותר שביקר בתפרחות של אזוביון דגול באתר המחקר לאורך כל עונת הפריחה הייתה דבורת הדבש (טבלה 7). יותר מ-39% מההגעות לצמח והביקורים בתפרחות היו של דבורי דבש לאורך כל עונת הפריחה ובמשך כל שעות היום.

בכמה קטעים של עונת הפריחה, נצפו גם כמה מאביקים נוספים (איור 5, כמו *Eucera sp.* (זכר, 13.5 ב28.3.90-), *Nomada sp.* (13mm, 16.4.90-27.4.90) והצרעה פלכית *Polystes*. מספר פרטים של חיפושיות מהסוג *Oxythyrea* היא פרחית אביגיל, נצפו על התפרחות בין 28.3.90 ו-16.4.90. חיפושיות אלה ידועות כטורפות פרחים.

העש *Zygaena* ו-2 פשפשים נצפו על התפרחות במשך 5 חודשים של תצפיות השדה. יש לזכור שביקורים של דבורת הדבש היוו יותר מ-99% של כלל ביקורי המאביקים (למעלה מ-18,000 ביקורים נרשמו במהלך העבודה). לפיכך, יתר המאביקים כמעט ואינם נזכרים בספירות של ההגעות והביקורים של מאביקים המוצגות בסעיף הבא.

טבלה 7. השפעת נוכחות או העדר דגל על פעילות מאביקים בתפרחות של אזוביון דגול.

כל החישובים מבוססים על ביקורים של דבורת הדבש, למעט מקרים מועטים של ביקורי מאביקים אחרים, שצוינו בהערה ממוספרת. מספר הביקורים הממוצע לפרח במהלך חיי פרח הוא 26.85.

הערות:

(1) התפרחות חסרות הדגל היו על קבוצת צמחים שממנה כל הדגלים הוסרו בשלב הניצן. בצמחים אלה לא היו תפרחות בעלות דגל.

(2) הדגלים הוסרו מהתפרחות בבוקר יום התצפית.

(3) נרשמו גם כמה ביקורים של Eucera sp..

4)) נרשם גם ביקור אחד של Oxythyrea sp..

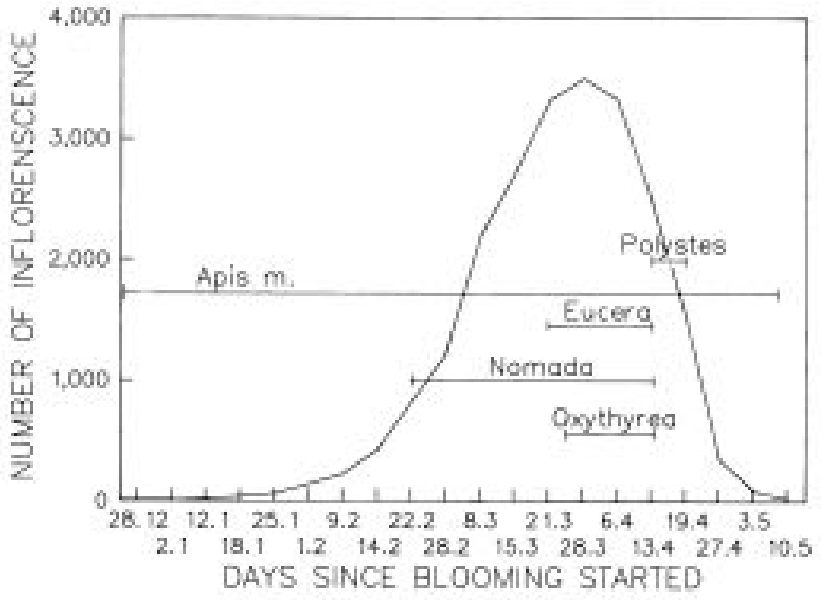
5)) מספר התפרחות שנכללו בקטע הצמח שנדגם.

תאריך (1990)	השעה	משך התצפית (דקות)	טמפ (^{0}C)	תפרחות עם דגל			תפרחות ללא דגל			הערות
				מספר (5)	מס' הגעות (לתפרחת ב 10 דקות)	מס' ביקורים (לתפרחת ב 10 דקות)	מספר (5)	מס' הגעות (לתפרחת ב 10 דקות)	מס' ביקורים (לתפרחת ב 10 דקות)	
16.2	12.00	10		161		0.509	86		0.558	(1)
20.2	10.45	10	16	45		0.490	56		1.050	(1)
23.2	09.45	10		68		1.260	55		0.600	(1)
23.2	09.55	10		42		1.190	67		0.630	(1)
8.3	12.20	10		28	0.178	0.714	95	0.042	0.378	(1)
15.3	13.30	10		57	0.333	1.400	87	0.149	0.632	(1)

(1)	1.940	0.472	53	3.370	0.724	29		10	13.50	15.3
(2)				0.589	0.054	56	20	10	09.10	21.3
(2)				0.380	0.042	71	20	10	09.10	21.3
(2)		0.098	71	0.839	0.107	56	20	10	09.25	21.3
(3),(2)	1.269	0.385	26	1.428	0.357	28	21	10	09.45	21.3
(3),(2)	0.423	0.192	26	1.178	0.285	28	21	10	10.00	21.3
(2)				0.914	0.214	28	21	10	10.15	21.3
				0.423	0.192	26	21	10	10.30	21.3
(2)	0.862	0.241	29				21	10	10.30	21.3
(2)	0.884	0.153	26				21	10	10.30	21.3
(2)	2.730	0.692	26	1.320	0.321	28	25	10	13.30	21.3
(2)	1.000	0.172	29	1.460	0.423	26	24.5	10	13.45	21.3
(2)	0.093	0.023	43	0.928	0.214	28		10	10.35	25.3
(2)	0.312	0.063	32	1.050	0.125	40		10	10.45	25.3
(4),(2)	0.465	0.041	73	0.177	0.048	124	22.5	10	13.40	28.3
(2)	1.315	0.109	73	0.336	0.037	107	22.5	10	13.55	28.3
(2)	0.489	0.082	49	0.621	0.068	29	22.5	10	14.10	28.3
(2)	0.979	0.184	49	0.000	0.000	29	25	10	14.20	28.3
(3)		0.020	102		0.036	157	27.5	30	13.00	10.4

———————————————————————

איור 5. שכיחות שפעת תפרחות **אזוביון דגול** לאורך חתך של 100 מטר בשמורת חרוצים לאורך כל עונת הפריחה בתוספת המאביקים אשר בקרו את הפרחים בתפרחות אלה. נדגמו בסך-הכל 50 שיחי אזוביון. פעילות סוגי המאביקים מסומנת בקווים מאוזנים (צרעה אחת, חיפושית אחת ושלושה מיני דבורים; החיפושית, **פרחית אביגיל**, נדגמה אוכלת אברי תפרחת היא כנראה רק מזיקה ואיננה תורמת להאבקה).



יא. הקשר בין נוכחות דגל בתפרחות לפעילות מאביקים

סדרת תצפיות נערכה במשך עונת הפריחה ובה נדגמו ביקורי מאביקים בתפרחות של אזוביון דגול. בתצפיות נבחנה השאלה אם הנוכחות דגל בתפרחת או העדרו ממנה משפיעים על פעילות המאביקים. התצפיות נערכו בו זמנית באוכלוסיות של תפרחות רגילות נושאות דגל ובאוכלוסיות שמהן הדגל חוסר מלאכותית.

טבלה 7 מראה בפרוטרוט את כל סדרת התצפיות שנערכו במשך עונת הפריחה. הסרת הדגל נעשתה בשני אופנים:

א. כל התצפיות שנערכו בין 16.2 ל-15.3 נעשו בתפרחות של צמחים שמהם כל הדגלים הוסרו טרם הפריחה, בעוד התפרחת היא בשלב הניצן. בצמחים אלה לא היו כלל תפרחות בעלות דגל. התפרחות חסרות דגל אלה הושוו לתפיחות אינטקטיות שנמצאו על פרטים אחרים באוכלוסיית הצמחים, שבהם לא נעשתה פעולת ההסרה. קבוצה זו סומנה בהערה מס' 1 בטבלה 7.

ב. התצפיות שנערכו בין 21.3 ל-10.4, התקיימו בצמחים בעלי תפרחות שמהם הדגלים הוסרו ביום התצפית, מיד לפני התחלת התצפיות. השוואות נערכו בין תפרחות שנמצאו בקטעים שונים של השיח, שחלקן נשאו דגל וחלקן היו אלה שהדגל הוסר מהן. תפרחות אלה סומנו בטבלה 7 בהערה מס' 2.



אזוביון דגול בשמורת חרוצים. צילם ג. פולק ©
להגדלה – לחצו על התמונה.

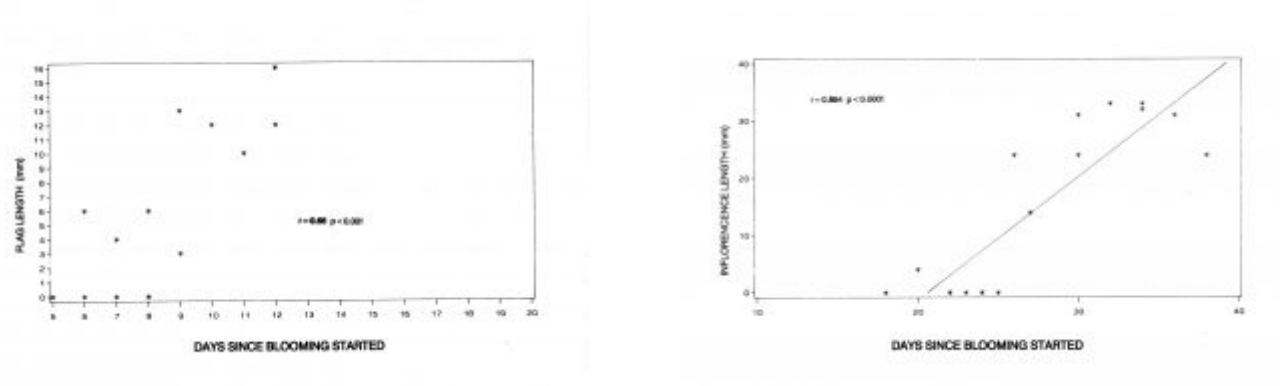
המספרים שהתקבלו הן עבור מספר ההגעות לצמחים הפורחים והן עבור הביקורים בפרח של מאביקים, הראו הבדלים גדולים מאוד בין התאריכים השונים של התצפיות. דבר זה נובע כנראה מהבדלים בתנאי מזג האוויר – טמפרטורה, לחות יחסית, מהירות הרוח ועננות. סיבה אחרת להבדלים בפעילות המאביקים היא ההשפעה של שפע הפריחה של מיני צמחים אחרים הגדלים בשטח.

השונות הגדולה מוצגת היטב בטבלה 7 עבור אותם המקרים שבהם גם הגעות וגם ביקורים נבחנו וחושבו עבור קבוצות הטיפול השורות בו זמנית. לדוגמה, הנתונים שהתקבלו עבור אותה קבוצת הטיפול ב-21.3 בשעה 10.30 מראים הבדל גדול במספר הביקורים אך דמיון במספר ההגעות, למרות שהן נעשו בו זמנית על תפרחות בעלות דגל. מצד שני, המדידות שנעשו באותו יום, 15 דקות מאוחר יותר בו זמנית בתפרחות ללא דגל הראו הבדל גדול במספר ההגעות ודמיון במספר הביקורים.

מבחן סטטיסטי לאי תלות הראה שכאשר משווים ביקורים והגעות של מאביקים בתפרחות בעלות דגל לעומת תפרחות חסרות דגל, מוצאים שהם נגזרים מאותה התפלגות וההבדל ביניהם איננו מובהק. אותו חוסר מובהקות נצפה גם במבחן של אי-תלות בתוך הטיפולים. חשוב לציין שב-10 מקרים מתוך סך הכל של 15 תצפיות בטבלה 7 היו יותר הגעות לתפרחות בעלות דגל מאשר לתפרחות חסרות דגל. תמונה דומה התגלתה גם בקשר לביקורים – ב-11 מתוך 17 מקרים הועדפו התפרחות בעלות הדגל. דבר זה מצביע על אפשרות של העדפה מסוימת של תפרחות עם דגל. העדפה כזאת, אם קיימת בכלל, היא בכל מקרה קטנה מאוד.

אורך הדגל ואורך התפרחת משתנה לאורך תקופת הפריחה

באיורים 6, 7 אפשר לראות כי האורך הממוצע של התפרחות וגם האורך הממוצע של דגלי התפרחת גדל לאורך תקופת הפריחה. התוצאות של דגם זה הפתיעו אותנו למדי ועל משמעותם נדון במאמר הקרוב.



יב. יבול הצוף וייצור הצוף בפרחים

יבול הצוף (Nectar standing crop- NSC) וייצור הצוף (Nectar production- NP) נבדקו פעמים אחדות במשך עונת הפריחה. טבלה 8 מייצגת מדידות צוף ומראה שבכל המקרים שבהם היתה פעילות מאביקים באתר המחקר, NSC היה נמוך: הכמויות נעו בין 0.006ml ל-0.023ml לפרח, והשונות היתה גדולה מאד. בפרחים רבים לא היה אפשר לדגום את יבול הצוף בגלל הנפח הקטן של הצורף בפרחים. לפרחים אלה נרשם כאילו כמות הצוף היא 0. רק במדידה אחת שבוצעה ב28.3- בשעה 7.30 בבוקר, לשני הדבורים החלו את פעילותן היומית, נמצאה כמות גדולה יחסית של יבול צוף – 0.18ml.

טבלה 8 . יבול הצוף (NSC), ייצור הצוף (NP) וריכוז הסוכר בפרחים של אזוביון דגול.

הערות:

(1) – התפרחות כוסו ברשת ל 24 או 3 שעות

(2) – הדיגום נעשה בבוקר ערפילי, טרם תחילת פעילות המאביקים

(3) – 28 חזרות. בשאר המקרים תמיד 30 חזרות.

תאריך 1990	השעה	טמפרטורה ^{0}C יבש	טמפרטורה ^{0}C לח	רוח	עננות	צורת הדיגום	יבול הצוף לפרח (ml)	ייצור הצוף (1)ml לפרח ליחידת זמן)	ריכוז הסוכר (%)	פעילות המאביקים

25.1	10.00	12		מזרחית חזקה	+	אקראי	± 0.008 0.019		60 ± 8 (5)	מעטה
25.1	10.30	12		מזרחית חזקה	+	אקראי	± 0.023 0.040		43 ± 30 (9)	מעטה
26.1	10.15	12	10.5	בינונית	8/8	אקראי		±0.161 0.09 24) שעות)	48 ± 11 (27)	אין
30.1	12.00	18		אין	7/8	אקראי	± 0.006 0.010			רבה
30.1	13.00	18		קלה	7/8	אקראי		±0.400 0.26 24) שעות)	40 ± 13 (29)	רבה מאד
21.3	08.00	18	8	חזקה	אובך	אקראי	± 0.012 0.018		61 ± 2 (5)	מעטה
21.3	08.00	18	8	חזקה	אובך	נבולים	± 0.004 0.013			מעטה
21.3	11.00	22.5	10.5	בינונית	2/8	אקראי	± 0.003 0.006			בינונית
21.3	11.00	22.5	10.5	בינונית	2/8	אקראי		±0.070 0.07 (3 שעות)	58 ± 6 (16)	בינונית
21.3	11.00	22.5	10.5	בינונית	2/8	נבולים		±0.070 0.07 (3 שעות)	54 ± 6 (15)	בינונית
21.3	14.00	24.5	12.5	בינונית	2/8	אקראי	± 0.004 0.008			בינונית
21.3	14.00	24.5	12.5	בינונית	2/8	אקראי		±0.120 0.08 (3 שעות)	51 ± 6 (22)	בינונית
28.3	07.00 (2)	10.5	10.5	אין	7/8	אקראי	± 0.184 0.084			אין
28.3	14.30	25.5	21	קלה-בינונית	0	דגל	0.013±0.016 (3)			בינונית
28.3	14.30	25.5	21	קלה-בינונית	0	ללא דגל	± 0.010 0.013			בינונית

ייצור הצוף נמדד בשישה מועדים שונים, או במשך 3 שעות או במשך 25 שעות. הכמות של ייצור הצוף נעה בין 0.017ml ל- 0.067ml לשעה. ייצור הצוף הממוצע הוא 0.027ml לשעה, שמתאים במידה רבה ליבול הצוף שנמדד בבוקר ה- 28.3.1990, לפני שהחלו ביקורי המאביקים (בערך 6 שעות של ייצור צוף: החל 16.00 אחרי הצהרים ביום שלפני,

כאשר נפסקו ביקורי החרקים ועד 0.700 בבוקר ביום שלמחרת). מדידות יבול הצוף וייצור הצוף בשעות שונות של היום מצביעות על כך שייצור הצוף נמשך לפחות מהשחר עד 14.00. בסך הכל, הנתונים מצביעים על כך שהמאביקים (דבורי דבש) הם אלה שאוספים את הצוף מהפרחים ובכך מרוקנים אותם.

בחלקת האזוביון בחרוצים דבורי הדבש מקבלות בממוצע 0.0086ml לביקור, למעט הביקור הראשון שאז היא מקבלת כפליים מהממוצע של יבול הצוף. כמויות אלה של יבול צוף נמוכות מאד בהשוואה ליבול הצוף בטיפוסי פרחים שבהם דבורי דבש מבקרות בישראל (ראה בדיון). **ניתוח סטטיסטי נפרד של יבול הצוף שהתקבל ב-28.3 בשעה 14.30, מראה שאין הבדל משמעותי בין פרחים שעל תפרחות בעלות דגל לבין פרחים בתפרחות חסרות דגל. מכאן שהפרחים בוקרו בצורה שווה ע"י דבורים, ללא קשר לנוכחות הדגל בתפרחת.**

ערכי ייצור הצוף ל-3 שעות או 24 שעות שונים אחד מהשני בהתאם לתאריך ולתנאים המטאורולוגיים ששררו בזמן הבדיקה. כאשר השווינו בו זמנית את ייצור הצוף בפרחים צעירים ובפרחים שמתחילים לנבול (טבלה 8, ב-21.3.90 בשעה 11.00), לא מצאנו הבדל בייצור הצוף בין שתי קבוצות הפרחים. לעומת זאת ב-23.3.90, בשעה 8.00, יבול הצוף של פרחים רגילים היה גבוה פי שלשוה מזה שבפרחים נובלים. גם פרחים שנבלו מבוקרים לעתים. יש לזכור שגם בפרחים שמתחילים לנבול, צינור הכותרת עדיין טרי.

ריכוז הסוכר היה אחיד למדי בכל מדידות הצוף והיה בתחום של 40-61%. ערכים אלה דומים לערכי ריכוז הסוכר שנמצאו במחקר האזוביון דגול בספרד(Devesa et al.1985).

יג. מיקום הנחיתה של המאביקים וכיוון התנועה הראשון לאחר הנחיתה

התנהגות הדבורים במהלך שיחור המזון נבחנה בשני היבטים:
1) מקום נקודת הנחיתה הראשון בתוך התפרחת, עשוי להצביע על הסיגנל הספציפי שאליו הדבורים נמשכות.
2) כיוון התנועה של הדבורים. טבלה 9 מייצגת שתי סדרות נתונים על מקום הנחיתה של הדבורים כאשר הן מגיעות לתפרחת של אזוביון. מספר דבורי הדבש הנוחתות על הדגל הוא קטן מאוד. רוב הנחיתות היא על התפרחות עצמן, עם העדפה מובהקת למחצית התחתונה

של התפרחת. (r=P<0.001).

טבלה 9. מקום הנחיתה של דבורים בתפרחות של אזוביון דגול

תאריך (1990)	שיעור הנחיתות(% מתוך כלל הנחיתות)		n
	בדגל	במחצית העליונה	במחצית התחתונה
16.2	4.5	36.0	58.5	200
23.2	1.0	35.3	63.7	102

בתוספת למיקום הנחיתה, רשמנו גם את כיוון התנועה הראשון של הדבורה מיד לאחר נחיתתה. טבלה 10 מראה שהכיוון השכיח של התנועה הראשונה היה כלפי מעלה. היו גם תנועות הצידה, אך לא תנועה כלפי מטה. אחרי הביקור הראשון, צפינו רק בתנועות אנכיות. לא צפינו מקרים שבהם המאביקים מתקרבים קודם אל הדגל או נוחתים עליו כאשר הם מגיעים לתפרחת, כפי שנרשם גם על ידי Hartmann (מידע אישי) במצילות מצוייצות.

בתצפיות נוספות שנעשו בעזרת וידאוטייפ, תנועת הדבורים וביקוריהם לאחר התנועה הראשונה מראה שהתנועה מפרח לפרח כלפי מטה בטורי הפרחים לא היתה נדירה והתרחשה לאחר שהדבורים הגיעו לפרח העליון בטור. עדיין לא פיתחנו את האמצעי שבעזרתו נוכל לבטא באופן כמותי את המספר היחסי השפע של כיווני התנועה השונים לאורך ביקור של דבורה בתפרחת במלואו.

טבלה 10. כיוון התנועה הראשון של דבורים לאחר נחיתתן בתפרחות של אזוביון דגול

הדיגום נעשה ב 23 בפברואר 1990.

מספר הביקורים = 102.

כיוון התנועה	% מתוך כלל הנחיתות		
	בדגל	במחצית העליונה	במחצית התחתונה
למעלה	0	16.8	38.2
למטה	0	0	0
הצידה	0	9.8	11.8
נטישה	0.98	8.8	12.7

דיון

א. היבטים ביוגיאוגרפיים של הסוג אזוביון, בקשר עם אקולוגית ההאבקה של אזוביון דגול

הסוג ***אזוביון*** כולל כ-30 מינים, הנפוצים מהודו דרך חצי האי ערב ומזרח אפריקה עד למערב האזור הים תיכוני והאיים הקנריים. מרכז התפוצה של הסוג הוא במערב האזור הים תיכוני, עם מרכז משני באזור הסודאני המתפשט גם לאזור הסהרו ערבי מערבית למזרח אפריקה (Devesa et al. 1985).

30 המינים בסוג אזוביון מחולקים ל-4 סקציות. **אזוביון דגול** שייך לסקציה Stoechas, שמאופיינת בתפרחות צפופות וקומפקטיות עם חפי דגל בראש התפרחת. מרכז התפוצה של סקציה זו הוא בחצי האי האיברי נכללים בה רק שלושה סוגים ברורים: **אזוביון משונן**, (L. dentata), **אזוביון דגול** (L. stoechas) **ואזוביון ירוק** (L. viridis). יש לציין כי במונוגרפיה חדשה של הסוג אזוביון מופרד המין א.משונן לסקציה עצמאית (Upson and Andrews 2004).

אזוביון דגול הוא המין בעל התפוצה הרחבה ביותר בסקציה, הן בטווח האקולוגי (הוא מצוי בתי גידול מגוונים בספרד) והן בטווח הגיאוגרפי. הוא המין היחיד בסקציה שנפוץ בכל אגן הים התיכון. במזרח האזור הים תיכוני הוא גדל בלעדית על מצעים חוליים (אבן חול או חמרה).

בספרד, המין מחולק לתת מינים רבים, עם מעברים המשכיים ביניהם. לכן, ההבחנה ביניהם קשה ביותר. תת-מינים אלה נבדלים אחד מהשני בתכונות התפרחות והדגלים (Devesa et al. 1985).





מינים של אזוביון בעלי דגל לעומת מינים חסרי דגל: בתמונה מימין אזוביון משונן זן תרבותי אשר בו הדגלים יוצאים גם מאמצע התפרחת. צילם א. שמידע ©
במרכז: זן תרבותי בו הדגלים מעטים וארוכים במיוחד.
משמאל: אזוביון מדברי הגדל בישראל במדבר החם, בו אין דגלים והפרחים גדולים ובולטים בכחול. צילם ג. שיאון ©
להגדלה – לחצו על התמונה.

הסקציה Lavandula י(Devesa et al.1985) נפוצה גם באזורים הסודאני והסהרו-ערבי וגם באזור הים-תיכוני. סקציה זו מיוצגת בישראל ע"י **אזוביון מדברי ואזוביון משונן**. בספרד היא מיוצגת ע"י *L.multifida*, שהוא מין נפוץ. סקציה זו נחשבת כמוצא של הסקציה stoechas בגלל תפוצתה הגיאוגרפית ומבנה התפרחות.

לשלושת המינים של הסקציה Lavandula שבדקנו, יש תפרחות ארוכות ודלילות, שאינן נושאות דגל אך יש להם חפים זעירים. צבע הפרחים הוא כחול בהיר ויש להם החזרה מבהיקה מאד של אור על סגול. אורך הפרחים הוא 11-15 מ"מ ואורך צינור הכותרת הוא 7 מ"מ.

המינים בסקציה Stoechas, בהשוואה לסקציה Lavandula, מאופיינים כאמור ע"י תפרחת צפופה וקומפקטית שנוצרת כתוצאה מהתקצרות הענפונים הצדדיים של התפרחת. כמו כן, תפרחת זו מאופיינת ע"י התארכות של החפים העליונים שיוצרת בכך את הדגל. הופעת הפרחים בתפרחת של **אזוביון מדברי** היא אקרופטלית (מתחילה מהבסיס ומסתיימת בקצה), בעוד שב**אזוביון דגול** הפרחים בתפרחת ערוכים בטורים אנכיים הודות למבנה הקומפקטי של התפרחת והצמידות המרחבית של ענפיה כאשר משווים את התפרחות של שתי הסקציות, אפשר לראות את ההבדלים הבאים (טבלה 4):

- הפרחים של סקציה Stoechas קשורים ביחס לגודל של התפרחת מאלה של הסקציה Lavandula. בתפרחות של הסקציה Stoechas נושאות דגל ואלה של הסקציה Lavandula – לא. מכאן, נראה שבסקציה Stoechas, האטרקטיביות של הפרחים קטנה ביחס להשקעה בדגלים.
- בסקציה Stoechas, רק הדגלים מחזירים אור V. בעוד שהפרחים הם "שחור -על סגול", בדומה ליתר חלקי התפרחת ולמעשה הם אינם נראים בתחום העל סגול. דבר זה נכון גם להחזרה באור הנראה: צבע הארגמן הכהה של הפרחים אינו בולט במיוחד על הרקע של התפרחת כולה. לעומת זאת, בסקציה Lavandula, הפרחים בולטים מאד ביחס לרקע, גם באור הנראה וגם בתחום העל-סגול.
- הפרחים של אזוביון דגול ערוכים בטורים ישרים. כמו כן, משך הפריחה של הפרחים התחתונים ארוך מזה של העליונים ופרחים נבולים למחצה ממשיכים לייצר צוף. כל התכונות הללו תורמות להיותו של טור הפרחים הפתוחים בסקציה Stoechas – ארוך.

בפרקי זמן מסויימים במהלך עונת הפריחה, הפרחים מסודרים בטורים הדוקים וישירים, פרח אחד מעל השני ללא פערים ביניהם. מבנה טורי זה מאפשר כנראה למאביקים להיות יעילים יותר באיסוף הצוף ליחידת זמן נתונה. יש להדגיש שבאזוביון משונן (L. dentata), יש דגל, אך הפרחים אינם ערוכים כלל בטורים ישרים.

ככלל, מסתמנות היווצרות מגמות של התאמות ייחודיות להאבקה באזוביון דגול בשני כיוונים:

1. מבנה קומפקטי של התפרחת וקיצור המרחק בין פרחים יחד עם מיזעור גודל הפרח ועריכת הפרחים מניבי הצוף בטורים אורכים יחסית.
2. פיתוח איבר משיכה מיוחד – הדגל – בנוסף לכותרת הפרח, כפיצוי חלקי על הפרחים הקטנים והלא אטרקטיביים, הן באורכי הגל של האור הנראה והן בעל-סגול.

ב. השוואה של התוצאות בין ישראל וספרד

טבלה 11 מציגה סיכום של המדדים בני ההשוואה של תכונות האזוביון שנחקרו בספרד (Devesa et al. 1985) ובישראל (במחקר זה).

ככלל, קיים דמיון רב בין האוכלוסיות של ישראל וספרד. חשוב לציין שאזוביון דגול נפוץ מאד בספרד, במגוון בתי גידול, טופוגרפיה ומשטח משקעים, בעיר שבישראל הוא מוגבל לכתמים מועטים לאורך מישור החוף שם הוא גדל בעיקר על חמרה חולית.

המאפיינים הבאים החשובים לדיון מוצגים כאן ונבחנו מחדש בפרוטרוט בישראל:

- התקצרות אורך הפרח בקשר עם מיקום הפרח בטור.
- תקופת פריחה ממושכת של התפרחת, בהשוואה לידוע לנו על משך הפריחה של השפתניים ומיני צמחים אחרים.
- סידור הדוק, סימטרי וטורי של הפרחים לאורך התפרחת, במיוחד בשלבים המוקדמים של עונת הפריחה.

דבסה וחובריו (Devesa et al. 1985) עסקו בעיקר בהשוואת שלושת תת המינים ומחקרם המעולה חסר נתונים על מאביקים ועל היבטים אחרים שחשובים להבנת ההתאמה של

יחידות הפריחה למאביקיהן.

טבלה 11. השוואה של תכונות הפרח והתפרחת באזוביון דגול בין ישראל (מחקר זה) וספרד (בעיקר לפי Devesa וחובריו, 1985).

מקרא:

St. – תת המין Stoechas,

Sa. – תת המין Sampaiana,

Lu. – תת המין Luisieri

הערות:

(1) תצפיותינו בספרד במאי 1990, בתת המין Stoechas , מדרום למדריד.

(2) גוטסברגר והרטמן (1988) דיווחו על משך פריחה של 14 יום, אך לא סיפקו נתונים כמותיים.

(3) גוטסברגר והרטמן דיווחו לראשונה על על ממצא מעניין זה, אך ללא מדידות כמותיות.

(4) נתונים של גוטסברגר והרטמן (1988).

(5) מידע עקיף, לפי השוואת חנטת פירות (Devesa וחובריו, 1985). אין תצפיות ישירות במאביקים.

התכונה	ישראל (חרוצים)	ספרד ופורטוגל
משך עונת הפריחה	סוף דצמבר עד אמצע מאי	פברואר -אפריל (מידע חלקי)
שיא הפריחה	5.4 – 25.3	–
המספר הפוטנציאלי של פרחים לתפרחת	130-150	St. – 187.5 Lu. – 139.9 Sa. – 127.5
<u>תפרחות:</u>		
משך הפריחה בצמח	90.8 ימים	–
מספר שיאי הפריחה	3-5	Lu. – 2, St. – 4, Sa. – 5.
מרווח הזמן בין השיאים	8-16 ימים	10 ימים
משך חיי התפרחת	46.6 ימים	St. – 41, Lu. – 30, Sa. – 48
<u>דגל:</u>		
מספר חפי הדגל	3-4	4-5
צבע	סגול, UV מבהיק	זהה
משך החיים	33.6 ימים	–
יחס האורך דגל/תפרחת	0.33	0.37-0.46
<u>פרחים:</u>		
סידור הפרחים בשיא הפריחה	סידור אנכי הדוק ב 2 השיאים הראשונים	זהה (1)
משך החיים	4.6 ימים	4-5 (2)
משך החיים ביחס לעונה		קצר יותר בסוף העונה

משך החיים ביחס למיקום	קצר יותר בחלק העליון של הטור	זהה
ייצור אבקה (גרגרי אבקה לאבקן)	–	1100-1300
ייצור הצוף (ml ל 24 שעות)	0.16-0.4	0.25-0.6
ייצור צוף בפרחים נבולים	כן	כן (3)
צבע באור הנראה	ארגמן-שחור	זהה
צבע בעל סגול	שחור	זהה (1)
<u>מאביקים:</u>	99% דבורי דבש, מעט Eucera ו Nomada	דבורים, זבובים ופרפרים (4)
העדפת תפרחות בעלות דגל ע"י מאביקים	לא (לא מובהק)	עדות עקיפה – לא (5)
מיקום ההגעה	לא בדגל, העדפה חלקית לחלק התחתון	בומבוסים נוחתות בדגל, דבורי דבש – לא (4)
תנועת דבורים בתוך התפרחת	לרוב כלפי מעלה	לא נבדק ע"י Devesa וחובריו, דבורי דבש כלפי מעלה, בומבוסים כלפי מטה ובאקראי (4)

ג. על שש תכונות הפריחה של אזוביון דגול שעשויות להקל על שיחור המזון של המאביקים

לאזוביון דגול יש שש תכונות ייחודיות בפרח או בתפרחת (בהשוואה למיני אזוביון אחרים – ראה בפרק התוצאות) , שעשויות להיות קשורות להאבקה:

1. הדגל – שהוא תכונה יוצאת דופן בתפרחות של צמחים.
2. תפרחות קומפקטיות וצפופות.
3. טורי פרחים ישרים ואנכיים, ללא פערים בתוכם.
4. פרחים יבולים למחצה ממשיכים לייצר צוף, לפחות בכמויות קטנות.
5. פרחים לא בולטים גם באור הנראה וגם בתחום העל-סגול.
6. משך פריחה ארוך של התפרחות ושל פרטי הצמחים ותקופת פריחה ממושכת באוכלוסיה כולה.

גוטסברגר והרטמן (Gottsberger and Hartmann 1988) כמו גם חוקרים אחרים (Devesa et al. 1985, Faegri and van der Pijl 1979, Kugler 1970, Muller 1883) פירשו את ארבע התכונות הראשונות כהתאמה משוכללת אל המאביק: התכונות שנבררו באבולוציה היו אלה שהקלו על ביקור המאביק. בקטע הבא נדון בסוגיה זו בפרוטרוט, ונציג היפותזה חלופית.

תפרחות קומפקטיות.

תפרחת קומפקטית היא תכונה נפוצה בצמחי פרחים (Shmida and Cohen 1991). בספרות מוצעים הסברים אדפטיביים שונים לתפרחת קומפקטית:

1. הגנה כנגד הביקורים של חרקים של הזרעים (Proctor and Yeo 1973).
2. הגדלת ההבלטה של תצוגת הפרח (Gottsberger and Hartmann 1988, Muller 1883, Wyatt 1980, Wyatt

1982).
3. עידוד גיטנוגמיה (האבקת שונים) או מגבלות אחרות שנגרמות ע"י פונקציית הייצור של הזרעים (Shmida and Cohen 1991, Willson and Burkey 1983)
4. הגדלת יעילות איסוף הצוף – הרווח בכמות הצוף הנאספת ביחידת זמן (Heinrich and Raven 1972).

אנו מעדיפים את הטיעון של הגדלת היעילות, אף על פי שאין לנו נתונים רלבנטיים שיקלו עלינו לדחות את יתר שלוש האלטרנטיבות.

טורי פרחים ופרחים נבולים מניבי צוף

בדקנו מחדש שתי תכונות יוצאות דופן אלה בפרוטרוט, ומצאנו שבדרך כלל הן נכונות. טורי פרחים קיימים אמנם גם במינים אחרים בשפתניים ובקוציציים, אך באזוביון הם מאורגנים ביותר, בטורים ישרים ללא פערים.

בנוסף לכך, העובדה שמשך חיי הפרחים מתקצר ככל שהפרח ממוקם בעמדה גבוהה יותר בטור וכן העובדה שפרחים, נבולים או נבולים למחצה ממשיכים לייצר צוף, תורמת לקיומו של הטור ולאורכו.

כל התכונות הללו, אכן מקילות על ביקורי דבורים ומגבירות את יעילות איסוף הצוף – אם אנו מאמינים[1] שההצלחה הרפרודוקטיבית של האזוביון מוגבלת ע"י מאביקים (או היתה מוגבלת כאשר תכונות אלה התפתחו באבולוציה), והדבורים[2] היו המאביקים היעילים, הרי קל לבנות את התרחיש האבולוציוני שבו התפתחו תכונות אלה.

על "דגל התפרחת"

מחקר זה החל בהשערת אפס שהובעה ע"י מחברים קודמים, שהדגל פועל כאיבר תצוגה עבור המאביקים (Faegri and van der Pijl 1979, Gottsberger and Hartmann 1988) תפרחות בעלות דגל מושכות[3] יותר מאביקים ובסופו של דבר יבקרו ביותר פרחים ויתרמו ליותר הפריות.

טיעונים נוספים שהבאנו בראשית הדיון היו, שבסקציה Stoechas בסוג אזוביון יש כנראה מתאם הפוך בין תצוגת הפרח לבין הדגל: כאשר משווים זאת עם צמחים מסקציות אחרות, יש לאזוביון דגול פרחים קטנים יותר ולא בולטים. הרטמן (מידע אישי) הסביר לנו טיעון זה: יותר יעיל (באמצעות חסכון באנרגיה לבניית איברים) לבנות איבר תצוגה אחד עבור פרחים רבים ולא למקם תצוגה נוספת על כל אחד מהם". תוצאותינו אינן תומכות בהיפותזה זאת. לא נמצאה העדפה מובהקת של דבורים מנוסות בין תפרחות בעלות דגל לבין תפרחות

חסרות דגל (טבלה 7).

גם במקרים שבהם כל הדגלים הוסרו מכל התפרחות מיד בתחילת הפריחה, לא היה הבדל בשיעורי הביקורים בין קבוצות הטיפול והביקורת.

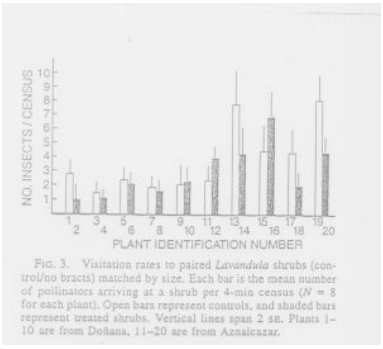


FIG. 3. Visitation rates to paired *Lavandula* shrubs (control/no bracts) matched by size. Each bar is the mean number of pollinators arriving at a shrub per 4-min census ($N = 8$ for each plant). Open bars represent controls, and shaded bars represent treated shrubs. Vertical lines span 2 SE. Plants 1–10 are from Doñana, 11–20 are from Aznalcazar.





התמונות מימין ובמרכז מראות שיחי אזוביון דגול בשיא פריחה כאשר לכל התפרחות ישנם דגלים מפותחים, אך חלק מהתפרחות חסרות פרחים. צילם ע. גולן ©. הגרף מצד שמאל מתאר את התוצאות שקיבלו דבסה והררה (1985) כאשר בדקו את העדפת המאביקים לתפרחות בעלות דגל לעומת תפרחות חסרות דגל; בגרף רואים כי ברוב התחנות הייתה העדפה לשיחים עם תפרחות בעלות דגל.
להגדלה – לחצו על התמונה.

שלוש גישות שונות יכולות הסביר תוצאות כאלה:

- הדגל איננו רלבנטי לגילוי המאביקים את התפרחת ולתצוגת הפרחים. יתכן שזהו איבר שרידי שאינו מתפקד עוד (אם זה כך – מדוע לא התכנון כליל?).
- דבורת דבש אינה המאביק הטבעי של אזוביון דגול. המאביק הטבעי, שלא זוהה עדיין, העדיף תפרחות בעלות דגל.
- לדגל יש ערך אדפטיבי בהאבקה בשלב הנאיבי של פעילות המאביק, כאשר הוא בוקע ולומד את שוק האבקה.

גם לדגל וגם לכל פרחים ה"צנועים" יש ערך אדפטיבי בהאבקה בשלב הנאיבי של המאביק, כאשר הוא בוקע ולומד את שוק ההאבקה.

בסעיפים הבאים נדון רק בגישה השלישית.

==========

[1] איננו מתיימרים להוכיח זאת במאמר זה.

[2] אנו מתייחסים בעיקר לדבורים ותוצאות חורפיות-אביביות בישראל, שאורך לשונן גדול מ6- מ"מ. הסוגים הנפוצים הם: *Osmia, Eucera, Anthopora* ו- *Synhalonia*.

[3] משיכה במובן שהציעו כהן ושמידע (Shmida and Cohen 1991) מחקרים קודמים לא ציינו במפורש אם משיכה מתייחסת רק לשלב הגילוי או גם לשלב הזיהוי. הם גם לא הבחינו אם הדגל פועל בעיקר על השלב הנאיבי, או גם על השלב המנוסה של הדבורה המשחרת.

ד. מדוע אין מתאם בין העדפות הדבורים לבין תפרחות בעלות דגל

המתאם בין האות (סיגול, במקרה זו התצוגה החזותית) והגמול מהווה מערכת סבוכה של קשרים ועדיין יש בשטח זה שאלות בסיסיות פתוחות (Cohen and Shmida 1993, Menzel 1985, Menzel 1990, Menzel and Backhause 1990, Menzel and Shmida 1991).

המאביקים משתמשים בחלק הפרח המשמש לתצוגה גם לגילוי המקום וגם כמות לשלוף מהזכרון מידע. אינטראקציה זו מעוררת ציפיה מוקדמת אצל המאביק לגבי הגמול בפרח. שלושה קני מידה מרחביים של גילוי יכולים להתרחש במהלך השיור של המאביק: הפרח, התפרחת (או הפרט, אם התפרחת היא הפרט כולו) והסביבה (קנה מידה זה יכול לנוע בין מ"ר אחד למטרים רבועים אחדים ויכולים לכלול פרט אחד – עץ או שיח – או פרטים רבים) רק ברמה הנמוכה ביותר – תצוגת הפרח – הוכח בניסוי שהם קשורים ישירות עם הגמול (Menzel 1985, Menzel et al. 1974, Menzel and Erber 1978)

עדויות עקיפות ותצפיות רבות של אנטומולוגיים ומומחי האבקה, מצביעות על כך שגם הרמה השניה והשלישית של קנה המידה תקפים (Gould 1985): הראו, לפחות לגבי דבורים, שחרקים יכולים ללמוד ולזכור אות סביבתי בסביבת הפרח. דבורים חזרו וביקרו והעדיפו פרחים מסויימים, והתייחסו לאותו (Barth 1985, Frisch 1967, Seely 1985).

אם כך, תצוגה מחוץ לפרח יכולה לשמש כאות, והדבורה יכולה לקשרו עם הגמול (Gould and Gould 1988).

בסעיפים הבאים נציג שלושה הסברים לעובדה שאיננו מקבלים העפה ברורה של הדבורה המשחרת לתפרחות בעלות דגל באזוביון:

1. רמות שונות של תצוגה בקשר עם מיקום האות ואיכות הגמול.

הסבר אפשרי הוא, שיחידת הגילוי של המשאב, עבור המאביק, אינה התפרחת הבודדת אלא אוכלוסיה גדולה של תפרחות (פרט צמח או כמה פרטים בחלקה). לכן, הדגל משמש כיחידת גילוי מרחוק, שמצביעה על מיקום המשאב. אחרי שהדבורה מצאה את המשאב והגיעה לתחומו, וליחידת הגילוי (אוכלוסית הדגלים) אין עוד כל משמעות.

הסבר כזה מנבא, שקל יהיה לגלות סביבה רבת דגלים מאשר סביבה דלת דגלים. הניסויים

שערכנו, שבהם הסרנו את כל הדגלים מצמח שלם והשווינו את ביקורי הדבורים בינו לבין צמח בעל דגלים, אינם תומכים בהסבר זה.

הדגל עשוי לשמש כאות (איבר תצוגה) לגילוי ממרחק רב רק במשך השלבים הראשונים של תהליך הלמידה אצל כל פרט מאביק ("שלב הלמידה" – לפי Bertsch 1987 ומידע אישי).

ככל שהמאביקים מוצאים את משאבי הפרחים ומתוגמלים ע"י הצוף, הם לומדים מיד למצוא אותם בעזרת מספר גדול של תכונות נוספות של הפרח וסביבתו, שמחליפות את הדגל כאות חיוני לגילוי מרחוק (Menzel 1985, Menzel 1990).

אותות אלה הם: מיקום סביבת הפרח ביחס לכיוון ולמרחק מאחר הקן (ע"י אוריינטציה של המרחב והמרחק (Frisch 1967, Wehner and Menzel 1990) ועמדת הפרח ביחס לנקודות דיון בשטח או לדגם של האופק.

סביר מאוד שרוב המאביקים במחקר זה מצאו את פרחי האזוביון בפעם הראשונה כשהם משתמשים בדגל כיחידת גילוי. בזמן שבו בדקנו אותם, נראה שהמאביקים למדו כבר מקודם את המיקום והכיוון של המשאבים ולכן הם החליפו את אותו הדגל באותות אחרים המצויים בסביבה.

2. טיעונים של שיחור מזון אופטימלי (optimal foraging)

מקובל לפחות לגבי דבורים גדולות, כמו דבורת הדבש, מיני Anthophora ודבורי בומבוס, שרוב ההעדפות בין פרחים אינן טבועות ומורשות, אלא נלמדות ומעודכנות במהלך חיי הדבורים. במצב שיווי משקל, אם למאביקים יש מידע מלא על השוק, יבול הצוף צריך להיות מושווה בכל הפרחים שבהם הדבורים משחרות[1] דבורי דבש, שהעדיפו בשלב חייהן המוקדם אזוביון עם דגלים, ילמדו שבתפרחות חסרות דגל יבול הצוף גבוה יותר ולכן חלק מהן ישנו את העדפתן עד שיבול הצוף בשתי אוכלוסיות ישתווה פחות או יותר. מחיר ההיערכות החדשה וזמן הטיפול יהיה זהה עבור תפרחות בעלות דגל וחסרות דגל. כמות יבול הצוף השווה שנמצאה בשני טיפוסי התפרחות (טבלה 10) מצביעה על כך שהדבורים אכן למדו שהן מקבלות את אותה תמורה של צוף בשני טיפוסי התפרחות. האם זו הסיבה שדבורים אינם נמשכות יותר לתפרחות בעלות דגל?

הסברים כאלה מניחים למידה מתמדת ועידכון של מיקום גמולי הפרח ואיכותם במהלך שלב

השיחור של המאביקים – הנחה שאינה מציאותית (Cohen and Shmida 1993), אך אנו נוקטים בה כאן למען הפשטות.

הסבר יותר מציאותי צריך לקחת בחשבון את שלבי המעבר, שבהם המאביק תר אחר פרחים מעניקי גמול, אוסף מידע על תכולת הצוף ומעדכן את זכרונו לגבי המתאם בין אותות התצוגה וגמולי הפרח.

3. ההיפותזה של "חלון הסקרנות"

אנו מניחים שלדבורים שזה עתה בקעו מהגלמים, שאנו מכנים אותן "דבורים נאיביות" אין העדפות טבועות חזקות לצורה וצבע של פרחים ספציפיים (Heinrich 1983, Menzel 1985), אך למוכנות שלהן ללמוד צבעים (Menzel 1985, Menzel and Erber 1978) או צורה של פרחים יש מרכיבים טבועים. ככלל, אנו מניחים שההעדפות הדיפרנציאליות של טיפוסי דבורים לטיפוסי פרחים בחברות טבעיות הן תוצאה של "למידה ע"י עשיה" של המאביקים המשחרים: לדבורים יש יכולת רבה ביותר לעדכן את זכרונן לגבי גמולי הפרח בקשר עם המיקום והזמן, ולכן הן מעדכנות גם את העדפותיהן (Menzel, מידע אישי).

מאביקים בשלב הנאיבי, עשויים להתנהג באורח שונה לחלוטין מאשר בשלב המנוסה. ברטש (Bertsch 1987) (ומידע אישי) ערך ניסויים מעניינים מאד שבהם הראה שבכמה מקרים זכרים של דבורי בומבוס, בשלב ההתחלה של פעילות השיחור, אינם מעדכנים את המתאם בין כמות הגמול והאות (צבע הפרח). הוא מצא שאם הדבורים נחשפו קודם לפרחים צהובים ורק אחר כך לפרחים כחולים, רק חלק קטן של הביקורים הוסט מפרחים צהובים לכחולים. ברטש פורש את תוצאותיו כדלקמן:

1. בשלב הנאיבי ההתחלתי, שלו הוא קרא "חלון הלמידה", האותות המתקבלים מהפרחים, כמו צורה וצבע, מתאגדים עם הגמול הקשור ומוערכים וכך מתבססות אצל הדבורה ההעדפות לטיפוסי פרחים המצויים במתאם עם גמול.
2. בתקופה המאוחרת של "השלב המנוסה" בשיחור, כאשר חלון הלמידה כבר נסגר, ההעדפות לטיפוסי פרחים כבר קובעו.

ברטש סבור שבמהלך השלב השני, הדבורה אינה מעדכנת עוד את זכרונה לגבי המתאם בין הגמולים וטיפוסי הפרח ולכן הוא מציין שבמשך השלב השני "הסיגנלים נעשים חשובים יותר מהגמול" (Bertsch 1987).

מעט מאוד מחקרים נעשו על דבורים נאיביות. מנדל (Menzel 1985) הראה שלדבורים מאומנות יש אותה מהירות למידה כמו לצעירות. מחקרים נוספים על דבורים מאומנות

ובומבוסים הראו באופן מוחלט שדבורים מנוסות לומדות צורה וצבע במהירות ומחליפות במהירות העדפות לפרחים בעלי גמול רב יותר (Menzel 1985, Heinrich 1983).

אנו מאמצים את התפיסה של "חלון הלמידה" של ברטש ומכנים אותה "חלון הסקרנות". אנו נניח שחלון הסקרנות הולך ונסגר במהלך חיי המאביק. המוכנות לחפש, ללמוד ולעדכן את ההעדפות גבוהים מאד בשלב הנאיבי של חיי הדבורה. מוכנות זו מוגבלת בזמן ופוחתת כל "שחלון הסקרנות" הולך ונסגר ("אינך יכול ללמד תחבולות חדשות לדבורה זקנה").

יתרה מזו, תכונות שונות של האותות פועלות של השלב הנאיבי לעומת השלב המנוסה: בעוד שבשלב הנאיבי הדבורים משתמשות באותות ויזואלים בולטים למרחוק, בשלב המנוסה הדבורים משתמשות באוריינטציה מרחבית ובזיכרון של תפיסה חזותית כדי לשוב ולאחד את ממדי המשאב.

ובאנלוגיה להתנהגות האדם – אנו משתמשים באותות שונים כאשר אנו מחפשים לראשונה מסעדה, בהשוואה לפעם השניה. דבר זה מתאים לניסויים נוירואתולוגיים שמצביעים על סיגנלים שונים המופעלים לגילוי ממרחק רב בהשוואה להיכרות ומיקום במרחק קטן.



אזוביון דגול. צילם ק. הולץ אפל ©
להגדלה – לחצו על התמונה.

על יסוד ההיפותזה של חלון הסקרנות, אנו מסבירים את המכניזם האדפטיבי של הדגל: התפרחות בעלות הדגל בולטות יותר ולכן מבוקרות בתכיפות רבה יותר ע"י מאביקים במשך השלב הנאיבי. לכן, דבורים ימצאו קודם פרטים בעלי דגלים, שקל יותר למקמם בשלב הנאיבי. אחרי שהדבורים מתרגלות גם לאותות אחרים, כדי לבקר מחדש את אתרי האזוביון, הן מתעלמות מהאמצעי שלמדו בהתחלה[2].

מנצל (מידע אישי) מדגיש את ההבדל בין המכניזם ההתנהגותי של החתמה לבין התהליך

של עידכון הזכרון.

בכל המקרים של החתמה, בעלי החיים לומדים את תכונות האובייקט בצורה מפורטת והולכים לאיבוד לגמרי כאשר תכונות אלה משתנות – הם לא יכירו יותר את האובייקט. במקרה של עידכון הזכרון, בעלי חיים קולטים את האות ומתייחסים אליו בעזרת זכרונם, שכולל גם היבטים טבועים וגם היבטים שנרכשו. כאשר דבורה מגלה אתר מזון פוטנציאלי חדש, היא מנסה להשוות אותו עם המידע המאוחסן בזכרון. דבר זה יתן לדבורה סדר עדיפויות לגבי מקורות המזון ויכתיב לה תגובה התנהגותית של השיחור. ברגע שהדבורה התנסתה בגמול, היא מתייגת את האתר החדש עם תכונות זכרון נוספות (למשל מיקום, כיוון, ריח, גובה, סידור מרחבי של הצורה וכו'). כתוצאה מכך, הזכרונות שהוליכו אותה לאתר המזון החדש מוחלפים בחלקם או במלואם עם התכונות והאותות החדשים.

מנצל מאמין שעידכון ושינוי כזה של הזכרון הנרכש של הפרט (שבחלקו מבוסס על זכרון טבוע), נמשך לאורך כל חיי המאביק, אף על פי שהבדלים ספציפיים קיימים בין מיני מאביקים: בכמה קבוצות של מאביקים תהליך העידכון איטי ודורש אירועים חוזרים רבים כדי שיתרחש. למאביקים מסוימים יש חלון סקרנות פתוח בכל חייהם בעוד שבאחרים תהליכי הלמידה והעידכון, מוגבלים רק לשלב המוקדם בחיי המאביק הבוגר. אנו מניחים שאורך חלון הסקרנות ועצמתו מותנים בזמן השיחור ובאופק.

עדות עקיפה להסברים אלה מצווה בתוצאות על העיתוי התיזמון של מהלך חיי הדגל ושל טורי הפרחים המאורגנים של הפרחים. טבלה 2 מראה שהדגל מופיע תמיד בתחילת שלב הפריחה של התפרחת. טבלה 1 מראה שהדגלים בדרך של נפוצים יותר בתחילת עונת הפריחה. תוצאות אלה תומכות בהיפותזה שלדבורים יש אותות שונים להתקרבות אל משאבי הפרחים בשלב הנאיבי מאשר בשלב המנוסה.

הסבר מציאותי צריך לקחת בחשבון גם את השלב היציב וגם את שלב המעבר של דגם השיחור של הדבורה. דבורים שכבר בחנו כמה פרחים יכולות לבסס כמה תכונות גיבוי בזכרונן (Menzel 1990). בדרך זו, האובדן של תכונת אות אחת, למשל הדגל, איננו משנה את התנהגות השיחור. גם אם חוסר הדגל יגרום להפחתה מסוימת של תדירות הביקורים, אלה מהדבורים שאכן מבקרות בתפרחות חסרות הדגל, יתוגמלו טוב יותר ולכן יתקנו את העדפותיהן מיד ע"י הגדלת ביקוריהם בתפרחות חסרות דגל, עד שתושג התפלגות אידיאלית חופשית עבור כל דבורה (Peleg and Shmida 1991).

==========

[1] למען הפשטות, אנו מתעלמים ממחיר התנועה, ההיערכות וזמן הטיפול בין פרחים ותפרחות (ראו פרטים אצל Peleg and Shmida, 1991)

[2] ניתן לערוך אנלוגיה עם הדרך שבה בני אדם מתמצאים בארץ חדשה. אחרי שהם נעזרים בשלטים פעמים רבות, הם שכוחים את שלטי המפתח הראשונים שבהם השתמשו. הדבר מאד מוחשי למי שמחקר עמית באוניברסיטה בארץ אחרת. אם הינך שואל אותו כיצד להגיע אליו – בדרך כלל קשה לו לומר לך את שמותה רחובות ומה כתוב על גבי השלטים, שבעזרתם תגיע מנמל התעופה, ובאיזו יציאה עליך לעזוב את האוטוסטרדה.



אזוביון דגול. צילם ג. פולק ©
להגדלה – לחצו על התמונה.

ה. מדוע הפרחים קטנים ואינם בולטים?

אם משווים את פרחי אזוביון דגול למיני אזוביון אחרים חסרי דגל, מוצאים שהפרחים לא רק קטנים בהרבה, אלא שהם גם בלתי בולטים לעין הן באור הנראה והן בעל סגול על רקע חפי התפרחת. דבר זה בולט יותר בתחום אורכי הגל העל סגולים, שבהם כל התפרחת נראית כהה ובלתי אפשרי לזהות את הפרחים בתחום זה של אורכי גל. חייבים לציין שלמיני אזוביון אחרים בישראל ובספרד (למשל L. multifida ואזוביון שעיר) יש גוון על סגול מבהיק (Menzel and Shmida 1991).

זו תכונת הפריחה היחידה שנראית סותרת את המגמה הכללית שבה רוב התכונות המיוחדות של אזוביון דגול התפתחו כדי להקל על גילוי הפרחים ועל איסוף הצוף. ההסבר הספקולטיבי שלנו נובע מתוך העבודה של שמוצע ומנצל (Shmida and Menzel 1991). הם חקרו החזרה בעל סגול של מאות מינים בעלי פרחים ומצאו שבפרחים מעניק גמול רב

מחוקרים ע"י דבורים גדולות, יש נטיה להימצאות צבעי על סגול שקשה לגלותם. מנצל ושמידע שיערו שפרח בעל גמול גבוה נותן אותות לא ברורים ולא בולטים בתחום העל סגול על מנת להרתיע חרקים "לא אינטליגנטים" (למשל זבובים).

לא רשמנו ביקורי זבובים באזוביון דגול. גוטסברגר והרטמן (Gottsberger and Hartmann 1988) הזכירו זבובים כמאביקים. (מידע אישי)

דומה שזבובים נוטים להתקרב ולדחות על הדגל, בעוד שדבורים אינן עושות כך. תצפיות אלה מצביעות על כך שלזבובים קשה לקשר בין תצוגת הדגל עם הגמולים בפרח.

במחקר ראיית דבורים וצבעי פרחים בפלורה של ישראל, פרשו מנצל ושמידע (Menzel and Shmida 1991) את ממצאיהם, כמצביעים על כך שהאות בפרח פונה אל דמות החיפוש (search image) של הדבורה ואות זה נלמד ומולד במשותף. האות, הוא הסיגנל לדבורה מאופין במידה הרבה ביותר ע"י ניגוד צבע בין חלקי הפרח החיצוניים (עם החזרת על סגול גבוהה) לבין חלקי הפרח הפנימיים (בו אין החזרת על-סגול). הגבול בין שני חלקים מנוגדים אלה בדרך כלל חד מאד. בניגוד לכך, פרחים שמאותתים לדבורים גדולות בדרך כלל חסרים דגם ניגודי כזה. דבר זה מתאים פחות לדמות החיפוש הטבועה בדבורים קטנות. מכיוון שדבורים גדולות מפתחות כנראה את דמות החיפוש תוך צבירת נסיון אישי, הם אינן מסתמכות במידה כה רבה על דגם הצבע והן מרויחות מהדחיקה של הדבורים הקטנות מה שמגדיל עבורן את זמינות הגמול (יותר צוף).

ו. מדוע עונת הפריחה ארוכה?

עונת הפריחה של אזוביון דגול היא הארוכה ביותר הידועה בישראל. טווח הפריחה מתמשך לאורך שלושה מצבי שוק של פרחים מאביקים – חורף, אביב והקיץ המוקדם. איננו מכירים שום מין אחר שלפרטיו יש פנולוגית פריחה מעין זו. התנאים של שוק ההאבקה הם שונים לגמרי בכל עונה וצפויות אסטרטגיות שונות של תיזמון (Cohen and Shmida , בהכנה).

איננו יודעים כיצד פריחה ממושכת זו מותאמת למאביקים. מתוך 17515 פרחים על צמח פורח של אזוביון, 1800 פורחים סימולטנית (במהלך פברואר ומארס, סמוך לשיא הפריחה). הנקודה היחידה שעשויה להיות קשורה היא הבאה: אם כל הפרחים בתוך תפרחת יפרחו בבת אחת, הפרחים לא יהיו מאורגנים בטורים האנכיים המוגדרים ולדבורה יהיה קשה מאוד לגלות באיזה פרח כבר ביקרה.

ז. מדוע צמחים בעלי דגל בתפרחת נדירים בצמחיה הים תיכונית?

טבלה 12 מייצגת תכונות פריחה של שלושת הטקסונים העיקריים שלהם תפרחות טוריות בעלות דגל בראשן.

מתוך כלל הצמחיה הים תיכונית והאירופית (למעלה מ30000- מינים). לסוגים הבאים (בנוסף לאזוביון) יש אברים המתפקדים כדגל: (1) במיני **כדן** (דוגמה: כדן זנוח) ו**מצילות** (דוגמה – מצילות החוף) יש פרטים שלהם ניצני פרח עקרים בצבע לילך בראש התפרחות. (2) **מרווה דגולה** – מין חד שנתי בעל שניים שלושה חפים סגולים כהים בראש התפרחת האנכית.

ההסברים המקובלים בספרות לתפרחות בעלות דגל רואים בתופעה זו התאמה מוצלחת למאביקים ומבנה יעיל שבו התצוגה משותפת לכל התפרחת.

טבלה 12. השוואה בין שלושה מינים בני סוגים ים תיכוניים שונים בעלי תפרחות עם דגל: מצילות מצויצות, מרווה דגולה ואזוביון דגול

התכונה	*מצילות מצויצות*	*מרווה דגולה*	*אזוביון דגול*
כללי:			
צורת החיים	גיאופיט	חד-שנתי	שיח נמוך
עונת הפריחה	מארס-אפריל	פברואר-מארס (אפריל)	(דצמבר) ינואר-מאי
מספר הפרחים לצמח	5-10	5-23	750
פרחים:			
צורת הפרח	כד גלילי	דו-שפתנית	דו-שפתנית דמוית צפורן
סימטריה	רדיאלית	בילטרלית	מעט בילטרלית
אורך צינור הכותרת	10 מ"מ	15 מ"מ	4 מ"מ
קוטר הפרח	4 מ"מ	10 מ"מ	2.8 מ"מ
הגמול למאביקים	רק צוף	רק צוף	רק צוף
עמדת הפרח ביחס לתפרחת	מאונך	מאונך	מאונך
דגל:			
האיבר	10-30 ניצני פרח עקרים	1-3 חפים	2-4 חפים
אורך	23.4 מ"מ	15.4 מ"מ	7.7 מ"מ
יחס האורך דגל/תפרחת	0.19	0.2	0.33
שכיחות הדגלים באוכלוסיה	לכל הפרטים דגל, אך גדלו ועוצמתו משתנים	השכיחות בין אוכלוסיות – 0-80%	לכל הצמחים יש דגלים, אך רק 65% מהתפרחות בעלות דגל
תפרחות:			
צפיפות התפרחות	דלילה מאד (8 פרחים ל 45 סמ"ר)	צפופה (18 פרחים ל 45 סמ"ר)	צפופה מאד (180 פרחים ל 45 סמ"ר)

צורת התפרחת – יש חפים לאורך התפרחת?	אין	יש, חפים רחבים וגדולים (17X15 מ"מ)	יש, חפים רחבים (10X12 מ"מ)
צבעים:			
צבע הדגל	לילך סגול	סגול	סגול
צבע הפרח באור הנראה	חום-קרם "מלוכלך"	לבנבן עם כתמים סגולים חוורים	ארגמן כהה – שחור
שינוי צבע במהלך הפריחה	כן, בולט מאד	"כמעט לא"	"כמעט לא"
החזרת על סגול מהדגל	על סגול כהה	על סגול כהה	על סגול מבהיק
החזרת על סגול מהפרח	על סגול כהה	על סגול כהה	על סגול כהה
ניגוד בין צבע הפרחים לצבע הרקע של התפרחת	לא בולט	בולט מעט	לא בולט
אטרקטיביות הדגל ממרחק (לעין האדם)	מאד	מאד	מאד
אטרקטיביות הפרח בהשוואה למינים אחרים באותו הסוג חסרי דגל	זהה	הרבה פחות	הרבה פחות

טבלה 12 מראה שאמנם בשניים מתוך שלושת הטקסונים בעלי הדגל הפרחים פחות בולטים בהשוואה לכל יתר המינים חסרי הדגל שבאותו הסוג. רואים גם שהפרחים מעניקי הצוף הם בלתי בולטים וקשים לאיתור ולהבחנה (למשל ב**נזמית לבנה**). דבר זה בולט במיוחד **במצילות מצוייצות**, שאצלה קשה להבדיל בין 5-6 הפרחים שבהם יש צוף לבין הניצנים והפרחים שנבלו.

במחקרי שדה, צפינו פעמים רבות בזבובים שמנסים לדגום פרחים של מצילות שאינם גומלים (ניצנים או נבולים) בעוד שדבורים דוגמות כמעט רק את הפרחים הטריים. תצפית זו מתאימה לפרדיגמה המקובלת שרוב הזבובים כנראה משתמשים הרבה פחות בלמידה כדי לאתר את משאבי המזון. זבוב מסוגל פחות מדבורה ללמוד ולהבחין בדגמים ויזואליים דקים (Dethier 1976, Menzel 1985).

אנו משערים, שעל ידי מיקום איבר התצוגה הרחק למעלה בראש התפרחת, מינים בעלי דגל מצלמים היטב לפרסם את עצמם לעין כל – "זהו מקומי !" – אבל כאשר המאביקים מתקרבים, הדגלים מקשים על חיי הצרכן המאביק – "כיצד בדיוק להגיע אל המשאב?" האנלוגיה לכלכלה היא: קל למצוא מסעדה לפי שלט צבעוני גדול, אך לפעמים קשה להיכנס למסעדה (דמי כניסה, או מפתח סודי). אנו מציעים שצמחים אחדים משדרים אותות מסובכים על מנת להרתיע מאביקים מסויימים וכדי למשוך אחרים. (Menzel and Shmida 1991)

אילו כל אחד יכול היה להיכנס לפרח, יבול הצוף היה נמוך מאוד. ע"י מתן מידע דיפרנציאלי למאביקים שונים, הצמח עשוי למשוך את המאביקים ה"טובים" (מאביקים קבועים ונאמנים לסוג פרח אחד (Waser 1983) ולדחות את האחרים.

אם היפותזה זו תקפה, יימצאו תפרחות בעלות דגל או אברים נלווים אחרים בפרחים המבוקרים ע"י חרקים אינטליגנטיים ובעלי יכולת למידה, שבעולם החרקים המאביקים פירושו דבורים גדולות (Menzel and Shmida 1991).

כל תצפיותינו על המאביקים של מצילות מצוייצות ומרווה דגולה הראו שהן מבוקרות ע"י דבורים גדולות ארוכות לשון שמתקרבות ישירות אל הפרחים הנכונים ונראה שדבורים מנוסות אלה אינן "שמות לב" לדגל.

אנו סבורים שהמפתח העיקרי להסבר של הערך האדפטיבי של הדגל טמון בחלון הלמידה של הדבורים הנאיביות. אם הן לומדות למקם ולאסוף צוף בפרחים באופן המותנה ע"י אות הדגל, האות יהיה בתיזמון טוב עם הגמול. הנתונים שלנו (טבלה 2) מראים היטב שבאזוביון דגול התיזמון די חלש. דגם זה נמצא גם במרווה דגולה (ל 36% מן הצמחים באוכלוסיה אין דגל כלל).

קשיים שיש לצמחים בסינכרוניזציה מדויקת של מועדי הדגל והפרחים, יכולים להוות הסבר מדוע מיקום התצוגה הרחק מהפרח ושימושה עבור הרבה פרחים במשותף, עלול להוות בעיה פיסיולוגית.

לכן, ההסבר היחיד שאנו יכולים להציע מדוע דגלים הם כה נדירים כמנגנון תצוגה הוא הבא: אם ישנה הפרדה בין התצוגה והפרח עצמו והתצוגה משרתת סימולטנית פרחים רבים, הרי שהתצוגה פונה רק למאביקים אינטליגנטיים ועלולה לגרום לבעיות פיסיולוגיות של תיזמון. כל סטייה מהתזמון המדויק בין זמינות הגמול והתצוגה הנצפית, תגרום לדחייה של מאביקים במקום למשיכתם. באנלוגיה הכלכלית הדבר דומה למסעדה שמצהירה על גבי שלט שהיא פתוחה, אך אינה עובדת לפי השלט.




אזוביון דגול. מימין ג. פולק ©, משמאל מ. מונוסוב ©
להגדלה – לחצו על התמונה.

הבעת תודה

אנו מודים למיכאלה רהט – גודמן, רני כשר, ונאוה פולק על עזרתם בתכנון ובביצוע של ניסויי השדה ובסיכום העבודה.
תודה לר. זלטן, ק. וודינגטון ור. מנצל על ההערות, ההארות והביקורת של כתב היד.
עבודה זו נתמכה ע"י קרן פולקסוואגן, מענק 1/63691 לקבוצת Ecoratio.

ספרות:

שמידע א ופולק ג 2007 הספר האדום של צמחי הבר בישראל. כרך א'. הוצאת רשות הטבע והגנים.

———————————————————————————————————

Barth FG 1985 Insects and Flowers: The Biology of a Partnership. Princeton University Press. Princeton, N.J. 297 pp.
Bertsch A 1987 Flowers as food sources and the cost of outcrossing. In: Schulze ED and Zwolfer H (eds.) Ecological Studies, Springer-Verlag Berlin. Vol. 61.pp. 273-293.
Chaytor DA 1937 A taxonomic study of the genus *Lavandula*. J. Linn. Soc. Bot. 51: 153-204.
Cohen D and Shmida A 1987 Display and reward in plants' flowers. Rotem, 25: 107-114 (in Hebrew).

Cohen D and Shmida A 1993 The Evolution of Flowers Display and Reward. Evolutionary Biology 27: 197-243.
Dethier VG 1976 The hungry Fly. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
Devesa TA Arroyo J and Herrera J 1985 Contribution to the knowledge of the floral biology of the genus Lavandula. Anales Jard. Bot. Madrid: 165-186 (in Spanish).
Faegri K and van der Pijl L 1979 The principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, London, 318 pp.
Frisch K von 1967 Dance Language and Orientation of bees. The Belknap Press of Harvard University press, Cambridge, Mass.
Gori DF 1983 Post-pollination phenomena and adaptive floral changes. In: Handbook of Experimental Pollination Biology, Jones CE and Little RJ (eds.) Van Nostrand Reinhold Company Inc. New York, pp. 31-49.
Gori DF 1989 Floral color change in *Lupinus* argentues (Fabaceae): why should plants advertise the location of unrewarding flowers to pollinators ? Evolution 43: 870-881.
Gottsberger G and Hartmann U 1988 Flag-Blossom and long-lasting flowers: a strategy for effective pollinator attraction in the Mediterranean region and in Atlantic Portugal. Lagascalia, 15: 635-641.
Gould JL 1985 How bees remember flower shapes? Science 227: 1492-1494.
Gould J and Gould CG 1988 The honeybee. Freeman press, Oxford. 239 pp.
Grant KA and Grant V 1964 Mechanical isolation of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera* (Labiatae). Evolution 18: 196-212.
Heinrich B and Raven PH 1972 Energetics and Pollination ecology. Science, 176: 597-602.
Heinrich B 1979 Bumblebees Economics. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 245 pp.
Heinrich B 1983 Insect foraging energetics. in: Jones CE and Little RJ (eds.) Handbook of Experimental Pollination Biology. Van Nostrand Reinhold,

New York. pp. 187-214.
Knuth 1988 Handbuch der Blutenbilogie. Verlag von Wilhelm Ingelmann, Leipzig. Vol 5.
Kugler H 1970 Blutenokologie. G. Fischer Verlag, Stuttgart. 345 pp.
Meeuse B and Meeuse S 1984 The Sex Life of Flowers. Facts on life pub. New York, New York. 152 pp.
Menzel R 1985 Learning in Invertebrates. In: Marler P and Terrace HS (eds.) The Biology of Learning. Dahlem Konferenzen 1984. Springer Verlag, Berlin. pp 55-74.
Menzel R 1990 Learning, memory and cognition in honeybees. In: Kesner RP and Olter DS (eds.) Neurobiology of Comparative Cognition. Erlbaum Inc. Hillslade, N.J. pp 237-292.
Menzel R and Backhause 1990 Colour vision in insects. in: Gouras P (ed.) Vision and Visual Dysfunction. Vol. 7, Perception of Colour. MacMillan Press, Houndsmills.
Menzel R Erber J and Mashur J 1974 Learning and memory in the honeybee. in: Browne LB (ed.) Experimental Analysis of Insect Behaviour. Springer -Verlag, Berlin. pp.195-217.
Menzel R and Erber J 1978 Learning and memory in bees. Sci. Am. 239/1, 102-110.
Menzel R and Shmida A 1991 The ecology of flower colours and the natural colour vision systems of insect pollinators. MS.
Muller H 1883 The Fertilization of Flowers. MacMillan Press and Co. London. 669 pp.
Peleg B and Shmida A 1991 Short-run Stable Matching between bees and flowers. Games and Economic behavior (in press).
Pollak G 1984 The vegetation of Hamra and Kurkar in the coastal plain of Israel. Rotem 13: 164 pp. (in Hebrew).
Proctor MCF and Yeo PF 1973 The Pollination of Flowers. Collins, London, 418 pp.
Raven PH Evert RF and Curtis H 1981 Biology of Plants. Worth pub. New

York, New York.
Schmidt-Hempel P Kacelnik A and Houston A 1985 Honeybees maximize efficiency by not filling their crop. Behav. Eco. Sociobiol. 17: 61-66.
Seely TD 1985 Honeybee Ecology. Princeton University Press. Princeton, N.J.
Selten R and Shmida A 1991 Pollinator foraging and flower competition in a game equilibrium model. In: R. Selten (ed.) Game Theory in Behavioral Sciences. Springer-Verlag, Berlin.
Selten R and Shmida A 1991 A model for the nectar equilibrium for normed and exclusive flowers. MS.
Shmida A and Cohen D 1989 Flowers: The advertizing game. Israel Land and Nature, 14: 110-117. (in Hebrew).
Shmida A and Dafni A 1990 Blooming strategies, flower size and advertisement in the “Lily group” geophytes of Israel. Herbertia, 45: 111-122.
Shmida A and Menzel R 1991 Ecological aspects of UV reflection of flowers in relation to insect pollination. MS.
Stephenson AG 1981 Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12: 253-259.
Upson A and Andrews S 2004 The Genus Lavandula, The Royal Botanical Gardens Kew, England.
Waser NM 1983 The adaptive nature of floral traits: Ideas and evidence. in: Real L (ed.) Pollination Biology. Academic Press, New York. pp. 241-285.
Wehner R and Menzel R 1990 Do insects have cognitive maps? Ann. Rev. Neurosci. 13: 403-414.
Willson MF 1983 Plant Reproductive Ecology. John Wiley and Sons, New York.
Willson MF and Burkey N 1983 Male Choice in Plants: Tactics, Mechanisms and Consequences. Princeton University Press. Princeton N.J.
Wyatt R 1980 The reproductive biology of *Asclepias tuberosa*: Flower number, arrangement and fruit-set. New Phytol. 85: 119-131.

Wyatt R 1982 Inflorescence architecture: How flower number, arrangement and phenology effect pollination and fruit-set. Am. J. Bot. 69: 585-594

==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

לציטוט: פולק ג ושמידע א 2019 מדוע תפרחות בעלות דגל כה נדירות? על אקולוגית ההאבקה של אזוביון דגול, כתב-עת "כלנית" מספר 5.

מדוע תפרחות בעלות דגל כה נדירות? על אקולוגית ההאבקה של אזוביון דגול Lavandula stoechas