# דו-פרצופיות מינית בצמחים בהשוואה לסימני מין משניים בחיות

**אבי שמידע** – המחלקה לאבולוציה ואקולוגיה והמרכז לרציונליות, האוניברסיטה העברית ירושלים avi.shmida@gmail.com

לעומת בעלי חיים, שם נפוצה תופעת דו-פרצופיות מינית בין זכרים ונקבות, קיימים חילוקי דעות האם דו-פרצופיות קיימת גם בצמחים. זו יכולה להתפתח בצמחים דו-ביתיים כמו **חרוב**, **תמר ודפנה**. דו-פרצופיות זוויגית היא התופעה בה קיימים הבדלים מורפולוגיים ברורים בין הזכרים לנקבות כאשר "כלל הטבע" הוא שכמעט תמיד הזכרים הם היפים יותר בעלי צבעי ראווה בולטים וניגודיים. במאמר זה אנו מנסים לתאר את הדגמים הנפוצים בטבע בנושא דו-פרצופיות מינית, במיוחד בצמחים. לעניות דעת המחבר תופעה זו נדירה מאוד בצמחים כיוון שהצמחים הם חסרי יכולת ראייה.

לאחרונה הופיעו כמה מאמרי מפתח הדנים בחשיבות המנגנון של סלקציה מינית בצמחים (Arnold 1994, de Jong et al. 2018, Swanson 2016, Andersson 1994, Grant 1995). בעוד יש דעות לכאן ולכאן לגבי ההגדרה של תופעת סלקציה מינית ומציאת הוכחות לקיום התהליך בצמחים (ראה סכום ב- Andersson 1994 chap 17), הרי בולטת התופעה כי דימורפיזם מיני איננו קיים כמעט בצמחים (אולם ראה Arnold 1994) לעומת חיות בהן נפוצה תופעת דימורפיזם מיני הקשורה לסימני מין משתנים המופיעים בדרך כלל בזכרים.



**ברוב בעלי החיים ובמיוחד במחלקת הציפורים, הזכרים יפים יותר וצבעוניים יותר ונושאים איברי מין משניים מוגזמים, כמו כרבולת התרנגול שבתמונה הימנית. משמאל: דו-פרצופיות זוויגית בירגזים. לזכר כרבולת נוצות המצטמררת בזמן החיזור. תמונות מהאינטרנט.**
**להגדלה – לחצו על התמונה**

גרנט (1995) כולל בהגדרת סלקציה מינית את הופעת סימני מין משניים ומדגיש כי בגלל הופעתם בחיות הציע דרווין את תהליך הסלקציה המינית בנוסף לסלקציה הטבעית. מיינרד-סמית (1989) מסכם כי דרווין הסביר את היווצרות סימני מין משניים כתוצאה מסלקציה מינית המתרחשת בשני אופנים (משלימים ואינם סותרים): תחרות בין פרטי אותו זוויג (לרוב זכרים) על גישה לזוויג השני (לרוב הנקבות) ובחירה זוויגית של זוויג אחד(לרוב הנקבות), פרטים מסוימים מהזוויג השני. בגלל תופעת האנאיזוגמיה וההפריה הפנימית מתקיימת לרוב בטבע אסימטריה כאשר התחרות היא לרוב זכרית והבחירה היא ,לרוב נקבית (ראה פירוט – Andersson 1994).

על אף מגוון הדעות בקשר לחשיבות הסלקציה הזוויגית בצמחים, מאוחדים כמעט כל החוקרים כי הבדלי מין משניים בצמחים בולטים הרבה פחות מאשר בחיות או אינם מופיעים כלל (Lloyd and Webb 1977 Bell 1985 Darwin 1877, Stephenson and Bertin 1983, Moore 1984, Queller 1987, Charlesworth et al 1987).






**מימין: תמר מצוי. אוכלוסיית בר הגדלה בקניון נחל זרד, דרום ירדן. לא ניתן להבדיל בין עצי זכר לעצי נקבה פרט לתפרחות. ספירת יחס הזכרים לנקבות באוכלוסיות הבר של קניוני מואב, העלתה יחס 1 ל1 כצפוי מהתאוריה של הקצאה הזוויגית. צילם אבי שמידע © 7.2.11. משמאל: תמרים שתולים כנראה בואדי טלאח בדרום סיני. הבדואים עוקרים את הזכרים לאחר הופעת הפריחה, ולכן יחס הזוויגים מוטעה חזק לטובת הנקבות. צילמה טליה אורון © להגדלה – לחצו על התמונה.**

הבוטנאי-אבולוציוניסט ורנה גרנט (Grant 1995) דן בנושא דימורפיזם המיני בהרחבה ומסביר אותו בכך שלדעתו אין כיום הוכחה לסלקציה מינית בצמחים. אנדרסון, הנוקט בהגדרה רחבה יותר מאשר גרנט, מונה כארבע היפותזות מדוע הבדלי מין משניים "הקשורים לתכונות פרסומת", קטנים הרבה יותר בצמחים מאשר בחיות (Andersson 1994, p. 123).

- בצמחים הסלקציה המינית יותר חלשה ואין בצמחים דיפרנציאציה זוויגית לנישות אקולוגיות שונות (Freeman, 1976, אבל ראה Lloyd and Webb 1977).
- בצמחים גם הנקבות וגם הזכרים מייצרים פרסומת חזותית (שקול לאטרקטיביות- Display) לשם משיכת המאביקים, אלה הם אברי הפרח הצבעוניים. במקרה זה הבחירה של זכרי הצמחים ונקבות הצמחים נעשית על ידי בעלי-החיים המבקרים בהם ואין כאן "בחירה חזותית" של הצמח הנקבה בגרגר אבקה מסוים (או בצמח שיצר את גרגר האבקה).
- אפילו אם מתקיים בצמחים תהליך חזק של סלקציה זוויגית לפרחים זכריים גדולים ובולטים, הרי, חשיבות הדמיון בין פרחי הנקבה לזכר בצמחים, תביא לגודל וצורה דומה של פרחי הזכר והנקבה [1].
- חוסר דימורפיזם מיני הכולל סימני מין משניים מוסבר על ידי לנדה וארנולד (Lande and Arnold 1985)בכך שלצמחים העילאיים היה זמן אבולוציוני קצר יותר מאשר לחיות ליצור את התכונות הדיפרנציאליות.



**בְּרוש מצוי מזן צריפי מצד שמאל בתמונה, לעומת זן אופקי מצד ימין. מתברר כי הזן הצריפי משקיע הרבה יותר בזכריות ולכן יש לו הרבה פחות אצטרובלים נקביים. צילם אבי שמידע © בג'וערה.**
**להגדלה – לחצו על התמונה.**

במאמרון זה רצוננו להצביע על נקודה אחת חשובה: בצמחים לא תתכן כמעט היווצרות סמני מין משניים וזאת כיוון שהם חסרי חושים ובמיוחד חסרי חוש חזותי (ויזואלי). סמני מין משניים נוצרו בעיקר כתוצאה מתקשורת ויזואלית בין החיות בתהליך של "הכבדה" (Signalling, Zahavi 1975, Spence 1973). לנקבה הבוחרת אין אפשרות לאמוד באופן ישיר ומדויק את טיב הזכרים. היא בוחרת את הזכר העדיף לה באמצעות סימני המין המשניים כגון, קרניים, צבעי פוסטר בוהקים או כרבולות וזנבות. תכונות אלה קשורות באופן חיובי לטיב הזכרים והם התפתחו בכל מערכת של סלקציה מינית, שיש בה תחרות זוויגית של זכרים או בחירה של נקבות, אך תמיד במערכת המצריכה סיגנל חזותי.

בצמחים, אם קיימת סלקציה זוויגית הרי היא ישירה, או כמעט ישירה ואיננה כוללת בחירה חזותית. יתכן ובעתיד ימצאו תכונות עקיפות "המכבידות" על המתחרים ואשר באמצעותם חלה הסלקציה המינית אך עד כה התחרות הזכרית והבחירה הנקבית עליה מדווח בצמחים היא ישירה [2].

אנדרסון מסכם כי לפי שעה אין הוכחות על חשיבות הסלקציה המינית לעומת הסלקציה הטבעית בהיווצרותם של תכונות כגון: כמות גרגירי האבקה, יצור צוף ומהירות גדילת נחשונים.

הופעת אברי פרסומת בולטים בצמחים מואבקי בעלי-חיים נראית לכאורה דומה להופעת סימני מין משניים בחיות ואכן חוקרים רבים עמדו על הקרבה לכאורה(Bell 1985, See Rev. in Grant 95, Andersson 993). רצוננו להדגיש כי דמיון זה הוא אנלוגי בלבד אך איננו קשור לסמני מין משניים דיפרנציאליים בן הזוויג הזכרי לנקבי כמו שקורה בחיות. נהפוך הוא–כמו שהסביר אנדרסון כה במדויק (Andersson 1994 p. 422–היפוטזה 3,2 ) בצמחים יש נטייה לדמיון בין הפרח הזכרי והנקבי במקרה של האבקת בע"ח.





**מימין: יעל זכר בעל זקן וקרניים ענקיות מחזר אחר נקבה במצפה רמון. צילם אבי שמידע ©. משמאל: זכר פרגטה. בזכר הפרגטה בלון נפוח בחזה, הבולט בצבעו האדום ומכביד מאוד על התנהגותו לא רק בזמן החיזור אלא בכל ימות השנה. תמונה מהאינטרנט. להגדלה – לחצו על התמונה.**

אברי פרסומת אטרקטיביים מסביב לאברי המין מתפתחים בצמחים המואבקים על ידי בעלי-חיים (Proctor and Yeo 1973, 1997).גם כאן כמו במקרה של סלקציה זוויגית בחיות,הבעיה היא בעיית בחירה אך במקום שוק של זכרים ונקבות יש לפנינו שוק של מאביקים ופרחים. שוק האבקה הוא אסימטרי – המאביקים הם הבוחרים וכיוון שהטיב של הפרחים אינו מוכרז למרחוק (לרוב הגמול בפרחים הוא צוף המוחבא בבסיס הפרח ולא נראה למרחוק) נוצרו בפרחים סיגנלים חזותיים המקלים על המאביקים להבדיל ולבחור ביניהם (Heinrich 1979).באופן כללי קיימת מהימנות בשוק האבקה באופן שפרחים בעלי פרסומת גדולה מציעים לחרק גמול גבוה (Cohen and Shmida 1993). גם כאן, כמו במקרה שלהתפתחות סימני מין משניים בחיות, התקשורת החזותית(ואולי גם עקרון ההכבדה- ראה(Cohen and Shmida 1993 p. 444) היא אשר מאפשרת בחירה "נבונה" של הפרחים על ידי המאביקים. אולם בשוק האבקה, התחרות היא בין מאביקים על גמול פרחים ולכן הדמיון עם סמני מין משניים הוא אנלוגי בלבד – גם בשוק האבקה וגם בסלקציה זוויגית הצד "המתיפה"(המשקיע ביופי) הוא הצד הנבחר. על כן גם הפרחים וגם לרוב הכרים בחיות פתחו אברי פרסומת מרהיבי עין. בצמחים הוכיחו בניסויי חממה כי תאי המין הזכריים (הם גרגירי האבקה) של פרטים בעלי און חזק נובטים מהר יותר ומגדלים

נחשונים המפרים ראשונים את ביציות הנקבה; כיוון והנקבה היא ספק המזון לצמיחת הנחשונים, אפשר להסתכל על התנהגות זאת באופן ש – גרגירי אבקה של צמחים "טובים" יותר מועדפים על ידי נקבות הצמחים ( Swanson 2016). אך התנהגות זאת בפרוש לא כוללת "בחירה חזותית".

**מדוע אין בפרחים התפתחות סימני מין משניים בין הזכרים לנקבות?**

על הסיבות העיקריות עמד אנדרסון בספרו המונומנטלי 1994 עמ' 422: הרי הפרחים פתחו את אברי הפרסומת שלהם כדי שהמאביקים יעברו בין הזכרים והנקבות של הצמחים. בהתאם לכך יש נטייה חזקה בפרחים כי פרחי הנקבות יהיו דומים לפרחי הזכר. זהו רק אספקט אחד של הנושא. אספקט נוסף קשור לעובדה שהבחירה הויזואלית נעשית על ידי "וקטור ביניים" הם המאביקים.

בצמחים בעלי פרחים הרמפרודיטיים השאלה של סמני מין דיפרנציאליים איננה קיימת.לעומת זאת בצמחים חד-ביתיים – חד-מיניים ובצמחים דו-מיניים אכן נמצאו הבדלים קונסיסטנטיים בין פרחי זכר לפרחי נקבה: לרוב פרחי הזכר גדולים יותר, מרובים יותר ומייצרים יותר צוף. עם זאת, חשוב לציין כי ההבדלים שנמצאו בגודל הפרח הם לרוב קטנים (בערך פי 2 בקוטר הפרח), ולא נמצאו הבדלים דרסטיים בצורה בצבע ובגודל בין פרחי זכר ונקבה. ההבדלים בין פרחי זכר ונקבה תואמים יפה את ההבדל היסודי בין הפונקציה הנקבית ופונקציה הזכרית בטבע (Bateman 1948, Emlen 1976,Charmov 1982, Andersson 1994, Maynard-Smith 1978) וקשורים באסימטריה הבסיסית של גמטות הנקביות והזכריות בטבע: בעקבות האנאיזוגמיה וההפריה הפנימית נוצר בטבע שווי-משקל אשר בו פונקצית ההצלחה הרבייתית של הזכרים תלויה לרוב במספר הנקבות אשר כל זכר יצליח להפרות; לעומת זאת, פונקצית ההצלחה הרבייתית של הנקבות המוגבלת ע"י המשאבים ( Charnov 1982, Wilson 1983,1991). הכללה זו מתממשת בשוק האבקה באופן שבו פרחי הזכר (או השלב הזכרי בפרח הרמפרודיט) מייצרים יותר גמול צוף ואברי פרסומת יותר גדולים מאשר פרחי הנקבות (Shmida 1992, Andersson 1994 p. 403, Wilson 1983 1991).





**מימין: דנאית הדורה – אין הבדל בין זכר לנקבה. ישנם בעלי חיים רבים, המהווים אחוז קטן מכלל בעלי החיים, בהם הזכר זהה לנקבה בצורתו ולא ניתן להבדיל ביניהם. נקודה למחשבה: מדוע "בכוונה" ירצו הזכר והנקבה להיות כה דומים, כמו למשל בדנאית ההדורה שבתמונה. צילם ליאור אלמגור ©. משמאל: זכרי כבש בכורדיסטן. כורדים ממחוז ואן בדרום מזרח כורדיסטן מתפארים בזכרי הכבשים שברשותם. צילם אבי שמידע © 1969**
**להגדלה – לחצו על התמונה.**

אנו מניחים כי באופן כללי קיימת קורלציה חיובית בשוק האבקה בין כמות הצוף המיוצר,מספר הביקורים של המאביקים וההצלחה הזכרית. פרחי הנקבה זקוקים למעט ביקורים להפריה (בהנחה שלא קיים מנגנון חזק של בחירת גרגרי אבקה) ועל כן הם תמיד צנועים יותר ומייצרים הרבה פחות גמול מפרחי הזכר. כך גם השלב הנקבי לעומת השלב הזכרי בפרחים הרמפרודיטיים (Wilson 1983, Jong de et al. 2008). בשלב הנקבי הפרח מייצר מעט מאוד צוף או בכלל לא והפרסומת שלו הרבה יותר חלשה מהשלב הזכרי.

אולם כפי שהסברנו לעיל, באם הפרח הנקבי יהיה שונה לגמרי מהפרח הזכרי שניהם יפסידו ולא תהיה האבקה זרה. על כן במשך האבולוציה היה לחץ סלקציוני חזק לדמיון מורפולוגי של גודל וצורה בין פרחי הזכר ופרחי הנקבה בצמחים המפרידים בתוכם בין פרחי זכר לפרחי נקבה. כלומר מינים בעלי טיפוסי מיניות דו-ביתי ( Dioecious ), ו- / או חד-בייתי חד-מיני ( Monoecious) .

האם ההבדלים המתוארים לעיל הומולוגיים לסימני מין משניים בחיות שנוצרים בעקבות סלקציה מינית? תלוי בהגדרה המדויקת של תופעת הסלקציה המינית (Grant 1995, Andersson 1994) אולם חשוב יותר להבין מדוע בצמחים תופעת ה"דימורפיזם המיני" היא זעירה או לא קיימת. אכן בספרות המדעית ישנם כמה מאמרי מחקר אשר בהם "מפארים" את ההבדל בין פרטי זכר לפרטי נקבה בצמחים דו-ביתיים ( Wallace and Rundel 1979, ראה ריויו אצל- Sinclair Emlen and Freeman 2012) אולם אנו חושבים כי ככלל אין הבדלים מורפולוגיים בין הזוויג הזכרי לזוויג הנקבי בצמחים דו-ביתיים (פרט להבדלים של אברי המין עצמם; על כך ראה במאמרם של דה-יונד וחבריו ( de Jong

. ( et al. 2018

כלומר אין הבדלים בגודל, צורת עלים, ואיבריים וגטטיביים ,למעט איבריים מיניים- שם מקובל על החוקרים – כי ההבדלים באיברי המין הם התאמות להאבקה דיפרנציאלית בין הזכר לנקבה והעובדה שהבדלים אלה קורים בצמחים מאובקי רוח ולא רק בצמחים מאובקי בעלי-חיים.





**מימין: זכר של חוברה גדולה במופע חיזור: הזכר מגדיל את דמותו ע"י ניפוח הנוצות, ובולט מאוד הכתם השחור בעורף עם גבול ברור לכתם הלבן בקדמת הצוואר. מקובל לחשוב כי רק זכר בעל און גדול יכול לסמור את שערותיו בצורה כה בולטת גם בחזה וגם בכרבולת הראש. צילם דרור גלילי © בנגב. משמאל: סלעם החרמון. זכר קטן מזדווג עם נקבה גדולה ברום החרמון. בבעלי חיים רבים המהווים אחוז מועט מכלל החיות, אין הבדלי צבע בין הזווגים אך יש הבדלי גודל, כאשר בדרך כלל הזכר גדול מהנקבה. אולם ישנן קבוצות כדוגמת חגבים ופרפרים בהן הזכרים קטנים בברור מהנקבות והשאלה על פי איזו תכונה נעשית בחירת הזכרים. במקרה זה מקובל להניח שהבחירה של הזכרים איננה לפי גודל ואין התכתשות גופנית בין הזכרים. צילם א. שפירא ©**
**להגדלה – לחצו על התמונה.**

**ספרות:**


Andersson M 1994 Sexual selection. Princeton University Press. Princeton . NJ.

Bateman AJ 1948 Intra-sexual selection in Drosophila. Heredity 2: 349-368.

Bawa KS 1980 Mimicry of male by female flowers and intra sexual competition fo Pollinators in Jacaratia dolichula (D.Smith)Woodson (Caricaceae). Evolution 34: 467-474.

Bell G 1985 On the function of flowers. Proc.Roy.Soc.Lond. B 224: 223-265.

Bradbury JW and Vehrencamp SL 1998 Principles of Animal Communication. Sinauer, Sunderland, MA.

Charlesworth D Schemske DW and Sork VL 1987 The evolution of plant reproductive. characters; sexual vs. Natural selection. in Streams S (ed.): The evolution of sex and its consequences. Birkhauser, Basel. pp.317-335.

Chanov EL 1982 The theory of sex allocation. Princeton University Pess.

Princeton, NJ.
Cohen D and Shmida A 1993 The evolution of flower display and reward. Evolutionary Biology 27: 197- 243.
Darwin C 1877 The different forms of flowers on plants of the same species. John Murray, London.
de Jong TJ Klinkhamer PG Shmida A and Thuijsman F 2011 On the evolution of protandry and the distinction between preference and rank order in pollinator visitation. Evolutionary Ecological Research, 13 : 307 – 314.
de Jong TJ During HJ and Shmida A 2018 Differences and similarities of sex ratios between dioecious angiosperms and dioicous bryophytes. Evolutionary Ecology Research, 19: 365-386.
Emlen ST 1976 Lek organization and mating strategies in the bull frog Behav.Ecol.Sociobiol : 283-313.
Freeman DC Klikoff LG and Harper KT 1976 Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. Science 193: 597-599.
Grant V 1995 Sexual selection in plants: prons and cons. PNAS 92: 1247-1250.
Lande R and Arnold SJ 1985 Evolution of mating preferences and sexual dimorphism. J.Theor.Bioi. 33: 85-98.
Lloyd DG and Webb CJ 1977 Seocndary sex characters in plants.- Bot.Rev.43: 177-215.
Maynard-Smith J 1989 Evolutionary Genetics. Oxford University Press, Oxford.
Moller AP 1991 Sexual selection in the monogamous bam swallow (Hirundo rustica*).* Determinants of tail ornament size. Evolution 45: 1823-1836.
Moore PD 1984 Pollination renewed. Nature 312: 84.
Queller DC 1987 Sexual selection in flowering plants. In: Bradbury JD and Nadersson MB (eds.) Sexual selection: testing the alternatives. Wiley, Chichester, UK. pp: 165-179.
Richards AJ 1986 Plant breeding systems. Allen and Unwin, London.

Sinclair JP Emlen J and Freeman DC 2012 Biased sex ratios in plants: theory a trends. Bot. Rev. 78: 63-86.
Stephenson AG and Bertin RI 1983 Male competition female choice and sexual selection in plants. In: L. Real(ed.) Pollination Biology. Academic, Orlando, Florida. pp :110-149.
Swanson J 2016 Pollen performance traits reveal prezygotic nonrandom mating and interference competition in Arabidopsis thaliana. American Journal of Botany, 103.3: 498-513.
Willson MF 1983 Plant Reproductive Ecology. John Wiley and Sons, New York.
Willson MF 1991 Sexual selection: sexual dimorphism and plant phylogeny. Evol. Ecol. 5:.69-87.
Wolfe L and Shmida A 1995. Regulation of gender and flowering behavior in a Sexual dimorphic deserts, Ochradenus baccatus. Isr.J.Plant.Sci. 43: 325-337.

==========

[1]זה נכון וחשוב (Grant 95) אך רק בצמחים מאביקי לעומת מאביקי רוח- שם אין "צורך" לדומות מורפולוגית.

[2](אנדרסון 1994 p. 418 מביא את טיעונו המעניין של Haldane (1932) כי בתחרות הגמטות הזכריות של הנחשונים בעמוד העלי נבחרים הזכרים ש"רצים מהר" אך לא אלה בעלי התכונות המועדפות בשלב הדיפלואידי הבוגר; על כך משיבים חסידי היפותזת הסלקציה הזכרית כי במשך המרוץ של הנחשונים בעמוד העלי נבדקת תקינותו של 30% מה- DNA תוך כדי כך שהנקבה מעניקה את המזון לזכרים המתקדמים)

[3] בבעלי-חיים מקובל המונח "חד-זוויגי" – Unisexual , לתאור מין ביולוגי אשר הזוויגיות שלו מתחלקת על פרט אחד זכר ועל פרט אחר נקבה. לעומת זאת בצמחים מקובל המושב "דו-בייתי" Dioecious , כלומר מצב שבו הזוויג הנקבי והזוויג הזכרי מופיעים על שני צמחים שונים (שני בתים).

==========

כל הזכויות שמורות ל"כלנית" ©

**לציטוט:** שמידע א 2019 דו-פרצופיות מינית בצמחים בהשוואה לסימני מין משניים בחיות, כתב-עת "כלנית" מספר 6.

דו-פרצופיות מינית בצמחים בהשוואה לסימני מין משניים בחיות