

רמיה, מימיקרי ופרזיטיות בהאבקה

אמוץ דפני

תוכן העניינים

1. הבהרת- מונחים ותולדות התפתחותם
רמיה
מימיקרי
האבקה טעות
פרזיטיות
2. רמיה תזונתית
מימיקרי מילרי
מערכת משולבת - מימיקרי מילרי ובייטסי
מימיקרי בייטסי
מימיקרי בייטסי בתוך המין
חיקוי פרחי זכר על ידי פרחי נקבה,
אוטומימיקרי
חיקוי של חלקי הפרח
פרחי אבקה
אבקה מדומה
אבקנים מדומים
פרחי צוף וצופנים מדומים
3. רמיה רבייתית
חיקוי מצע ההטלה
אמצעי משיכה
התנאים הסביבתיים בתוך המלכודת
טמפרטורה
לחות ואוורור
גמול ומאזן אנרגיה
שיקולים אבולוציוניים
4. רמיה מינית
5. היבטים סינאקולוגיים
6. סיכום
7. תודות

הבהרת מונחים ותולדות התפתחותם

רמיה

דומה הדבר שהיה זה (Sprengel, 1793), אבי הביולוגיה המודרנית של ההאבקה, שהכיר במציאותם של פרחים שאינם מציעים גמול. הוא הבחין בחוסר הצוף בפרחי הסוג סחלב וכינה אותם בשם "פרחים בעלי צופן מדומה".

קירשנר (Kirschner, 1911) הגדיר פרחים רמאים כאלו הנראים כמציעי מקור מזון באמצעות הופעתם, אך אינם מציעים גמול למרות שהם מפתים את החרקים לבקדם. קוגלר (Kugler, 1970) הרחיב את היריעה וכולל פרחים המציעים משהו למבקרים, מפתים אותם אל הפרחים, אך למעשה אין בהם דבר.

צעד רב קדימה בוצע על-ידי דאומן (Daumann, 1971) במאמר גדול אודות "פרחי רמיה". חוקר זה מבחין בין רמיה גמורה ללא כל גמול לבין רמיה חלקית, בה המשיכה מתבצעת באמצעים שקריים אך יש גמול בפרח. הוא הבחין במקרי גבול בין שני טיפוסים עיקריים אלו, ומכאן שלעתים הרמיה היא יותר כמותית מאשר איכותית. בייקר (Baker, 1978) העיר שאם קיים צירוף של תכונות המביא לידי משיכת מבקרים אך ללא הצעת גמול הרי זו רמיה. ואן דר פיל ודודסון (Van der Pijl & Dodson, 1966:20) מציגים שרמיה היא מצב שבו אין מזון (בפרח) אלא האות עצמו אשר פועל על האינסטינקט. הגדרה זו אינה כוללת רמיה שאינה קשורה בהצעת מזון. פייגרי וואן דר פיל (Faegri & Van der Pijl, 1979:57) מצהירים שרמיה באקולוגיה של האבקה היא בעיקר עקב חוסר ההתאמה שבין משיכה ראשונית (הצעת גמול המספקת יצר של המאביק) לבין משיכה משנית (כאלו הם אמצעי הפרסומת).

הבחנה חשובה ביותר נעשתה על-ידי פוגל (Vogel, 1975) המבדיל בין פרחי תזונה רמאיים לבין "חיקוי של הפרח המבוסס על אינסטינקט". משמעות הבחנה זו היא שפרחי הקבוצה הראשונה מציעים חיקוי מזון והרמיה היא לרוב חלקית (במיוחד בפרחים המציעים חיקוי אבקה) בעוד על הקבוצה השנייה נמנים פרחים המחקים אות (סיגנל) של אובייקט שאינו קשור לפרח וגורם לשחרור דגם התנהגות אינסטינקטיבית הקשורה בחיזור, הזדווגות או הטלת ביצים.

מימיקרי

מונח זה זכה להגדרות רבות. לנוחיות הדיון נלך בעקבות ויין-רייט (Vane-Wright, 1980:4) המגדיר "מימיקרי מערב אורגניזם (המחקה) אשר מדמיון תכונות של אות של יצור חי שני (המודל) אשר נקלטים כאותות עניין על-ידי יצור חי שלישי (המבצע), בדרך כזו שהמחקה מרויח בהתאמתו לסביבה (fitness) כתוצאה מכך שהמבצע טועה בזיהוי המחקה כאילו היה דוגמא של המודל".

שני טיפוסים המימיקרי הרלבנטיים לאקולוגיה של האבקה הם "מימיקרי בייטסי" (Bates, 1962) ו"מימיקרי מילרי" (Muller, 1878). פרוקטור ויאן (Proctor & Yeo, 1973:375), בספרם על הביולוגיה של הפרח, מחשיבים כמימיקרי מילרי מצב שבו לכמה מיני צמחים פרחים הדומים בתכונותיהם ובהתנהגותם ובעלי שפע דומה, אשר פתחו "סגנון פרסומי" דומה לתועלתם ההדדית. לעומת זאת הם מחשיבים יצור אשר משיג רווח חד-צדדי באמצעות חיקוי יצור אחר נפוץ יותר ממנו, כמקרה של מימיקרי בייטסי. תפישה זו מקובלת כיום, פחות או יותר, באקולוגיה של האבקה, על-ידי חוקרים שונים (Boyden, 1980; Gentry, 1974; Proctor, 1978; Grant, 1966; Dafni & Ivri, 1981 a,b ואחרים).

האבקת טעות

בייקר (1976) טבע את המונח "האבקת טעות" (Mistake pollination) לציון ביקור מאביקים בפרחים נקביים חסרי גמול המחקים את פרחי הזכר הגומלים בצוף. למעשה, רוב דרכי ההאבקה הקשורים ברמיה מבוססים על מידה זו או אחרת של טעות מצד המאביק ואין הדבר ייחודי לפרחים חד-מיניים חסרי גמול. העיר על כך באוה (Bawa, 1980) שהמונח "האבקת טעות" מתאים מנקודת המבט של התנהגות המאביק אך ביחס לצמח אין בכך כל טעות בעידוד המאביקים לבקר בפרחים המחקים. מנקודת מבט של הצמח יאה יותר הביטוי "האבקת סיכוי" (Chance pollination) שהוצע ע"י סטאוטמיר (Stoutamire 1971) לציון תדירות נמוכה של ביקורים בפרחים עקב רמיה. מונח זה הוא חד משמעותי לציון תופעה התלויה בתדירות ויאה לכל המקרים של חיקוי אותות הקשורים בגמול מזון.

פרזיטיות

המונח פרזיטיות זכה, בהקשר לאקולוגיה של האבקה, לפירושים שונים ומשונים של תופעות שונות לחלוטין. הצמח נחשב כפרזיט במקרים הבאים: א. אם המאביק אינו מקבל כל גמול תמורת שרותי ההאבקה (Vogel, 1975, 1978; Meeuse, 1973; Bawa, 1973; Simpson & Neff, 1977 ואחרים). ב. אם הפרח הורג את המאביק (Daumann, 1971). ג. אם מין בעל צוף מועט מרויח הודות לפריחה לאחר מין שופע צוף (Heinrich, 1975). ד. אם ביצים המוטלות בפרח אינן מתפתחות לבוגרים (Meeuse, 1961:141).

בעל-חיים נחשב כפרזיט כאשר: א. הוא מנצל גמול של הפרח ללא בצוע האבקה כתמורה (Fritz & Morse, 1981; Heinrich, 1977:141; Baker et al., 1971; McDade & Kinsman, 1980). ב. אם המאביק או צאצאיו המתפתחים בפרח מכילים חלקים מרקמות הפרח (Van der Pijl, 1978; Simpson & Neff, 1977; Dodson & Frymire, 1961:145).

רמיה תזונתית

כל התופעות המתוארות לעיל אינן קשורות בהגדרה הביולוגית של המונח "פרזיטיות" (Kuijt, 1969:3; Read, 1970:5; Smyth, 1976:3). מוצע בזה, איפוא, לזנוח את השימוש במושג פרזיטיות ביחס לאקולוגיה של האבקה ולהחליפו במונח "ניצול חד צדדי", להבדיל מהדדיות (Mutualism). מונח זה מתאים לכל המקרים של מנגנוני האבקה שברמיה והן לגניבת צוף ואבקה ללא האבקה.

מימיקרי מילרי - בסקירת הספרות נמצאו כשישה מקרים בהם מיני צמחים נהנים אהדדי משרותיו של אותו המאביק הודות לדמיון שבין פרחיהם. מינים אלו פיתחו אותות דומים העשויים להחשב כמקבילים לאלו של מימיקרי מילרי שבין בעלי-חיים (Proctor, 1978; Kodric-Brown & Brown, 1979; Grant, 1966; Proctor & Yeo, 1973:375). במקרה כזה של חברותא כל שותף מציע למאביק לפחות גמול מסויים, ולפיכך אין המדובר ברמיה כלל ועיקר. התוצאה של מערכת מילרית היא הגדלת אפקט המשיכה של כל השותפים המתבטאות, ככל הנראה, בהגדלת הסיכויים להאבקה של כל השותפים בהשוואה לסיכוי המשוער לו היה מופיע כל אחד מהם בנפרד (Proctor & Yeo, 1973:375; Schemske, 1980; Heinrich, 1975) ההתאמה של מין נדיר עשויה לעלות באמצעותו של מין נוסף בעל פרחים דומים. זאת בתנאי שהמאביק אינו מבחין בין השניים (Kallunki, 1981; Bobisud & Neuhaus 1975; Macior, 1971 ואחרים).

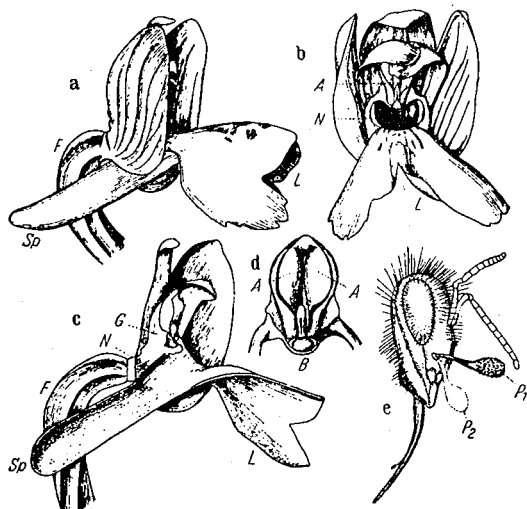
הנסיבות בהן התפתח סוג זה של מימיקרי עשויות להיות כאלו שבהן לא הושגה רמה נאותה של קביעות הביקור מצד מאביק מסויים. במקרה כזה יש יותר סיכויים להאבקה על-ידי משיכת מאביק כללי מאשר להבטיח ביקור של מאביק ספציפי. השיתוף של אותו מאביק באותם תנאים אקולוגיים עשוי לעודד התפתחות של מימיקרי מילרי בין פרחים תוך הבטחת מנגנון של ספציאציה סימפטריה. כאשר צירוף האוכלוסיות של המודל ושל המחקר מצליחות להבטיח ביקור סדיר של מאביקים, עשוי להעלם אב המוצא של המחקר (Macior, 1974).

מערכת משולבת - מימיקרי מילרי ובייטסי - במערכת שכזו מעורבים לפחות שלושה מינים שהתפתחו באופן קונברגנטי, לפחות שני מינים בעלי גמול אשר מחקים האחד את השני (טיפוס מילרי) ומין שלישי (או יותר) חסר גמול אשר מחקה את שני

הקודמים גם יחדיו (מימיקרי בייטסי). כשיש דוגמאות שכאלו מובאות בספרות. קודריק בראון ובראון (1979) תיארו חברה של צמחים מואבקי צפורים שאפשר לראותה כמורכבת משמונה מינים קונברגנטיים בעלי גמול (מימיקרי מילרי) ומין אחד המחקה את השאר והוא חסר צוף (מימיקרי בייטסי). שלושה סחלביים יבשתיים בצפון אמריקה מראים דגם דומה (Tien & Marcks, 1972) שניים מהם (*Arethusa bulbosa*, *Pogonia*) *(ophioglossoides)* בעלי גמול כלשהו, בעוד השלישי (*Calpogon tuberosus*) חסר גמול ודומה בצורתו ובצבעיו לפרחיהם של שני הקודמים. (ראה גם איור 1)

מצב דומה קיים כאשר מין חסר גמול נעשה דומה, בתהליך של קונברגנציה, לתבנית החפוש (search image) של פרח צוף ללא מודל ייחודי. כך למשל סחלב פרפרני דומה בצבעיו (סגול-לילך) ובצורתו (בעל דורבן שבפרחים רגילים מכיל צוף ובעל משטח נחיתה בדומה לשפתניים רבים) לפרחים בעלי צוף ומגייס לשורותיו חרקים המבקרים בדרך כלל במיני פרחים אחרים כמו: מרוה משולשת, זמזומית מצויה, עירית גדולה, וכנראה גם לשון הפר המצויה (Dafni, 1983). (ראה איור 2)

דוגמאות דומות אחרות מצויות בספרות (Ackermann, 1981; Mosquin, 1970; Melampy & Hayworth, 1980; Nilsson, 1983) והתוצאה היא משיכת גלריה של מאבקים שאינם קרובים זה לזה, ובכך המחקה הוא גנרליסט.



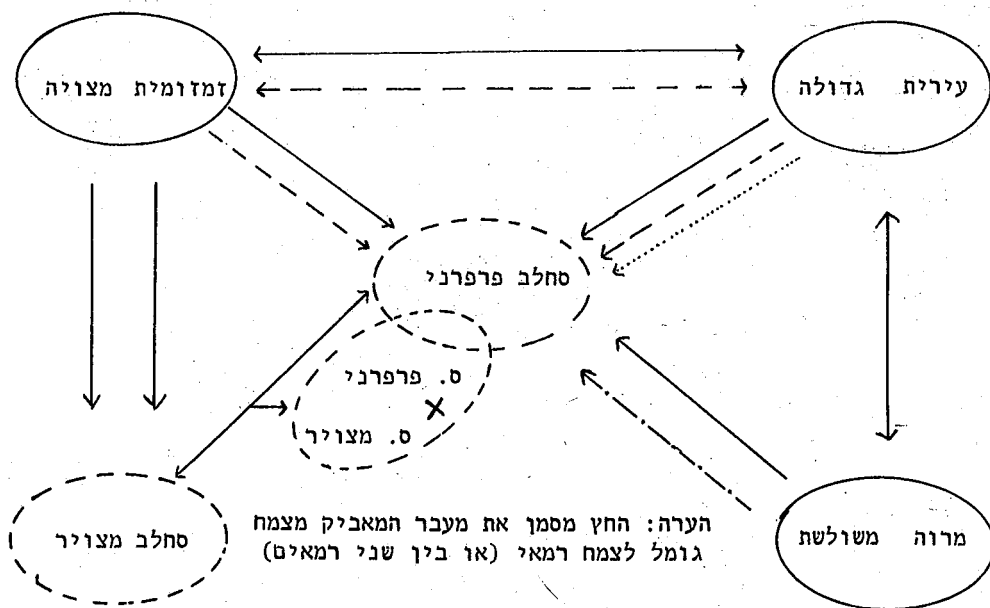
איור מס' 1

האבקת סחלב מוריו *Orchis morio*

המין המואבק על-ידי דבורי דבש ודבורי עץ *Bombus sp.* ב"האבקת טעות" ללא מודל מסוים. פורח בראשית העונה ועיקר המאבקים מלכות שיצאו זה עתה מתרדמה ונחשבות כנאיביות (התצפיות מאנגליה, א. דפני, לא פורסם).

שים לב למבנה הפרח דורבן (ריק) ומשטח נחיתה בצירוף עם צבע סגול כהה הם חיקוי לתבנית כללית של פרח צוף. בציור התחתון מצד שמאל מבחינים בדבורת דבש נושאת אבקות. לפי מקום האבקות נראה שניסתה לחפש צוף בדורבן.

מתוך: Kugler (1956) בעקבות Kirchner



— Eucera clypeata אויצרה קליפאטה

----- Eucera nigrifacies אויצרה שחורת-פנים

----- Bombylius sp. בומביליוס

--- Anthophora sp. אנתופורה

..... Melecta Mediterranea מלכתה ים-תיכונית

מין חסר צוף

מין בעל צוף

איור מס' 2

מערכת הרמיה בהאבקתם של סחלב פרפרני וסחלב מצויר

- א. סחלב מצויר מחקה בפרחיו (מימיקרי בייטסי) את פרחיה של הזמזומית המצויה ונהנה משרותי מאביקיה בומביליוס (זבוב רחף) ואויצרה קליפאטה (דבורה בודדת).
- ב. אויצרה קליפאטה עוברת בין כל המינים במערכת ואחרית, בין היתר, להיווצרות בני הכלאיים בין סחלב פרפרני וסחלב מצויר.
- ג. סחלב פרפרני "גונב" מאביקים ממינים אחרים הפורחים אתו בו-זמנית:
 - אויצרה קליפטה - מין בעל רמת הבחנה ולמידה נמוכות העובר בין כל המינים, דבורה נפוצה המהווה את אחד המאביקים העיקריים של סחלב פרפרני.
 - אויצרה שחורת פנים "נתרמת" למערכת על-ידי מרוה משולשת.
 - בומביליוס - נמצא עד כה רק בזמזומית מצויה ומשם בסחלב מצויר (מאביק מינים נוספים, אך לא במערכת זו).
 - אנתופורה - דבורה כודדת מהירת תעופה וקשה למעקב, נתרמת לשרותי סחלב פרפרני על-ידי עירית גדולה ועל-ידי זמזומית מצויה וכן עוברת בין שני מינים גומלים אלו.
 - מלכתה ים-תיכונית - מאביקה של עירית גדולה של סחלב פרפרני.

(מתוך Dafni, 1983)

מימיקרי בייטסי - במימיקרי בייטסי מחקה מין נדיר וחסר גמול מין בעל פריחה שופעת המספק גמול תמורת שרותי האבקה (Schemske, 1980). שני גורמים עיקריים מכתיבים את עצם קיומה של המערכת ואת יעילותה: א. המין המחקה חייב להמצא תמיד בתדירות נמוכה לעומת המודל (Ducke, 1901; Dafni & Ivri, 1981; Yeo, 1972; Macior, 1970, 1971). כפי שידוע הדבר בסיטואציה מקבילה במימיקרי מסוג זה אצל בעלי-חיים (Pasteur, 1982). ב. חייב להמצא מין שופע יותר, הגומל בצוף, מפצה את הרמאים ובכך מסבסד את האבקתו של המין הרמאי (Vogel, 1975; Dafni, 1984).

בספרות מתוארים כ-20 מקרים הנחשבים כמתאימים למימיקרי מסוג זה, בעוד למעשה רק דוגמאות ספורות נבדקו באופן נסיוני בשדה. דמיון מורפולוגי ואופטי בלבד אינם מספיקים כדי לבסס את קיומה של מערכת מסוג זה. כדי להוכיח קיומה של מימיקרי יש להראות (Wiens, 1978): א. שיש דמיון ויזואלי בין שני האורגניזמים. ב. מצוי בעל-חיים (operator) הטועה ומתייחס אל המחקר כאילו היה מחוקה. ג. יש יתרון למין המחקה בעצם הדמותו למין המחוקה. סחלב מצוייר מחקה זמזומית מצויה, מואבק על-ידי אותם החרקים ומקיים רמה נמוכה של עשיית הלקטים ללא נוכחותה של הזמזומית. יש, איפוא, לראות במקרה זה מצב של מימיקרי בייטסי (Dafni & Ivri, 1981a). (איור מס' 3)

הוצע שמימיקרי בייטסי הוא פתרון אבולוציוני למין נדיר הנמצא בעמדת נחיתות עקב הכשלון למשוך אליו מאביקים ייחודיים (Yeo, 1972). חרקים המאומנים בביקור אצל מין מסויים ירחיבו את תחום ביקורם גם למין אחר הדומה מורפולוגית לקודמו (Macior, 1971).

מספר תנאים מוקדמים עשוי לקדם את האבולוציה של מימיקרי בין פרחים (Carlquist, 1979) והם: א. שני המינים, הן המחקה והן המחוקה, חייבים להיות בעלי רמה גבוהה של האבקה זרה (קסנוגמיה). ב. המודל חייב להיות בעל דרישות אקולוגיות זהות לאלו של המחוקה. ג. יש לצפות שמספר קטן של מאביקים יהיה מעורב במערכת. ד. סביר להניח שתקופת הפריחה (של שני המינים) תהיה קצרה ואינטנסיבית. ה. פרחים שאינם בולטים לא יהיו מעורבים במימיקרי. ו. המין המחקה יהיה מקומי ומוגבל בתפוצתו לעומת המודל. העדויות המועטות תומכות, ברובן, בהנחות אלו (Heinrich, 1975; Dafni, 1983; Voth, 1982).

מפתיע הדבר מדוע מספר כה קטן של מינים נוקט באסטרטגיה שכזו. יש כאלו (Williamson & Black, 1981) המנסים לתרץ זאת בהיות הצמחים בלתי ניידים ובכך שרוב מיני הצמחים מופיעים בצברים, ואז עשוי להשפיע הדבר על נסיונו

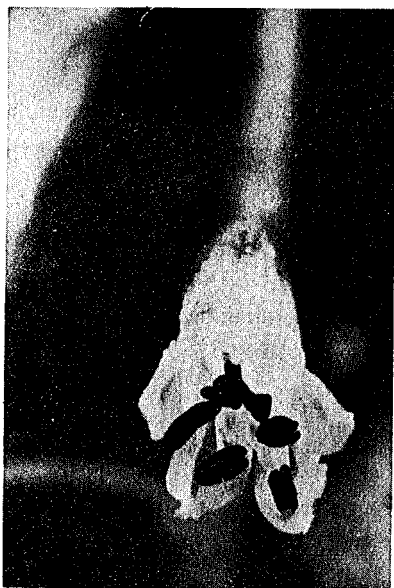


Fig. 1. *Bellevalia flexuosa*: frontal view ($\times 10$).



Fig. 2. *Orchis israelitica*, frontal view ($\times 10$).

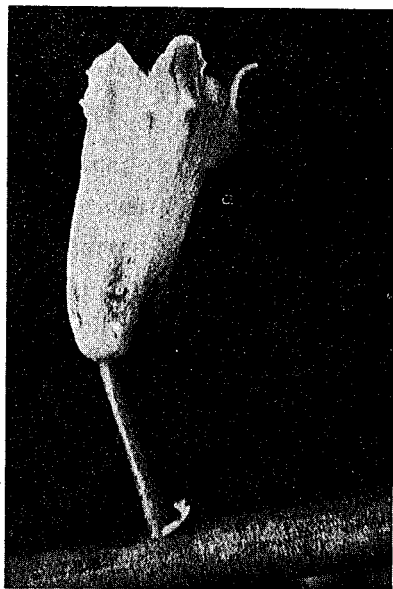


Fig. 3. *B. flexuosa*, side view ($\times 10$).



Fig. 4. *O. israelitica*, side view ($\times 10$).

איור מס' 3

מימיקרי בייטסי בין סחלב מצויר (תמ' 2 ו-4) לבין זמזומית מצויה (תמונה 1, 3). הנקודות שעל השפית מהוות חיקוי לאבקניה של הזמזומית. צבעי הפרחים, גודלם, מספר הפרחים הפתוחים בו-זמנית וגובה הצמחים דומים במידה מפתיעה ומספקת כדי "לגלגל" את המאביקים.

(מתוך: Dafni & Ivri 1981)

של המאביק הטועה שילמד עד מהרה להמנע מריכוזי המחקים. חוקרים אלו מצפים שממיקרי בין הפרחים יופיע במינים שיש ביניהם תלות אקולוגית כמו טפילים למחצה ומטפסים. העדויות, עד כה, אינן תומכות בהנחות אלו ונראה שהסיבה העיקרית לנדירות התופעה היא פשוט הזנחה על-ידי החוקרים ויש לשער שממיקרי בין פרחים נפוץ הרבה יותר בעיקר בסחלביים (Dafni & Ivri, 1981b; Nilsson, 1983).

ממיקרי ביטסי בתוך המין (intraspecific):

א. חיקוי פרחי זכר על-ידי פרחי נקבה - במקרה זה, פרח נקבי חסר צוף מושך מאביקים באמצעות דמיונו לפרח הזכר בעל הצוף. הדמיון המורפולוגי מושך באמצעות אונות הצלקת הדומות לעלי הכותרת או לאבקנים של הפרח הזכרי (Vogel, 1975; Baker 1976, 1978 ואחרים). תופעה זו כונתה לאחרונה בשם "ממיקרי בייקרי" לכבודו של H.G. Baker חוקר ההאבקה הדגול (Pasteur, 1982). הפרח הנקבי מבוקר ב"טעות" על-ידי המאביקים המצפים לאותו גמול הממתין להם בפרחי הזכר (Gilbert, 1975; Baker, 1976). ממיקרי בייקרי נפוצה למדי בעיקר בטרופיים במשפחת Caricaceae (Bawa, 1980) אך מצויה גם במשפחות אחרות.

בתור תופעה הקשורה לממיקרי, אין זה מפתיע שכמה חוקרים מדווחים על מיעוט של פרחי הנקבה ביחס לפרחי הזכר (Gilbert, 1975; Bawa, 1980). ההשערה היא שצמחים אלו מנצלים מאביקים נאיביים חסרי נסיון (Baker, 1978).

בפרחי פפיה Carica papaya השחלה העלית בשרנית במידה רבה ועשויה להיות מטרה קלה לטורפים, בייקר (Baker, 1976) מציע שאיבוד הצוף בפרחי הנקבה מבטיח יתרון סלקטיבי למנוע נזקים מגפי הפה של הדבורים וממקורם של צפורים שהיו עשויים לבוא את הצוף ובכך לפגוע גם בייצור הזרעים. קיימת טענה (Bawa, 1980) שהאנרגיה הנחסכת מאי-ייצור צוף בפרחי הנקבה מושקעת ברכיבים אחרים של ייצור הזרעים והפירות.

ב. אוטוממיקרי - זו תופעה שבה המחקקה והמחוקקה הם פרטים שונים של אותו המין. תופעה זו ידועה בבעלי-חיים (Brower, 1969; Pasteur, 1982) ולא מן הנמנע שיימצא מצב כזה בין פרחים (Dafni & Ivri, 1980b). יש להניח שיש מי ש"יגלה" את היתרון להיות פרט חסר צוף באוכלוסיה של פרחים גומלים, וכל עוד תהיה התופעה בתדירות נמוכה - יש לה סיכוי סביר להתבסס. באופן מעשי, השימוש בזני מלון בעלי צוף לצורך האבקתם של זנים חסרים אותו (Bohn & Davis, 1964) מהווה מצב של "אוטוממיקרי".

פרחי אבקה: I. אבקה מדומה (Pseudopollen) - מונח זה זוכה לשני פירושים שונים, לפי גירסה אחת (Van der Pijl & Dodson, 1966:22) — מונח זה מציינ מסה של תאים דמויי אבקה הנוצרים משערות מיוחדות רב-תאיות. גרסה שניה (Vogel, 1978) מתייחסת לשערות המחקות אבקה ומושכות מאביקים בדרך רמיה. המדובר, איפוא, לא בדקדוקי הגדרה אלא בין שתי תפישות, ויש לכן להבדיל בין "אבקה מדומה אכילה" לבין "אבקה מדומה שברמיה". בשני המקרים יש עניין של חיקוי.

אבקה מדומה אכילה - סחלביים רבים מייצרים אבקה מדומה המשמשת כאמצעי למשיכת מאביקים (Van der Pijl & Dodson, 1966:22). ההגדרה המדויקת האם זה תומר אכיל או אמצעי משיכה כלבד תלויה בהתנהגות החרק. רוב החוקרים סבורים שהאבקה המדומה נאספת על-ידי החרקים (Dressler, 1981:236). אבקה מדומה שברמיה - החוקר פוגל (Vogel, 1978) הקדיש מאמר מפורט לאבולוציה של רמיה בפרחים המציעים אבקה כגמול. הוא מדגיש שבמקרים אלו הרמיה היא תמיד חלקית מאחר וחלק מהאבקה האמיתית נאסף כגמול והאבקה המדומה מהווה אמצעי להגברת המשיכה.

II. אבקנים מדומים - פוגל מבדיל בין אבקני הזנה לאבקני משיכה ומראה קוי התפתחות מגמול לרמיה. במקרים רבים עיקר המשיכה היא באמצעות אבקנים ריקים, בעוד מצויים גם מעט אבקני הזנה (Vogel, 1978). לעתים מצויות שערות על הזירים (מרגנית השדה, מיני בוצין). שיש להם אפקט של משיכה אופטית.

זירים תפוחים או קונקטיב צהוב ותפוח המחקים אבקנים. במינים אחרים האבקנים נשארים תפוחים וצהובים גם לאחר שהבשילו ונתרוקנו מהאבקה ומהווים בכך אמצעי משיכה שברמיה (Vogel, 1975; Van der Pijl, 1978).

פרחי צוף: צופנים מדומים (Pseudonectaries) במספר מינים מופיעים אברים דמויי צופנים שאינם מייצרים כל גמול ונחשבים כאמצעי עזר במשיכת מאביקים אל הפרח (Faegri & Van der Pijl, 1979:66).

לפי אותם שיקולים יש להתייחס אל הדורבנים הריקים של רוב מיני הסוג סחלב כאל צופנים מדומים, גם אם הם מהווים חלק ממכלול רב יותר של דגם רמיה.

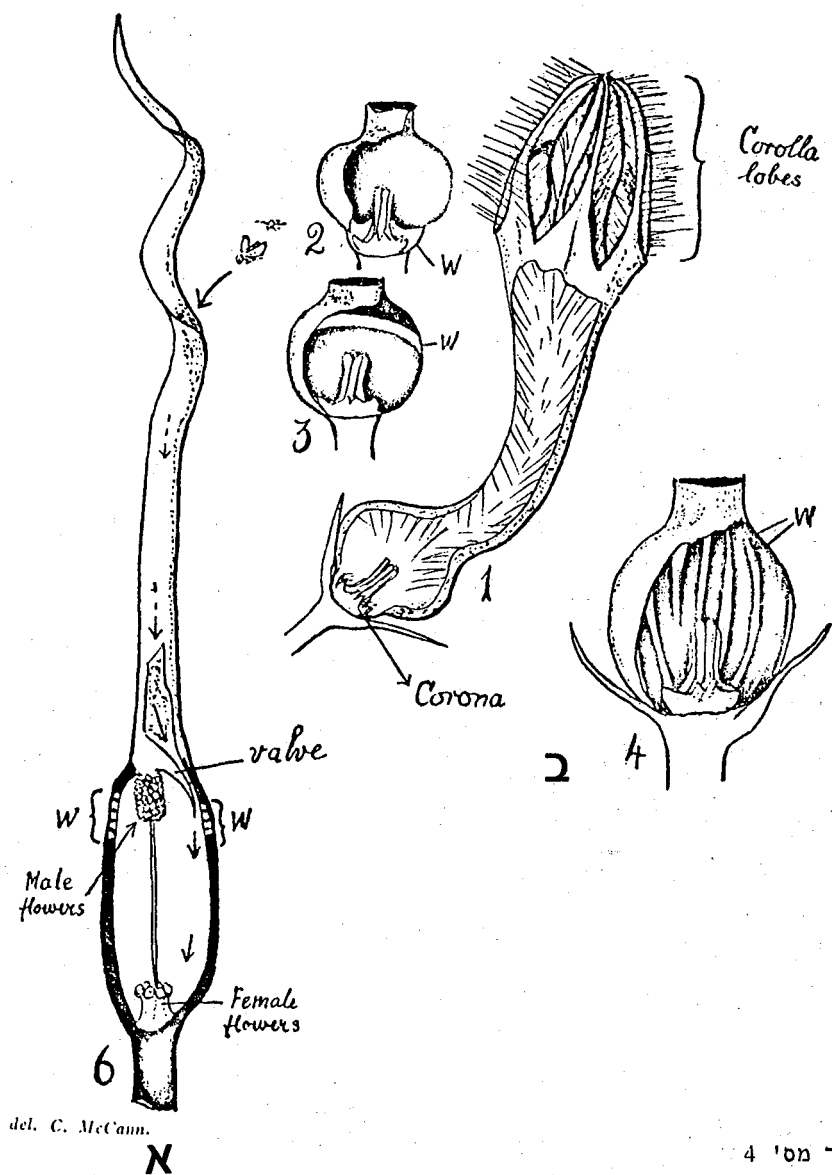
רמיה רביתית

חיקוי מצע הטלה

פרחים ותפרחות מואבקי חרקים רבים מדמיינים מצע להטלה. חקייני אתר הטלה מצויים ברוב הפרחים המואבקים על-ידי זבובי צואה ונבלה (ספרומיופיליים Sapromyophily) חיפושיות צואה (קופרוקנתרופיליים - Coprocantharophily) ופרחים מחקי פטריות (מיצטופיליים Mycetophily). רוב חקייני מצע ההטלה הם פרחים ותפרחות המצויידים באמצעי לכידה (Van der Pijl, 1966). כמה פרחי צוף מייצרים ריח מבאיש דמוי צואה אך חסרי מלכודות (Daumann, 1971) צמחים אלו משמשים באמצעים שקריים לצורך משיכה, אך אינם גורמים למאבקים להטיל ביצים ולכן אין לחושבם כספרומיופיליים. לעתים קשה להבחין בין פרחי זבובים (Myophily) לפרחים ספרומיופיליים, במיוחד בסחלביים. בערך כ-3000 מיני סחלביים הם בעלי מלכודות, ככל הנראה ללא חיקוי מצע הטלה (Van der Pijl & Dodson, 1966:103). באופן כללי פרחים מיופיליים מושכים באמצעות ריחות מתוקים והצעת צוף כגמול בעוד פרחים ספרופיליים וקופרוקנתרופיליים מאופיינים בריח מבאיש ובחוסר צוף.

אמצעי משיכה - חיקוי מצע הטלה או בעיקר באמצעות ייצור חומרי ריח נדיפים (Knoll, 1926; Dormer, 1960; Vogel, 1961) ואחרים). הריח השקרי מהווה חיקוי לחומרים נדיפים הנקלטים על-ידי החרק והיוצרים אצלו גרוי התנהגותי אינסטינקטיבי (Vogel, 1965; Faegri & Van der Pijl, 1979:103). ייצור חומרי הריח המחקקים נחשב כ"מימיקרי כימי" (Wiens, 1978). קיים מבחר רב של מצעים מחוקים כמו: צואה, נבלה, פירות נרקבים, דם, בשר או דגים נרקבים ופטריות.

תפרחות של לופיים ספרופיליים מייצרים תרכובות נדיפות כמו אמוניה, סקטול, אינדול, טרימתילאמין ואמינים אחרים (Chen & Meeuse, 1971; Meeuse, 1966).



איור מס' 4

מבנה פרחי מלכודת

א. *Cryptocoryne* (משפ' לופיית)

המלכודת מצטיינת באורך רב, לרוב שקועה התפרחת במים ורק לועה הפעור נישא מעל פני המים. מספר הפרחים מועט ביותר (ראה קווי התפתחות במשפחת הלופיית) וקיימת הפרדה מרחבית בין פרחי הזכר ופרחי הנקבה. ליד פרחי הזכר מצויים חלונות האור (מסומן בתמונה W).

ב. מלכודת של שעוונית *Ceropegia* (אסקלפיים)

אברי הרבייה מצויים בתחתית המלכודת וסביבם "חלונות האור", פתח המלכודת מצטיין בשעירות רוטטות הנחשבות כאמצעי משיכה לזבובים.

(מתוך McCann, 1943)

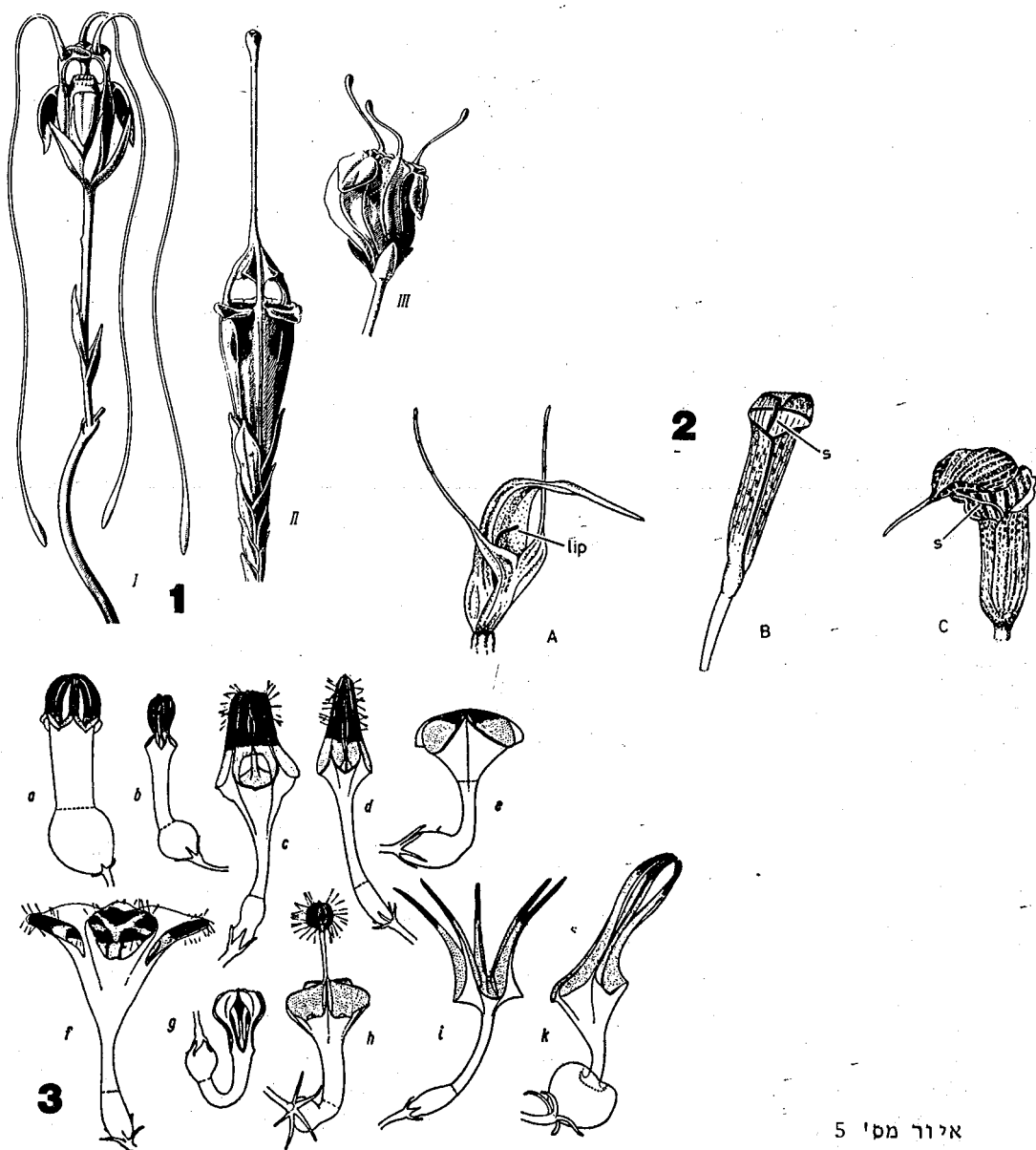
אינדול ואמוניה נמצאו קשורים בהשראת הטלה בזבובי בשר (Cragg, 1950).
(Brown-Brownse, 1965) ובחיפושיות נבלה (Engelman, 1970:194).
חיפושיות זבל מאתרות את המצע באמצעות ריח האמוניה, אינדול וסקטול (Markl, 1974 p. 33). נתונים אלו מתאימים להשקפה (Vogel, 1965 ואחרים) שפרחים ותפרחות ספרומיופיליים מייצרים חומרי משיכה ספציפיים הקשורים לאינסטינקטים של הטלת ביצים אצל המאביקים.

הגרויים האופטיים נחשבים כמשניים (Knuth, 1909:489; Dormer, 1960 ואחרים).
בכל זאת מפתיעה המידה הרבה של קונברגנציה באמצעים האופטיים בפרחים ותפרחות ממשפחות שונות ומכאן ההיקש על ערכם הסלקטיבי (Yeo, 1972). האמצעים האופטיים כוללים צבעי חום-ארגמן וירוק, אין נתיבי צוף, לעתים נקודות כהות על רקע בהיר, מציאות של שערות ותוספות ניידות ברוח וחלונות שקופים בתוך המלכודת (Vogel, 1954:50-58, Faegri & Van der Pijl, 1969:105). (איור מס' 4)

התנאים הסביבתיים בתוך המלכודת - משך זמן הלכידה בתוך מלכודות הפרחים מחקי מצע ההטלה עשוי להיות בין יום אחד עד לחמישה ימים (Meeuse, 1961:193);
(Vogel, 1965 ואחרים). מאחר ורבים מהמאביקים הם חרקים עדינים (Vogel, 1978) (Dormer, 1960). יש חשיבות ראשונה במעלה להבטיח שהתנאים בתוך המלכודת יהיו נוחים לחרק המאביק כדי שיוכל להשלים את תהליך ההאבקה לאחר צאתו מהמלכודת.

א. טמפרטורה - היה זה למרק (Lamarck, 1778) אשר ציין לראשונה את התחממות תפרחות הלוף. עליית הטמפרטורה בלופים שונים, עשויה להגיע עד 22°C מעל לטמפרטורת הסביבה (Meeuse, 1966, 1978). תחילה (Delpino, 1874; Knuth, 1909:491)
סברו שהחום עצמו מהווה גורם משיכה למאביקים, אך מאוחר יותר (Knoll, 1926)
הודגם באופן נסיוני שתפקיד ייצור החום במתחל של לוף שחור (*Arum nigrum*)
הוא הגדלת הנידוף של חומרי הריח. בהשקפה זו תומך גם מיואזה (Meeuse, 1975)
שהראה שייצור החום וחומרי הריח הם גילויים שונים של אותו תהליך נשימתי ומופיעים באופן בו-זמני - מקסימום חום מקביל לשיא ייצור חומרי הריח. במינים אחרים נצפה (Knutson, 1974) שחימום התפרחות מהווה אמצעי לחדור מבעד לשכבת השלג המכסה את הצמחים. חימום התפרחות עשוי להיות (Moodie, 1976) חיקוי לטמפרטורה הגבוהה של צואת יונקים בעת הטלתה או חיקוי של חום הגוף עצמו. זבובי בשר עשויים להגיב לחום כגרוי נוסף להטלת הביצים (Engelman, 1970:194). ואמנם נמצאו חרקים מוצצי-דם בתפרחות של מיני לוף (Knoll, 1926).

מקסימום ייצור החום ב-*Sauromatum guttatum* מתאים לייצור מירבי



איור מס' 5

קונברגנציה בפרחי מלכודת

שים לב לקוי הדמיון המשותפים לפרחים ממשפחות שונות, כולם ספרומיופיליים ובעלי מלכודת:

1. דוגמאות ממשפחת הבורמניים Burmanniaceae
מתוך Vogel, 1962

2. A. *Pterostylis falcata* מלכודת בסחלביים
B. *Arisaema laminatum* מלכודת בלופיים
C. *Arisaema wallichianam* מלכודת בלופיים
(מתוך Proctor & Yeo, 1973)

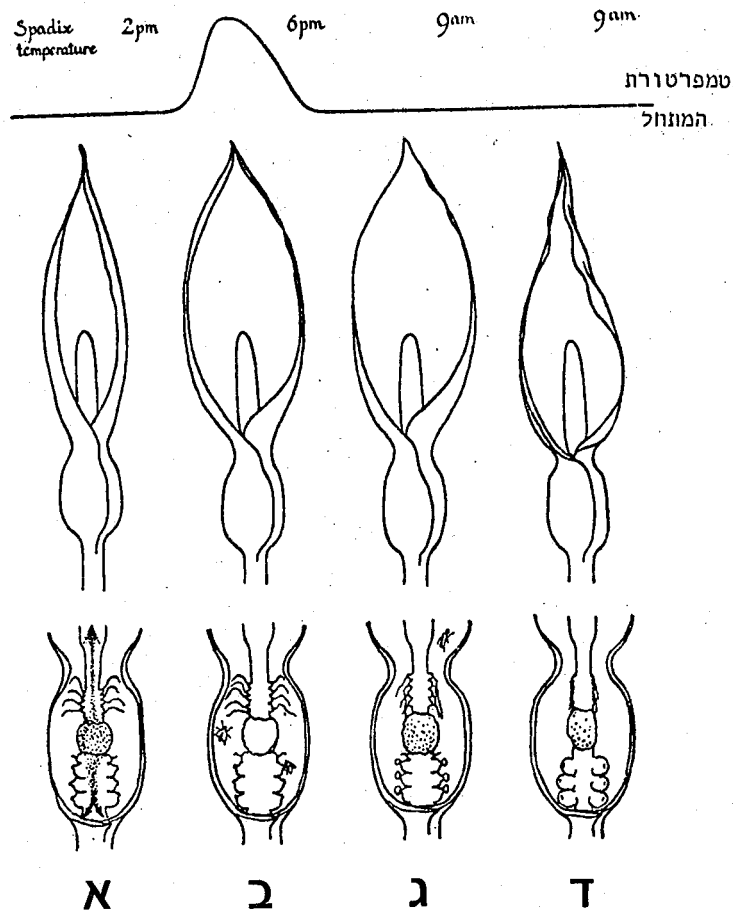
3. מלכודות בפרחי שעוונית *Ceropegia*
(Vogel, 1961)



איור מס' 6

רפלסיה Ralflesia sp.

פרח ספרומיופילי ללא מלכודת ובעל צוף (מתוך Meeuse, 1961).



איור מס' 7

רצף המאורעות בהאבקת לוף

א. המתחל מתחיל להפתח ומתחיל להפיץ ריח.

ב. העלאה ניכרת של טמפרטורת המתחל המופיע בו-זמנית עם מירב ייצור הריח, הצלקת במצב קליטה (פרוטוגיניה). הזיפים המונעים בריחה זקופים וכולאים את המאביקים.

ג. טמפרטורת המתחל יורדת והאבקנים פיזרו את אבקתם לאחר נבילת הצלקת. הזיפים רופפים והחרקים עשויים להמלט טעוני-אבקה.

ד. המתחל נובל, האבקנים מתכווצים והביציות שהופרו מתפתחות.

(מתוך Prime, 1960).

של הריח ושל פחמן דו-חמצני (Chen & Meeuse, 1971). תנאים אלו מתאימים באופן מפתיע לדרישות ההטלה של זבוב הבשר *Lucilia sericata* (Cragg, 1950) שבני סוגו נמנים על מאביקי פרחים ספרומיופיליים. זבוב זה דורש צירוף של נוכחות אמוניה, ריכוז גבוה של פחמן דו-חמצני, ונמצא רגיש לשני החומרים יחדיו במיוחד מעל לטמפרטורה של 30°C. מודי (Moodie, 1976) מציע ששחרור פחמן דו-חמצני בתוך המלכודות מחקה מצב המצוי בגושי צואה ובנבלות עקב תסיסה ופעילותם של מפרקים. האפקט הנרקוטי של פחמן דו-חמצני על החרקים עשוי לשמש כאמצעי לעיכובם בתוך המלכודת. נמצא (Barton-Browse, 1965) שגז זה מגרה כמה זבובי בשר וצואה להטיל ביצים. לפיכך לא יפתיע הדבר אם במיני לופיים שונים יש משמעות אקולוגית שונה לחימום התפרחות בהתאם לדרישות ההטלה השונות של המאביקים.

לחות ואוורור - לחות גבוהה ואוורור מתאים מהווים תנאים הכרחיים לשמירתם של המאביקים במצב תקין בתוך המלכודת (Meeuse 1961; Knoll, 1926) בה במידה שהם נחוצים לעידוד ההטלה (Barton-Browse, 1964). כמה מלכודות מצטיינות ברמה גבוהה של טרנספירציה הגורמת ללחות גבוהה (Vogel, 1978) בעוד באחרות מצויים פתחים מיוחדים המבטיחים אוורור.

הארה - זבובים מראים תגובה חיובית לאור ומנסים, על כן, להמלט מבעד לפתח המלכודת לפני שהם מגיעים לאברי הרבייה המצויים בתחתיתה. התאמה נפוצה לפיתוי החרקים לחדור למעמקי המלכודת הם "חלונות אור" - אזורים שקופים למחצה וחסרי צבע המצויים בקרקעית המלכודת (Van der Pijl, 1953; Cammerloher, 1923) (ואחרים). החרקים נמשכים אל האור כאל מוצא אפשרי ותוך כדי כך מגיעים גם אל הצלקות.

גמול ומאזן האנרגיה - למרות שמשיכת המאביקים מבוססת על "הבטחות שווא", כמה פרחים ספרומיופיליים מציעים גמול אמיתי. פרחים אלו נחשבים (Daumann, 1971) כ"רמאים חלקיים". צוף מצוי במינים שונים של ספלול (Yeo, 1972; Daumann, 1975) ושל Ceropegia (Vogel, 1961). לופיים רבים מייצרים נוזל צלקת אכיל ושעונית (Daumann, 1930; Van der Pijl, 1937). במקרים רבים אין זה ברור אם קיים גמול כלשהוא ואם הוא קיים באיזו מידה הוא מנוצל על-ידי המאביקים. באופן כללי גמול הוא מצרך נדיר בפרחי מלכודת ספרומיופיליים (Van der Pijl & Dodson, 1966; 102). כאשר מצוי צוף במלכודות הוא משמש לקיומו של ה"אסיר" משך כליאתו ולא כגורם משיכה (Vogel, 1965). בכמה מלכודות ספרומיופיליות הביצים המוטלות מתפתחות עד לבגרות מלאה (Madison, 1979; Hubbard, 1895) ויש להתייחס למקרה זה כאל גמול אמיתי באמצעות הרקמות הנאכלות על-ידי הזחלים (Simpson & Neff, 1981). הרמיה מוגבלת במקרים אלו למשיכה בלבד. הוצע

שטיפוסים בעלי גמול אלו התפתחו מתוך אבות מוצא ספרומיופיליים למערכת של יחסי-גומלין הדדיים (Daumann, 1970; Wiens, 1978).

נראה שקיימת התאמה בין האופן שבו "מטופל" החרק השבוי לבין הצעת הגמול. כאשר המאבק נכלא לתקופה ממושכת, המאביק עשוי להפסיד אנרגיה רבה בנסיונותיו להמלט ולקיום. סביר להניח שתוספת האנרגיה דרושה לקיום המאביק במצב תקין שיאפשר את העברת האבקה לצלקת המתאימה ואם הכליאה ממושכת אז יהיה גם גמול גדול יותר. יש מקום לחקור באיזו מידה יש רווח אנרגטי נטו בביקור במלכודות בעלות גמול, כשם שקיים הדבר לאחר ביקור בפרח צוף רגיל שם ללא רווח לא יהיו ביקורים נוספים. יש הקושרים רמיה ברווח אנרגטי אפשרי מאי-ליצור צוף (Gentry, 1974; Heinrich, 1979:168) אשר עשוי להיות מושקע בליצור זרעים (Heinrich, 1981). לפחות בלופיים ברור הדבר שההשקעה בליצור חום מכלה חומרי תשמורת רבים (Meeuse, 1966) ואי-אפשר לראות, לכן, ברמיה מנגנון לחסכון באנרגיה.

שיקולים אבולוציוניים - ברוב המלכודות קיימת לכידה חוזרת ושחרור של המאביקים הנחשבים כבעלי כושר תעופה או יכולת המראה נמוכים (Van der Pijl, 1960). יש המשערים (Wiens, 1978) שמלכודות התפתחו לרתימת שרותיהם של חיפושיות וזבובים מאחר והם מייצגים התנהגות הניתנת לחיזוי כתגובה לגרויים מסויימים. זבובי צואה ונבלה עוקבים אחר ריחות ספציפיים בקוותם למצוא מקור חלבוני. לאחר כמה נסיונות בלתי מוצלחים עשויים החרקים לנטוש את הפרחים, ומכאן התפתחות המלכודות בפרחים ספרומיופיליים (Van der Pijl, 1960).

המלכודות מכריחות את המאביק לשהות תקופות ארוכות יותר בתוך הפרחים, ובכך עולים הסיכויים לביקור מוצלח הכולל הן משיכת אבקה לצלקת והן נטילת אבקה טריה. פרוטוגיניה (הקדמת הבשלת האברים הנקביים) היא, איפוא, יסוד חשוב בתפקוד המלכודות ובשימוש כפול באותו המאביק הן כמביא אבקה זרה והן כנושא אבקה מהמלכודת עצמה (Daumann, 1971; Vogel, 1965). (על רצף המאורעות בתפרחות לופיים - ראה ציור 7)

המאביק פסיבי בכל התהליך והצמח מכתוב את תזמון הארועים מהלכידה ועד השחרור. דומה שזו הסיבה מדוע המאביקים לא התפתחו בתהליך קו-אבולוציוני עם המלכודות (Wiens, 1978). ההתאמה היא מצד הצמחים בלבד (Faegri & Van der Pijl, 1979:103). (Vogel, 1961, 1965) ויש לראות בכך גילוי נוסף של ניצול חד-צדדי מצד הצמח.

פרחים ספרומיופיליים מופיעים במשפחות הנחשבות כמתקדמות ביותר בסולם האבולוציוני (אסקלפיים, סחלביים, רפלסיים, הידנוריים, ספלוליים, טקיים, לופיים ובורמניים) ולכן יש לראות במנגנון זה התפתחות מאוחרת מבחינה אבולוציונית במיוחד בסחלביים (Van der Pijl, 1960). (ראה באיורים 6,5)

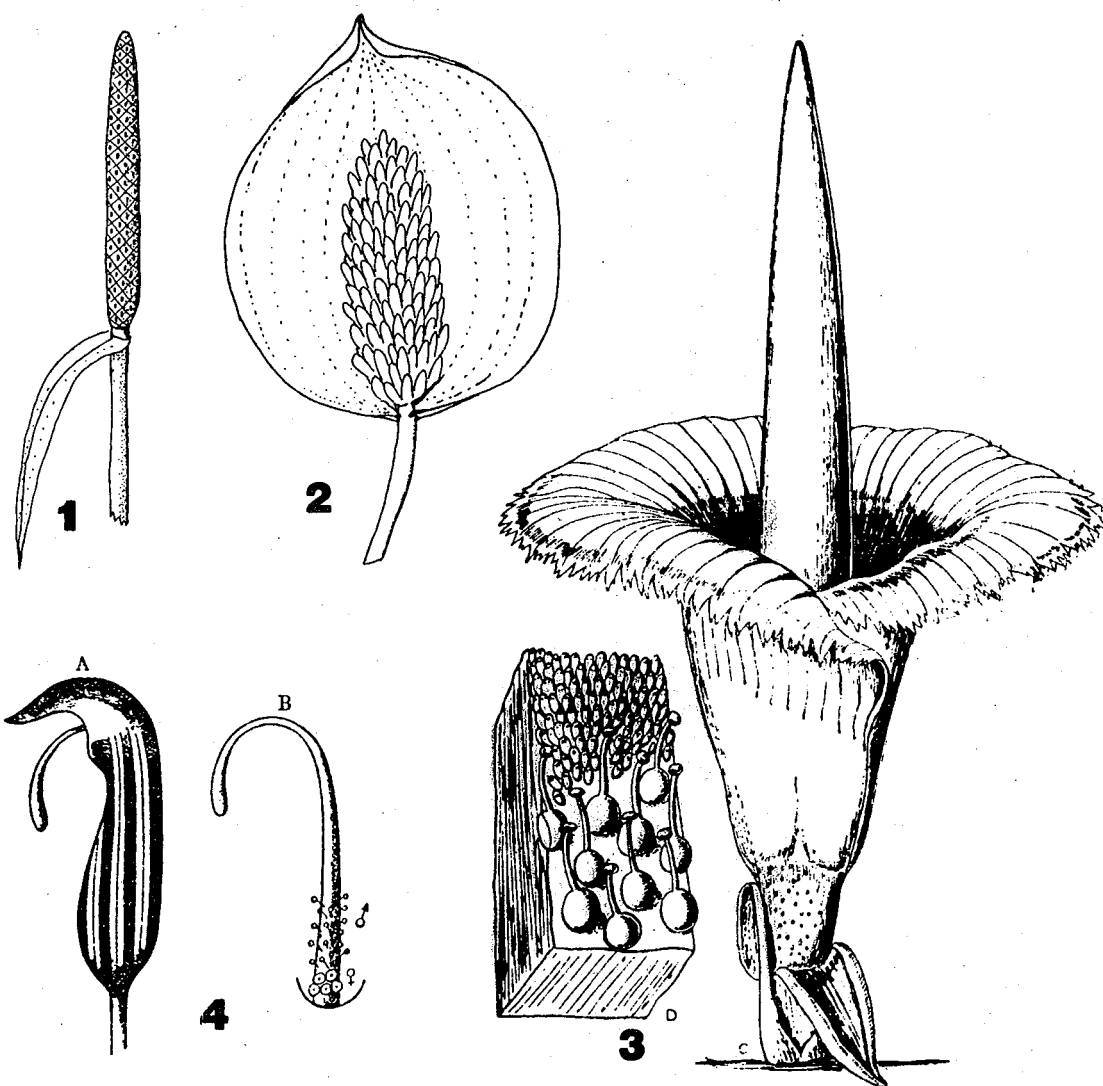
חיפושיות זבל מותאמות מראש לניצול משאב זה שהוא בלתי ניתן לצפייה מראש מתי יוטל ובאיזו כמות. הבוגרים חיים משך זמן רב וקשורים לתחום מחיה מצומצם למשך זמן ממושך. זכובי נבלה הם בעלי מחזור חיים קצר, הבוגרים ניידים ביותר ובעלי שטח מחיה נרחב המנוצל לזמן קצר בלבד (Crowson, 1981:474). סביר להניח שחיפושיות זבל עשויות להיות מאביקות עדיפות לצמחים הגדלים בבית-גידול מיוחד, המופיעים בצברים והפורחים משך זמן רב, זכובי צואה ונבלה עשויים להיות יתרוניים להאבקת צמחים המפוזרים על פני שטח רב והפורחים משך תקופה קצרה. מצב הידע כיום אינו מספיק כדי לאשש או לדחות השערה זו. חיפושיות זבל מראות התמחות נמוכה ביחס למצע ההטלה (Crowson, 1981:475) בעוד הזכובים הם בעלי ספציפיות גבוהה (Hammer, 1941:59). הפרחים הספרומיופיליים מייצרים תערובת של ריחות (Yeo, 1972; Vogel, 1961) ובעניין זה מפתיע שבכמה מקרים נמצאו הן חיפושיות והן זכובים בתור מאביקים של אותה המלכודת (Knuth, 1909: 488-489). לפחות בלופיים קשה להבחין בין מינים מואבקי חיפושיות למינים מואבקי זכובים (Van der Pijl, 1960).

למרות הידע המקוטע אודות פרחי מלכודת נראה שלפחות בלופיים הנתונים הידועים עד כה מאפשרים כמה הכללות וספקולציות אודות האבולוציה של מלכודות בתוך המשפחה. מקובל (Arber, 1925:213; Hutchinson, 1959:629) שהמגמות העיקריות במשפחה הם כדלהלן: א. מתפרחות בעלות מתחל דמוי עלה ירוק לקראת מבנה סגור יותר וצבעוני; ב. מפרחים דו-מיניים בעלי עטיף לפרחים חד-מיניים וללא עטיף; ג. בצורות המתקדמות חלק מהשזרה עקר ואינו נושא פרחים. בהתחשב בשיקולים אלו ובהשקפות כלליות אחרות על הטקסונומיה והפילוגנזה בתוך המשפחה (Mookerja, 1955; Hotta, 1971; Eyde et al., 1967) מוצעות בזה ההכללות וההנחות הבאות:

1. בסוגים הפרימיטיביים (*Orontium*, *Gymnostachys*, *Acorus*) הם בעלי מתחל משוטח. בסוגים מתקדמים יותר מוצאים מתחל סגור למחצה (*Monstera*, *Diffenbachia*, *Zanthesdeschia*), בעוד בסוגים המתקדמים ביותר מצויה מלכודת סגורה (לוף, אחילוף, לופית, *Cryptocoryne*) ומפותחת ביותר (איור 8).

2. יש לשער שהמצאותה של מלכודת עשוי להקנות יתרונות סלקטיביים לעומת תפוחת מקבילה פתוחה: א. ברירה טובה יותר ו"אישור כניסה" (בד"כ בצירוף זיפים או מכשלה מורפולוגית אחרת) רק למאביק הרצוי בגודל המתאים, וכך נוצר "כלוב הגנה" מפני שודדי אבקה; ב. סגירה של אברי הרבייה, פירושו הגנה טובה יותר על הביציות (Hutchinson, 1959:629, Van der Pijl, 1960).

הרפיית לחץ הטריפה, הן על האבקה והן על הביציות, במיוחד ע"י חיפושיות בטרופיים (Gottesberger, 1970) מאפשר ליצור מספר קטן יותר של פרחים. מבט כללי מראה שתפרחות בעלי מתחל פתוח מכילים עשרות ומאות פרחים, אלו בעלות מתחל



איור מס' 8

קוי התפתחות במשפחת הלופיים

1. תפרחת חשופה של *Anthurium buenaventurae*. פרחים רבים דו-מיניים, השזרה מלאה פרחים לכל אורכה (מתוך: Madison, 1979).

2. *Monstera tuberculata*. המתחל מכסה על חלק מהתפרחת, מספר הפרחים קטן ביחס לדוגמא הקודמת. (מתוך: Madison, 1979).

3. מלכודת פתוחה *Amorphophallus titanicum*. מספרם קטן, הפרחים חד-מיניים וחלק מהשזרה הפרחים מרוכזים בתחתית המלכודת. מספרם קטן, הפרחים חד-מיניים וחלק מהשזרה עקר. (מתוך: Hutchinson, 1959).

4. לופית מצויה. מלכודת סגורה מועטת פרחים (Knuth, 1909).

פתוח למחצה (למשל קלה חבשית) הן בעמדת ביניים ואילו במלכודות משוכללות מספר הפרחים מועט ביותר לעתים פחות מעשרה (לופית מצויה). פרחי הנקבה מצויים בתחתית המלכודת, הם המוגנים ביותר ועיקר ההפחתה הוא בפרחים אלו לעומת פרחי הזכר החשופים יותר.

3. יצירת מבנה גלילי מלווה בריכוז אמצעי המשיכה האופטיים בחלקו המשוטח של המתחל. דומה הדבר שאפשר להבחין בשני דגמים: א. תפרחות בעלות מתחל פתוח, שהן, בדרך כלל, בעלות צבע אחיד ללא נקודות או כתמים. מינים אלו מואבקים על-ידי חיפושיות ודבורים שלא באמצעות חיקוי מצע הטלה. המתחל השטוח והצבעוני חשוב במיוחד ביערות הגשם, שהם בית-גידולם של לופיים רבים, עדויות למנגנוני האבקה שכללו סופקו על-ידי החוקר מדיסון (Madison, 1977, 1979, 1981).
ב. מלכודות סגורות בהן האמצעים האופטיים מרוכזים, לרוב, בראש המלכודת בחלק המשוטח. לרוב מצוי דגם מורכב של נקודות וכתמים והמאבקים הם זבובים וחיפושיות ספרומיופיליים אך לא דבורים.

רמייה מינית

משיכה מינית נחשבת (Faegri & Van der Pijl, 1979:74) כ"גורם משיכה ראשוני". זאת בניגוד להגדרתם הם של מונח זה (שם, 57) בתור "גורם משיכה אשר מספר צרכים כמו מזון וכו'". למעשה, פרט לעדות בודדת אודות הפרשת זרע בעת פסוידוקופולציה (Raymant, 1935) משיכה מינית לפרחים מבוססת על חוסר סיפוק ואז בהכרח יש להגדיר זאת כ"משיכה משנית". עד כה (פרט להריג אחד) נמצאה משיכה מינית במשפחת הסחלביים בלבד. עד כה נמצאו כ-20 סוגים שהאבקתם מבוססת על פסוידוקופולציה (Dodson, 1962; Stoutamire, 1974, 1981, 1982).
בין המאבקים יימנו: דבורים וצרעות בודדות, חיפושיות, זבובים ונמלים. משיכת זכרי דבורים (Euglossine) באמצעות ייצור חומרי ריח ספציפיים אינה נחשבת כרמייה אלא כגמול אמיתי (Simpson & Neff, 1981) מאחר והזכרים משתמשים בחומר הנאסף מהפרחים לצורכי חיזור (Williams, 1982). בכמה מקרים נצפתה משיכה סלקטיבית של זכרי חרקים (כמו בסחלב הגליל ראה טבע וארץ כ"ד: 158-153) אך ללא התנהגות המקבילה לפסוידוקופולציה.

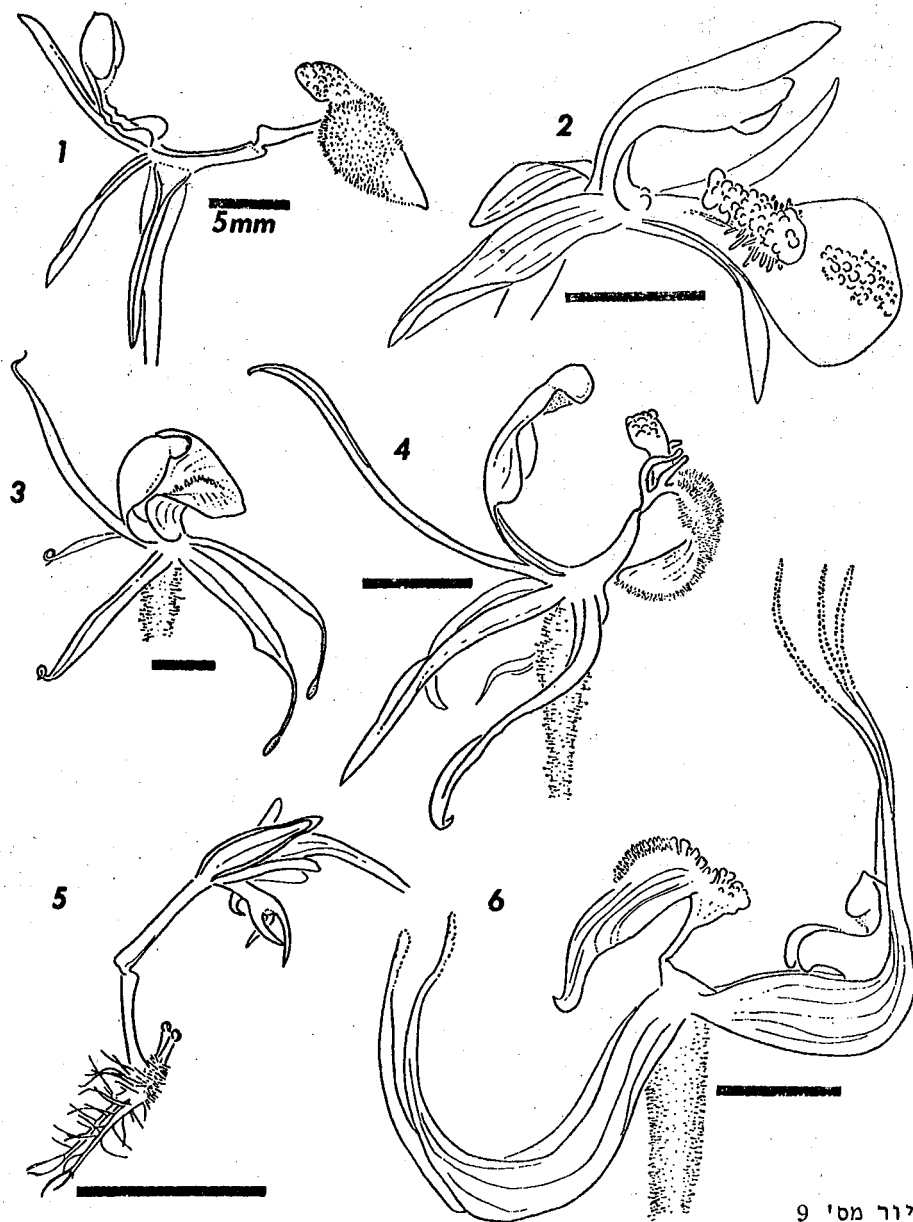
פסוידוקופולציה - במקרים אלו מחקה הפרח נקבת חרק ומושך באמצעות זאת את הזכרים. מצאותם של מינים המואבקים בדרך זו בשלוש יבשות (איראסיה, דרום אמריקה ואוסטרליה) בסוגים הרחוקים זה מזה, מעידה על מוצא פוליפילטי של התופעה

(Baker & Hurd, 1968; Ames, 1937).

מיני הסוג Cryptostylis באוסטרליה נבדלים היטב זה מזה ובכל זאת מואבקים כולם על-ידי אותו חרק (Lissopimpla semipunctata) (איור 9) וזו עדות לעתיקות הסוג (Coleman, 1927, 1928; Stoutamire, 1975, 1976). זאת הסוג דבורנית נחשב כסוג צעיר הנמצא עדיין בתהליך פעיל של יצירת מינים (Kullenberg, 1961:301; Sundermann, 1977) מכאן ההסבר לוואריאביליות הכימית ומורפולוגית רבות (Bergstrom, 1978; Dafni, 1984; Kullenberg & Bergstrom, 1973, 1975) הבאות לידי ביטוי בריבוי בני כלאים ומבוכה טכסונומית אדירה.

כל הפרחים המעורבים בפסוידוקופולציה דומים (לעיני האדם) לפחות במידת מה לחרק ואינם מייצרים צוף. גרוי הריח הוא העיקרי, פועל לטווח רחוק (Coleman, 1930; Kullenberg, 1961:292) ומשפיע על ההתנהגות האיסטטינקטיבית של החרק (Vogel, 1975; Yeo, 1972). האותות האופטיים הם משניים ופועלים בעיקר בטווח קצר (Kullenberg, 1961:276). בעוד הגרוי שבמגע פועל רק לאחר נחיתת החרק על השפית (שם, 272-275) קיימת עדות שהזכרים מבקרים בפרחים גם לאחר גיחת הנקבות (Kullenberg, 1950; Graf, 1977; Coleman, 1933). מצב זה מהווה ניסוי שדה המעיד על כושר המשיכה העז של הפרחים וכי גיחה מוקדמת יותר של הנקבות אינה תנאי בל יעבור לקיום התופעה. אם הפרחים עדיין מושכים זכרים למרות נוכחות הנקבות, כל השחיה של זכר אצל הפרחים מקטינה את סיכוייו בתחרות על נקבה. יש לצפות, לכן, שרוב מאורעות התאבקה יחולו לפני גיחת הנקבות הודות ללחץ סלקציה שלילי זה. העדויות מראות שרוב הפרחים מבוקרים בתחילת העונה (Paulus & Gack, 1980) בתקופה המקבילה להעדר הנקבות או לנוכחות מועטה שלהן. כאשר מנוצלת התנהגות המינית של החרק לצרכי האבקה, יש חשיבות רבה שהוא לא יתעכב יתר על המידה בפרח אחד וכי יעבור לפרח אחר. דבורנית החרק עוזב את הפרח, ככל הנראה ללא סיפוק צרכיו, והתרגשותו המינית מנחה אותו לנסות שנית (Kullenberg, 1961:260). בקריפטוסטיליס שבאוסטרליה נצפתה הפרשת זרע (Raymant, 1935:144). ראוי היה לחקור באיזו מידה התנהגות זו משפיעה על ביקור הפרחים נוספים ובאיזו מידה היא פוגעת בפוטנציאל הרבייה של המאביק.

סקירה על אודות החרקים המעורבים בפסוידוקופולציה (בהכנה, O'Toole & Dafni) מצביעה על כמה תכונות משותפות: א. מפזר הקינון של הנקבות מכתיב את התנהגות החיפוש של הזכר, אם המדובר בריכוזי קינים הזכרים יטו להתגודד סביב אתרים אלו. יש לצפות שהזכרים שנקבותיהם מקננות בנפרד יהיו בעלי סף רגישות נמוך יותר לריח הנקבות לעומת אלו המקננות במושבות. לאור שיקולים אלו נראה שפרח בודד



איור מס' 9

סחלביים אוסטרליים המואבקים באמצעות פטוידוקופולציה:

- 1. *Drakaea*
- 2. *Chiloglottis* sp.
- 3. *Caladenia* sp.
- 4. *Caladenia* sp.
- 5. *Arthrochilus* sp.
- 6. *Caladenia* sp.

מחוך: (1976) Stoutamaire

אינו יכול להתחרות בכושר המשיכה של מושבת נקבות אך עשוי להתחרות בהצלחה בליצור הריח של נקבה בודדת. מכאן שהחרקים המעורבים בפסוידוקופולציה יהיו כאלו שהנקבות שלהן מקננות במפוזר וכך הוא הדבר ברוב המינים המעורבים בתופעה, לפחות בסוג דבורנית.

ב. החרקים המעורבים מזדווגים על פני האדמה או בסמוך לה עד גובה 50 ס"מ. ניסויים שנערכו בדבורנית הראו ששינוי מלאכותי בגובה הפרחים מעל פני האדמה גרמו לשינוי דרסטי בתדירות הכיקורים. מאחר והנקבות בוקעות מהאדמה אין זה מפתיע שהפרחים המושכים ביותר היו אלו שהונחו בגובה זה. בסיכום המחקר מניחים המחברים (Paulus & Gack, 1980) שקיימת סלקציה לגובה מסויים של הצמח. העובדה שהזדווגותם של דבורי עץ (Bumblebees) מתרחשת לרוב בגובה רב מעל האדמה (Srensson, 1979) עשויה להסביר, לפחות באופן חלקי, מדוע לא גויסו דבורים אלו לשרותי האבקה באמצעות פסוידוקופולציה.

ג. החרקים המעורבים אינם טריטוריאליים ומחפשים אחר הנקבות בפרחים. הסיכויים למשוך חרק טריטוריאלי לשרותי האבקה הם נמוכים ביותר בהשוואה לחרקים חסרי מסלול קבוע. זו עשויה להיות סיבה נוספת לאי-הכללת דבורי העץ ברמיה מינית.

ד. כל המאביקים הם חרקים בלתי חברתיים. בחרקים חברתיים רק מקטע קטן של האוכלוסיה פעיל מינית, והסיכוי למשוך מספר קטן ביותר של חרקים לצורכי האבקה הוא קלוש ביותר.

ה. מאחר והנקבות של המינים המעורבים חופרות באדמה, הרי קיים סיכוי שהאבקות תשחתנה בעת החפירה, ומכאן לחץ סלקציוני נוסף להעדפת הזכרים (מידע אישי, L.A. Nilsson) מה עוד שזכרים מגיבים לריח הנקבה ולא להפך.

היבטים סינאקולוגיים

מציאותם של פרחים רמאיים פירושו מספר הגבלות הן ברמת האוכלוסיה והן ברמת החברה, צמחים ומאביקים גם יחדיו. ההאבקה של פרחים רמאיים חייבת להיות מסובסדת על-ידי המינים הגומלים המציעים מזון למאביקים (Heinrich, 1977; Nilsson, 1983 ואחרים). לצורכי הדיון נבחן את משמעות התופעות בהתאם לשתי הקטגוריות של פרחי הרמיה.

רמיה תזונתית - במקרים אלו האותות האופטיים הם המכריעים וגוריים אלו חשופים ללמידה. לכן תלויה יעילות המימיקרי במידה רבה על נסיונו הנרכש של המאביק. כמה מחברים (Delpino, 1974; Wollin, 1975; Vogel, 1975; ואחרים) ציינו שנאיביות של המאביקים מהווה תנאי מוקדם ליעילות ההאבקה של פרחים חסרי גמול. לאחר תקופת נסיון לומד החרק להבחין ברמיה ונמנע מביקורים נוספים בפרחים שכאלו (Stoutamire, 1971; Lack & Propita, 1975). התוצאה היא ליצור זרעים רב יותר בתחילת העונה (Nilsson, 1970) או עם גיחת המאביקים (Stoutamire, 1971; Ackermann, 1981). לרוב המדובר באחוז נמוך של יצירת הלוקטים (Ackermann, 1981; Dafni & Ivri, 1979, 1981). תדירות נמוכה של המחקה ביחס למודל היא תנאי מוקדם לרמת ההתאמה (fitness) של המימיקרי הן בבע"ח (Wickler, 1968:96; Grant, 1963:111) והן בצמחים (Vogel, 1975; Macior, 1971; ואחרים). פרופורציה גבוהה של המחקה לעומת המודל מפחיתה את יעילות ההאבקה של המחקה באופן ניכר (Dafni, 1983; Dafni & Ivri 1981a, b).

פרחים רמאים עשויים להקטין את סיכויי הלמידה של המאביק באמצעות הקיום של טיפוסים בעלי צבעים שונים באותה האוכלוסיה (וריאביליות קולוריסטית) (Heinrich, 1979:189; Ackermann, 1981). פרחים רבים מטיפוס זה הם בעלי ריח חלש (Stoutamire, 1971) המקשה אף הוא על סיכויי הלמידה. קיימת הצעה (Heinrich, 1979:189) שחוסר הריח יתרוני במקרה זה מאחר והמאביק מוכרח ללמוד להבחין בין הפרחים על סמך הצבעים בלבד. התוצאה היא יותר סיכויי ביקור בפרחים הרמאים לפני שהם לומדים את ה"טריק" ונמנעים מפרחים אלו.

במצב של מימיקרי בין פרחים קיימות הגבלות על הפנולוגיה של המחקה אשר חייב לפרוח בו-זמנית עם המחוקה. הרמאי חייב לקיים אוכלוסיות קטנות או מעט פריחה ליחידת הזמן, כלומר או לקיים אוכלוסיה בעל מספר מועט של פרחים או אוכלוסיה גדולה יותר שפריחתה מפוזרת לאורך זמן רב. כל זאת כדי לשמור על יעילות המערכת המותנית בשמירת רמה נמוכה של הרמאי. אסטרטגיה אלטרנטיבית היא (Gentry, 1974; Schemske et al., 1978) התפרצויות פריחה בלתי סדירות ללא מודל מסויים תוך משיכת מאביקים נאיביים (Nilsson, 1980).

רמיה רביתית - במערכות רמיה מטיפוס זה גרוי הריח הוא המכריע, הפעולה היא במישרין על התנהגות שמלידה שאינה חשופה לנסיון נרכש וללמידה (Yeo, 1972; Vogel, 1975). התוצאה היא שהמאביקים אינם לומדים מנסיונם וחוזרים ומבקרים בפרחים הרמאים ולכן צמחים אלו עשויים לקיים אוכלוסיות צפופות ללא הקטנת סיכויי ההאבקה. תופעה זו מקבילה למימיקרי בבעלי-חיים שבו היצור המרומה מגיב

אינסטינקטיבית למודל, במקרה שכזה מספר המחקרים עשוי להיות כלתי מוגבל (Wickler, 1968:74). חומרי הריח הנדיפים מיוצרים בבלוטות מיוחדות המכונות בשם "אוסמופורים". תרכובות אלו הן בעלות יעילות רבה אפילו בריכוזים נמוכים ביותר (Vogel, 1962:752).

הספציפיות הרבה של הריחות מאפשרת ואריאביליות רבה מאחר ומתרופף לחץ הסלקציה אחידות במראה ובצורה מתרופף. כאשר ריחות נעשים הגורם המושך העיקרי הם עשויים להביא לידי בידוד בין מינים קרובים (Hills et al., 1972; Williams & Dressler, 1976). כל שינוי כימי קל עשוי להגדיל את טווח מבקרי הפרח ולו גם לכדי מין אחד בלבד (Van der Pijl & Dodson, 1966:1972). כאשר מצויה רמיה המבוססת על ריח מוצאים לעיתים מונופיליות (צמח המבוקר על-ידי מין אחד של מאביק) או אוליגופיליות (מספר מועט של מאביקים הקרובים זה לזה) אך לעולם לא פוליפיליות (מאביקים רבים ושונים). בנוסף לריחות הספציפיים מצויים גם מכשולים מורפולוגיים בכניסה למלכודת המגבילים את טווח החרקים המאביקים (Yeo, 1972; Vogel, 1961; Knoll, 1926). כתוצאה מהגבלות אלו (כימית ומורפולוגית) קיימת, בדרך כלל, ספציפיות רבה של מאביקים (Proctor & Yeo, 1973; 303; Vogel, 1961; Van der Pijl & Dodson, 1966:20). (1966:102; Meeuse, 1978).

סיכום

מכלול תופעות הרמיה והמימיקרי הקשורות לאקולוגיה של האבקה מייצג מצב של אבולוציה חד-צדדית מצד הצמח ולא קו-אבולוציה בה התפתחו המאביק והמואבק אהדדי.

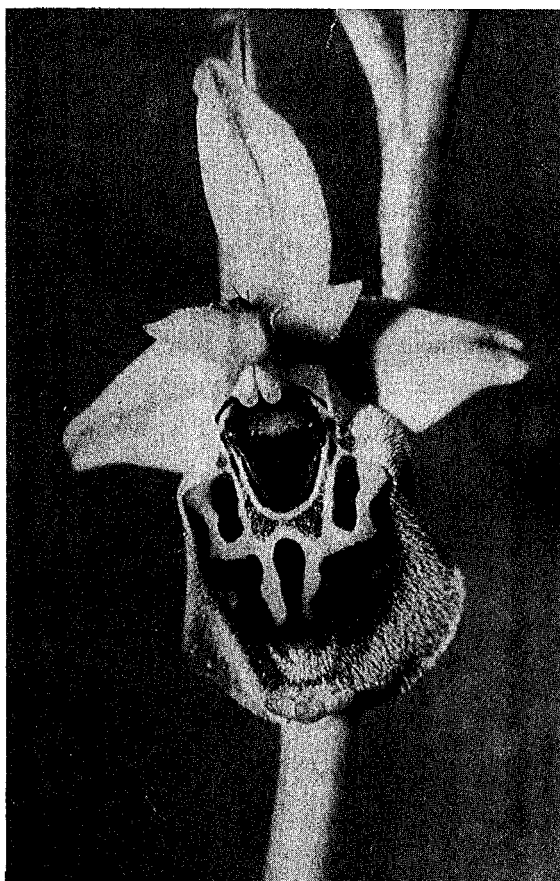
הובחנו שתי קטגוריות עיקריות המצטיינות כל אחת בקוי אופי משותפות והן: רמיה תזונתית הכוללת מימיקרי בין פרחים של מינים שונים ובתוך הפרח עצמו (משמע, חיקוי אברים בפרח). דגם רמיה זה מבוסס על האבקה באמצעות מאביקים נאיביים העשויים ללמוד את הטעות ולהמנע להבא מהפרחים, ומכאן הגבלה על גודל אוכלוסית הרמאים ועל מועדי הפריחה ליעילות המערכת לעיתים קרובות ההאבקה אינה ספציפית

רמיה רביתית הכוללת חיקוי מצעי הטלה ורמיה מינית, מאחר ורמיה זו פועלת במישרין על התנהגות אינסטינקטיבית אין המאביקים המרומים לומדים מהנסיון, אין הגבלות על גודל אוכלוסית הרמאים ובדרך כלל מוצאים ספציפיות רבה של המאביקים.

תודות

לעמיתי C. O'Toole, A.D.J. Meeuse, S. Corbet, S. Vogel, L.A. Nilsson, ודני כהן על הדיונים המאלפים ועל הבקורת.
G. Bergstrom, B. Kullenberg

הערה: לאור אורכה של רשימת הספרות יוכל כל המעוניין לקבל פרטים מדויקים יותר אצל המחבר.



דבורנית גדולה
צילם: מיכה לבנה



סחלב פרפרני