

האבקה בסוג צלף Capparis בארץ

יריב עברי

האבקה פרחים על-ידי בעלי-חיים מתאפיינת בדרך כלל בהתאמות להאבקה על-ידי קבוצת מאביקים מסוימת. ההתאמות החשובות להאבקה הן זמני פתיחת הפרחים, עמדת הפרחים, צבעי הפרחים וריחותיהם, המורפולוגיה של הפרח וחלקיו השונים, כמות ואיכות הצוף והאבקה. על פי התאמתם להאבקה מכונים הפרחים בשם קבוצת מאביקיהם העיקרית כגון: פרחי דבורים, רפרפים, ציפורים, עטלפים וכו'. התאמות אלו, המאפשרות לקבוצת בע"ח מסוימת לבקר בפרחים ולהאביקם ביעילות (התאמות חיוביות) מונעות בדרך כלל מקבוצת מאביקים אחרת להאביקם (התאמות שליליות), שכן קבוצות בע"ח שונות עשויות להיבדל זו מזו בזמני פעילותן, נהגי תזונתן, בדרישותיהן האנרגטיות, בתפישתן החושית, בהתנהגותן ובהעדפותיהם לגבי מבנים, צבעים, ריחות ואיכות המזון בפרחים. על אף זאת פרחי צמחים רבים מבוקרים ומואביקים ביעילות על-ידי יותר מקבוצת מאביקים אחת. בפרחים כאלו מתקיימת מערכת התאמות המאפשרת לבעלי-חיים מקבוצות שונות להשיג את מזונם בפרחים.

קיומן של מערכות משולבות אלו מעורר מספר שאלות כגון: א. הצורך מצד הפרחים בהחזקת קשת מאביקים. ב. יכולתם של הפרחים למשוך ולקיים קשת מאביקים בעלי תפישה חושית, צרכים אנרגטיים והתנהגויות שונות. ג. התפתחותם של כיוונים שונים באבולוציה של הפרח.

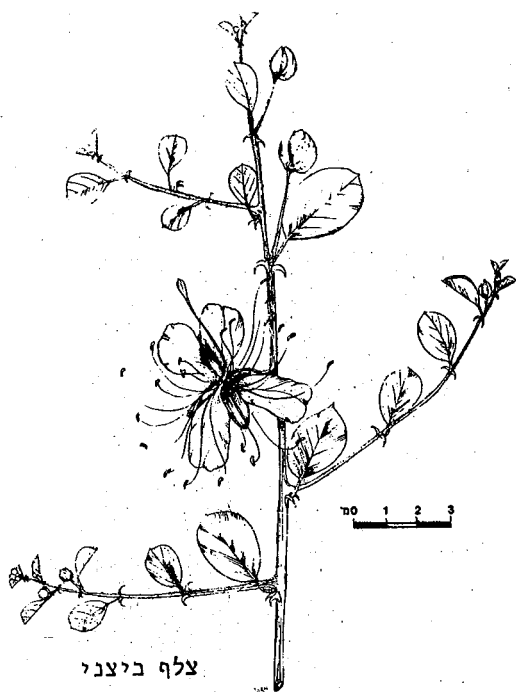
שאלות אלו אינן פשוטות למענה, אך מורכבותן החלה להתברר רק בשנים האחרונות. כך למשל הראו היינריך וריבן (Heinrich & Raven, 1972) את ההבדלים בדרישות האנרגטיות של בעלי-חיים מקבוצות שונות.

Baker & Baker (1973, 1975) הראו שצוף פרחים שונים נבדל באיכותו מבחינת הרכב וכמות חומצות אמינו שבצוף. Percival (1961) Baker & Baker (1983) הראו שצוף פרחים המבוקרים על-ידי קבוצות מסוימות של מאביקים נבדל בכמות וביחסים שבין הסוכרים השונים שבצוף. ממחקרים רבים שנעשו עולה כי קיימים הבדלים

משמעותיים בריכוז הסוכרים בפרחים המואבקים על-ידי קבוצות שונות של מאביקים (מאמרים עדכניים ב: Bently & Elias (Editors) 1983). מקובל כיום כי הבדלים אלו משמעותיים עבור הביולוגיה של המאביקים והם קובעים גם את העדפותיהם לגבי הפרחים. כיצד ניתן אם כן לגשר בין הפערים ולמשוך בע"ח מקבוצות שונות לפרחים בהם מתקיימת מערכת משולבת של מאביקים?

שאלה נוספת מתעוררת בהקשר למדיניות התגמולים בפרחים עבור המאביקים. כידוע, עיקר התגמולים בפרחים הם האבקה והצוף. בהכללה רבה ניתן לומר שעיקר שימוש האבקה מיועד לגידול הצאצאים (בעיקר בדבורניים) ואילו שימוש העיקרי של הצוף הוא בהשגת אנרגיה הדרושה לקיומו של המאביק הבוגר עצמו (זוהי כמובן הכללה, שכן קבוצות מספר של מאביקים משיגים את האנרגיה הדרושה להם על-ידי צריכת אבקה באופן ישיר ואילו הצוף משמש אף הוא כמידה זו או אחרת לגידול הצאצאים). באם אנו רואים בתגמולים המיוצרים בפרח כסך מסוים המוקצב למאביקים, השאלה היא מהו היחס ה"נכון" שיש להקצות לאבקה ולצוף מכלל סך זה על מנת להצליח במידה מירבית בייצור הזרעים? כמו כן האם יחס זה הוא קבוע או שהוא עשוי להשתנות בבתי-גידול שונים?

"תשובות" לשאלות אלו עשויות להימצא על-ידי התאמות שונות בפרחים של צמחים שונים. בהמשך ייעשה נסיון לסקור את ההאבקה וההתאמות לה במינים מהסוג צלף בארץ הסוג צלף מתאים מאוד למחקר מסוג זה בשל היותו מואבק על-ידי קשת מאביקים שונים, ובשל היות מינים וזנים קרובים בסוג מאכלסים בתי-גידול שונים בארץ.



על מיני הצלף הגדלים בארץ

הסוג צלף הוא סוג עשיר במינים, מרביתם בחבלים הטרופיים של כדור הארץ, ומיעוטם בארצות סביב הים-התיכון ובצפון-מזרח אסיה. אלו הם צמחים רב-שנתיים בעלי עלים ופרחים גדולים בדרך כלל, וחלקם נושאי קוצים שהם גלגולי עלי הלואי. בפרחי הצלפים כמה תכונות הנחשבות לפרימיטיביות: הם מרובי-אבקנים ובעלי שחלה עלית הנישאת על עוקץ ארוך - הגינופור. לפרחים 4 עלי גביע שהאחורי בהם גדול מהשאר, ו-4 עלי כותרת ששני האחוריים מהם צמודים לארכם ויוצרים כך לשכה בינם לעלה הגביע האחורי. אל לשכה זו נאגר הצוף המופרש מצופן בבסיס הפרח.

בארץ מיוצג הסוג ב-4 מינים (Zohary, 1966):

צלף רתמי - *Capparis decidua* - שיח או עץ בעל גזע ירוק החסר עלים ירוקים ובעל פרחים ופירות אדומים. צמח נדיר מאוד הגדל בסיני ואולי פה ושם באיזור אילת (ראה מאמרו של שמידע ב"רתם" מס' 3).

צלף סחוס - *Capparis cartilaginea* - שהוא שיח ירוק-עד בעל עלים בשרניים וקוצים קצרים ועבים. הפרחים בעלי סימטריה דו-צדדית מודגשת ועלה הגביע האחורי מפותח במיוחד. גדל בערוצי נחלים וסדקי סלעים בהרי אילת.

שני המינים הנותרים שייכים לסקציה *Spinosa* שבסוג צלף. מיני סקציה זו מרוכזים בארצות סביב הים-התיכון במזרח ובצפון-מזרח אסיה. העבודה הנוכחית עוסקת בהאבקתם של שני המינים מסקציה זו המיוצגים בארץ:

צלף קוצני, זן מצרי *Capparis spinosa* Var. *aegyptia* -

שיח גדול בעל עלים קרחים וקוצים מפותחים המשיר את עליו בעונת החורף. לצמח פרחים נכונים כמעט ואבקנים מרובים שזיריהם ארגמניים. הפרי דומה למלפפון וציפתו צהבהבה. בחבלים המדבריים של הארץ בערוצי נחלים ובמצוקי סלעים גדל זן אחר של צלף קוצני, זן הערבה - *C. spinosa* Var. *arvensis*. זן זה מתאפיין בהיותו ירוק עד, בצבע בהיר יותר של הענפים והעלים ובשעירות המכסה את קצות הענפים והעלים הצעירים.

מין נוסף, צלף ביצני *Capparis ovata* גדל בבקעת הירדן ובעמקים הפנימיים הסמוכים לה. הצ. הביצני מתאפיין בכסות שערות המכסה את כל חלקיו. בפרחים בעלי סימטריה דו-צדדית בולטת, במיעוט אבקנים באופן יחסי והם בעלי זירים לבנים או ורודים. הפרי דומה לאגס וציפתו אדומה.

(ראה תמונות בשער קדמי פנימי של צלף קוצני וצלף ביצני)

ביולוגיה של ההאבקה בצלף הקוצני ובצלף הביצני

פרחי הצלף בארץ פורחים פחות מיממה כל אחד. בממוצע כ-16-18 שעות. הפריחה מתחילה בשעות אחר הצהריים ומסתיימת בשעות הבוקר שלמחרת. הפרשת הצוף וחשיפת האבקה מתחילות עם פתיחת הפרחים. בפרחים לא מתרחשת האבקה עצמית ספונטנית והם תלויים בהאבקת בעלי-חיים לצורך ייצור הזרעים.

ביקורי מאביקים מתקיימים במשך כל שעות הפריחה (ראה איור 1) מרבית המאביקים משותפים לשני המינים (צלף קוצני וצלף ביצני). בדרך כלל ניתן להבחין בקשת מאביקים המבקרים בפרחים בשעות שונות של הפריחה. להלן תיאור הפעילות בפרחין של כבוצות המאביקים העיקריות:

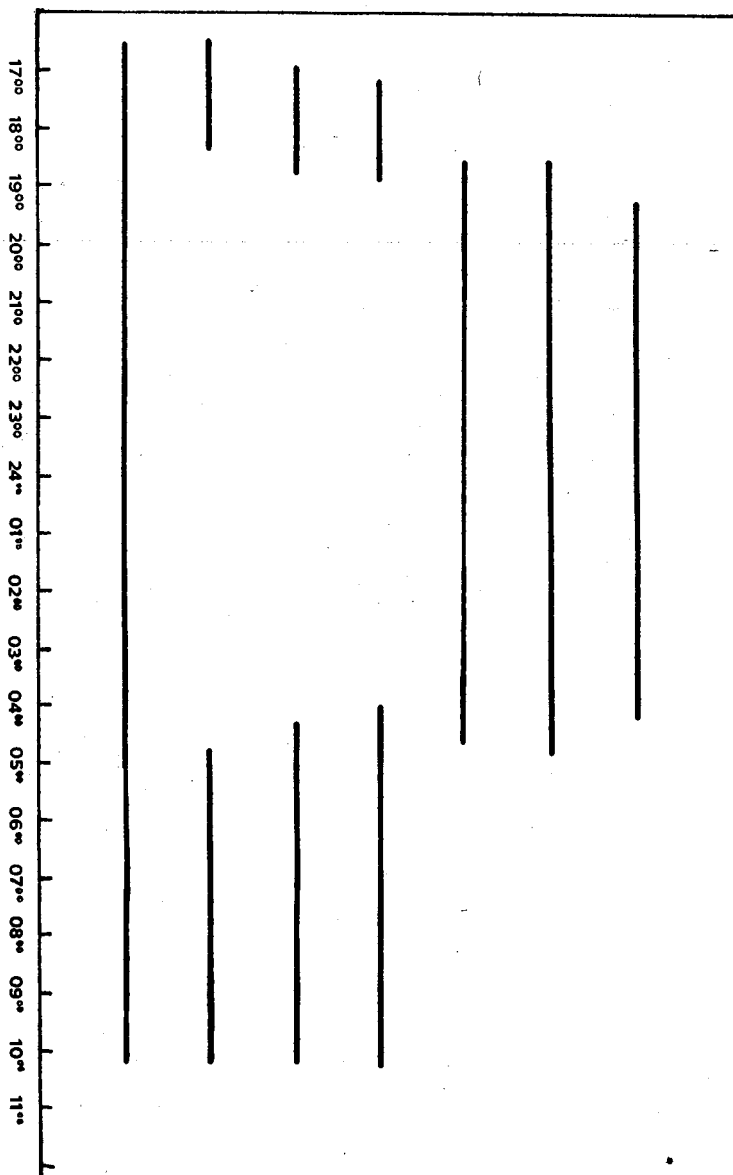
דבורים קטנות Solitary bees. מינים שונים של דבורים קטנות, בעיקר מהסוגים Halictus ו-Megachile. הן הראשונות לבקר ולעזוב את הפרחים בשעות אחר הצהריים. בשעות הבוקר שלמחרת הן האחרונות להגיע לפרחים ונשארות בהם כמעט עד נבילה. בדרך כלל מבקרות בפרחים בכדי לאסוף אבקה בלבד. לפעמים חודרות לפרחים כבר בשלבי פתיחה ראשונים ונושכות את המאביקים בטרם נפתחו ואוספות מהם אבקה.

דבורי-דבש Apis Mellifera מבקרות בפרחים בשעות אחר הצהריים המאוחרות ובשעות הבוקר המוקדמות. הדבורים מבקרות בפרחי צלף קוצני וצלף ביצני וגם בפרחי הצלף הקוצני מזן הערכה במדבר יהודה עם הכנסת כוורות לאזור. מטרת ביקורי הדבורים היא לאיסוף אבקה בעיקר. הדבורים אינן נמשכות כמעט לצוף הצלף הקוצני, כנראה בשל ריכוזו הנמוך יחסית, אך נמשכות לצוף כאשר עולה ריכוזו בשעות הבוקר המאוחרות. בפרחי צלף ביצני שריכוז הצוף בו גבוה יותר נמשכות דבורי-דבש רבות לצוף, אך בשל הבליטה הגבוהה המגינה על לשכת הצוף במין זה מגיעות הדבורים בלשונן רק לחלק מן הצוף.

דבורי עץ - Xylocopa מופיעות בפרחים בשעות דומות לאלו של דבורי-הדבש. דבורי העץ נוכחות בצלפים בעיקר באיזורים הסמוכים למקומות יישוב. הדבורים מנצלות בדרך כלל את פרחי צלף קוצני לאיסוף אבקה (בשני הזנים) בעוד שבפרחי צלף ביצני הדבורים אוספות הנקבות אבקה ולוגמות צוף (נקבות וזכרים). דבורי עץ מארבעה מינים שונים נראו מבקרות בפרחים:

הדבורה Proxycopa היא דבורה גדולה וזהובה הדומה לדבורי עץ, אך נבדלת מהן במנהגי הקינון שלה (מקננת באדמה) ובפעילותה הלילית. בארץ הוגדרו שני מינים מהסוג ושניהם מבקרים במיני צלפים. הדבורים מבקרות בפרחים ללגימת צוף (נקבות וזכרים) ולאיסוף אבקה (נקבות) (ראה תמונה בשער אחורי פנימי)

עשים קטנים
 זבורת האלף
 רפרפים
 זבורי עץ
 זבורי דבש
 זבורים קטנות
 משך הפריחה



איור מס' 1: קשת מאביקי אלף ביצני במשך הפריחה

ביקורי הדבורים בפרחים נעשים בשעת הלילה הראשונה והאחרונה, אך בלילות ירח חלק מהדבורים פעילות ומבקרות בפרחים משך כל הלילה. בשעת איסוף אבקה הדבורה מורטת במהירות אבקה פעמיים או שלוש בפרח ועובדת לפרח אחר. בעת לגימת צוף הדבורה נוחתת במרכז הפרח ומחדירה לשונה מעל חלקה המוגבה של הבליטה - שם מתרכז עיקר הצוף. באיזורים בהם גדלים צלף קוצני וצלף ביצני זה בצד זה הדבורים מעדיפות בבירור את צמחי הצלף הביצני ללגימת צוף (זכרים ונקבות) ואת פרחי הצלף הקוצני לאיסוף אבקה (נקבות).

הדבורים מבקרות גם בפרחי צמחים נוספים, אך מגלות זיקה חזקה לפרחי צלף. בשל זיקה זו הדבורה מכונה דבורת הצלף (זהו שם לא רשמי). בהיותן נוכחות ומבקרות בכל מיני הצלפים (אף בתנאי מזג אוויר קשים) ובשל יעילותן כמאביקות (ראה להלן) יש לראותן כמאביקות החשובות של מיני צלפים מסקציה זו.

רפרפים - *Sphingidae* מבקרים בפרחים ללגימת צוף בלבד ועושים זאת תוך כדי רפרוף מעל לפרח בגובה המאבקים והצלקות (מלבד רפרף הדבקה *Macroglossum stellatarum* שבביקוריו בפרחים מקפל כנפיו ולוגם צוף תוך כדי תנוחה במרכז הפרח). עד כה נצפו 3 מיני רפרפים המבקרים בפרחים, אך ייתכן שגם מיני רפרפים נוספים משתתפים בהאבקה. מרבית הפרטים שנצפו היו מהמין רפרף משורטט - *Celerio lineata* (ראה תמונה בשער אחורי פנימי)

יעילות ההאבקה של הרפרפים גבוהה מאוד (להלן), אך תרומתם להאבקה שונה לגבי טיפוס הצלפים השונים. בעוד שבפרחי צלף ביצני וצלף קוצני מזן הערבה נצפו ביקורי רפרפים בשכיחות רבה יחסית, הרי שביקורי רפרפים בפרחי צלף קוצני בחבל הים-תיכוני (הזן המצרי) הם נדירים, במיוחד בהרים שבצפון הארץ.

מאביקים נוספים - מתקיימים בפרחים גם ביקורי בעלי-חיים אחרים שתורמתם להאבקה שולית או לא ברורה. מבין אלו יצוינו:

צופיות *Nectarinia osea* מנסות ללגום צוף על-ידי שדידה מהצד ולעתים גם מאביקות תוך כדי כך.

דבורים בודדות - מספר מינים של דבורי בר בודדות בגודל בינוני מבקרות בפרחים לאיסוף אבקה, בדרך כלל בשעות הבוקר המאוחרות קרוב למועד נבילת הפרחים.

זבובי רחף *Syrphidae* - נצפו מספר מינים המבקרים בפרחים ואוכלים אבקה באופן ישיר ממאבקים.

תנשמיים *Noctuidae* מבקרים בפרחים בכל שעות הלילה בכדי ללגום צוף. נצפו מספר מינים. בשל ממדיהם הקטנים ומשך הזמן הרב שהם שוהים בכל פרח, אין לראותם כמאביקים יעילים.

שהמאביקים הליליים מאביקים בדרך כלל כ-50%-40 מבין הפרחים, ולעומת זאת, כאשר מאפשרים לכלל המאביקים, כולל אלה היומיים, לבקר בפרחים, מגיע אחוז הפרחים המואבקים ל-70%-60. מכאן עולה הצורך במשיכת קשת רחבה מאביקים לפרחים. הרקע לכך הוא כנראה ב"אי-יציבותם" של מאביקי הלילה. רפרפים ידועים כבעלי-חיים נודדים שאינם קשורים זמן רב למקום מסויים ותנודות עצומות חלות במספריהם מעונה לעונה וממקום למקום (יתום וריבנאי, 1967, Faegri & Van der Pijl, 1979). דבורי Proxyllocopa יציבות אמנם, אך פעילותן משתנה במהלך העונה: בעוד שבתחילת עונת הפריחה ובסיומה קיימת פעילות נמרצת של נקבות המצוידות תאים באבקה הרי שבשיא עונת הפריחה פעילות הדבורים מצטמצמת לגיחות קצרות בלבד ללגימת צוף. כתוצאה מכך פרחים רבים בשיא עונת הפריחה אינם זוכים לביקורי הדבורים.

לאור העובדות שטיפוסי הצלף מהסציה Spinosa מאכלסים בתי-גידול שונים בארץ ובפרחיהם מבקרים מאביקים שונים בעלי אורח-חיים ודרישות אנרגטיות שונות מעניינות כאן השאלות בהקשר למדיניות התגמולים בפרחים: במי מבין הטיפוסים של הצלף מודגש ייצור הצוף בהשוואה לאבקה והיכן להפך ומהו הקשר לתנאי בית-הגידול?

לבידור שאלות אלו נאספו נתונים המתייחסים להצעת התגמולים בפרחים כגון: כמויות האבקה בפרחים, כמויות הצוף וריכוז הצוף, ממדי הצופנים, אמצעי הגנה בפרחים לשמירת הצוף (הבליטה שמעל לשכת הצוף) נתונים אלו מרוכזים בטבלה מס' 2.

טבלה מס' 2: ריכוז נתונים - תכונות עיקריות של הפרחים בצלף

צלף קוצני זן מצרי	צלף קוצני זן הערבה	צלף ביצני	
2.26 מ"מ	3.02 מ"מ	5.72 מ"מ	שטח פני הצופן
23.76 מיקרוליטר	39.52 מיקרוליטר	50.54 מיקרוליטר	כמות צוף לפרח
26.17%	38.66%	35.03%	ריכוז הצוף
6.92 מ"ג	15.27 מ"ג	17.17 מ"ג	כמות הסוכרים בצוף
96.71	75.80	67.18	מספר אבקנים
0.26 מ"ג	אין נתונים	0.20 מ"ג	כמות אבקה למאבק
25.14 מ"ג	אין נתונים	15.20 מ"ג	כמות אבקה לפרח
2.43 מ"מ	3.38 מ"מ	7.45 מ"מ	גובה בליטה מעל לשכת הצוף
Proxyllocopa	Proxyllocopa	Proxyllocopa	מאביקים עיקריים
דבורים יומיות	רפרפים דבורי עץ	רפרפים	

מעיון בטבלה ניתן לראות שבצלף ביצני יש הדגשה על ייצור הצוף בהשוואה לצלף קוצני (זן מצרי) מבחינת כמות הצוף הכללית, ריכוז הסוכרים בצוף וכמות הסוכרים בפרח. לעומת זאת, כמות האבקה המיוצרת בפרחי צלף קוצני עולה באופן משמעותי על זו המיוצרת בפרחי צלף ביצני. נקודה מעניינת היא שמבחינות אלו זן הערבה של צלף קוצני קרוב יותר לצלף ביצני מאשר לצלף הקוצני (זן מצרי) מהחבל הים-התיכוני בארץ. לפיכך, שני הזנים של הצלף הקוצני הם כנראה אקוטיפים מבחינת התאמותיהם להאבקה.

הממצאים שהועלו מעוררים עניין בשל העובדה שדוקא הטיפוסים הארידיים (צלף ביצני וצלף קוצני מזן הערבה) בסקציה *Spinosa* בארץ מדגשים בייצור התגמול את הצוף כתגמול עיקרי למאביקים בעוד שבטיפוס ים-תיכוני מודגשת האבקה כתגמול עיקרי. ניתן לכן להעלות שתי השערות באשר להשפעת המאביקים על עיצוב מדיניות התגמולים בפרחי צלפים מסקציה זו:

א. כאמור, נצפו רפרפים בשכיחות רבה יחסית בביקוריהם בפרחי צלף ביצני וצלף קוצני זן הערבה. לעומת זאת, שכיחותם של רפרפים בחבלי החר הים-תיכוניים נמוכה, וביקוריהם בפרחי הצלפים שם נדירים. רפרפים אינם צורכים אבקה באופן ישיר וכצרכני צוף רב השפיעו על האבולוציה של פרחי הצלפים באזורים בהם שכיחותם גבוהה במגמה של הדגשה בייצור הצוף וצמצום בכמות האבקה.

ב. תכונות הצוף של צלף קוצני זן הערבה ושל צלף ביצני מתאימות מבחינת ריכוז הצוף לאלו של פרחי דבורים גדולות ולא לשל פרחי רפרפים (Baker, 1983). גם העובדה שהדבורה *Proxyllocopa* נצפתה כמאביק הנפוץ של כל הטיפוסים בסקציה וכן התנהגותה בפרחים (היא המאביק היחידה השואב את הצוף קרוב לבסיס הגינופור) מלמדות שהיא המאביק העיקרי של פרחי הצלף. לאור זאת יש לצפות שמירב ההתאמות בפרחים יהיו מופנות כלפיה. ביציאה מנקודת הנחה זו ניתן לשרטט את התמונה הבאה:

בבתי-גידול מדבריים או מדבריים-למחצה קטנה הפרודוקטיביות של אוכלוסיות הצלפים וגדול המרחק באופן יחסי שעל הדבורה לעבור בכדי להשיג התגמולים. בהתאם לכך גדלות "הוצאותיה" האנרגטיות וכן איבוד הנוזלים, בשל הטמפרטורות הגבוהות יחסית של בית-גידולה. על רקע זה ניתן להסביר את המגמה לייצור צוף רב, עשיר בסוכרים בפרחי צלפים בחבלים החמים של הארץ. לעומת זאת, באקוסיסטמה הים-תיכונית גדולה יחסית הפרודוקטיביות של אוכלוסיות הצלפים מבחינת כמות הפריחה, וכמו כן פורחים בקיץ צמחים נוספים עשירים בצוף בבית-גידולו של הצלף הקוצני (כבלוטה גלונית וברזילון ענף). מציאות זו "מאפשרת" לצלף הקוצני כאן להפחית בכמות הצוף המיוצרת בפרחים.

מצד שני, התנאים השונים והפרודוקטיביות השונה של הצלפים בבתי-הגידול השונים עלולים לגרום לכך שהדבורים לא תוכלנה לגדל אותו מספר של צאצאים ומכחינה זו יהיה יתרון לדבורים באקוסיסטמה הים-תיכונית על פני אלו שבאזורים המדבריים. ייתכן שנסיבות אלו הן שעודדו את המגמה לייצור אבקה רבה באופן יחסי בפרחי צלף קוצני.

לסיכום ניתן לומר שבפרחי הצלפים מהסקציה *Spinosa* הצוף והאבקה מוצעים בפרחים במסגרת כללית של סך תגמול מסויים המוקצב להאבקה. בטיפוסי הצלף השונים קיימים דגשים שונים לגבי החלוקה הפנימית לצוף או אבקה מכלל סך זה. דגשים אלו נקבעים על פי נוכחות מאביקים מתאימים, צרכיהם בנוזלים ובסוכרים, ומספר הצאצאים שביכולתם לגדל.

רשימת הספרות

- יתום, ש. וי. ריבנאי. 1967. פנולוגיה של מיני הרפרפים בארץ. כתבים כרך י"ז חוברת א'.
- Baker, H.G. and I. Baker. 1973. Amino acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature* 241: 543-545.
- Baker, H.G. and I. Baker. 1975. Studies of nectar constitution and pollinator-plant coevolution. In Gilbert and Raven, 1975: 100-140.
- Baker, H.G. and I. Baker. 1983. A Brief historical review of the chemistry of floral nectar. In Bently and Elias 1983: 126-152
- Bently, B. and I. Elias. Eds. 1983. The biology of nectaries. Columbia University press. New York, U.S.A.
- Faegri, K. and L. Van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology Pergamon press. Oxford. England.
- Heinrich, B. and P.H. Raven. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176: 597-602.
- Heinrich, B. 1979. Bumblebee Economics. Cambridge: Harvard University press.
- Percival, M.S. 1961. Types of nectar in angiosperms. *New phytol* 60: 235-281.
- Zohary, M. 1966. Flora palaestina part I. The Israel academy of sciences and humanities. Jerusalem. Israel.