

(אז)



האוניברסיטה העברית בירושלים  
המחלקה לבוטניקה

החברה להגנת הטבע



דח"ם - רשת תצפיות ומידע בוטני

# יחסי צמחים ובעלי חיים

## רתם

כתב עת לנושאי שדה בוטניים בארץ ישראל

עלון מספר 10, טבת תשמ"ד, דצמבר 1983

עורכים: גד פולק ואבי שמידע

מערכת: גרעון אורשן, דן איזיקוביץ, עזריה אלון,

אמוץ דפני, מרדכי כסלו, חיים קיגל

ISSN 0333-9904

כתובת המערכת: ב"ס ספר שדה הר גילה ד.נ. הרי ירושלים 91076

ב"רתם" מתפרסמים מאמרים מקוריים על ביולוגיה של צמחי הארץ, תפוצה, טכסונומיה, אקולוגיה, פיטוגיאוגרפיה, פולקלור ושימושים.  
מחברים המעוניינים לפרסם את מאמריהם ב"רתם" יפנו למרכז רת"ם בכ"ס שדה הר גילה, או למחלקת הפרסומים של החברה להגנת הטבע, רח' השפלה 3, ליד ריבני.

"רתם" מופיע 4-5 פעמים בשנה. ניתן לרכוש את העלון בחנויות החברה להגנת הטבע. כמו כן נשלח העלון למינוריים על בסיס שנתי. המנוי השנתי הוא עבור 4 חוברות. באם מופיעה חוברת בוספת היא נשלחת למינוריים ללא תשלום נוסף. פרטים נוספים ניתן לקבל ב: מרכז רת"ם. כ"ס שדה הר גילה, ד.נ. הרי ירושלים 91076 טל' 02-743611

תמונת השער הקדמי: יעל כרעיה צילם: יוסי אשכול  
תמונת השער האחורי: פרפר מוצץ צוף. צילם: יוסי אשכול

הציורים בעמ' 20, 56, 98, 104 נלקחו מתוך: Flora Palaestina  
כאדיבות האקדמיה הישראלית למדעים.  
הציור בעמ' 54 נלקח מתוך: עצי-בר בישראל/ יואב ויזל, עזריה אלון

הפקת: ריבני רובן  
הבאת לדפוס: שלמה מלמד  
איורים: ריבנה בן יעקב

ר"מ 10  
1983

תוכן העניינים

<u>עמ'</u>	
5	✓ אבי שמידע ואלון ארונסון / פירות בר עסיסיים בצמחית ארץ-ישראל והתאמתם להפצה על-ידי בעלי-היים
45	דן איזיקוביץ / בעיות בהאבקות פתילת המדבר הגדולה בישראל
55	יריב עברי / האבקה בסוג צלף בארץ
65	אמוץ דפני / רמיה, מימיקרי ופרזיטיות כהאבקה
92	יצחק גוטרמן / השפעת פעילות הדרבנים על אוכלוסיית הגיאופיטים
105	וההמיקריפטופיטים הנאכלים על-ידם בהר הנגב
105	עמנואל נוי-מאיר / אוכלי עשב (הרכיוורים) וצמחים: מלחמה והתאמה
116	תקצירי המאמרים בשפה האנגלית

המשתתפים בחוברת

ד"ר דן איזיקוביץ - מרצה בכיר במחלקה לכוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.  
אלון ארונסון - המחלקה לאינטרודוקציה, המכונים למחקר שימושי (מקודם המכון לחקר הנגב), אוניברסיטת בן-גוריון, באר שבע.  
פרופ' יצחק גוטרמן - אוניברסיטת בן-גוריון כנגב, המחלקה לכיולוגיה והמכון ע"ש בלאושטיין לחקר המדבר, שדה-בוקר.  
ד"ר אמוץ דפני - המכון לאבולוציה, אוניברסיטת חיפה.  
פרופ' עמנואל נוי-מאיר - המחלקה לכוטניקה, האוניברסיטה העברית, ירושלים.  
יריב עברי - איילת השחר והמחלקה לכוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.  
ד"ר אבי שמידע - מרצה במחלקה לכוטניקה, האוניברסיטה העברית, ירושלים, ורכז רח"ם.

# רת"ם - רשת תצפיות ומידע לצמחי ארץ-ישראל

רת"ם הוא מרכז מידע בוטני שהוקם בשנת תשי"ט (1979) על-ידי החברה להגנת הטבע והמחלקה לבוטניקה באוניברסיטה העברית בירושלים. מרכז רת"ם נמצא בבי"ס שדה הר גילה. המטרות העיקריות של רת"ם הן:

1. איסוף מידע על צמחי הארץ - תפוצה ופנולוגיה (מועדי פריחה, הבשלת פירות וזרעים וכד').
2. מתן מידע בוטני לגורמי שמירת הטבע בארץ במגמה להגן על מיני צמחים נדירים ועל בתי-גידול מיוחדים.
3. הגברת המודעות והקשר לצמחיית הארץ בקרב ציבור חובבי-הטבע בישראל.

רת"ם פועל באמצעות נציגים בבתי-ספר שדה וצופים אחרים הפזורים בכל רחבי הארץ. הצופים רשמים את הנתונים בכרטיסי תצפית וכרטיסי בתי-גידול ושולחים אותם למרכז רת"ם. המידע המגיע נאגר באמצעות מחשב, והנתונים, לאחר עיבודם, עומדים לרשות כל הזקוק להם והמעוניין בהם. אחת לחודש מתקיימת השתלמות בח' יומיים, ככל פעם בבית-ספר שדה אחר. ההשתלמויות כוללות סיורים מקיפים ומפורטים בשטח ללימוד הצמחיה והצומח המקומיים והרצאות רקע כלליות. בהשתלמויות משתתפים נציגי רת"ם בבתי-ספר שדה, בוטנאים וחובבים מכל רחבי הארץ.

המעוניינים להצטרף לפעילות רת"ם יפנו אל ד"ר אבי שמידע, מרכז מידע רת"ם, בי"ס שדה הר גילה ד.ב. הרי ירושלים 91076.

## פעילויות ופרוייקטים המבוצעים ע"י רת"ם

1. ריכוז התצפיות על צמחי אי"י, קליטתן, אירגוןן ואיסוף המידע שנאסף.
2. פרוייקט המינים הנדירים - רישום כל המינים הנדירים והמינים שבסכנת הכחדה בא"י. קיטלוגם על פי העשבייה, הכנת רשימות כלליות ואזוריות של המינים הנדירים וחילוף צמחים נדירים על פי הרשימות.
3. משתלת צמחי הבר - גינון צמחי בר בבתי-ספר שדה וחילוף אחר צמחי בר מתאימים לגינון בכל חלקי הארץ.
4. חלקות מעקב - חלקות הממוקמות ליד בתי-ספר שדה שבהן מתבצע זיגום רכ-שנתי של הצמחיה והצומח.
5. אוסף תצוגה ולימוד - הקמת אוספי קוצים, שלדי צמחים לבשים ויחידות תפוצה של צמחי אי"י. האוסף מצוי בבי"ס שדה הר גילה.
6. מחקרי שדה בוטניים: סקר צמחיה וצומח במישור החוף וסקר יהודה ושומרון.
7. עלון "רת"ם" - כתב עת לנושאי שדה בוטניים בארץ-ישראל.

\*

רכז רת"ם - ד"ר אבי שמידע  
מזכירת רת"ם - אילת צורן  
אחראית על משתלת צמחי הבר - מימי רון  
עלון רת"ם - ד"ר גד פולק  
מחקרים וסקרים במישור החוף - ד"ר גד פולק, משה הרטמן, ראובן דוכט, רינה בן יעקב,  
ד"ר ורדה רביב, יעקב שקולניק.  
סקר יהודה ושומרון - צבי שמיר, אורית עזרא, משה הרטמן.

# פירות בר עסיסיים בצמחיית ארץ ישראל והתאמתם להפצה על ידי בעלי חיים

אבי שמידע ואלון ארונסון

## תוכן

מבוא

- הפרי העסיסי, מבנהו וטיפוסיו המורפולוגיים והאקולוגיים  
על הקואבולוציה בין פירות מתוקים וצבעוניים לבין הפצתם על-ידי  
בעלי-חיים

הפצת פירות עסיסיים על-ידי ציפורים

- הפצת פירות עסיסיים בחורש וביער הים-תיכוני  
- הפצת פירות כעצים שולטים ובעצים בעלי תפוצה מפורזת  
- מהו פרי בוסר?  
- על דו-צבעוניות בפירות אדמונית החורש ובמיני הסוג אלה

צבע ורעילות כפירות העסיסיים

- פירות עסיסיים רעילים  
- הפרי ה"רעיל" של הדודא הרפואי  
- ובחזרה לפירות עסיסיים אדומים ורעילים

מועדי החבשלה וההפצה של הפירות העסיסיים

הפצת פירות עסיסיים באזור הטרופי לעומת הפצתם באזור הממוזג

- הפצת פירות עסיסיים כמדבר  
- פלזור הפצת הפירות באזור הטרופי לעומת סינכרוניזציה  
באזור הצפוני  
- הפצת פירות על-ידי יונקים - פרי גדול, שומני/ מתוק  
ומדיף ריח  
- פירות הזית והער האצל - שריד להתאמה לעולם הטרופי  
- פירות התאנה והתמר - התאמה להפצה על-ידי עטלפים  
- פירות האגס, התפוח, השזיף והלבנה - התאמה לתפצת על-ידי  
יונקי-קרקע צפוניים

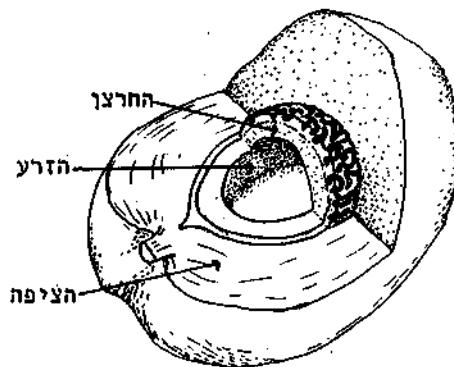
על הקשר שבין פירות עסיסיים לבין חד-זוויגיות הצמחים

## מבוא

פירות עסיסיים מהווים מרכיב חשוב מאוד בתפריטו של האדם. רבים מן הצמחים בעלי פירות עסיסיים תורבתו ואנו מכירים אותם כצמחי תרבות. אולם פירות עסיסיים ומתוקים אינם גדלים רק כגידולי תרבות, אלא הם מצויים גם בצמחית הבר. בין צמחי הבר מהווים הצמחים בעלי הפירות העסיסיים קבוצת מיעוט, שכן רוב הצמחים יוצרים דוקא פירות לבשים בעלי זרעים קטנים, לבשים וקשים שאין בהם סוכרים. המיוחד בפירות העסיסיים הוא שזרעיהם מבשלים בתוך כתי-קיבול גדולים, עשירי מזון - סוכרים, שומנים וויטמינים, ולרוב כתי-קיבול אלה (ציפת הפרי) הם גם בעלי צבע מושך עין. המזון העסיסי המצוי בציפת הפרי איננו משמש כמקור ואנרגיה לנביטת הזרעים.

הפרי העסיסי מקובל כמבנה שהתפתח במהלך האבולוציה למשיכת בעלי-חיים לצורך אכילת הפרי והפצתו. כעל-החיים אוכל את הפרי, ניזון מחלק הציפה החיצוני, בעוד הזרע עובר כשלמותו במערכת העיכול, אינו ניזוק ובפלט עם הצואה. מבחינה מורפולוגית קיים אמנם מגוון גדול של טיפוסים פירות עסיסיים, אך מן הבחינה האקולוגית-תפקודית משמש הפרי העסיסי כאמצעי הפצת זרעים, והתכונות המורפולוגיות של הפרי הן רלוונטיות רק במידה שיש להם חשיבות בביולוגיה של הפרי - כמו האם הפרי הוא חד או רב-זרעי, ובאיזו צורה מתבצעת השמירה על הזרעים במעברם במערכת העיכול של בעל-החיים המפיץ.

והשאלות שאנו שואלים על פירות עסיסיים בהקשר האקולוגי הן: מהי משמעותו של הצבע בפרי העסיסי? מהו הקשר של תפוצת הפירות העסיסיים לאיזורים עולמיים ומי הם המפיצים העיקריים? מהי משמעות העיתוי בהבשלת הפירות העסיסיים? מה בין פירות מדיפי ריח וחסי ריח ומדוע פירות הם בוטר לפני הבשלתם? על אלה ועל שאלות אחרות במאמר שלפנינו.



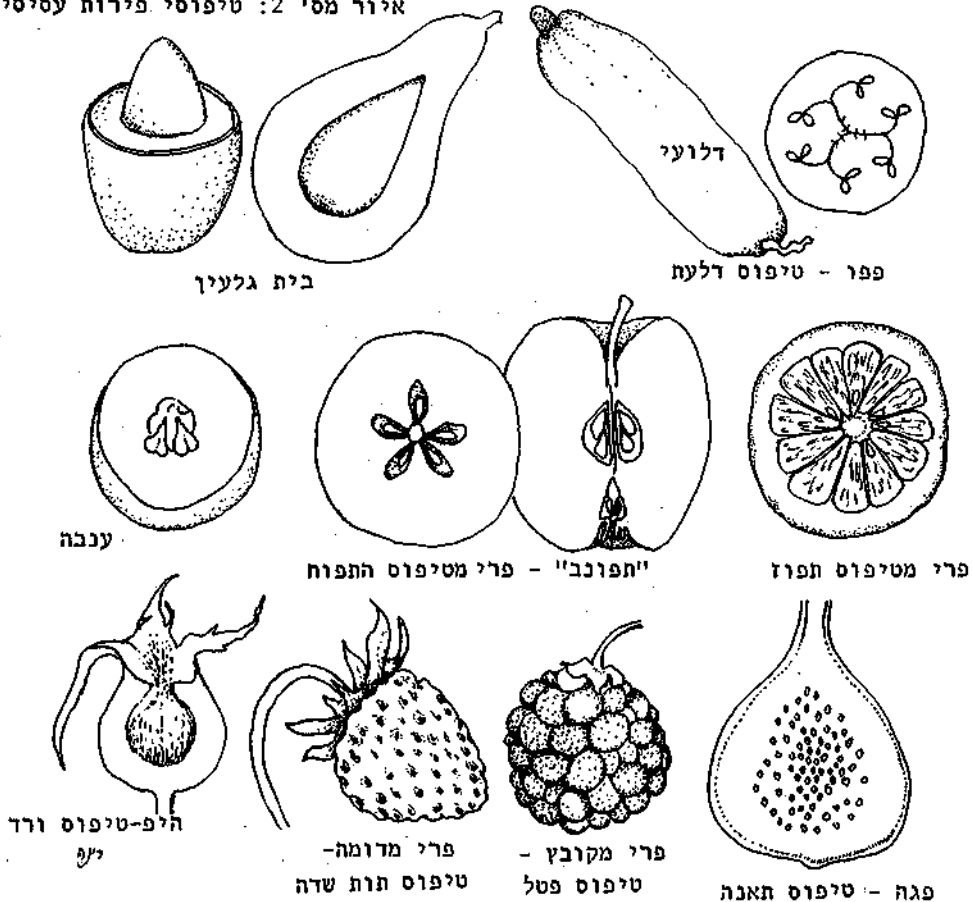
איור מס' 1: סכמה כללית של פרי עסיסי

**הפרי העסיסי - מבנהו וטיפוסיו המורפולוגיים והאקולוגיים**

מבחינה אקולוגית מאופיינים כל הפירות העסיסיים לפחות בשני חלקים: הזרע - אחר או רבים, והציפה העסיסית שהיא לרוב בעלת קליפה דקה, המהווה "אריזה" למזון הנוזלי המצוי בציפה (איור מס' 1).

מבחינת דרך ההתפתחות והמוצא עשוי חלק הציפה להתפתח ממקורות שונים, ובהתאם לכך יוגדר טיפוסו. אם התפתחה הציפה מן השחלה או מן העלי של הפרי, הרי הפרי הוא פרי אמיתי. ואולם, אם התפתחה הציפה ממצעית הפרח או משחלה תחתית מכונה הפרי פרי מדומה (תות שדה, תפוח, אבטיח ומלון). אם הפרי נוצר מתוך עלי שחלה מאוחים, המהווים בית-קיבול אחד, הריהו פרי פשוט, ואם עלי השחלה והעליים של הפרי המתפתח הם מופרדים, באופן שכל אחד חופן לו זרע בנפרד, הרי שהפרי הוא פרי מקובץ (פטל). ישנם גם פירות הנוצרים מתפרחת שלמה של פרחים, והחלק העסיסי (אשר מבחינה אקולוגית ייקרא גם הוא ציפה, לחלן) מתפתח מחלקים שמוחוץ לפרח. כך הם, לדוגמא, האננס (Coenocarpium) ופרי התאנה (Syconium). אלה נקראים פירות קיבוציים (המונחים לפי זהרי, 1978).

איור מס' 2: טיפוסים פירות עסיסיים



בפירות העסיסיים מבדילים בין ענבה (berry) לבית גלעין (drupe). מקובל להגדיר את הענבה כפרי עסיסי המכיל זרעים רבים, לעומת בית הגלעין המכיל זרע אחד. הבדלה זו נכונה ברוב המקרים, כיוון שבדרך-כלל קיים גם קשר עובדתי בין מספר הזרעים לבין קיומו או חסרונם של החרצן (stone). אולם מבחינת ההגדרה היבשה אין היא נכונה. בית גלעין הינו פרי, אשר בו האזור הפנימי עשוי שכבות תאי-אבן (אנדוקרפ) היוצרות חרצן קשה, השומר מבחינה מכנית על הזרע (דוגמת דובדבן, שזף, אפרסק). בפרי הענבה אין אזור פנימי קשה המפריד בין הציפה לזרע (איור מס' 2).

נציון כי מבחינה מורפולוגית קיימות עוד הבחנות רבות בין סוגי בית-גלעין וסוגי ענבות, על-פי חלוקת שכבות הפרי (אנדוקרפ, מזוקרפ ואקסוקרפ) ומוצאן. ברוב הענבות למשל, החלק העסיסי הוא האנדוקרפ בלבד. יש והאקסוקרפ היא אשר יוצרת את השכבה העסיסית (תמר), ויש שהאזור העסיסי מצוי רק במזוקרפ (בית גלעין של שזף). בפירות הצבר החלק הבשרני נוצר מהתעסותם של מוקדי הזרעים, ובתפוז נובעת העסיסיות משערות דופן הפרי.

#### ענבה (berry)

פרי עסיסי או בשרני, בלתי נפתח, שזרעיו מרובים על פי רוב (עגבניה, גפן).

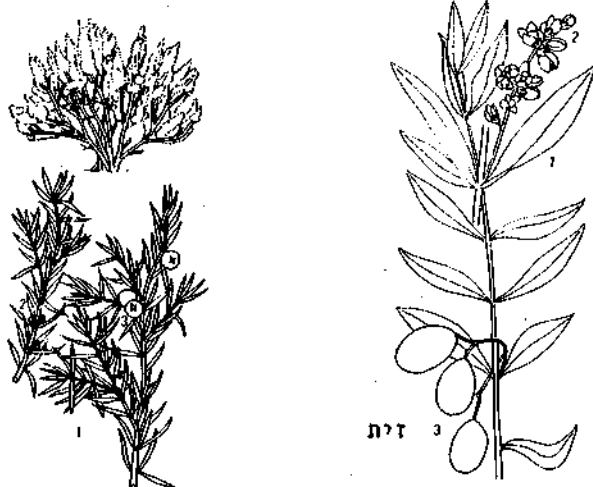
בית גלעין (Drupe) - פרי עסיסי או בשרני בעל גלעין קשה שבתוכו נמצא זרע בודד. חלקו הבשרני של הפרי מכונה בשם ציפה. לרוב הציפה עסיסית (משמש) ולפעמים הציפה יבשה כמעט (אלה).

תפוח (pome) - היא ענבה מדומה כמו זו של תפוח, אגס או עוזרר. ציפת הפרי בנויה מדופן השחלה יחד עם דופן המצעית. השכבה הפנימית של הפרי (האנדוקרפ) עשויה רקמת קלף (בתפוח) או רקמת תאי-אבן (באגס) או בלתי ניכרת לחלוטין (עוזרר, חוזרר). במקרה האחרון, כאשר הפירות קטנים, חרצן הזרע בנוי מקליפת הזרע ולא מהשכבה הפנימית של הפרי (אנדוקרפ) כמו בבית גלעין טיפוסי. מונח זה הוא מבחינת הצעה בלבד.



להלן נשתמש רק במשמעות האקולוגית של המושגים - קליפה, ציפה, חרצן, ענבה או בית גלעין, מבלי להתחשב במוצא המורפולוגי של הפרי ובחומולוגיות בין הרקמות השונות. כך למשל פריו של עץ השמן הוא, מכחינה אקולוגית, בית-גלעין מושלם, אף על פי שמוצא הציפה שלו כלל לא מהשחלה. וכן האכוקדו הינו "ענבה" ולא בית-גלעין (השווה זהרי, 1978) כיוון שהזרע איננו מכוסה בחרצן.

מהכחינה האקולוגית יש חשיבות לכך אם הפרי הוא חד זרעי או רב-זרעי, ובאיזו צורה מתבצעת השמירה על הזרעים במעברם במערכת העיכול של בעל-החיים המפיץ. בפרי הענבה אין הזרעים מוקפים בחרצן קשה, אלא שהם עצמם קשים מאוד ומכילים לעתים חומרי רעל או חומרים משלשלים, המונעים את עיכולם ומזרזים את פליטתם. במקרים אחדים הוכח כי שהיית הזרעים במעי בעלי-החיים מעלה את כושר הנביטה של הזרעים ואף את מהירות נביטתם.



ערער מצוי 1

זית 3

בחלק מן הצמחים בעלי בית-גלעין הפירות גדולים מאוד ומכילים חרצנים גדולים ובהם זרע גדול (זית, שזיף, לבנה). בחלק מהפירות הללו ניכרת מגמה אבולוציונית של הצטמקות הציפה, יחסית לחרצן ולזרע הגדול (דוגמת שקד, לבנה ואף אלת הבטנה). החרצן הולך ומתעבה ואנו מוצאים חרצנים אלה מכורסמים על-ידי מכרסמים. ישנם צמחים הנמצאים ב"אמצע הדרך" (כגון זית, לבנה) האבולוציונית, ופירותיהם בעלי ציפה עסיסית וחרצניהם משמשים כ"אגוזים" למכרסמים.

## על הקואבולוציה בין פירות מתוקים וצבעוניים לבין הפצתם על ידי בעלי חיים

תופעה מאוד מעניינת היא שכמעט כל מיני הפירות המתוקים גדלים על עצים, על שיחים או על מטפסים. הפירות העסיסיים בצמחית הארץ (טבלה 1) נוהגים אף הם לפי דגם כזה. עוכדה זו ידועה זה מכבר, אך למרבה הצער לא הוקדשה לה תשומת-לב מספקת. ובכן, באה האקולוגיה המודרנית ונתנה הסבר סיבתי מעניין לשאלה מדוע נמצא "מזוננו המתוק" דווקא בפירות של מטפסים (דוגמת הפטל), שיחים (דוגמת אוכמניות) ועצים\*:

טבלה מס' 1: תפוצת פירות עסיסיים בצמחית ישראל לפי צורות החיים (ראה רשימה מלאה בנספח בעמ' 40-44)

%	מספר המינים בעלי פירות עסיסיים	צורת החיים
26.9	25	עצים
34.4	32	שיחים
19.3	18	מטפסים
4.3	4	כני-שיח
3.2	3	עשבוניים רב-שנתיים
7.5	7	גיאופיטים
3.2	3	חד-שנתיים
<u>1.1</u>	<u>1</u>	טפילים
100%	93	סה"כ

\* גם יונקים אוהבים מזון מתוק, ויש מעט מיני ציפורים (עורבים ויוזבים) הניזונים על פירות שומניים, אך הם יוצאי-דופן (ראה Van der Pijl, 1973).

כדי למשוך בעלי-חיים לאכול את פירותיהם ולהפיצם למרחקים, הוסיפו העצים לפירותיהם חלקים עסיסיים עשירי-מזון טעימים ומושכי-עין. אכן, ללא אמצעי התפוצה באמצעות בעלי-החיים, יפלו רוב הפירות והזרעים לרגלי עצי-האם, ואם ינבטו שם הם יתחרו הן עם צמח האם והן ביניהם לבין עצמם. בהתאם לכך, אותם עצים שכמהלך האבולוציה ציפו את פירותיהם כציפה עסיסית וטעימה, זכו ליתרון גדול כתפוצת זרעיהם בהשוואה לעצים אחרים. נוצרה כאן התאמה מופלאה, כאשר בעלי-החיים אוכלים את חלקיו העסיסיים והמתוקים של הפרי ומותירים את הזרעים בלתי-פגועים. שימו לב כי ברוב המקרים מוגנים זרעי הפירות המתוקים בגלעין קשה מאוד, העובר ללא נזק במערכת העיכול של בעל-החיים. ישנם גם פירות אשר המעבר במערכת העיכול של בעל-החיים גורמת לפירוק חומר מעכב נביטה, וכתוצאה מכך מתבטל מנגנון עיכוב נביטה והזרע מוכן ומזומן לנביטה (הרחבה של נושא תפוצת הפירות על-ידי בעלי-החיים, ראה שמידע 1983, ראה גם Jansen, 1969)

הפירות המתוקים התפתחו, איפוא, במהלך האבולוציה כהתאמה לתפוצתם על-ידי בעלי-חיים. שתי קבוצות עיקריות משמשות כגורם להפצה - הציפורים והיונקים. שתי קבוצות אלה, ובמיוחד הציפורים, "אוהבות" וצורכות סוכרים כחלק ממזונן, ובהתאם לכך פיתחו העצים פירות מתוקים. גם צבע הפרי חייב למשוך את העין, ולכן צבעם של רוב הפירות מנוגד לצבע הירוק. כיוון שהעצים בעלי הפירות המתוקים מתחרים ביניהם על משיכת הציפורים, הרי ככל שייצרו פרי מתוק יותר ומושך יותר את עין הציפור, כך יזכו ליותר ציפורים מבקרות, וסיכויי תפוצת זרעיהם ילכו ויגדלו.

כך נוצרו בעצים פירות מתוקים מאוד, בעלי-צבעים מושכי-עין: כחום, צהוב, שחור, סגול או אדום. שימו לב כי אין קיימים כמעט פירות בעלי צבע ירוק, שהרי אם הנך מעוניין למשוך חיה או ציפור לאכילת פרייך, לא "תצבע" פרי זה בצבע הסוואה ירוק. ולהיפך, כל עוד לא הבשיל הפרי, ישתדל הצמח להעלימו מעיני האכלן-גרגרן ולציידו בחומרים בלתי טעימים שיעלמו עם ההבשלה. לכן רבים מן הפירות הבלתי כשלים הם ירוקים ומכילים חומרים בלתי-טעימים המקהים את לשוננו (לרוב טנינים).

עתה עלינו להסביר שאלה נוספת: מדוע יתפתחו הפירות המתוקים בעלי ציפה עסיסית עשירת מזון בעיקר על עצים, שיחים ומטפסים? ובכן, אלה צמחים מאריכי-ימים, אשר בשל גודלם ורוב-שנתיותם מסוגלים להקצות משאבים מספיקים ליצירת פירות רבים, עשירי-מזון, המעניקים גמול אנרגטי גבוה לאוכל אותם. צמחים אלה גדלים לרוב ביערות או בחורשים צפופים וסגורים, שם התפוצה על-ידי הרוח היא בלתי-אפשרית והוקטור היעיל לתפוצה למרחקים הוא התפוצה על-ידי בעלי-חיים. ואכן, רוב העצים בעלי-הפירות המתוקים מקורם באזורי יער טרופיים או ממוזגים.

### פירות עסיסיים באזורים ממוזגים

הקבוצה החשובה באזורים הממוזגים היא משפחת הורדניים, הכוללת סוגים רבים של עצי פרי: תפוח, אגס, שזיף, פטל ודובדבן. במשפחה זו תצויין במיוחד קבוצת סוגים, שפירותיהם הותאמו להפצה באמצעות ציפורים על-ידי פיתוח פירות אדומים ומתוקים מאוד. לסוגים עוזרר, פטל, דובדבן, חבושית ותות-שדה פירות אדומים או סגולים כהים, הנאכלים בתאווה על-ידי ציפורים. הציפורים נמשכות במיוחד לצבע האדום, והסוכרים המצויים בציפה המתוקה דרושים להם כ"ספקי" אנרגיה ההכרחית לתעופה המאומצת שלהן.

## הפצת פירות עסיסיים על ידי ציפורים

רוב הפירות העסיסיים בצמחיית הארץ - טעמם מתקתק, כלומר: פירות המכילים סוכרים. צבעם של פירות אלה כולל את גווני האדום (מכתום לאדום-ורוד ועד לאדום-סגול/שחור) (ראה את הנתונים כנספח מס' 1). יש לפנינו התאמה יפה בין הציפורים לבין הפצת פירות הצמחים: הציפורים (לעומת היונקים, כפי שנראה להלן) הן בעלות חוש ריח חלש, או החסרות אותו לחלוטין (McKay, 1975; Bawa, 1981, Howe, 1981); (Van der Pijl, 1973), חוש הראייה שלהן, לעומת זאת, מפותח. מחקרים הראו שציפורים מגיכות במיוחד לגווני האדום, וכהתאם לכך התמחו גם בהאקת פרחים אדומים. במהלך האבולוציה התפתחו מספר תכונות אופיניות בפירות הצמחים שהתאימו עצמם להפצה באמצעות ציפורים (לפי Van der Pijl, 1973):

1. הפרי עסיסי, עשיר בחומרי מזון ומכיל לרוב סוכרים, ויתכן שאף ויטמינים וחומצות אמיניות.
2. צבע הפרי הבשל מושך מאוד את עין הציפורים, והוא קונטרסטי על רקע הצמחים הירוקים. הצבע המועדף על-ידי הציפורים הוא הצבע האדום (Raven, 1973), (Howe, 1977).
3. הגנת צבע והגנת טעם המונעות את אכילת הפרי כל זמן שהוא בוסר. הפרי הבלתי בשל הוא ירוק ומכיל חומרים דוחים, או אף רעילים (טנינים, חומצות).
4. חוסר ריח (או, ליתר דיוק, ריח שאינו הכרחי לפעולת ההפצה על-ידי ציפורים).

5. הגנה מיכנית או הגנה כימית על הזרע, על-ידי מעטה קשה (תחרצן Kernel - דובדבן, שזיף, תפוח), או על-ידי ייצור חומרי רעל בזרע עצמו (לכנה, שקד).
  6. לעומת זאת, קרום פרי חיצוני דק ועדין, הניתן בקלות לריסוק ולשבירה (כניגוד למצב התפוח באגוז).
  7. הפרי קשור בקשר חזק וקבוע אל הענף, ואינו נופל לארץ עם הבשלתו.
  8. הפירות קטנים כדרך-כלל (3-17 מ"מ) וניתנים לבליעה בנגיסה אחת על-ידי הציפור. זאת לעומת פירות מותאמים להפצה על-ידי יונקים, שהם בדרך-כלל גדולים יותר (אפרסק, אגוז, אבוקדו, דום מצרי).
  9. אם הפרי עצמו קשה ומתייבש, הרי שהוא נפתח והזרעים המתגלים הם עסיסיים ולעיתים תלויים ומיטלטלים (למיני שיטה, אדמונית).
- לכאורה נראות מרבית התכונות המאפיינות את תסמונת הפרי מופץ-ציפורים פשוטות ושכיחות, אולם ייחודן בעולם הצומח תתבלט כשנשווה אותן לשאר הצמחים בצמחיית ארץ-ישראל. טבלה מס' 1 לעיל והנספח בעמ' 40 מראים כי אחוז הצמחים בעלי הפירות העסיסיים גבוה במיוחד בעצים, בשיחים ובמטפסים, בהשוואה למשקלם הכללי בצמחיית הארץ; לעומת זאת כולט היערם הכמעט מוחלט של צמחים בעלי פירות עסיסיים בין החד-שנתיים, בני-השיח והעשבונים הרב-שנתיים. רק מיני הסולנום (ס. שער, ס. שחור וס. סיני) הם חד-שנתיים בעלי פרי עסיסי, ויש לזכור כי בית-גידולם הוא צידי-דרך והם "עשבים רעים". בין בני-השיח יימנו רק הפואנית, השבטן (טפיל למחצה!) ועצבונית החורש, ובין העשבונים הרב-שנתיים יצוינו: ירוקת החמור והקישוא המשולש, שניהם עשבים רעים הגדלים בצידי-דרכים ובשדות מעובדים (על אדמונית החורש ראה להלן).

#### הפצת פירות עסיסיים בחורש וביער היס-תיכוני

- סיכום צורות החיים מראה כי כ-80% מכלל הצמחים בעלי פירות עסיסיים הם מטפסים, שיחים ועצים. אלה גדלים בעיקר בחורש היס-תיכוני, ותופעה זו מאפיינת את כלל השיחות, החורשים והיערות בעולם - אחוז הצמחים בעלי הפצה אנדוזאוכורית גבוה מאוד בתצורות יעריות אלו. נמנה לכך מספר סיבות אקולוגיות לתופעה זו השזורות זו בזו:
- א. ככל שצורת החיים גדולה יותר ומשך חייה ארוך יותר, כך מסוגל הצמח להשקיע בפרי גדול יותר. כך לדוגמא העצים, שהם הגדולים ומאריכי-הימים ביותר - יוצרים גם את הזרעים והפירות הגדולים יותר.

- ב. עיקר ההפצה האנדוזואולורית בחורשים וביערות באזורים הממוזגים נעשה על-ידי ציפורים\* (Van der Pijl, 1973). החורש הוא סגור וצפוף, ויחידות ההפצה אינן מסוגלות להתרחק מרחק רב מן הצמח (על-ידי רוח, גרבימטריה, בליסטיקה או כאופן אקראי). אי-לכך יש יתרון רב בצומח סגור להפצה על-ידי בעלי-חיים המסוגלים לנוע בחורש וביער בחופשיות יחסית. קבוצת בעלי-החיים המותאמת ביותר לכך היא קבוצת הציפורים\*\*. ואכן, אם נשווה את החורש הסגור לבתה הפתוחה, ניווכח כי הפירות העסיסיים מתפתחים לרוב בצמחי החורש, ואילו לצמחי הבתה מנגנוני-הפצה אחרים (רוח, היגרוכסיה, בליסטיקה וכו') (דפני, 1982).
- ג. ככלל, יש לציפורים יתרון הגנתי לשחייתן בתוך החורש והיער, שם הן פחות פגיעות להתקפת טורפים, ובהתאם לכך שוהות "כאי רצון בשטחים פתוחים וחשופים" (Simot and Baily, 1915, in: Van der Pijl, 1973).

#### הפצת פירות בעצים שולטים ובעצים בעלי תפוצה מפוזרת

צמחי החורש מתחרים, איפוא, ביניהם במשיכת הציפורים. הם נוקטים לשם כך בשני אמצעים, היעילים ביותר בהתחשב בתכונות הציפור - צבע אדום מבהיק ומזון סוכרי. על יתרון הצבע האדום במשיכת ציפורים נכתב רבות לגבי ההאבקה, ובאופן עקרוני "עובד" המנגנון באופן זהה גם לגבי הפצת פירות (ראה Raven, 1972; Shmida, 1981; Eisikovitch, 1983). התכונה השניה, מזון סוכרי, חשובה מאוד לציפור שכן מחלקת הציפורים נמנית על בעלי-החיים בעלי מטבוליזם גבוה במיוחד, בשל פעילות התעופה המאומצת נדרש לציפורים סוג מזון בעל זמינות אנרגטית מיידית. בהתאם לכך אנו רואים כי רוב הפירות המותאמים להפצה על-ידי ציפורים מכילים סוכרים, ויש בהם מעט מאוד שומנים\*\*\*.

---

\* הפצה על-ידי יונקים ועטלפים שכיחה יותר ביערות הטרופיים - ראה להלן (Jansen 1979; Bawa, 1980)

\*\* עולה כאן השאלה מדוע החרקים לא עברו קואבולוציה והתאמה להפצת זרעים? שאלה קשה ומעניינת! ייתכן שעקב גודלם הקטן (הממוצע) של החרקים וייתכן בגלל שקואבולוציה כזאת היא בלתי-אפשרית.

\*\*\* גם יונקים אוהבים מזון מתוק ויש מעט מיני ציפורים (עורבים ויונים) המיזונים על פירות שומניים, אך הם יוצאי-דופן (ראה Van der Pijl, 1973).

מעניין שדווקא מיני העצים השולטים ביער באזור הממוזג ובחורש היס-תיכוני אינם בעלי פרי עסיסי מופץ ציפורים. נמנה, לדוגמא, את הסוג אורן, אלון, אשור, מילה ואדר. ייתכן שאסטרטגיית הפרי העסיסי מופץ-ציפורים קשורה להיותו של העץ או המטפס מין שאינו שולט (ייתכן שהוא מין נדיר, או מין שכיח המופיע באופן מפורז, אך אינו שולט באזור המסויים). ייתכן שניתן להסביר זאת בכך שלמינים השולטים יש כמויות אדירות של זרעים, והם מותאמים בעיקר להפצה בקרבת עץ-האם (טווח של 2 עד עשרות מטרים, כמו לדוגמא: אלון ובעלי כנפיות כמילה וכאדר). אלה משקיעים את מירב מזונם בזרע עצמו להבטחת עמידתו בתנאי תחרות קשים בזמן הנביטה ולפיכך זרעיהם גדולים ובחלקם עברו קואבולוציה עם מכרסמים לאגוזים, הנאכלים גם על-ידי בני-אדם (אגוז המלך, אגוז תורכי וערמון).

מאידך, המינים הנדירים או השכיחים שאופי גידולם מפורז, משקיעים מזון רב לא רק בזרע עצמו, אלא גם בהפצתו על-ידי הציפורים. שכן, הציפורים אוכלות כמויות קטנות, יחסית ליונקים, ומפרישות את צואתן בפזורה רב ובמרחק רב מן העץ שמפריהן אכלו. כדוגמא להתאמה בין דגם תפוצה מפורז במרחקים לבין פרי עסיסי נצילן את האלה הארץ-ישראלית, האשחר הארץ-ישראלי, העוזרר הקוצני והמטפסים: שרכיטן ריסני, טמוס מזרחי ויערה איטלקית. להפצה על-ידי ציפורים יתרון רב במיוחד בזמן הנדידה בסתיו, כאשר זרעי הצמח עשויים להיות מופצים למרחקים של עשרות קילומטרים\*. על-כן יש יתרון לאותם צמחים שפירותיהם בשלו בעונת הנדידה בסתיו, בה אלפי ציפורים חולפות מעל ארצנו. תופעה זו ידועה גם בארצות הצפון, שם לדוגמא מצוי מין של אוג (*Rhus typhina*, הקרוב לאוג הכורסקאים שלנו) העומד גלוי מעל השלג ועליו פירות עסיסיים המשמשים מזון כמעט בלעדי לציפורים החולפות. (Marks pers. comm.)



אשחר רחב עלים

\* הנני מודה לידידי עזי פז על שהפנה את תשומת לבי לנקודה זו.

## מהו פרי בוסר?

הצמחים ש"בחרו" בדרך של הפצה אנדרוזאוכורית עומדים בפני אתגר גדול: מחד, הם "מעוניינים" שפריים יהיה מושך-עין וגדול, אך מאידך אין הם "מעוניינים" שהזרעים ייפגעו בקיבת בעל-החיים, וחשוב מזאת - שבעל-החיים יאכל את הפרי רק לאחר שהזרעים הבשילו, ולא לפני כן\*. כלומר, אם המזון שבציפת הפרי העסיסי הוא כה טעים ומזין, קיים חשש שבעלי-החיים יאכלוהו כטרם הבשילו הזרעים.

כהתאם לכך פיתחו צמחים אלה במהלך האבולוציה פירות בוסר (אלה יוגדרו כפירות בהם הזרעים לא הבשילו עדיין). כפירות אלה מצויים חומרים דוחים או אף רעילים, וזהו גם הגורם ל"טעם בוסר" והתומציות אותה אנו חשים כאוכלנו פרי בלתי בשל.

התאמה אחרת שנועדה למנוע אכילה טרם הבשלה היא הסוואת פרי הבוסר בצבע ירוק, למען ייקשה לגלותו. על כן רוב פירות הבוסר הם ירוקים, כמו לדוגמא: תאנה, טמוס, אבוקדו, גפן, אשחר וזית. האדם שתירבת חלק מעצי הפרי הללו, הצליח לשנות את צבע הפרי הבשל ולפתח זנים ירוקים כמו במיני תאנה, גפן, אבוקדו וזית, המבשילים תוך כדי שמירת צבעם הירוק (בטבע מינים אלה משחירים!). בד בבד עם הבשלת הזרעים חל שינוי כימי בחומרים המשמשים את פרי הבוסר. קיימים אנזימים מיוחדים בפרי ההופכים את החומרים הדוחים לתרכובות בלתי פעילות, או מפרקים אותם (McKay, 1979). שתי קבוצות של תרכובות כימיות עיקריות מהוות את חומרי הבוסר: אלקלואידים וטנינים. ממחקרים שנערכו (בעיקר במיני סולנום) התברר כי הצמחים מפרקים את הסטרואידים הגלוקואלקלואידים הדוחים (טומטין בתפוח-אדמה וסולסורדין בסולנום החדק); בצמחים בהם חומרי הבוסר הם טנינים, גורמים האנזימים לפולימריזציה שלהם, ועל-ידי כך הם הופכים לבלתי אקטיביים מבחינת טעמם.



תאנה

צילום: עזריה אלון

\* התאמת ה"בוסר" של הפירות בה ידובר להלן, נכונה לגבי כל הפירות העסיסים האנדרוזאוכוריים, בין שהם מופצי-ציפורים, עטלפים, יונקים גדולים או קופים, ולכן ידובר עליהם ככלל להלן.



### על דו-צבעוניות בפירות אדמונית החורש ומיני הסוג אלה

פירות וזרעים בעלי שני צבעים קונטרסטיים חזקים ידועים ממינים שונים של צמחים, במיוחד באזור הטרופי (Van der Pijl, 1973). ון-דר-פיל מתאר את פירות האדמונית בה נוצר קונטרסט צבע בין הפירות הפוריים בעלי צבע סגול כהה, לבין הפירות העקרים בעלי צבע ורוד. נילגוד צבעים זה מושך את העין, וכנראה - גם את הציפור המפיעה. גם אצל אדמונית החורש שלנו המצב דומה, כאשר הזרעים הפוריים כהים, גדולים ועסיסיים יותר, ואילו הזרעים העקרים הם קטנים ופחות עסיסיים. יש כאן, כנראה, מנגנון התאמה אבולוציוני פשוט ומופלא, כאשר הזרעים העקרים ש"התפסידו" את היכולת לשמש כמעבירי-גנים הפכו במהלך האבולוציה ל"פרסומת" למשיכת הציפורים המפיעות.

אדמונית החורש היא מין נדיר מאוד בארץ, ולכן רוב חובבי הטבע לא זכו לראות את תופעה הדו-צבעוניות של פירותיה. אולם כסוג אלה, התופעה נפוצה מאוד.

מימי רון ויאיר אהרוני למדונו מזה זמן רב כי רק הפירות השחורים (למעשה סגולים-כהים מאוד) של מיני האלות (אלת המסטיק, אלה ארץ-ישראלית ואלה אטלנטית) פוריים הם, ואילו הפירות האדומים עקרים. דוד מזיק הראה לנו תופעה דומה בפירות אלת הבטנה מזן עבדת וזן לרנקה. לרוב מרובה מספר הפירות העקרים יותר מאשר מספר הפירות הפוריים, והם מופיעים בתפוח אחת, ב"תשבץ" דו-צבעוני מושך-עין. מדוע לא הבשילו על ענפי האלה כל הפירות? על כך אין לנו תשובה. יתכן שהפרחים לא הופרו, או שלעץ לא היה מזון בכמות מספקת כדי לגדל את כל הפירות שנוצרו, אולם ייתכן גם שבמהלך האבולוציה התפתח דגם בו חלק מהפירות מיועד מראש לבניית "תשבץ הפרסומת" הדו-צבעוני. חלק זה ויתר, איפוא, על שליחותו הרבייתית.

גם באשחר רחב-עלים אנו רואים לרוב תפוחות פירות דו-צבעוניות בהן הפרי שחור עסיסי וגדול, ואילו הפרי האדום - כוסר. האם קיימת לפנינו במקרה זה התאמה נוספת כפי שראינו בצמחים שהוזכרו? \*

---

\* רצוננו להדגיש כי האשחר רחב-העלים הוא יוצא-דופן בכך שפירות הכוסר שלו הם אדומים ועם הבשלתם הם הופכים שחורים. שכן טענו בפרק ב' כי הגיוני שכל פירות הכוסר יהיו ירוקים כהתאמה שנועדה לצרכי הסוואה.

חולפים אנו כשוק הירקות על פני אבוקדו, אננס, פאפאיה ומנגו, ואנו מתפעלים מגודלם ומצורתם של פירות טרופיים אלה. האבוקדו אינו מתוק, ולכן נחשב לעתים לירק. אנו אוכלים את האבוקדו בתאווה ובצורות הכנה שונות, אך האם שאלנו אי-פעם את עצמנו - ריכוזו של עולם! בשכיל מה נוצר פרי ענק שכזה, המכיל כל כך הרבה מזון ושומן ובו זרע גדול כל כך?

ואכן, לעומת האזור הממוזג, באזור הטרופי קיימים פירות גדולים יותר, כאשר חלקם אינם פירות מתוקים, אלא מכילים חומרים שומניים. תכונה נוספת המייחדת חלק ממניי הפירות הללו היא ריחם החזק, המצוי למשל במנגו, בגואיבה, באנונה ובפאפאיה. החוקים האקולוגיים קושרים תופעה זו של פירות גדולים, בחלקם שומניים ובעלי-ריח, להתאמה לאכילה ולהפצה על-ידי יונקים, בעיקר: קופים, טורפים ומפריסי פרה. ון דר פיל, חוקר הסבע המפורסם, מספר לדוגמא כי הפילים הם אכלני פירות ענקיים, ובצואתם נמצאו חרצנים של אבוקדו, דקל דום ושאר דקלים בעלי פירות ענק מהאזור הטרופי (Van der Pijl, 1973). בפרק הקודם הדגשנו כי הכשלת הפירות באזור הטרופי נמשכת לאורך כל חודשי השנה, וכך יכולים בעלי-חיים לציבם לבסס את תזונתם העיקרית על פירות. זאת לעומת האזור הממוזג, שם תקופת הבשלת הפירות העונתית ובעלי-החיים שם חייבים למצוא מזון מסוג אחר בעונות ללא פרי בשל (Howe, 1981, 1977).

נדגיש כי הציפורים וגם היונקים נמשכים למזון מתוק, עשיר בסוכרים (ארדרי, 1977 McKay, 1975). כהתאם לכך, הפירות המתוקים ככלל מושכים הן ציפורים והן יונקים, כאשר ההפרדה בהפצה נעשית בעיקר על-פי גודל הפרי ומיקומו על העץ. אולם ליונקים יש חוש ריח מפותח לעומת הציפורים, ובהתאם לכך מקובל להניח כי הפירות בעלי-ריח נאכלים עם הבשלתם ומופצים על-ידי יונקים. תכונה זו מתאימה גם לדודא הרפואי ולפרי האפרסק והנקטריין, הידועים בריחם הנעים.

ון-דר-פיל מסכם את מסכת התכונות (תטמונות) המאפיינ את התאמה להפצת פירות על-ידי יונקים:

- א. פרי גדול, שכן היונקים גדולים ובעלי שיניים העשויות לנגוס בפרי.
- ב. פרי המדיף ריח למשיכת החיה.
- ג. הפרי בעל צבע\* (ייחכך גם צבע צהוב, ולא דוקא אדום או שחור).
- ד. מיקום הפרי על העץ הוא כזה שהיונק יגיע אליו בקלות, או, במקרים אחרים, חייב הפרי ליפול על הקרקע, לתקלת הגישה.

\* לעומת יונקים גדולים, בהם מפותחים אברי חוש הריח (פרסתניים, טורפים), כקופים מפותח חוש הראיה והם מבחינים בפירות יותר לפי הצבע מאשר יונקים אחרים (Van der Pijl 1973 p. 46).

## צבע ורעילות בפירות העסיסיים

טבלה מס' 2 מראה את השכיחות היחסית של צבע הפירות כקבוצות של צורות החיים השונות: מטפסים, שיחים, עצים וכו'. כאשר הפרדנו את מיני המדבר מן המינים הים-תיכוניים, וניתחנו כל קבוצה בנפרד (טבלה 3), לא נתקבלו הבדלים מובהקים בין צבעי הפירות העסיסיים באזורים הים-תיכוניים לבין הפירות העסיסיים באזורי המדבר.

טבלה מס' 2: השכיחות היחסית של צבע הפירות העסיסיים בצמחיית ישראל על-פי צורות החיים של הצמחים

צורת החיים	מס' מינים	צבע הפרי (באחוזים)			אחר (חום-ירוק)
		אדום	שחור	צהוב	
עצים	23	34.8	30.5	9.4	13
שיחים	28	53.6	35.7	3.6	10.7
מטפסים	18	61.1	38.9	-	-
בני-שיח	3	66.7	33.3	-	-
עשבוניים ר"ש	4	-	25	50	25
גיאופיטים	7	100	-	-	-
חד-שנתיים	3	66.7	33.3	-	-

טבלה 3: צבע פירות עסיסיים בצמחייה הים-תיכונית והמדברית בישראל באחוזים

	צבע הפרי			צמחיה ים-תיכונית
	אדום	שחור	צהוב	
אחר (חום, ירוק)				
צמחיה ים-תיכונית	48	42	8	2
צמחיה מדברית	48	19	9	24

ההבדל הכללי בשכיחות היחסית של צבע הפירות העסיסיים של צמחי הים-התיכון לכין הפירות העסיסיים של צמחי המדבר מסוכם בטבלה 3: שכיחות הפירות האדומים דומה הן במדבר והן באזור הים-התיכון והוא הצבע הנפוץ ביותר; הצבע השחור שכיח הרבה פחות במדבר לעומת אזור הים-התיכון (19% לעומת 42%). לעומת זאת, שכיחים במדבר צבעים אחרים מצבעי האדום והשחור, ובמיוחד בולטים פירות בעלי צבע חום וחום-ירקרק (פירות של זקום מצרי, שיזף מצוי ואוג קוצני). אלה הם בעיקר עצים ושיחים סודניים-טרופיים.

הצבע הצהוב אינו נפוץ (ככלל) בפירות העסיסיים. למעשה, הוא מצוי בשתי קבוצות: עצי ורדניים בעלי פירות גדולים במיוחד (התאמה להפצה על-ידי יונקים, ראה להלן) ומיני סולנניים (סולנום ודודא). הצבע הצהוב הוא, כנראה, אדפטציה להפצה על-ידי יונקים, והוא קשור להכונתם של פירות אלה להפיץ ריח עם הבשלתם (לדוגמא: דודא רפואי ושיזף הדוב).

רק מין אחד בארץ הוא בעל צבע-פרי עסיסי לבן - רכפתן מדברי. מעניין מדוע הצבע הלבן, שהוא כה בולט לעין באזור הים-התיכוני, נעדר כמעט לחלוטין מהפירות הטבעיים. בחרמון נאסף הדבקון הלבן שפריו לבנבן לעומת דבקון הזית שפריו אדום.

טבלה 2 מלמדת אותנו כי הצבע האדום הוא הנפוץ בין צבעי הפירות העסיסיים. עובדה זו מתקשרת היטב לתיאוריה האקולוגית, הגורסת כי לציפורים משיכה מיוחדת לצבע האדום. יצויין כי הצבע האדום שכיח יותר בין השיחים והמטפסים, ושכיח פחות בין העצים. מעניין מאוד הוא האחוז הגבוה של צבע שחור (או, מדויק יותר - סגול-שחור) בפירות העסיסיים של ארצנו. חלק ממיני הפירות השחורים הם ירוקים בהיותם בוסר

(פואה, מורן, זית, ער, סמבוק, אשחר)

וחלקם אדום בהיותם בוסר (אשחר רחב-

עלים, מיני אסד וסלואדורה פרסית).

מעניינת התפתחותו של מצב בו הפרי,

בעודו בוסר, הינו אדום, ורק עם

הבשלתו הוא הופך לשחור. אין ספק כי

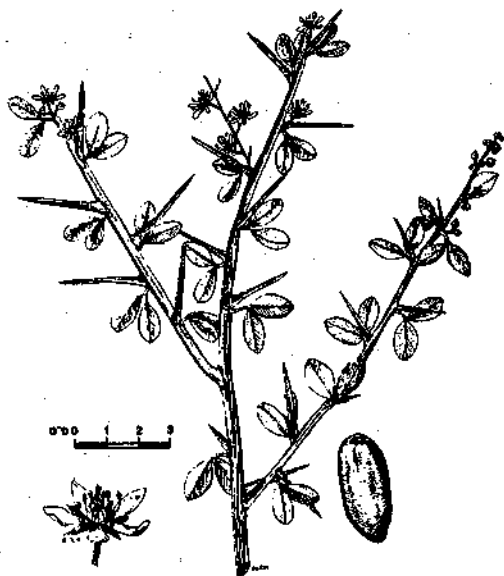
הציפור מסוגלת ללמוד במהירות רבה את

הקשר בין סוג הצבע ומידת טעימותו של

הפרי (איזיקוביץ, בעל-פה). אולם

כאן לפנינו צבע אבולוציוני אדום,

המשמש בדרך כלל כאמצעי משיכה אידיאלי



זקום מצרי

לציפורים, המופיע דווקא כ"פרסומת" לבוסר!!

### פירות עסיסיים רעילים

בין מיני הצמחים המטפסים בעלי הפירות העסיסיים מצויים רק צבעי פרי שחורים או אדומים, ואין אף מין בעל צבע פרי צהוב, חום או אחר. בין מיני הגיאופיטים קיימת קבוצה מיוחדת של הלופיים (לופ, לופית ואחילוף) שפירותיהם אדומים. צמחים אלה ידועים כצמחי רעל, ועד כה לא ידוע לנו על בעל-חיים כלשהו הניזון מפירותיהם\*.

ייתכן שהצבע האדום של פירות הלופיים פוען אכן כ"צבע פרסומת", אך בניגוד לשאר מיני הפירות העסיסיים אין זו פרסומת-משיכה לאכילה, אלא צבע-אזהרה שמשמעותו: "אדום הוא רעל - אל תתקרב ואל תאכל אותי, אני רעיל". מנגנון זה של פרסום תכונת הרעילות באמצעות צבע אזהרה בולט ידוע ממיני פירות וזרעים באזורים טרופיים (Van der Pijl, 1973) וכן מצבעיהם של בעלי-חיים כמו דנאית סדום, הפרפר הכרוד, כושן ארסי ופשפשים ארסיים.

פירות עסיסיים אחרים הידועים ברעילותם (החלקית, לפחות)\*\* הם: יערה איטלקית, קיסוס החורש, לכנה רפואי (ויזל וחבריו, 1977). נודה על המאמת, כדי לבדוק את "התיאוריות האקולוגיות במציאות" אכלנו את מרבית הפירות העסיסיים, הידועים בספרות כרעילים (פרט ללופיים). בכון, לחלק גדול מהם יש, בצד הטעם המתקתק, טעם מריר כלשהו, אך לדעתנו, בהיותם בשלים אין הם רעילים למפיציהם הטבעיים. לגבי הלכנה הרפואי נדגיש כי רק הזרעים הקשים עצמם (כלומר, החרצן עצמו) מכילים רעל, בעוד בציפה אין כל חומר רעיל. נהפוך הוא, העזים אוכלות את פירות הלכנה בתאווה, ומפיצות את זרעיו למרחקים. גם מיני הסולנום, הגדלים בר בארץ, הם בעלי פרי-בוסר רעיל, אולם פירותיהם הבשלים נאכלים על-ידי ציפורים, ואף אנו טעמנו מהם ולא קרה לנו דבר. כך הם מיני הסולנוים החד-שנתיים: סולנום שעיר, ס. סיני וס. שחור. לגבי סולנום החדק, הרי פריו הכשל צהוב, ואין לנו תצפית בבעל-חיים הניזון ומפיץ אותו. אנו משערים כי ה"סיפור" האבולוציוני שלו דומה ל"סיפורו" של הדודא הרפואי שיובא להלן.

---

\* קובי כוח מוסר כי נראו ציפורים אוכלות פירות לופ, אולם מאידך נציגי רת"ם רבים מדווחים לנו על פירות של לופ העומדים תקופה ארוכה ללא ביקורי ציפורים.

\*\* כזאת אין אנו כוללים פירות-בוסר רעילים (סמבוק שחור, דודא רפואי ורבים אחרים).

### הפרי ה"רעיל" של הדודא הרפואי

מזה שנים חונכנו לדעת כי הדודא הרפואי הוא צמח רעיל, בעל שימושים רפואיים ומגיים (ראה קריספיל, 1983). תזכרנו כי אסור בשום פנים ואופן לאכול את פירות הדודא הבהקים בצבעם הצהוב. אולם, יש המשתמשים בהם כבושם - פירות הדודא הכשלים מפצים ריח נעים בבתים.

ובכן, כיצד מתקשרים הסיפורים הללו לתיאוריה האקולוגית אודות קואבולוציה והתאמות בין בעל-חיים מפיצי-זרעים לבין צבע הפירות? נודה על האמת, שנים רבות זלזלנו בסיפורים ולתכונות המיוחדות לצמחי המרפא והתבלין, אך לאחרונה נקשרו הסיפורים והתיאוריה. ניסים קריספיל, המתמחה בשימושיהם של צמחי-בר, סיפר לנו כי לאמיתו של דבר אין הציפה העסיסית של פרי הדודא הבשל רעילה, נהפוך הוא - אם מקלפים את הקליפה ומוציאים את הזרעים, הרי שהציפה העסיסית ערבה לחך. והרי כל התכונות הללו מתאימות להפליא להתאמת הפירות העסיסיים להפצה על-ידי יונקי-קרקע - פרי צהוב גדול בהיותו בוסר, מבשיל על הקרקע, ריחני, עשיר-מזון ובעל זרעים רעילים.

### ובחזרה אל פירות עסיסיים אדומים ורעילים

נודה על האמת, אין לנו כל הסבר "רציני" לתהליך האבולוציוני שהביא לרעילותם של הפירות האדומים העסיסיים (יתכן ובאמת אין פרי רעיל לגמרי לכל החיות, יתכן שלחלק מהן הוא משמש כמזון). נכון כי קל לנו להבין עכשווית את ההתאמה של הצבע האדום כ"פרסומת" המזהירה מפני רעילות הפרי, אך מדוע פרי זה גם עסיסי? והרי כל שנכתב במאמר זה התבסס על ההנחה כי ציפה הפרי העסיסית\* משמשת כאמצעי-משיכה חיובי לבעל-החיים, לאמור: "בוא ואכול את פריי, השמד את ציפתי, ותוך כדי כך הפץ את זרעי למרחקים בעודם שלמים ובלתי פגועים". הרי לפנינו מנגנון אבולוציוני יפהפה של "תן וקח" כאשר הצמח מפתה את בעל-החיים באמצעות מזון עשיר-אנרגיה למען יופצו זרעיו למרחקים. בעבור אותה הפצה זרעים מבכזב הצמח משאבי אנרגיה בפיתוח ציפה עסיסית וביצירת צבע מושך-עין.

---

\* ואין זה משנה אקולוגית מאיזה חלק התפתחה הציפה העסיסית של הפרי, אלא החשוב הוא שיטתו של חלק בפרי המשמש כמזון עשיר-אנרגיה לבעל-החיים המפיץ, ואכילתה של ציפה זו אינה פוגעת בזרע אלא אפילו לפעמים עוזרת להפצתו למרחקים.

על כן מוזר שחלק ממיני הצמחים בעלי פירות עסיסיים פיתחו במהלך האבולוציה רעלים, המצויים גם בפירותיהם הבשלים. נכון שיצירת מנגנון זה אינה קשה, כיוון שכפירות הבוסר יש יתרון חזק ליצירת רעלים וחומרים דוחים (ראה לעיל). אולם אם חוש הטעם של האדם דומה לחוש הטעם של הציפורים ושל היונקים הקרקעיים, מתעוררת השאלה מדוע נשאר מיני פירות עסיסיים מסויימים מרירים ואף רעילים גם לאחר הבשלתם.

אין לנו תשובה על כך, ואנו מגרים את הקורא למחשבה. ייתכן והטעם המריר של פירות רבים של שיחי ומטפסי ארצנו (אשור, יערה, מורן, אלה, שרביטן וקיסוסית) אינו מורגש על-ידי הציפורים. אולם, לגבי הצמחים בעלי הפירות העסיסיים שהם בלתי מתוקים ורעילים ממש, קיים לדעתנו הסבר תיאורטי אחד לדרך ההתפתחות האבולוציונית שלהם (דוגמת מיני הלוף והלופית): לפנים היו מינים אלה בעלי פירות מתוקים שהופצו על-ידי בעלי-חיים. במהלך האבולוציה התגלה חסרון בהפצה ארוכת-טווח זו, והם החזירו אליהם בקלות רבה את הרעלים המצויים בכל אברי הצמח של הלופיים. זאת היא האפשרות היחידה הנראית לנו לפי שעה בהסבר לשאלה מדוע "מכזבים" פירות הלוף משאבים ליצירת פרי עסיסי רעיל.



פירות של סולנום



פירות של לוף



פירות של יערה

## מועדי ההבשלה וההפצה של הפירות העסיסיים

(או: מדוע מבשילים רוב מיני הצמחים האנדוזואוכוריים בסתיו?)

איור מס' 3 מסכם את השכיחות היחסית של זמן הבשלת הצמחים בעלי-פירות עסיסיים בצמחיית ארצנו. בחשוואה לעקום של ההבשלה בכל הפלורה של ארץ-ישראל, אנו רואים בבירור כי היא עונת ההבשלה בגילדת הפירות העסיסיים\* חל בסתיו, בחודש אוקטובר, ואילו היא עונת ההבשלה של הזרעים בכל הצמחייה בארץ חל בחודשי מאי-יוני. תוצאות אלה תקפות גם אם נשווה את גילדת-הפירות העסיסיים רק לצמחים הרב-שנתיים בארצנו: לעומת כלל הצמחים הרב-שנתיים, שזמן הבשלת זרעיהם חל בחודש יוני, הרי שהיא של הבשלת הפירות חל בחודש אוקטובר.

תופעת ההבשלה הסתונית מעניינת מאוד, ועד כה נמצאו לה בספרות שני הסברים עיקריים:

א. זמן הבשלת הפירות העסיסיים קשור בזמן השיא של נדידת הסתיו של הציפורים. ה"תזמון הסתווי" נוצר כהתאמה להפצת הפירות באמצעות הציפורים, החולפות מעל ארצנו בסתיו. ציפורים אלה נמצאות במצב של רעב, ומחסני השומן שלהן מדולדלים (ספריאל, 1968, יום-טוב, 1983). בהתאם לכך מהווה המשאב של פירות אדומים ועסיסיים מזון אטרקטיבי מצויין עבורן (Howe, 1977; Debouch, 1982; Herrera, 1981).

ב. הבשלת הפירות העסיסיים והפצתם והכנתם כזמינים לנביטה נעשית בעונת הסתיו, לפני עונת הגשמים, כהתאמה לכריחה מפני תמותת זרעים בקיץ, וכחכנתם הטובה לנביטת החורף. הדגשנו כי פירותיהם של "גילדת העסיסיים" נשארים צמודים לענפי העץ במשך תקופה ארוכה. אי-נפילתם על הקרקע מאפשרת אכילה נוחה על-ידי הציפורים מחד, ומונעת את טריפתם והשמדתם על-ידי בעלי-חיים וארועים סכיכתיים בלתי מתאימים, מאידך (שריפות, נמלים וכו').

\* "גילדת הפירות העסיסיים" - כך תכונה קבוצת הצמחים שיש להם הסינדרום המשותף של פרי עסיסי ומתוק.



שלב ההבשלה וההפצה חל בסתיו, והזרעים, איפוא, מגיעים למקומם החדש זמן קצר לפני גשמי החורף הראשונים, או ממש עם ירידתם. על-ידי כך קטנה ההסתברות לטריפה ולהתקלקלות הזרעים בהיותם מונחים חשופים על הקרקע. כמו כן כבר הזכרנו שלפחות לגבי מיני צמחים אחדים משמש המעבר במערכת העיכול של הציפור כגורם "שובר" תרדמה המכין את הזרע לנביטה.

שני ההסברים שהעלינו לעיל אינם סותרים, לדעתנו, זה את זה, אלא משלימים אחד את השני. הקואבולוציה בין הציפורים לבין גילדת הצמחים בעלי פירות עסיסיים הותוותה באמצעות שני כוחות אבולוציוניים אלה. הזואולוגים שחקרו בשנים האחרונות את התופעה הדגישו רק את ההסבר הראשון, ולכן נפרט להלן את השני.

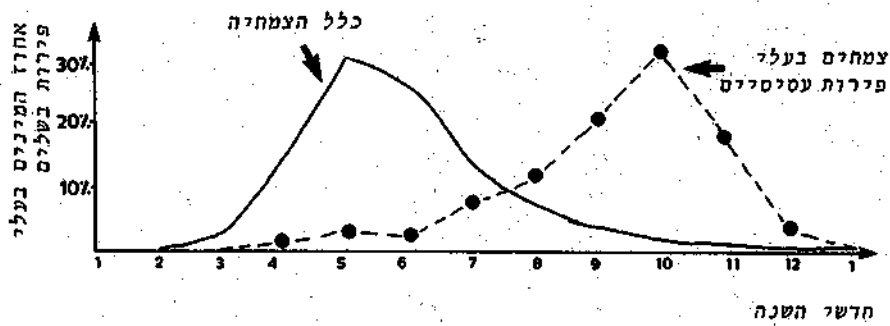
אם נשווה את זמן ההבשלה וההפצה של גילדת העסיסיים לזמן ההבשלה של עצי החורש והיער שאינם מפיצים באמצעות ציפורים, נלווכה שגם עצי החורש והיער מבשילים רק בסתיו ולא בעונת האביב או הקיץ. ידוע מכל הוא האלון, המבשיל פירותיו בסתיו\*, וכנוסף לכך נמנה סוגים צפוניים חשובים כגון: אשור, מילה, דולב ואדר. כלומר, התזמון להבשלה ולהפצת הפירות בעונת הסתיו אינו נחלתם של העצים האנדוזואוכוריים בלבד, ולכן לא נראה לנו כי הגורם האבולוציוני הראשוני המניע (Evolutionary driving force) לדחיית שלב ההבשלה, היה נדידת הסתיו של הציפורים.

רצוננו להדגיש כי לדעתנו מדובר כאן לרוב בפירוש, בדחיית הבשלה מכוונת מעונת סוף האביב והקיץ אל הסתיו, ואין זה מקרי שהעץ היוצר פירות גדולים ובכמות גדולה מנצל את הקיץ ליצירת משאבים למילוי הפרי\*\* כל המטילל בחורש ומתבונן באשחר רחב-עלים, במורן החורש ואפילו בשזיף הדוב ואגס סורי, נוכח לדעת שהפירות מתמלאים ומגיעים קרוב מאוד לגודלם המקורי כבר בסוף האביב ובקיץ, ולאחר מכן הם עומדים ירוקים-בוטר על העץ ו"מחכים" ב"טפשות לכאורה". רק עם בוא הסתיו חל לפתע שינוי, וכבת-אחת משתנה צבעם וטעם הבוטר הדוחה הופך לטעם מושך ומתקתק.

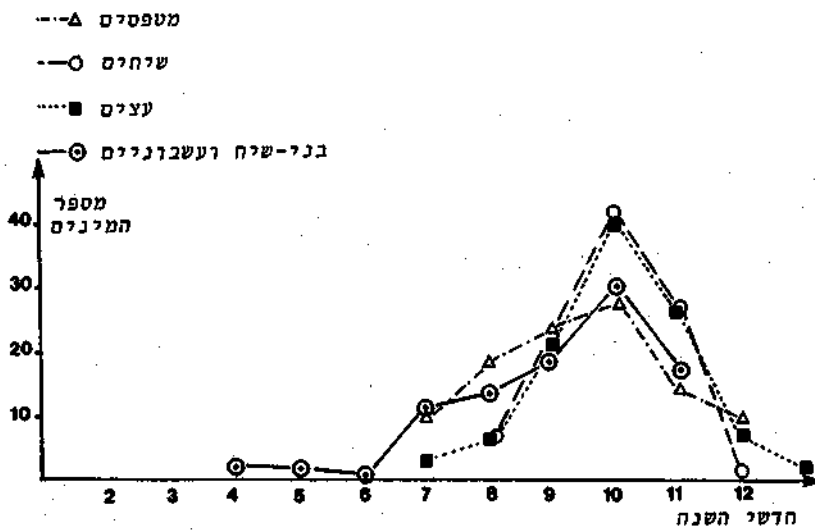
---

\* לכך ישנה סיבה נוספת והיא שהבלוט הנופל מאכד תוך זמן קצר את כושר נביטתו ביובש (חריף, 1974).

\*\* כך אפשר להסביר אולי את פירות האלונים ועצים בעלי פירות גדולים במיוחד, כגון: אגס, שזיף ועוזרר, הנראים כשתם מתמלאים רק בעונת הקיץ.



איור מס' 3: מועדי הבשלה פירות עסיסיים בצמחיית ישראל בהשוואה לכלל הצמחיה.



איור מס' 4: מועדי הבשלה פירות עסיסיים בצמחיית ישראל לפי צורות חיים.

## הבשלת הפירות בצורות החיים השונות

איור מס' 4 מתאר את השכיחות היחסית של זמן הבשלת הפירות על-פני חודשי השנה, בצורות החיים השונות הקיימות באזור הים-תיכוני\*. אנו רואים שהזמן והשפעה היחסית של הבשלת הפירות על העצים והשיחים זהים כמעט במדויק: ישנם מינים מועטים המבשילים כבר כחודשי יולי-אוגוסט, כאשר רוב המינים מבשילים בחודשי ספטמבר-אוקטובר-נובמבר, כשהשיא חל באופן ברור בחודש אוקטובר. מעניין כי בחודשי החורף (יבואר, פברואר ומרץ) אין כלל פירות עסיסיים מבשילים. בינאר ניתן לעיתים לראות פירות אדומים זקנים התלויים על ענפי העצים ואשר סופות החורף והציפורים עדיין לא הפילו אותם. תוצאות אלה, לגבי חוסר הבשלת פירות אדומים בחורף, סותרות את תוצאותיו של הספרדי הררה (Herrera, 1978, 1981) אשר עבד על חורש ים-תיכוני דומה מאוד לשלנו בהרכבו (לא פחות מ-55% מינים משותפים בקירוב לחורש שלנו ולחורש הספרדי שנחקר!); הררה מצא כי מינים רבים מבשילים פירות אדומים עסיסיים בחורף, וקשר זאת להתאמה קואבולוציונית לציפורים הניזונות מהם בחורף\*\*.

גם קבוצת המטפסים מבשילה את פירותיה בעיקר בחורף, אולם הגרף מראה הבדל ברור בינה לכין קבוצת השיחים והעצים. בקבוצת המטפסים מצוי אחוז גבוה יותר של מינים המבשילים פירותיהם ממש בתקופת הקיץ (יולי-אוגוסט). על אלה נמנים: הפרסיון הגדול (לעיתים מבשיל כבר בסוף יוני!), הפואה המצויה והיערה תאיטלקית. האם התופעה של הבשלה מקדימה של חלק מהמטפסים עוד ביולי-אוגוסט היא תופעה כללית לאזורים הצפוניים ולאזור הים-תיכוני? ומדוע תופעה זו קיימת דווקא בקבוצת המטפסים לעומת עצי החורש? אנו קוראים למטיילים לפקוח עיניהם בטיוליהם בארץ ובאירופה, ולהציע הכללות והסברים.

בקבוצה האחרונה של צורת החיים (איור 4) כללנו מספר צורות חיים נמוכות, שיש להן רק מספר מינים קטן מאוד של בעלי פירות עסיסיים - בני-שיח (3 מינים), עשבוניים רב-שנתיים (4 מינים), גיאופיטים (7 מינים - לוף ואחילוף), חד-שנתיים (3 מיני סולנום) ופרזיטים (דבקון זית ורימונית הלוטם). גם ברוב המינים הללו ההבשלה היא סתוית ויצוינו במיוחד מיני הלופים הפורחים באביב (לוף) או בסתיו (אחילוף). מקרה מיוחד הוא מקרהו של הדודא הרפואי - זהו המין היחיד בארץ בעל ענבה עסיסה המונחת למעשה על הקרקע ומבשילה בסוף אפריל (ראה לעיל כפרק על פירות רעילים).

\* כאזור המדובר מועטים מיני הצמחים בעלי פרי עסיסי, והמספר המועט אינו מאפשר ניתוח דומה.

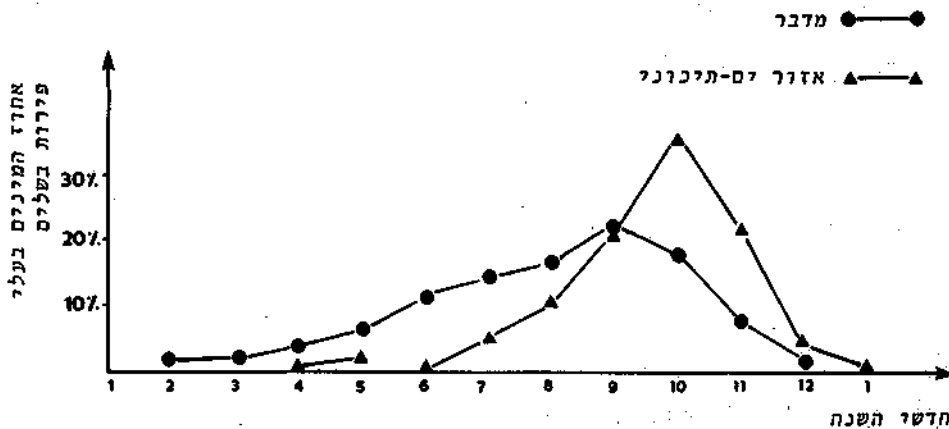
\*\* בחלק מטבלת הנתונים של הררה יש הטעיה, כאשר הררה הגדיר את החורף מנובמבר עד פברואר. ייתכן שחלק מההבדל נובע משוני אמיתי באסטרטגיה שונה של הבשלת פירות של אותם מינים בחורש בישראל לעומת החורש בספרד.

## הפצת פירות עסיסיים באזור הטרופי לעומת הפצתם באזור הממוזג

כנושא זה נדון רק באותן נקודות הנוגעות לצמחיית ארצנו ואשר בהן ההבדלים בין אסטרטגית ההפצה באזור הממוזג לבין ההפצה באזור הטרופי כאים לידי ניטוי גם בצמחיית הבר של ארצנו. לכך נקדים ונאמר כי במושג אזור ממוזג אנו כוללים את כל האזורים הקרים של אירופה ואסיה, וכן את האזור הים-תיכוני והאסילאטי (אירנו-טורני) (זהרי, 1973). מאידך, האזור הטרופי כולל לא רק את היערות הגשומים אלא גם את אזורי הסוואנות היובשניים ואת אותם נציגים טרופיים-סודניים החודרים מן האזור הסודני לעבר הנגב והבקע הסורי-אפריקאי (שמידע ואור, 1983). רבים ממיני השיחים והעצים במדבר שלנו מוצאם סודני, ובחתיאם לכך גם ההתאמות שלהם ככל הנוגע להפצת הפירות קשורות, כנראה, לאזור הסודני (זהרי, 1973). לכן הקטע לחלף, שיעסוק בהפצת הפירות העסיסיים באזור המדברי קשור דווקא לאזור הטרופי, לעומת הפרקים שעסקו בחורש הים-תיכוני והקשורים להתאמת הפצת הפירות העסיסיים באזורים הצפוניים.

### הפצת פירות עסיסיים במדבר

טבלה מס' 4 מפרטת את השכיחות היחסית של הפירות העסיסיים בצורות החיים השונות. אנו רואים כי בדומה לאזור הים-תיכוני גם במדבר מצויים הפירות העסיסיים בעיקר במיני שיחים ועצים (31.8% ו-54.5% בהתאמה). צורות החיים הנמוכות כוללות מספר קטן מאוד של צמחים בעלי פירות עסיסיים, אשר חלקם בעלי התאמה מיוחדת (ראה לעיל על דורא רפואי).



אזור מס' 5: מועדי הבשלה פירות עסיסיים בצמחייה ים תיכונית ומדברית בישראל.

טבלה מס' 4: שכיחות הפירות העסיסיים בצמחייה ים-תיכונית ומדברית בצורות החיים השונות

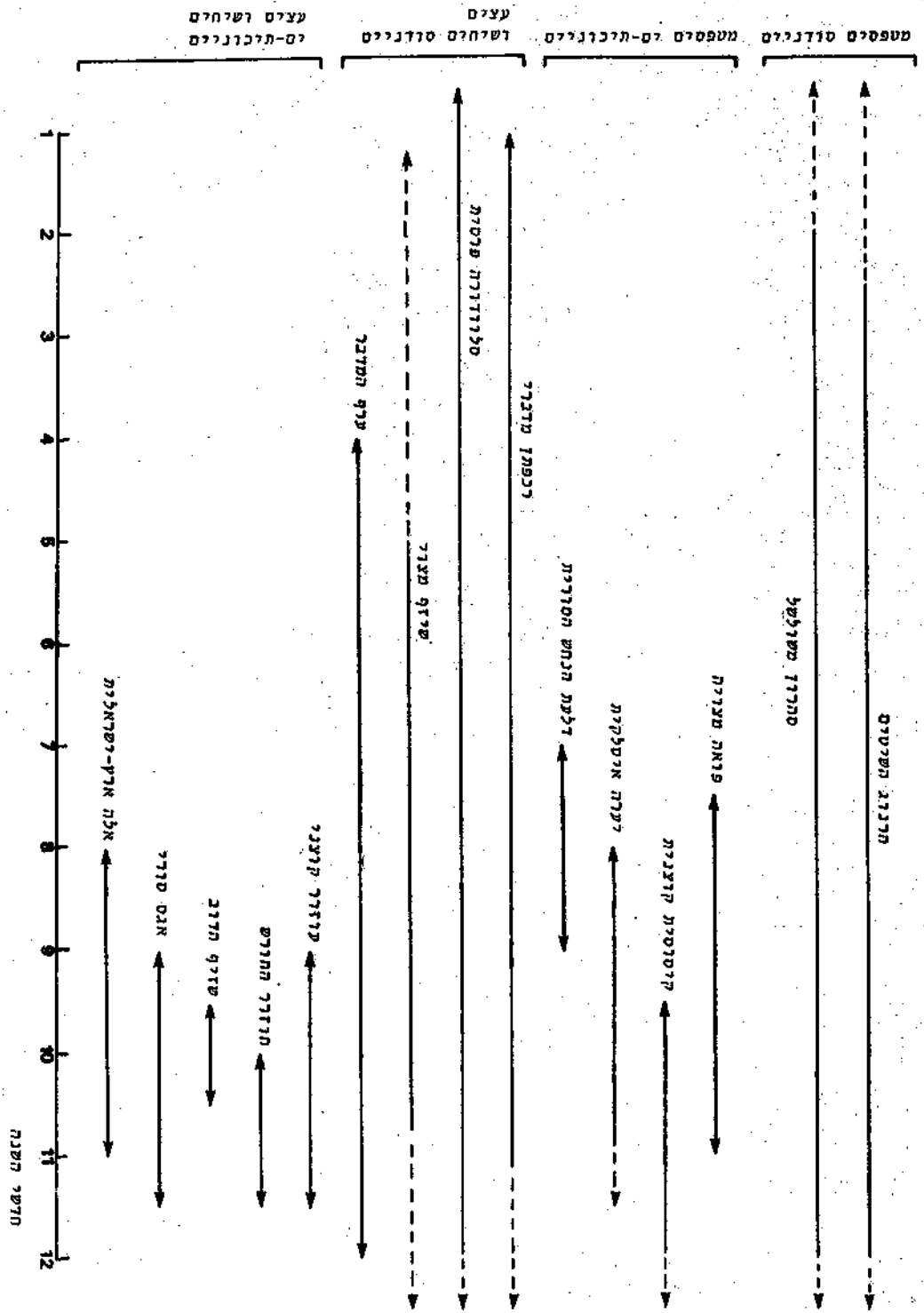
צורת החיים	% פירות עסיסיים במדבר	% פירות עסיסיים באזור הים-התיכון
עצים	31.8	25.7
שיחים	54.5	25.7
מטפסים	9.1	22.9
בני-שיח		5.7
עשבוניים ר"ש		4.3
גיאופיטים		10.
חד-שנתיים	5.5	2.6
פרזיטים		2.6
סה"כ	100%	100%

איור מס' 5 מתאר את השכיחות היחסית של הבשלת הפירות העסיסיים במדבר לעומת הבשלתם באזור הים-תיכוני. עיקר ההבשלה חל בחודשי אוגוסט-ספטמבר-אוקטובר, כאשר שיא ההבשלה חל בחודש ספטמבר (חודש לפני זמן-השיא באזור הים-תיכוני). הבדל נוסף, וכנראה חשוב עוד יותר, הוא משך ההכשלה. הצורה השטוחה יותר של הגרף באזור המדברי לעומת האזור הים-תיכוני נובעת הן ממינים מדבריים, המכשילים מחוץ לתקופת אוגוסט-אוקטובר ובמיוחד מהעובדה שמינים חשובים (רכפתן מדברי, אטד ערבי, שיזף מצוי) מכשילים את פירותיהם לאורך תקופה ארוכה של השנה. תופעה זו בולטת במיוחד לעומת תקופת ההכשלה הקצרה והחדה באזור הים-תיכוני, שם לרבים מהצמחים סינכרוניזציה מלאה בהכשלת הפירות - הם מכשילים בבת-אחת.

האם נוכל להסביר את ההבדל בין סינכרוניזציה והכשלת קצרה-טווח באזור הים-התיכוני לעומת פיזור ההכשלה באזור הסודני?

פיזור הפצת הפירות באזור הטרופי לעומת סינכרוניזציה באזור הצפוני

איור מס' 6 מדגים זמן ואורך תקופת ההבשלה והפצת הזרעים בצמחי הים-התיכון לעומת הצמחים הסודניים בעלי פירות עסיסיים בארץ-ישראל. אנו רואים בבירור כי בעוד ההכשלה וההפצה בחורש הים-תיכוני מתרחשות בעונת הסתיו, פחות או יותר באותו זמן, הרי שבאזור הסודני עונת ההכשלה מפוזרת אפילו באותו מין על פני תקופה ארוכה. כדוגמה לכך ישמש השיזף המצוי בו נראים פירות ירוקים לצד פירות בשלים מועטים במשך רוב חודשי השנה, באזורים החמים בארצנו. ברכפתן המדברי ניתן לראות כשיתים



נקביים רבים, כרוב חודשי השנה, לצד הפריחה גם פירות בשלים לכנים.

פיזור עונת התבשלה של הצמחים הארבוריאליים מטפסים מעוצים, שיחים ועצים) ידוע באזור הטרופי ממקומות שונים בעולם (Van der Pijl, 1973; Richards, 1971; Bawa, 1980) ונמצא כהתאמה עם האקלים הטרופי המתון, שכן האקלים הטרופי חסר עונתיות ברורה, ובתאם לכך הפריחה והתפריה מפוזרות על-פני כל חודשי השנה. בעלי-החיים למיניהם: החרקים, הציפורים והיונקים, פעילים באזור הטרופי לאורך כל חודשי השנה, ובהתאם לכך מציעים להם הצמחים את "מרכולתם" לאורך כל חודשי השנה. באזור הסודני, שהוא החבל היובשני של האזור הטרופי באפריקה, קיימת דו-עונתיות, כאשר הגשמים יורדים בשתי תקופות עיקריות - האביב והסתיו (ראה הלוי, 1968). בהתאם לכך נראה שחלק ממיני הצמחים הסודניים אכן התאימו את פריחתם לעונות הגשומות, והם פורחים בעיקר באביב ובסתיו (לדוגמא: השיטה הטלילנית, שיזף מצוי ורכפתן מדברי). עונת הבשלת הפרי של מיני צמחים רבים מפוזרת על-פני כל חודשי השנה, עם שיא ברור בעונת הקיץ (יולי-אוגוסט), כאשר הבשלת הפרי של פריחת הסתיו ננגב סובלת לרוב מהקור בחורף (לעומת אפריקה המזרחית שבה אין החורף משפיע כמעט על ההבשלה). סילימים מינים כגון: שיזף, זקום וסהרון שפירותיהם הצעירים שנוצרו בחודשי הסתיו "מחכים" לאורך עונת החורף הקרה ומבשילים רק באביב של השנה הבאה (יאיר אור. מידע בע"פ מאזור עין-גדי: שמידע ואור, 1983).

פיזור ההבשלה על-פני חודשי השנה מתאים מבחינת הפעילות לבעלי-חיים יציבים הפעילים לאורך כל השנה. כאלה הם הציפורים, העטלפים והיונקים באזור הטרופי. לעומת זאת, באזור הים-תיכוני וכדרומו של האזור הממוזג חלה עונת הפעילות העיקרית בקיץ ובעת הנדידה בסתיו ואילו בחורף רבים מבעלי-החיים נודדים דרומה או עוברים את עונת הקור. במצב של תרדמה.

#### הפצת פירות על-ידי יונקים - פרי גדול, שומני או מתוק ומדיף ריח

קיים בלבול בהבחנה בין פירות לבין ירקות. מדוע מקובל לחשוב כי אנוקדו, אבטיח ומלון הם ירקות, בעוד מבחינה מורפולוגית הריהם פירות לכל דבר? אם נבחר את הגדרת הפרי מן הבחינה הפופולרית, הרי קיימים למעשה שלושה מגדירים לפירות (שאינם צמודים בכל מקרה): רוב הפירות אכן מכילים זרעים; מבשילים על העצים, והם גם עסיסיים ומתוקים (ראה שמידע, 1983).

בפרק 3 הסברנו את שכיחותם של הפירות העסיסיים דווקא במטפסים ובעצים. במאמר אחר (שמידע, 1983) ניסינו להסביר את דרך היווצרותם של מעט היוצאים מן הכלל - אותם פירות מתוקים הגדלים על הקרקע (תות שדה, אבטיח ומלון). להלן ננסה להסביר את המגוון והתכונות ה"מוזרות" של הפירות הטרופיים.

מבין מיני העצים הסודניים בארצנו נזכיר את הזקום המצרי כעץ אשר פריו מותאם כנראה להפצה על-ידי יונקים גדולים. צבע הפרי עם הבשלתו הוא חום-מלוכלך, והוא מכיל בית-גלעין גדול, העטוף כשכבת ציפה דמויית ציפת התמר, ואף בעלת ריח דומה. מימי רון ראתה פירות זקום נאכלים על-ידי גמלים בסבליכות עוג'ה וכל תכונות הפרי שציינו מרמזות כי הוא מותאם להפצה על-ידי יונקים קרקעיים.

### פירות הזית והער האציל - שריד של התאמה לאזור טרופי?

מבין מיני עצי החורש שלנו מצויים שני מיני עצים בעלי פרי עסיסי שאינו מתוק כלל ועיקר - אלה הם הזית האירופי והער האציל\*. פירותיהם מכילים אחוז גבוה של שומן, ועם הבשלתם הם משחירים ונשארים תלויים כעודם בשלים במשך זמן-מה על העץ. על פי הספרות (Van der Bijl, 1973) אנו למדים כי פירות הזית נאכלים על-ידי עורבים, קאקים וכן על-ידי יונים (כל סוגי הציפורים הללו הם אוכלי-כל). ד. מייקין וחוה להב מסרו לנו כי ראו סימנים של אכילת זיתים על-ידי עטלפי פירות ככרמל.

אין בידינו עדויות לאכילת פירות הזית והער על-ידי יונקים כלשהם באזור הים-תיכוני. הדגשנו כי פרי שומני התפתח במהלך האבולוציה בעיקר באזור הטרופי, כהתאמה להפצה על-ידי יונקים, וכי באזור הממוזג כמעט כל הפירות הם מתוקים, בהתאמה להפצה על-ידי ציפורים. ובכן, מכל האמור לעיל יוצא כי אין אנו יכולים להסכיר את הקואבולוציה של פירות הער והזית על בסיס האקולוגיה של ההוות, אולם קל לנו יחסית להסבירה על סמך ההיסטוריה הגיאולוגית, שכן מקובל וידוע כי רכנים מן האלמנטים של החורש הים-תיכוני הם שרידים פליאו-טרופיים של הצמחייה הטרופית, אשר שלטה לפניו באזור הים-התיכון (זהרי, 1959, 1973) ונסוגה עם התקררותו והתייבשותו של האקלים. ליתכן שפירות הער והזית התפתחו באזור הטרופי בעבר כהתאמה להפצה על-ידי ציפורים ויונקים טרופיים.

---

\* יתר השליחים ובעצי החורש בעלי פירות עסיסיים יש להם לפחות שמץ של מתקקות כפרי - המעורבבת לרוב עם מריחות מיוחדת. לדוגמא: בר-זית, הדס, יערה, אשור, טמוס, פואה, מורן. על הערך האדפטיבי של המריחות המתלוות למתיקות אין אנו יודעים.

ועוד - ראה הסבר בפרק הפירות הרעילים, עמ' 21



### פירות התאנה והתמר - התאמה להפצה על-ידי עטלפים

הפצת פירות עסיסיים על-ידי עטלפים ידועה בעיקר מן האזור הטרופי (גליל, 1975, Van der Pijl, 1973). עטלפי הפירות נפוצים בעיקר באזור הטרופי, ורק מעטים מן המינים חורגים לאזורים הסוב-טרופיים, כמו לאזור הים-תיכוני (McNab, 1980). הסיבה קשורה בעונתיות הבשלת הפירות באזור הממוזג, בו אין אפשרות לבסס את מקור המזון היציב על משאבי הפירות בכל חודשי השנה.

ון דר פיל מציין כי פירות הפיקוסים ואף פירות התמרים נאכלים ומופצים בעיקר על-ידי עטלפים. תסמונת ההתאמה לאכילה ולהפצה של פירות על-ידי עטלפים כולל עץ שצורתו כצורת פגודה, פירות על הגזע וענפים בוגרים (Cauliflower), פרי בעל ריח (העטלפים הם ליליים ועוורים לצבע) וטעם מתוק עדין יחד עם טעם חמוץ חזק (?)\*. הפצת פירות השקמה על-ידי עטלפי-פירות נחקרה על-ידי גליל וחב' (1980). הפצת תאנים על-ידי עטלפים נצפתה על-ידי ד. מייקין.

מזה שנים אנו מציינים את התופעה שתאנים רבות צומחות הישר מתוך מערות ובורות מים הרוסטים\*\* ושואלים - מדוע דווקא כאן? חשבנו שיתכן ויש לתאנה התאמה מיוחדת לנביטה ולצמיחה באור דל, אולם ייתכן שהעטלפים האוכלים את פרי התאנה ויחד עם זאת מרבים לבקר במערות, הם הגורם לתופעה זו, על-ידי הפצת הזרעים במקומות אלה.

גם התמר מותאם במיוחד להפצת על-ידי עטלפים. זהו עץ סודני, השייך למשפחה טרופית. הפירות מצויים על ענפים מיוחדים, שלעטלפים קל להגיע אליהם, וצבע הפרי הכהה וקליפתו הכהה מותאמים היטב לאכילה על-ידי עטלפים.

נסכם ונאמר כי ייתכן ותאנת הבר במקורה היתה מותאמת להפצה על-ידי עטלפים טרופיים. תפוצתה כיום היא באזור אגן הים-התיכון, אולם מתוך קירבתה הסיסטמטית ומתוך התאמת פירותיה להפצת עטלפים, נוכל להסיק שאכן מוצאה פליאוטרופי, כדוגמת הזית והער (אין בכך חידוש אלא חידוק; השווה Zohary, 1973).

---

\* יודגש כי הסינברום מכיל כמה מרכיבים, וכאשר מופיעים כולם זהו "מקסימום הביטוי לסינדרום". אולם בטבע מופיעים לרוב רק צירופים חלקיים של חלק מהסימנים בכל מין זמין בנפרד.

\*\* דוגמא יפה לכך קיימת בראש הר גריזים שם גדלות תאנים כבורות הרוסטים בצד שרכי הגריזית.

## פירות האגס, התפוח, השזיף והלבנה - התאמה להפצה על-ידי יונקי-קרקע צפוניים

עד כה הדגשנו את התאמת הפירות העסיסיים באזור הממוזג להפצה על-ידי ציפורים. פירות אלה הם קטנים, עסיסיים, חסרי-ריח ונשארים עם הבשלתם על גבי העצים, משום כך "הציקו לנו" במשך שנים פירות הבר של האגס, השזיף והלבנה, שכל תכונותיהם מנוגדות למה שכתבנו לעיל. והנה, תוך כדי עבודתנו באזור החרמון, עוד בתחילת שנות השבעים, חזינו במחזה מופלא - פירות שזיף הדוב והאגס הסורי נופלים באלפיהם על פני הקרקע מיד עם הבשלתם, והחזירים אוכלים אותם בתאווה. החזירים אף מנענעים את גזעי העצים כאשר לא נותרו עוד פירות על הקרקע. בפירות שנפלו מתרחשת כנראה פעולת תסיסה, וריחם נודף למרחקים.

מתוך הסתכלות זו בפירות השזיפים ובחזירים האוכלים אותם, העלינו את ההשערה (שמידע ודניו, 1981) כי הפירות הגדולים של עצי החרש בעלי הצבע הצהוב התפתחו בקואבולוציה עם יונקים גדולים. לשזיף הדוב ולאגס הסורי נוכל להוסיף גם את הלבנה הרפואי ומיני חוזרר ותפוח (כגון: חוזרר החרש וכן חוזרר לכנוני). לכולם תסמונת תכונות המותאמת להפצה על-ידי יונקים ולא על-ידי ציפורים - פרי גדול, צהוב, מדיף ריח חזק ונופל מיד עם הבשלתו על הקרקע. תכונת השרת הפירות וצבע צהוב בפירות הנאכלים על-ידי יונקים, לעומת הישארותם של הפירות האדומים על העץ (פירות הנאכלים על-ידי ציפורים) היא הכוללת ביותר לעין חובב הטבע. ולסיום, אנו מזמינים את חובבי הטבע לסייר בסתיו המאוחר בחורשי הגליל והחרמון, ולהנות ממראה העצים האדומים ומן החזירים אוכלי-האגסים ושזיפי הבר למרגלות העצים.

## על הקשר שבין פירות עסיסיים לבין חד זויגיות הצמחים

חד-זויגיות כבעלי-חיים היא האסטרטגיה המקובלת - רוב מיני החיות עמן גדלנו, והקשורות בתרבות האדם, הן חד-זויגיות. התופעה נראית לנו "טבעית" לחלוטין ואינה מצריכה הסבר.

בטבלה 5 אנו רואים כי רק אחוז מזערי (כ-1.9%) מכלל צמחיית ארצנו הוא חד-זויגי, כאשר לא מצויים כלל מינים חד-שנתיים חד-זויגיים (0.01%). בכלל מיני הצמחים הרב-שנתיים התמונה מעניינת: ככל שמשך החיים (= גודל צורת החיים) של הצמחים עולה, עולה גם אחוז החד-זויגיים, כ-23.5% מכלל מיני העצים בארצנו, ולא פחות מ-61.1% מכלל מיני המטפסים הם חד-זויגיים.

טבלה מס' 5: אחוז השכיחות של מינים בעלי חד-זויגיות ודו-זויגיות בצמחיית ישראל, בצורות החיים שלהם. n = מספר המינים

	אחוז השכיחות בפלורה	דו-ביתיים n = 43	חד-ביתיים n = 51	אנדרוגיניום חד-ביתיים + חד-מיניים n = 30	סך כל סוגי חד-מיניות n = 124	
צמחים חד-שנתיים	48.8	0.01	1.0	.7	1.8%	
עשבוניים ר"ש	25.3	0.17	1.2	1.2	2.6	
בגל-שיח	11.1	0.	2.4	1.2	3.6	
שיחים	3.1	12.7	8.5	4.2	25.4	
עצים	3.0	23.5	13.2	10.3	47.	
מטפסים	0.8	61.1	5.6		66.7	
צמחי-מים טבולים	1.5	12.1	30.3	3.	45.5	
פרזיטים (רב-שנתיים) (שני מינים בלבד)	0.1	(50)	-	-	(50)	
	(2258 = סה"כ)	100%	1.9%	2.6%	1.3%	5.5%
חד-שנתיים	48.8	0.01	1.0	0.7	1.7	
רב-שנתיים	48.1	4.0	3.7	0.2	9.7	

חוזרת ונשאלת השאלה - מדוע דוקא בקרב מיני השיחים והעצים, ובמיוחד בקרב מיני המטפסים, נפוצה האטרטגיה של מיניות חד-זויגית?  
 בשנים האחרונות התעניינו מאוד בפירות העסיסיים האדומים, הנאכלים ומופצים על-ידי ציפורים, והנה - "ראה זה פלא" - רשימת הצמחים בעלי פרי עסיסי ואדום מראה כי חלק גדול מן המינים הינם חד-זויגיים. לדוגמא נזכיר את העצים: אלה, אשחר, תמר ואת המטפסים: קיסוסית, דלעת נחש ושרביטן.

מה לעניין החד-זויגיות ולהפצת פירות עסיסיים? שתי התופעות נראות לכאורה בלתי-תלויות זו בזו לחלוטין, וכל קשר סיבתי ביניהן נראה מקרי לגמרי. אולם מופלאות הן דרכי האקולוגיה, וכאשר טייל עמנו מייק אורבך, אקולוג של חרקים, הוא הפנה את תשומת לבנו לתיאוריה הקיימת באזור הטרופי, כדבר הקשר בין הפצת פירות עסיסיים לבין מיניות חד-זויגית.

טבלה מס' 6: טיפוסים מיניות ביחס לאסטרטגיות של הפצה של הזרעים בצמחיית העצים והשיחים של ישראל (במספרים ולא באחוזים)

סה"כ	אנדרוגיני דו-זויגי משותף	אנדרוגיני + פרחים חד-מיניים	חד-ביתיים (פרחים חד-מיניים)	דו-ביתיים	יחידת התפוצה
25	5	2	18	פרי עסיסי	
5	2 (מלש, אולמוס)	2	1	פרי מכונף	
			(שרביטן מכונף)		
14		11	3	פרי נייטרלי או כבר	
4			4	פרי בעל ציצית	
1	1 (מחנך)			פרי זעיר נייטרלי	
	18	15	26		

טבלה מס' 6 מסכמת את קטגוריות ההפצה של הצמחייה הארכוראלית (=המעוצה, הכוללת שיחים ועצים) של ארצנו ביחס לאסטרטגיות המיניות שלהם. אנו נוכחים לדעת כי רוב המינים בעלי הפרי העסיסי הם חד-זויגיים (דו-ביתיים), ואילו רוב המינים בעלי זרעים חסרי אמצעי תפוצה מיוחד הם דו-זויגיים (חד-ביתיים). במיוחד בולטת התופעה בשיחים וכמטפסים של החורש, בסוגים: שבטן, עצבונת, אלה, אשחר, אוג, קיסוסית וטמוס, שלהם פירות עסיסיים אדומים הנאכלים בתאורה על-ידי הציפורים בעונת הנדידה של הסתיו ושל תחילת החורף, בו שאר סוגי המזון מועטים ביותר.

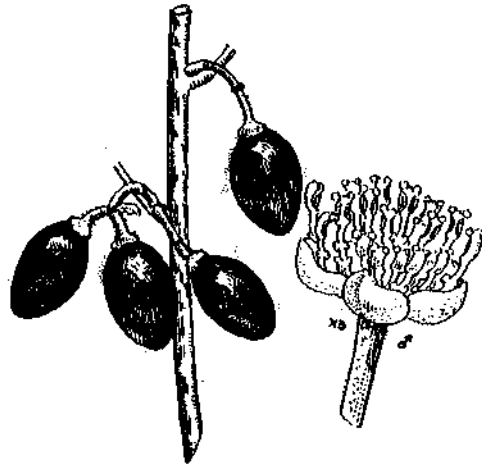
הפצת הזרעים והפירות של צמחי החורש והיער קשה מאוד. צפיפות החורש והיותו סגור בפני רוח אינם מאפשרים הפצה באמצעות רוח או גורמים אקראיים הקשורים לכוח הכובד, כמו בבתי-גידול פתוחים. לפיכך התאימו מינים רבים מצמחי החורש את עצמם להפצת זרעים על-ידי ציפורים. פירותיהם של מינים אלה עברו, כאמור לעיל, תהליך של קואבולוציה עם הציפורים הניזונות מהם.

ננסה להסביר את חקשר בין תסמונת הפירות העסיסיים האדומים לבין החד-זויגיות באמצעות תיאורית האטרקטיביות (Givnish, 1980; Bawa, 1980). הצמחים בעלי הפירות העסיסיים מתחרים ביניהם על משיכת הציפורים. כל מין שייצר פרי מושך יותר יזכה כיותר ציפורים מכרות. כיוון שהשקעת המשאבים באברים זכריים (אבקה) חייבת להיות עבוד המין הכילוגי באותה כמות כמו השקעת המשאבים עבור

האברים הנקביים (בלציות) הרי יש יתרון במערכת כזו להפריד את האברים הזכריים ולמקמם על פרטים שונים מאשר הפרטים המיצרים את הפירות העסיסיים. כלומר, כאשר לא קיים אילוץ של השקעת אנרגיה רבה בפרח דו-זויגי ומאידך, עיקר התחרות האבולוציונית מוסט להשקעה באטרקטיביות של פירות עסיסיים, יש יתרון להפרדה מוחלטת של הפרחים הנקביים מן הפרחים הזכריים, ולמיקומם בעצים שונים, קרי - חד-זוויגיות.

הדוגמה היפה ביותר לקשר שבין פרי עסיסי המופץ על-ידי ציפורים לבין חד-זוויגיות קיימת דוקא כחשופי-הזרע. מבין כל מיני חשופי-הזרע המוכרים לנו רק לסוגים ערער ושרביטן יש פירות עסיסיים, ואכן רק הסוגים הללו הם חד-זוויגיים (דו-ביתיים). הסוג ערער הוא המחטני החד-זוויגי היחיד באזור, לעומת המחטניים (אורן, ארז וכו') שהם דו-זוויגיים מופרדים. ואכן, רק לו יש פרי עסיסי (Givnish, 1980).

עם זאת, רבים מבין בעלי הפירות העסיסיים הם ככל זאת חד-ביתיים או אנדרוגניים (זית, ער אציל, קטלב, מיש, פואה, ורדניים) וכן מחקר מפורט על לחצי הסלקציה והקצאת המשאבים עשוי להסביר את אסטרטגית המיניות שלהם.



## רשימת הספרות

- ארדרי, י., 1977. הציווי הטריטוריאלי. זמורה, ביתן, מודן. ת"א, גליל, י., 1972. המוצא של צומח הסוואנות בארץ. טבע וארץ, 14, 4, 139-145.
- גליל, י., 1966. תרבות עץ השקמה בציביליזציה של המזרח-התיכון. טבע וארץ, 8, 306-318; 335-338.
- גליל, י., שטיין, מ. זהורוכיץ, א. 1980. על מוצא השקמה במזרח-התיכון. 71-92. מתוך: קובץ - במערבו של הגליל - קובץ בוטני. בעריכת משה ידעיה. החוג האזורי לדיקת הארץ סולם צור וגעתון.
- הלוי, ג. 1967. שיטים בדרום הנגב, טבע וארץ, ט, 3.
- ויזל, י., פולק, ג. וכהן, י. 1977. אקולוגיה של הצומח בארץ-ישראל. הוצאת המדור לאקולוגיה ולהזנה של צמחים. המחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
- זהרי, מ. 1959. גיאובוטניקה. ספרית פועלים. תל-אביב.
- זהרי, מ. 1978. כל עולם הצמחים. הוצאת עם עובד.
- זהרי, מ. 1973. היסודות הגיאובוטניים של המזרח-התיכון. גוסטב-פישר. (באנגלית)
- חריף, י. 1964. התפתחות מרכיבי הגריגה והחורש הראשיים בשנתם הראשונה וחשיבותה בקביעת הטורים הסוקסיוניים בהרי-יהודה. חיבור לשם קבלת תואר דוקטור לפילוסופיה. המחלקה לבוטניקה. האוניברסיטה העברית בירושלים.
- יום טוב, י. 1983. צפורים מעל אילת. טבע וארץ כ"ה, 5, 12-13.
- ספריאל, א. 1968. נדידת ציפורים באילת, ישראל. איביס, 110, 283-320. (באנגלית)
- קריספיל, נ. 1983. ליקוט הצמחים. הוצאת כנה, ירושלים.
- שמידע, א. 1983. האקולוגיה של סוגי המזון הצמחי של האדם. כתב-יד.
- שמידע, א. ודנין, א. 1981. צמחי החודש. טבע וארץ כ"ג, 6, 276, 274.
- שמידע, א. ואור, י. 1983. הצמחיה הסודנית בישראל. עלון רת"ם מס' 8. הוצאת החברה להגנת הטבע, ת"א.
- Bawa, K.S. and J.H. Beach, 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants, Ann. Miss. Bot. Garden, 68, 257-274.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. Ann. Rev. Eco. Sys. 11, 15-39.
- Charnov, E.L., J. Maynard - Smith and J.J. Bull, 1976. Why be an hermaphrodite? Natureland 263, 120-125.
- Faegri, K. and Van der Pijl, 1979 (1966). The principles of pollination ecology. 3rd ed. 244p. pergamon Press, Oxford.

- Freeman, D.L., L.G. Klikoff and K.T. Harper, 1976. Differential resource utilization of sexes of dioecious plants. *Science*, 193, 597-599.
- Ghiselin, M.T. 1974. *The economy of nature and the evolution of sex*. 346 pp. Univ. California Press. Berkeley.
- Givnish, T.J. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in several plants: Dioecy and dispersal in Gymnospermae. *Evo.* 34, 5. 959-972.
- Mckey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems pp. 133-171. in: L.E.G. Gilbert and P.H. Raven (eds.) *Coevolution of animals and plants*. Univ. of Texas.
- Pianka, E.R. 1978. *Evolutionary Ecology*. 297 pp. Harper & Row pub. N.Y.
- Van der Pijl, L. 1978. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, New York, 161 pp.

#### הבעת תודה

תודתנו לכל משתתפי השתלמויות רת"ם (מרכז המידע לצמחי ארץ-ישראל) אשר יחד שאלנו את השאלות בשדה, ובמשך שלוש שנים, תוך כדי סיורים ודיונים, הגענו אל חלק מההכללות המובאות במאמר זה.

מסוד בכפי פריחה עממים הוא יפני הפלורה פלסטרינה

מסוד : רשימת המינים בעלי פירות עסיסיים במחצית ישראל

שורח	זמן הפצה (חודשי השנה)	גודל הזרע (מ"מ)	גודל הזרע (מ"מ)	מס' זרעים במ"ר	זמן הפרי	מס' זרעים במ"ר	גודל הפרי (מ"מ)	גודל הפרי (מ"מ)	מס' זרעים במ"ר	שם המין	שם המין	שם המין	שם המין
10	1-2	5-10	מגול-שמור	1	0.8	ענבה	Juniperus oxycedrus	עץ אדום	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
10	5-7	1	שמור	0.6 0.9	בית גלעין	ענבה	Celtis australis	מ"ש זרועי	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
8-9	1	מגול-שמור	מגול-שמור	2-3	ענבה קטנה	ענבה	Ficus carica	פיקוס המאנה	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
9-10	11-14	1-2	שמור	1.5-2.0	בית גלעין	ענבה	Taurus nobilis	עץ אגיל	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
9-11	6-12	11	ענבה	6.0	מפוח	מפוח	Pyrus syriaca	אגס סורי	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
10-11	3-6	8	ענבה	1.5-2.0	מפוח	מפוח	Sorbus trilobata	חורר חורר	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
9-11	4-9	2-3	ענבה	1.0-1.4	מפוח	מפוח	Crataegus aconia	עורר קוצני	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
9-11	4-8	2-3	אדום	1.0-1.5	מפוח	מפוח	Crataegus azarolus	עורר אדום	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
10-12	4-7	1	אדום	1.0-1.2	מפוח	מפוח	Crataegus monogyna	עורר חד-גלעני	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
10	15	1	ענבה	2.2-2.7	בית גלעין	ענבה	Prunus ursina	שזית חד	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
8-11	2-5	1	אדום	0.3-0.6	בית גלעין	ענבה	Pistacia palaestina	אלה יפני	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
8-11	2-5	1	אדום	0.4-0.6	בית גלעין	ענבה	Pistacia atlantica	אלה אטלנטית	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
9-12	2-4	1	מפוח	0.4-0.6	בית גלעין	ענבה	Rhus coriaria	אוג תבולתיים	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
9-10	17	1	ענבה (?)	1.5 1.8	בית גלעין	ענבה	Elaeagnus angustifolia	עץ חשן תלסני	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
11	1-4	30	אדום	1.1-1.3	ענבה	ענבה	Arbutus andrachne	קטף ענבי	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
9-10	8-12	1-2	ענבה חיונית	1.2	בית גלעין	ענבה	Styrax officinalis	לננה רומית	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
10-11	1.0-1.3	1	מגול-שמור	1.2-1.5	בית גלעין	ענבה	Olea europea	זית אירופי	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ
10-11	3-4	1	מגול-שמור	0.4-0.6	בית גלעין	ענבה	Phillyrea media	בר-זית בינונית	עץ	עץ	עץ	עץ	עץ

מציינים

מיקום במ

שם המין

שם המין

שם המין

שם המין

שם המין

שם המין

מציינים

מיקום במ

שם המין

שם המין

שם המין

שם המין

שם המין

שם המין











# בעיות בהאבקת פתילת המדבר הגדולה בישראל

*Calotropis procera* (Ait.) Ait. F.

דן איזיקוביץ

## מבוא

פתילת המדבר הגדולה (תפוח סדום) שייכת למשפחה האסקלפיים; מוצאה סודני ומזרח טהרו ערבי. בישראל גדל הצמח לאורך השכר הסורי אפריקאי, בעיקר בחלקו התחתון, באזורי מעיינות סביב לים המלח עד בואכה אילת (Karschon, 1970; Zohary, 1966). תנאי האקלים בהם גדלה הפתילה באופן טבעי חמים ביותר בקיץ, ובחורף הטמפר' לא יורדת מתחת לנקודת הקפאון. הפתילה מוגדרת איפוא כצמח תרמופילי המוגבל בתפוצתו על-ידי גורמים אקלימיים (Zohary, 1962).

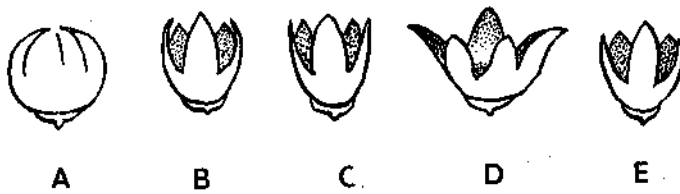
תצפיות מוקדמות של גרלינג וחבריו וכן תצפיות שלנו הראו כי קיים קשר כלשהו בין הפתילה לדבורת העץ (*Xylocopa*), ומחוז ידועה על המורכבות והמכנה המסובך של הפרח, תנאי האקלים הקיצוניים בהם היא גדלה, ראוי היה לבדוק לעומק את מהות יחסי הגומלין בין דבורת העץ לפרח מנקודת מבט של התאמת שני אורגניזמים אלה לבית-גידולם וכן אחד לשני.

## תצפיות:

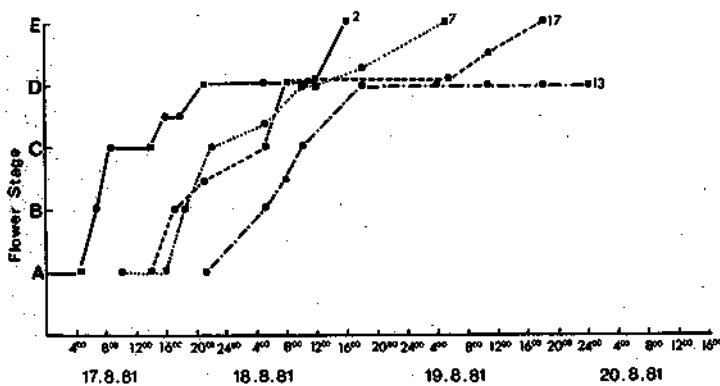
פריחת פתילת המדבר בישראל חלה בדרך כלל בין החודשים מרץ לספטמבר, אולם משתנה בהתאם לתנאי הטמפרטורה; בסתיו חם ניתן למצוא עדיין פריחה באוקטובר, ואילו באביב חם כבר בפברואר. את שלבי פתיחת הפרחים ניתן לחלק ל-5 דרגות (A-E) בהתאם לתנועת עלי הכותרת (תמונה 1) כך שמבט על פרח יכול מיד להסגיר את גיל הפרח ומועד פתיחתו.

הפרחים נפתחים בכל אחת משעות היום והם נשארים פתוחים 3 ימים (תמונה 2). מיד לאחר פתיחת הפרח (דרגה B) חלה הפרשת הצוף והיא נמשכת עד לסגירתו בדרגה E. יוצא, איפוא, כי בכל שעה משעות היממה ניתן לראות פרחים בני גיל שונה פתוחים על שיחי הפתילה.

המחקר בוצע ברובו כבי"ס שדה חצבה



תמונה מס' 1 - דרגות שונות בהתפתחות פרח בפתילת המדבר הגדולה.

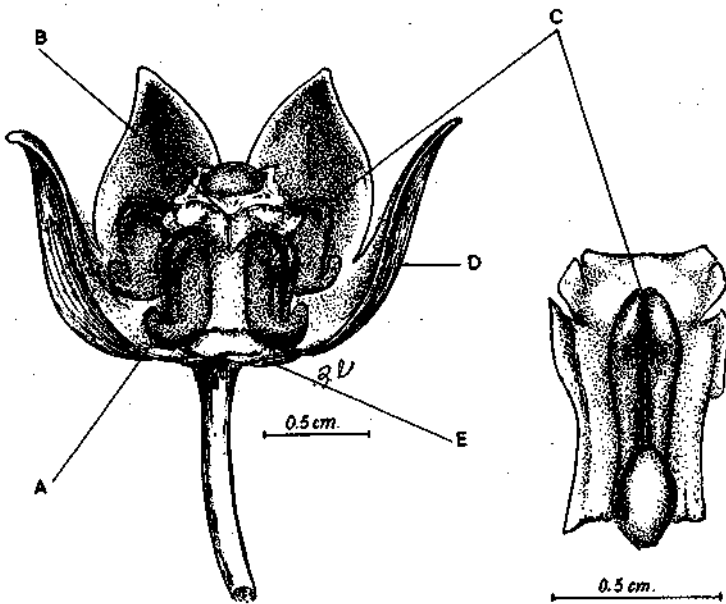


תמונה מס' 2 - שלבי התפתחות הפרח לדרגותיו השונות ביחס לזמן. המספרים מציינים פרחים שונים על אותו צמח.

### מבנה הפרח

משפחת האסקלפיים עליה נמנית פתילת המדבר משכה את חוקרי ההאבקה של הפרחים כבר לפני זמן רב. החוקר המפורסם Sprengel (1793) תאר בפרוטרוט את המבנה הקלאסי של פרח האסקלפיאס הנמנה על משפחה זו. אף כי טעה בחלק מהנחותיו שמורה לשפרנגל הזכות של הכרת מבנה הפרח ודרך האבקתו. לאמיתו של דבר מחקר ההאבקה במשפחה זו נמשך מאז ועד היום.

לשם הבנת תהליך ההאבקה במין זה יש להכיר את מבנה הפרח המסובך ולהחזיקו ביד כשהוא זקוף. בדיקת הפרח מלמטה למעלה מגלה חמישה עלי גביע ירוקים (תמונה 3 E), חמישה עלי כותרת בצבע תכול-אפרפר (תמונה 3 D) ובמרכז הפרח מבנה גלילי רחב שנוצר מאחורי שני העליים שבמרכז וחמשת האבקנים בהקף. מבנה משותף זה מכונה בשם גינוסטגיום (Gynostegium).



תמונה מס' 3 - מבט מן הצד על פרח הפתילה.

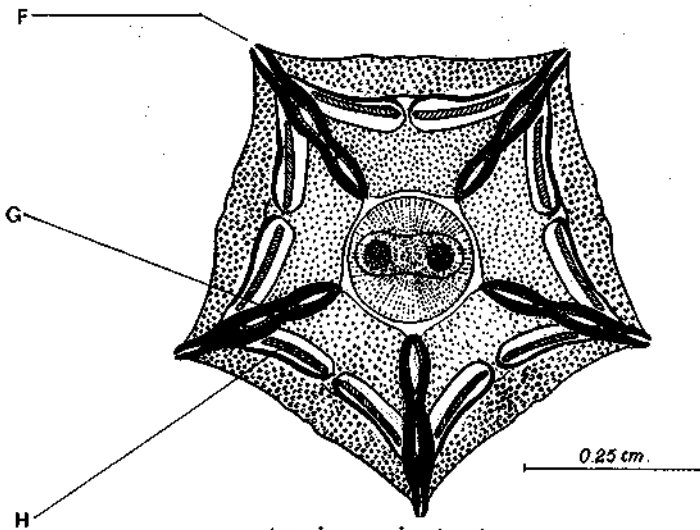
- A - בית קיבול לצוף (Cuculus)
- B - מצבט המחבר זוג אבקיות סמוכות
- C - מקום הפתח של בית-הקיבול לצוף (Cuculus)
- D - עלה כותרת
- E - עלה גביע

אם נחתוך את הגיניוסטגיום לאורכו נוכל להבחין בשחלה עילית, הבנויה משני עלי שחלה מפורדים ורק הצלקת משותפת. החלק מקבל האבקה נמצא כצד התחתון ואינו חשוף כלפי חוץ. לכל מאבק שני שקי אבקה ולכל אחד מהם לשכה אחת בלבד.

גרגירי האבקה המתפתחים בתוך הלשכה נשארים צמודים בגוש אחד המוקף על-ידי קרום קשיח אך בעל סדקי נביטה. גוש כזה מכונה בשם אבקית (Pollinia) ומתנהג כאילו היה גרגיר אבקה המתפח נחשונים רבים (תמונה H 4).

לקראת הבשלת האבקיות מפרישה הצלקת חומר דביק המתקשה ומחבר שתי אבקיות סמוכות. החיבור נעשה באמצעות מצבט דביק (תמונה B 3) המחובר לאבקיות על-ידי זרועות המזכירות אסל ושני דליים. חמשת המאבקים מחוברים ביניהם בשטחם הפנימי סביב העלי אך כהקף הם מופרדים על-ידי סדקים מהודקים היוצרים חמישה חדרים צרים וגבוהים המכונים חדרי צלקת (תמונה F, G4) משום שחלקם הפנימי העליון מגיע לרקמה הצלקתית המיועדת לקליטת נחשוני אבקה. בנוסף לכך הדפנות הפנימיים של חדרי הצלקת מרופדים ברקמה בלוטית המפרישה את צוף הפרח אשר מובל, באמצעות תעלות קפילרות אל בתי-קיבול המצויים ממול לחדרי הצלקת ומכונים Cuculi (Galil, Zeroni., 1965, 1969). בתי-קיבול אלה בולטים כעטרה העוטפת את הגיניוסטגיום. הם בנויים מרקמה עבה וקשה הפתוחה כלפי מעלה על-ידי סדק דק ביותר המוגן על-ידי שערות צפופות (תמונה 3,

יוצא איפוא, כי צוף הנוצר בחדרי צלקת מובל אל מיכלי הצוף (cuculi) ונמצא למעשה במערכת סגורה כמעט לחלוטין. האפשרות היחידה להגיע אל הצוף היא דרך סדקי חדרי הצלקת (תמונה F, 4 או דרך סדקי הכניסה אל מיכלי הצוף - תמונה C, 3).



תמונה מס' 4 - חתך רוחב בפרח הפתילה (בשליש העליון)

F - כניסה לחדר הצלקת

G - חדר הצלקת, החלק הפנימי המפוספס הוא רקמה יוצרת צוף

H - אבקית (Pollinia)



## האבקה פתילת המדבר

האבקה פתילת המדבר בארץ נעשית על-ידי שתי דבורים השייכות לקבוצת דבורי-העץ *Xylocopa*, האחת - *Xylocopa pubescens* השחורה והגדולה בעלת כתם צהוב ומרכז כהה בחזה (הזכר קטן מעט וצבע החזה צהבהב-ירוק). השנייה דומה לה בגודל: *X. sulcatipes* הנקבה שחורה כולה והזכר דומה לה מאוד אך בעל מעט שערות לבנות בקדמת הראש. שתי דבורים אלו נחקרו בארץ בפרוטרוט על-ידי קבוצת המחקר של פרופ' גרלינג מאוניברסיטת תל-אביב.

תהליך ההאבקה בשתי דבורים אלו דומה מאוד ותאור ההאבקה משותף לשניהן: עם הופעת הדבורה היא ניגשת אל הפרח הפתוח, נוחתת על הכותרת או הגינוסטיגיום ומנסה להחדיר את החדק אל תוך סדקי מיכלי הצוף (תמונה 3 C). אגב נסיונות להתליצב על הפרח היא מעבירה את הרגל אל תוך הסדק הצר של חדר הצלקת ובנסיון לחלץ את הרגל היא מעלה אותה כלפי מעלה, שם נתפסת הרגל במצב הדביק של זוג האבקיות (תמונה 3 B) ושולפת אותן החוצה. האבקיות השלופות שהן בתחילה מפושקות ומפורדות נעות כל אחת על צירן ומתחברות לזוג צמוד. ניתן, איפוא, לראות על פרחי הפתילה דבורים "מצויידות" בזוג אחד או בזוגות אחדים של אבקיות. במהלך ביקורים נוספים, כאשר הדבורה ממשיכה לאסוף צוף מיתר מיכלי הצוף, יש והרגל העמוסה באבקיות הצמודות נכנסת שוב לסדק של חדר הצלקת אף בשליפת הרגל שלאחר מכן כבר נשאר זוג האבקיות בתוך חדר הצלקת. ברם, בעוד שבאיזורי חצבה כל זוגות הפוליניות שחדרו לחדר הצלקת נכנסו בשלמותן, הרי באיזור תל-אביב כ-70% מן המקרים רק אחת מתוך בני הזוג נכנסה, והשנייה נשארה מחוץ לפרח.

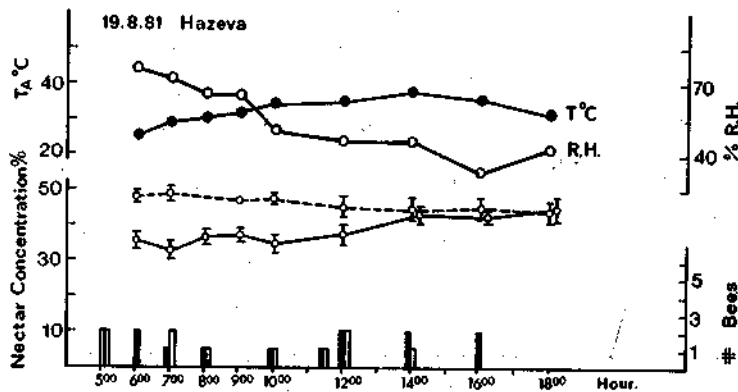
אם נזכור שחדר הצלקת הוא גם מקום היווצרות הצוף, נוצר מצב שבו גרגירי האבקה טבולים למעשה בצוף הפרח. מאחר שריקון הצוף ממיכלי הצוף מכילא להשלמת הכמות על-ידי הצמח, יורד ריכוז הצוף במערכת הסגורה באופן ניכר. מכאן שאבקית הטבולה בצוף עלולה להיות חשופה לתנודות חריפות של סביבתה האוסמוטית. מצב תיאורטי זה הביא אותנו לברר את ריכוזי הצוף המתאימים לנכיסת האבקה.

## נ י ס ו ר י ם

### ניסוי א'

מאחר ופרחי הפתילה חשופים לטמפרטורות אוויר גבוהות ביותר (בקיץ  $45^{\circ}\text{C}$  ויותר), וכן לתנאי יובש קיצוניים היורדים ל-30-40%, ומכיוון שדבורי-העץ (*Xylocopa*) תלויים בצוף, שהוא במצב צבירה נוזלי ומעל לכל - נכיסת גרגירי האבקה של פתילת המדבר מתרחשת כאמור בצוף הפרח, בדקנו את טווח ריכוזי הצוף בטבע בהשוואה לטמפרטורה ולחות האוויר בבית-הגידול הטבעי בחצבה, תוך מעקב אחרי המאביקים.

תמונה 5 מראה כי פרחים שהיו מכוסים בשקיות מאווררות ומנעו לביקורי דבורים שמרו על ריכוז קבוע של הצוף במשך כל היום, ואילו בפרחים שנחשפו לביקורי הדבורים היתה תנודה די רבה של ריכוזי צוף שנעה בין 30-50% (ריכוז שווה ערך לסוכרוז).



תמונה מס' 5 - פעילות דבורי העץ בחצבה.

העמודות השחורות מבטאות פעילות הדבורה *X. sulcatipes*

העמודות הריקות מבטאות פעילות הדבורה *X. pubescens*

קו מפוספס מבטא את ריכוז הצוף בפרחים מכוסים.

קו רצוף מבטא את ריכוז הצוף בפרחים החשופים.

T<sup>°</sup>C - טמפרטורת האויר בצל.

R.H. - לחות יחסית בצל.

### ניסוי ב'

כפי שנאמר לעיל, הפוליניה המוכנסת לחדר הצלקות נטבלת בצוף שריכוזו נע בטווח די רחב. היה עניין, איפוא, לבדוק מהי יכולת ת"התמודדות" של גרגירי אבקה בתמיסות סוכריים בריכוזים שונים. הכנו, איפוא, תמיסות סוכרוז במיחולים שונים שהעברנו אליהם פוליניות טריות כדי לבדוק את יכולת נביטתם. התוצאה היתה מפתיעה (טבלה 1): גרגירי אבקה של פתילה מסוגלים לנבוט כמעט בכל ריכוז סוכר שהוא, עכ"פ הרבה מעבר ל"התמודדות" האמיתית שלהם בטבע.

טבלה 1: נביטת גרגירי אבקה של פתילת המדבר בריכוזי סוכרוז שונים

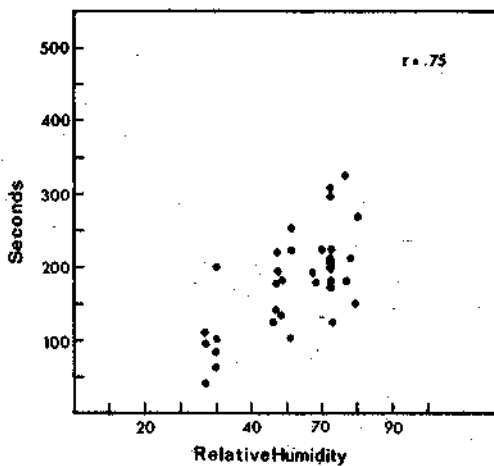
ריכוז הסוכרוז %	מספר חזרות	נביטת גרגירי אבקה	ה ע ר ו ת
0	6	לא	גרגירי אבקה התפוצצו
5	6	כן	מספר גרגירי אבקה התפוצץ
10	6	כן	גרגירי אבקה נשארו שלמים
15	6	כן	גרגירי אבקה נשארו שלמים
20	6	כן	גרגירי אבקה נשארו שלמים
30	6	כן	" " " "
50	6	כן	" " " "

### ניסוי ג'

כפי שנטען בפרק "ההאבקה", נעות זוג הפוליניות המפורדות על צירן ומתלכדות לזוג צמוד, אך בחינה מדוקדקת הראתה כי צמידות מסוג זה נעשית בעיקר אך ורק בחצבה. מטרת הניסוי היתה, איפוא, לבדוק האם לגורמי הסביבה יש השפעה על תנועת הפוליניות.

נאספו פרחים בשדה ובתנאי השדה, תחת בינוקולר הוצאו הפוליניות בעדינות ונמדד משך הזמן עד התלכדותן. כל זאת תוך מדידת טמפרטורה ולחות אויר יחסית. התוצאות הראו כי לטמפרטורה אין השפעה ישירה על תנועת הפוליניה, אך לחות האויר מהווה גורם מכריע בסגירת הפוליניה.

תמונה מס' 6 מראה את התלות בין הלחות לכיין משך הסגירה של הפוליניות. פוליניות שחושהו בתנאי מעבדה ב-100% לחות יחסית כלל לא נסגרו.



תמונה מס' 6 - המתאם הקיים בין משך הסגירה של זוג אבקיות לכיין הלחות היחסית.

## ניסוי ד'

מאחר והדבורים נושאות הפוליניות לא מחדירות אותן בכל ביקור, נוצר מצב בו עלולות הפוליניות לשהות על רגל המאביק זמן ממושך ומכאן עלה הצורך לבדוק את משך החיים של גרגירי האבקה. כ-30.6.83 נאספו, איפוא, פוליניות והועברו למעבדה בכלי פלסטיק מאוורר ונלקחו מהם דגימות למשך זמנים קצובים (תוך בקרת התמיסה המנביטה כמשך כל מהלך הניסוי). תוצאות הניסוי הראו כי לפחות 3 שבועות ניתן לשאת את הפוליניות על גבי רגל המאביק ללא סיכון של איבוד נביטתם\* (בכל שבוע נבדקו 10 זוגות פוליניות).

## ד י ו

התלות בין פרחים למאביקיהם

על-פי מידת התלות בין פרחים למאביקיהם מחלקים את שיטות ההאבקה לשתיים: האחת מכונה האבקה פוליפילית, שבה צמח אחד מואבק על-ידי מגוון רחב של מאביקים בהשוואה להאבקה מונופילית בה קיים מאביק יחודי למין מסויים של צמח. יש תמגדירים שתי צורות האבקה אלה גם בהגדרה כוללנית יותר של פרחים גנרליסטים (generalist) בהשוואה לפרחים ספציאליסטים (specialist) (Faegri and van der Pijl 1971).

רבים מבני משפחת האסקלפיים עליהם נמנית הפתילה נמצאו מאביקים הפועלים בדרך הפוליפילית Polyphilic strategy, ביניהם אסקלפיאס אדום *Asclepias curassavica* הגדל בצמח נוי בארץ. כמובן שצמח המואבק על-ידי מגוון רחב של מאביקים מתרחב בקלות רבה יחסית, שכן אינו תלוי בנוכחות מאביק מסויים. כאשר צמחים גדלים בבתי-גידול קיצוניים, קיימת מגמה של "שחרור" כמעט מוחלט ממאביקים (האבקה עצמית ספונטנית, ריבוי וגטיבי חזק), אך יש צמחים בהם חלה התאמה (adaptation) למגוון צר יותר של מאביקים עד כדי התמחות ותלות מוחלטת במאביק מסויים (שאף הוא עבר התאמה לאותם תנאים קיצוניים).

אחת מצורות ההתאמה הצפויות בבית-גידול מדברי היא הסתרת הצוף במגמה של הגנה בפני ייכוש מוחלט או חמסנים (כמו נמלים). אולם כל הסתרה של הצוף והגנה עליו מקטינה בהכרח את מגוון המאביקים והצמח הופך לתלוי במספר קטן של מאביקים, ומצד שני הקטנה במספר המאביקים גוררת אחריה "התמחות" המאביקים למכנה הצמח ויכולת ניצול טובה יותר.

\* המחבר ער לעובדה כי הניסוי נעשה בתנאי מעבדה ולא בתנאי שדה ויש להתייחס לתוצאות בהתאם.

הסוג פתילת המדבר *Calotropis* מראה קשר כמעט מוחלט בדבורי-העץ, למשל:  
המין *Calotropis gigantea* הגדל בלאוזה קשור ל-*Xylocopa latipes*  
ול-*X. tenuiscapea*. בצילון ובהודו לשתי קטילוקופות נוספות: *X. collaris*  
ו-*X. dissimilis* ואילו פתילת המדבר הגדולה מואבקה כסהרה על-ידי דבורת  
העץ "שלנו", *X. pubescens* ובמדבר נוביה על-ידי *X. leucothorax*,  
בדקר מואבקה פתילת המדבר הגדולה על-ידי דבורת עץ אחרת שלא הוגדרה (Jaeger,  
1971).

כאמור, בארץ קשורה פתילת המדבר לשני מיני דבורי-עץ אשר מבקרות ומאבקות גם  
צמחים אחרים. כלומר, התלות בין הפתילה למאבקה היא חד-צדדית, אולם זו חד-  
צדדיות חלקית בלבד. בקיץ מהווה פתילת המדבר את מקור הצוף היחיד עבור דבורת  
העץ (אין לקחת כמוכן בחשבון צמחי תרבות המהווים אמנם מקור צוף לדבורי-העץ,  
אך לא כן הדבר במצב הטבעי). שני דבורי העץ אשר הראו מדגמי התנהגות דומים  
מאוד ביחסם לפרחים שונים אחד ממשנהו כדרישותיהם הפיסיולוגיות (Gerling et al.,  
1983). שוני זה המבוטא בין השאר בפעילות היומית מביא לידי הרחבה בשעות הפעילות  
על הפרחים ועל-ידי כך מגדיל את סיכויי ההאבקה (תמונה 5).

הצוף הנוזלי המספק מחד את מצע הנביטה של גרגירי האבקה בפרחים מהווה גם מקור  
אנרגטי ונוזלים לדבורים, וכן מאפשר יצירת "לחם דבורים" גם בימי הקיץ החמים,  
פרושו של דבר יכולת הטלת ביצים והתפתחות זחלים משך הקיץ כולו.

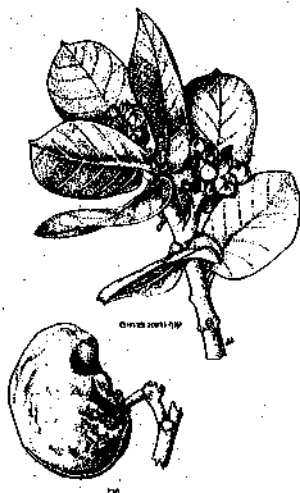
תנאי האקלים הקיצוניים לא רק עיצבו פרח סגור הרמטית בעל מערכת הובלת נוזלים  
פנימית אלא גם מאפשרים סגירה של זוג הפוליניות (ראה נסוי 9) סגירה זו היא  
תנאי הכרחי להאבקה מוצלחת. יש לזכור שסגירת הפוליניה בזמן מוגדר ולא מהיר מדי  
מגדילה את הסיכוי להאבקה זרה. אברי הפתיחה מסוגלים להאבקה עצמית, דבר המאפשר  
לעץ בודד ומרוחק ליצור זרעים (בתנאי שבקרבנו מצויה דבורת עץ).

ולסיכום: אנחנו מניחים כי תנאים אקולוגיים קיצוניים הכאים לביטוי בטמפרטורות  
גבוהות ולחות אויר נמוכה יחסית הביאו לעיצוב פרח סגור כמעט הרמטית, המוגן  
היטב לא רק מפני התייבשות אלא גם מפני נמלים חובכות מאוד צוף וצמחים בתי-גידול  
שונים פיתחו מנגנונים רבים למניעת שוד בידי נמלים (Haber et al, 1981).  
פרח חתום מסוג זה מסוגל למסור צוף ל"מומחים" בלעדיים המסוגלים לנצל אותו באופן  
חלקי, אך "בתמורה" מסוגלים "לשלם" עבור הביקור על-ידי הכסחת ההאבקה.

---

\* "לחם דבורים" היא תערובת גרגירי אבקה וצוף המיוצרים על-ידי הדבורים ומשמשים  
מזון לזחלים.

1. Faegri, K. and L. van der Pijl, 1971. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Oxford.
2. Galil, J. and M. Zeroni, 1965. Nectar system of Asclepias curassavica. Bot. Gazette 126: 144-148.
3. Galil, J. and M. Zeroni, 1969. On the organization of the pollinium in Asclepias curassavica. Bot. Gazette 130: 1-4.
4. Gerling, D., P.D. Hurd, Jr. and A. Hefets, 1983. Comparative Behavioral Biology of Two Middle East Species of Carpenter Bees (Xylocopa (Latreille) Hymenoptera: Apoidea). Smithsonian Contribution to Zoology No. 369.
5. Haber, W.A., G.W. Frankie, H.G. Baker, I. Baker and S. Koptur, 1981. Ants like flower nectar. Biotropica 3: 211-214.
6. Jaeger, P. 1971. Contribution a l'etude de la biologie florale des Asclepiadacees la Calotropis procera (Ait.) Ait. Bull. de l'I.F.A.N. 33: S.A. 32-43.
7. Karshon , R. 1970. Contribution to the Arboreal of Israel. Calotropis procera (Willd.) R. Br. La-Yaaran 20: 40-48.
8. Sprengel, C.K. 1793. Das entdeckte Geheimniss der Nature in Bais in der Befruchtung der Blumen. W. Engelmann, Leipzig.
9. Zohary, M. 1962. Plant Life in Palestine. The Ronald Press, New York.
10. Zohary, M. 1966. Flora Palaestina, Vol. 1. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem, Israel.



פחילת המדבר הגדולה.

# האבקה בסוג צלף Capparis בארץ

## יריב עברי

האבקה פרחים על-ידי בעלי-חיים מתאפיינת בדרך כלל בהתאמות להאבקה על-ידי קבוצת מאביקים מסויימת. 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 מסויימת לבקר בפרחים ולהאביקם ביעילות (התאמות חיוביות) מונעות בדרך כלל מקבוצת מאביקים אחרת להאביקם (התאמות שליליות), שכן קבוצות בע"ח שונות עשויות להיכדל 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 ומאביקים 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.

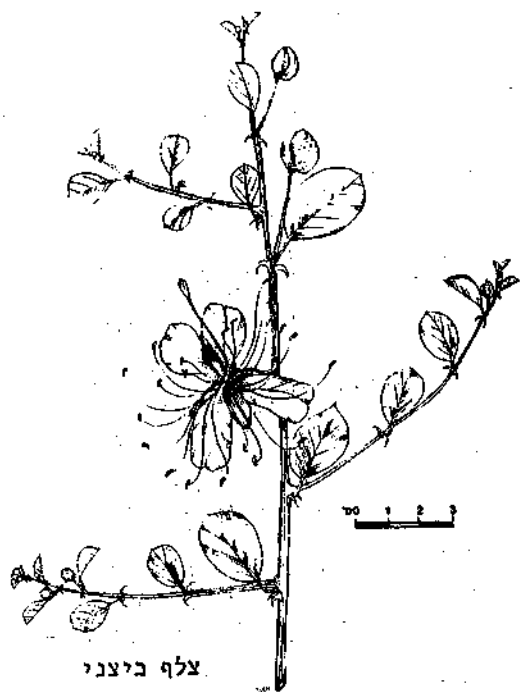
שאלות אלו אינן פשוטות למענה, אך מורכבותן החלה להתברר רק בשנים האחרונות. כך למשל הראו הילנריך וריבן (Heinrich & Raven, 1972) את ההבדלים בדרישות האנרגטיות של בעלי-חיים מקבוצות שונות.

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 מסויימות 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 בליצור הזרעים? כמו כן האם יחס זה הוא קבוע או שהוא עשוי להשתנות בתי-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 לארכת ויוצרים כך לשכה כינם 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 ברתם "מס' 3).

צלף סחוסני - *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 המשיך את עליו בעונה 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 בלצני *Capparis ovata* גדל בבקעת הירדן וכעמקים הפנימיים הסמוכים לה. הצ. הבלצני 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 בלצני)

### ביולוגיה של ההאבקה בצלף הקוצני ובצלף הכיזני

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

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

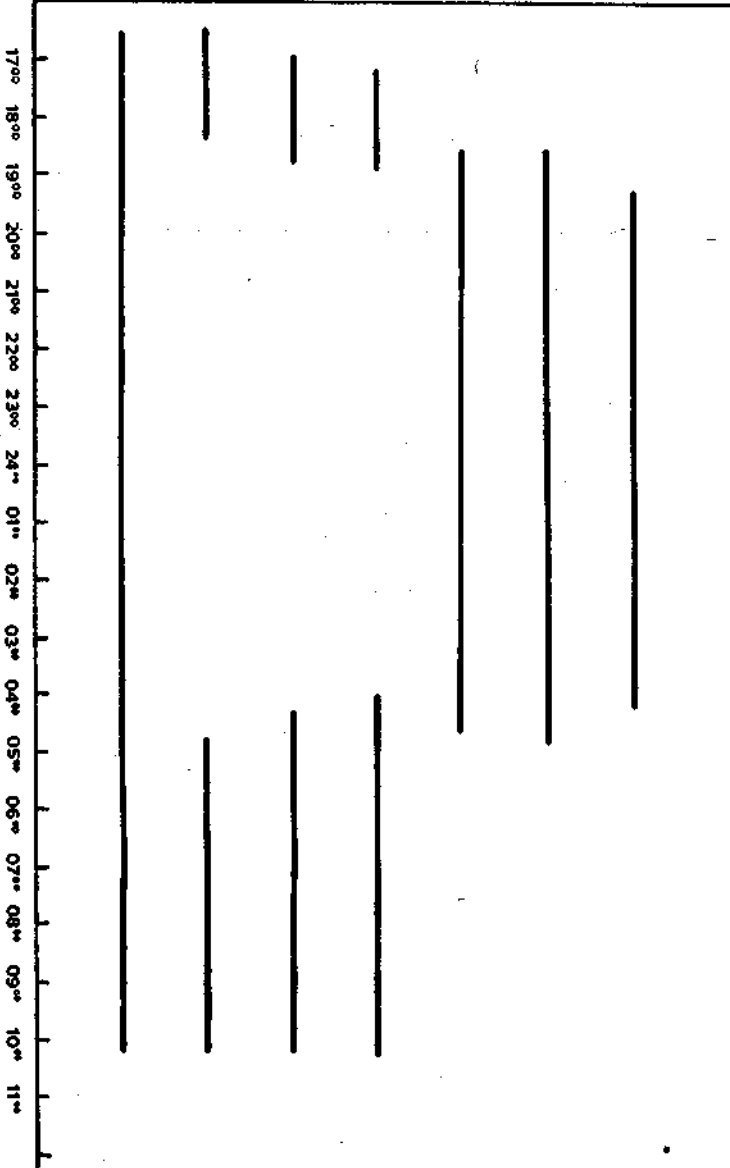
דבורים קטנות Solitary bees. מינים שונים של דבורים קטנות, בעיקר מהסוגים Halictus ו-Megachile. הן הראשונות לבקר ולעזוב את הפרחים בשעות אחר הצהריים. בשעות הבוקר שלמחרת הן האחרונות להגיע לפרחים ונשארות בהם כמעט עד נבילה. בדרך כלל מבקרות בפרחים ככדי לאסוף אבקה בלבד. לפעמים חודרות לפרחים כבר בשלבי פתיחה ראשונים 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 כיזני וגם בפרחי הצלף הקוצני מזן הערבה 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 כיזני 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 כיזני 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 במנהג 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)

שים לב  
 תורת הלכה  
 תורת  
 תורת  
 תורת  
 תורת  
 תורת



איור מס' 1: קשת מאנטיקי אלף ביצני במשך התרחה

ביקורי הדבורים בפרחים נעשים בשעת הלילה הראשונה והאחרונה, אך כלילות ירח חלק מהדבורים פעילות ומבקרות בפרחים משך כל הלילה. בשעת איסוף אבקה הדבורה מורטת במהירות אבקה פעמיים או שלוש בפרח ועובדת לפרח אחר. כעת לגימת צוף הדבורה נוחתת במרכז הפרח ומחדירה לשונה מעל חלקה המוגבה של הכליטה - שם מתרכז עיקר הצוף. באיזורים בהם גדלים צלף קוצני וצלף ביצני זה כצד זה הדבורים מעדיפות בבירור את צמחי הצלף הכיציני 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 המלקטים 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 בתרים שבצפון הארץ.

מאביקים נוספים - מתקיימים בפרחים גם ביקורי בעלי-חיים אחרים שתורמתם להאבקה שולית או לא כרוה. 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 כר 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.

תנשמיות 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.

נמלי עץ - *Camponotus* מבקרות בניצני פרחים בכדי ללגום טיפות צוף המופרשות על פני הניצנים. לפעמים נכנסות לפרחים ומנסות ללגום צוף מתוך הפרח.

נוכחותם של בעלי-חיים המבקרים בפרחים, ואפילו במספרים גדולים, אין בה עדיין בכדי להעיד על תרומת בע"ח אלו להאבקה. בכדי לעמוד מקרוב על תרומתם בתחום זה יש לאמוד את יעילות האבקתם. יעילות ההאבקה של מבקרי הצלף נאמדה על-ידי צפיה במספר הפעמים בהם נגע החרק בצלקת הפרח (פעם אחת לפחות) בפרחים בהם ביקר (באותם חלקים מגופו הבאים במגע עם האבקה). יעילות ההאבקה חושבה באחוזים (טבלה מס' 1) לגבי מאביקי צלף ביצני העיקריים בעת איסוף אבקה או לגימת צוף. יעילות ההאבקה דומה בדרך כלל בכל מיני הצלפים שנצפו:

טבלה מס' 1: יעילות האבקה בצלף הביצני.  
 $n =$  מספר הכיקורים שנצפו

לגימת צוף		איסוף אבקה		דבורים קטנות
n	% נגיעות בצלקת מכלל הפרחים המבוקרים	n	% נגיעות בצלקות מכלל הפרחים המבוקרים	
12	0	34	23.52	דבורים קטנות
77	2.59	129	27.13	דבורי דבש
24	71.42	22	72.72	דבורי עץ
35	61.11	38	73.68	Proxylocopa
24	79.16			רפרפים
10	0			עשים קטנים

מעיון בטבלה ניתן לראות שככל שהחרק גדול יותר, כן גדולה יעילות ההאבקה הן באיסוף אבקה והן בלגימת צוף. המאביקים היעילים לכן הם דבורי עץ, הדבורה Proxylocopa ורפרפים. היות ופעילותן של דבורי עץ מוגבלת בעיקר סביב נקודות ישוב, הרי שמאביקיו העיקריים של הצלף הם מאביקיו הליליים - Proxylocopa ורפרפים.

עובדה זו וכן ההנחה שהנישה הלילית היא המועדפת מבחינת ההאבקה עבור צמחים כצלף הפורחים בעונה החמה של השנה, מעוררת את השאלה בדבר הצורך כמאביקים נוספים שפעילותם יומית וכפריחה גם מחוץ לשעות הלילה, כפי שקורה בצלף.

מתצפיות מבקרות שנעשו על ידי כיוס וחשיפת הפרחים בשעות שונות של הפריחה התברר

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"א-יציבותם" של מאביקי הלילה. רפרפים ידועים כבעלי-חיים נודדים שאינם קשורים זמן רב למקום מסוים ותנודות עצומות חלות במספריהם מעונה לעונה וממקום למקום (יתום וריבנאי, 1967, 1979, Faegri & Van der Pijl). 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 כלכד לגלימת צוף. כתוצאה מכך פרחים רבים בשיא עונת הפריחה אינם זוכים לביקורי הדבורים.

לאור העובדות שטיפוסי הצלף מהסציה Spinosa מאכלסים בחי-גידול שונים בארץ ובפרחיםם מבקרים מאביקים שונים בעלי אורח-חיים ודרישות אנרגטיות שונות מעניינות כאן השאלות בהקשר למדיניות ההגמולים 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 ההגמולים בפרחים כגוף: כמויות האבקה בפרחים, כמויות הצוף וריכוז הצוף, ממדי הצופנים, אמצעי הגנה בפרחים לשמירת הצוף (הכליטה 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 ליצור 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 מדגישים בליצור 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 בליצור 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 היחיד 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 הכאה:

בתי-גידול מדבריים או מדבריים-למחצה קטנה הפרודוקטיביות של אוכלוסיית 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 אוכלוסיית הצלפים מבחינת כמות הפריחה, וכמו כן פורחים בקיץ צמחים נוספים עשירים בצוף בבית-גידולו של הצלף הקוצני (ככלוטה 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 כפרחי 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 מאבקים מחאימים, 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.



# רמיה, מימיקרי ופרזיטיות בהאבקה

## אמוץ דפני

### תוכן העניינים

1. הבהרת מונחים ותולדות התפתחותם  
רמיה  
מימיקרי  
האבקה טעות  
פרזיטיות
2. רמיה תזונתית  
מימיקרי מלרי  
מערכת משולבת - מימיקרי מילוי ובייטסי  
מימיקרי בליטסי  
מימיקרי בליטסי 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 ואורור  
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), אבן 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 גמול כיון 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 פילל ודודסון (Van der Pijl & Dodson, 1966:20) מציינים שרמיה היא מצב שבו אין מזון (בפרח) אלא האות עצמו אשר פועל על האינסטינקט. הגדרה זו אינה כוללת רמיה שאינה קשורה בהצעת מזון. פליגרי וואן דר פילל (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) כעוד על הקבוצה השנייה נמנים פרחים המחקים אות (סיגנל) של אוביקט שאינם קשור לפרח וגורם לשחזור דגם התנהגות אינסטינקטיבית הקשורה בחיזור, הזדווגות או הטלת ביצים.

### מימיקרי

מונח זה זכה להגדרות רבות. לנוחיות הדיון נלך בעקבות וייין-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 המייקרי הרלבנטיים לאקולוגיה של האבקה הם "מימיקרי בייטסי" (Bates, 1962) ו"מימיקרי מילרלי" (Muller, 1878). פרוקטור ויאן (Proctor & Yeo, 1973:375), בספרם על הביולוגיה של הפרח, מחשיבים כמימיקרי מילרלי 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).

### האבקה טעות

בליקר (1976) טבע את המונח "האבקה 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 "האבקה 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 הכיטוי "האבקה סיכוי" (Chance pollination) שחוצע ע"י סטאוטמירה (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 כיצים 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).

## רמייה תזונתית

כל החופעות 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 שברמייה והן לגניבת צוף ואבקה ללא האבקה.

מימיקרי מילרי - בסקירת הספרות נמצאו כשישה מקרים בהם מיני צמחים נהנים אהרדי 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 מסוים, ולפיכך אין המדובר ברמייה כלל ועיקר. התוצאה של מערכת מילרית היא הגדלת אפקט המשיכה של כל השותפים המתכטאות, 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 כתנאי שהמאביק אינו מבחין בין השניים (Kallunki, 1981; Bobisud & Neuhaus 1975; Macior, 1971 ואחרים).

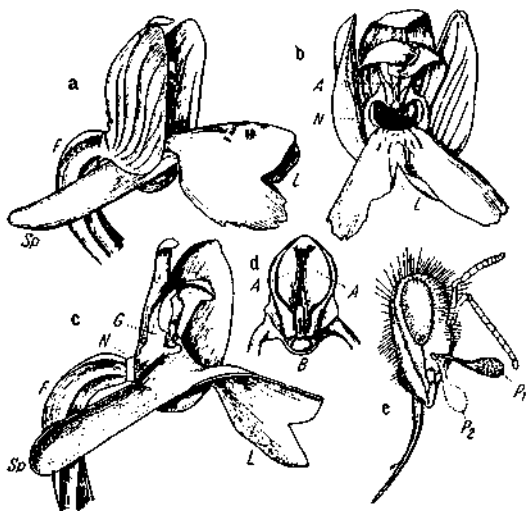
הנסיבות בהן התפתח סוג זה של מימיקרי עשויות להיות כאלו שבהן לא הושגה רמה נאותה של קביעות הביקור מצד מאביק מסוים. במקרה כזה יש יותר סיכויים להאבקה על-ידי משיכת מאביק כללי מאשר להבטיח ביקור של מאביק ספציפי. השיתוף של אותו מאביק באותם תנאים אקולוגיים עשוי לעודד התפתחות של מימיקרי מילרי בין פרחים תוך הבטחת מנגנון של ספציאציה סימפטריית. כאשר צירוף האוכלוסיות של המודל ושל המחקה מצליחות להבטיח ביקור סדיר של מאביקים, עשוי להעלם אב המוצא של המחקה (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 סחלכיים 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, לחבנית 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 משיכה גלרית של מאבקים שאינם קרובים זה לזה, ובכך המחקה הוא גנרליסט.



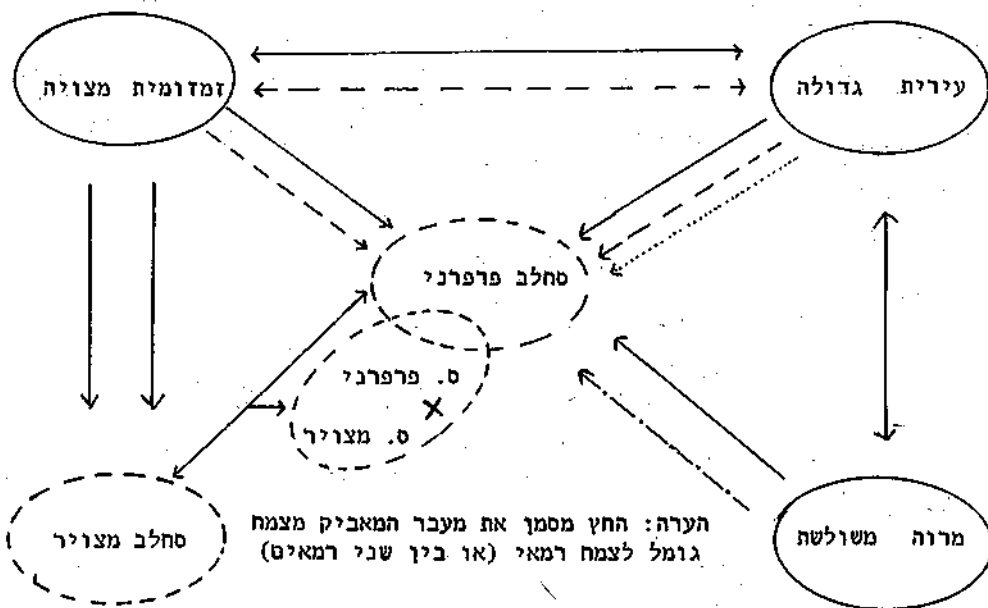
איור מס' 1

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. בצירוף התחנות מצד שמאל מבחינים כדבורת דבש נושאת אבקות. לפי מקום האבקות נראה שניסתה לחפש צוף כדורבן.

מתוך: Kugler (1956) בעקבות Kirchnex



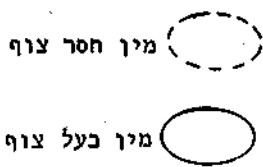
— Eucera clypeata אויצרה קליפאטה

- - - Eucera nigrifacies אויצרה שחורת- פנים

..... Bombylius sp. בומביליוס

- . - Anthophora sp. אנתופורה

..... Melecta Mediterranea מלכתה ים-תיכונית



איור מס' 2

מערכת הרמיה בהאבקתם של סחלב פרפרני וסחלב מצויר

- א. סחלב מצויר מחקה בפרחיו (מימיקרי בייסטי) את פרחיה של הזמזומית המצויה ונהנה משרותי מאביקיה בומביליוס (זבוב רחף) ואויצרה קליפאטה (דבורה בודדת).
- ב. אויצרה קליפאטה עוברת בין כל המינים במערכת ואחראית, 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 כוודדת 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 כסיטואציה מקבילה במימיקרי מסוג זה אצל בעלי-חיים (Pasteur, 1982). ב. חייב להמצא מין שופע יותר, הגומל כצוף, מפצה את הרמאים וכך מסבסד את האבקה 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 ומתלחש אל המחקר כאילו היה מחוקק. ג. יש יתרון למין המחקה בעצם הדמותו למין המחוקק. סחלב מצוייר מחקה זמזומית מצויה, מואבק על-ידי אותם החרקים ומקיים רמה נמוכה של עשית הלפטים 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 המחוקק, חייבים להיות בעלי רמה גבוהה של האבקה זרה (קסנוגמיה). ב. המודל חייב להיות בעל דרישות אקולוגיות זהות לאלו של המחוקק. 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. *Bulbostylis flexuosa*: frontal view ( $\times 10$ ).



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

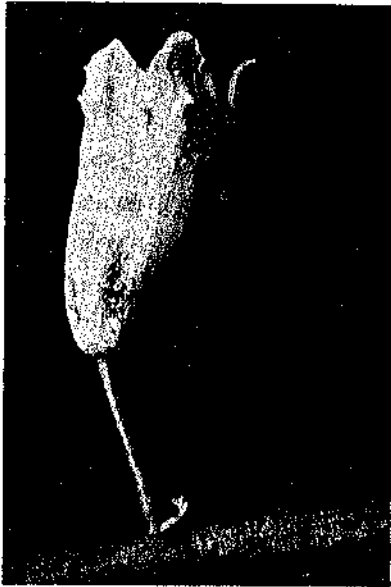


Fig. 3. *B. flexuosa*: side view ( $\times 10$ ).



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 מליכודי המחקים. חוקרים אלו מצפים שמייקרי 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 שמייקרי בין פרחים נפוץ הרבה יותר בעיקר בסחלביים (Dafni & Ivri, 1981b; Nilsson, 1983).

#### מימיקרי כיטסי 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 מושג באמצעות אונות הצלקת הדומות לעלי הכותרת או לאבקנים של הפרח הזכרי (Vogel, 1975; Baker, 1976, 1978; ואחרים). תופעה זו כונתה לאחרונה בשם "מימיקרי בייקרי" לכבודו של H.G. Baker חוקר ההאבקה הדגול (Pasteur, 1982). הפרח הנקבי מכוּקר ב"טעות" על-ידי המאביקים המצפים לאותו גמול הממתין להם בפרחי הזכר (Gilbert, 1975; Baker, 1976). מימיקרי בייקרי נפוצה למדי בעיקר בטרופיים במשפחת Caricaceae (Bawa, 1980) אך מצויה גם במשפחות אחרות.

בתור תופעה הקשורה למימיקרי, 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 להוות 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 בליצור הזרעים. קיימת טענה (Bawa, 1980) שהאנרגיה הנחסכת מאי-ליצור צוף בפרחי הנקבה מושקעת ברכיבים אחרים של ליצור הזרעים והפירות.

ב. אוטומימיקרי - זו תופעה שבה המחקה והמחוקה 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 החסרים אותו (Bohn & Davis, 1964) מהווה מצב של "אוטומימיקרי".

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 ענין 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 כלכד 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 (Van der Pijl, 1978; Vogel, 1975).

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

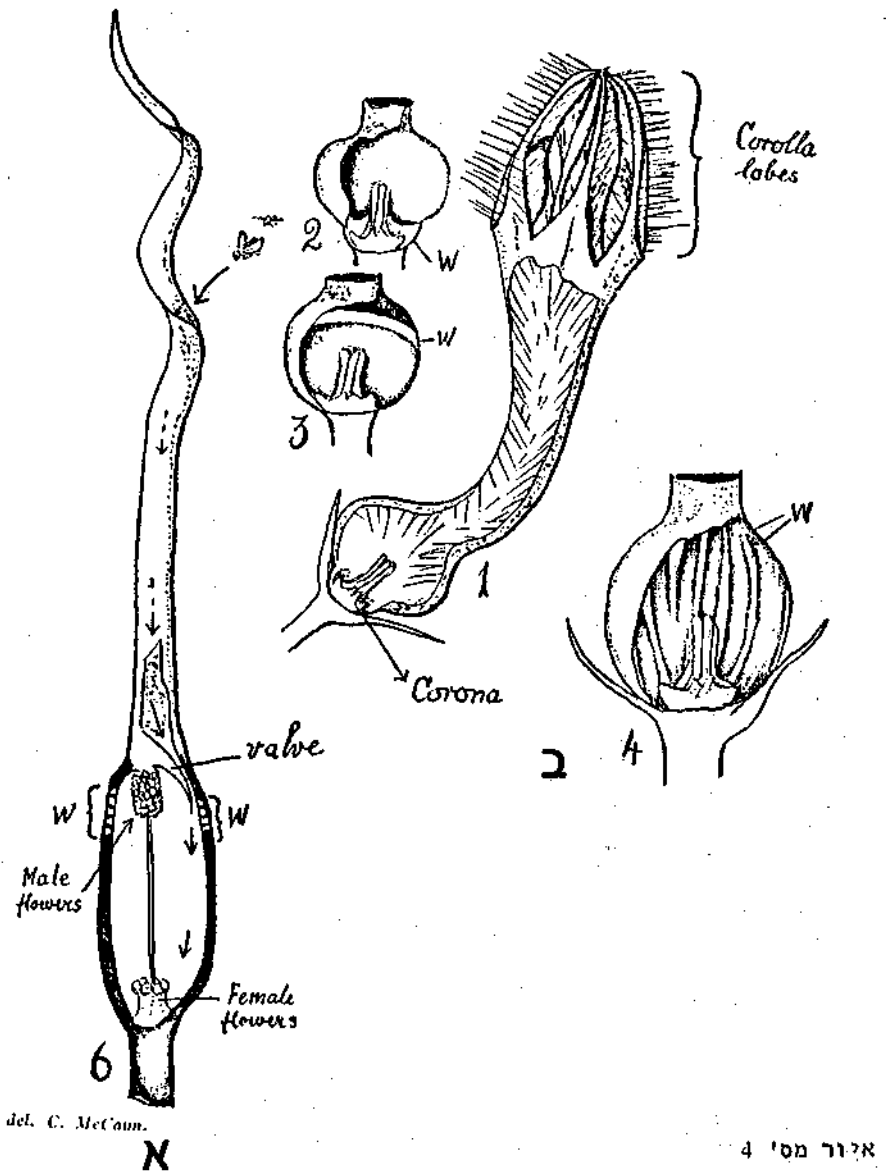
לפי אותם שיקולים יש להתייחס אל הדורכנים הריקים של רוב מיני הסוג סחלב כאל צופנים מדומים, גם אם הם מהווים חלק ממכלול רב יותר של דגם רמיה.

## רמיה רביתית

### חיקוי מצע הטלה

פרחים ותפרחות מואבקי חרקים רבים מרמיינים מצע להטלה. חקיני אתר הטלה מצויים ברוב הפרחים המואבקים על-ידי זבובי צואה ונבלה (ספרומיופיליים Sapromyophily) חיפושיות צואה וקופרוקנתרופיליים - Coprocantharophily) ופרחים מחקי פטריות (מיצטופיליים Mycetophily). רוב חקיני מצע ההטלה הם פרחים ותפרחות המצויידיים 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 למאביקים להטיל ביצים ולכן אין לחושבם כספרומיופיליים. לעתים קשה להבחין בין פרחי זבובים (Myophily) לפרחים ספרומיופיליים, במיוחד בסחלביים. בערך כ-3000 מיני סחלביים הם כעלי 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; Dorner, 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 המחוקים נחשב כ"מימיקרי כימי" (Wiens, 1978). קיים מבוחר 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' לופיים)

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

ב. מלכודת של שעונית *Cerropegia* (אסקלפיים)

אברי הדביה מצויים בתחתית המלכודת וסביבם "חלונות האור", פתח המלכודת מצטיין בשערות רוטטות הנחשבות כאמצעי משיכה לזנבונים.

(מתוך McCann, 1943)

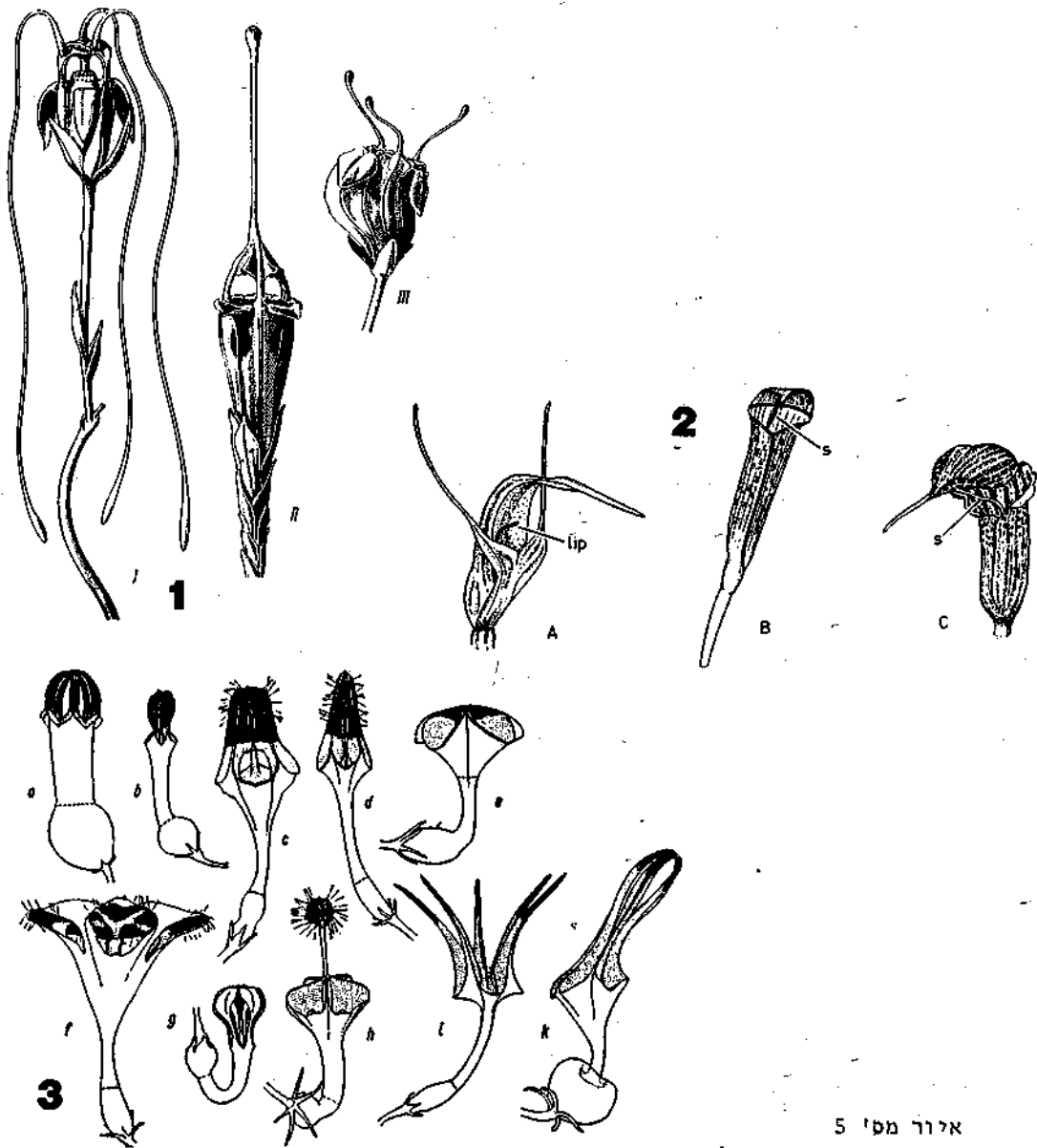
אינדול ואמוניה נמצאו קשורים בהשראת הטלה בזבובי בשר (Cragg, 1950).  
(Brown-Browne, 1965) ובחיפושיות נבלה (Engelman, 1970:194).  
חיפושיות זבל מאחרות את המצע באמצעות ריח האמוניה, אינדול וסקטול (Markl, 1974 p. 33). נתונים אלו מתאימים להשקפה (Vogel, 1965 ואחרים) שפרחים ותפרחות ספרומיופיליים מליצרים חומרי משיכה ספציפיים הקשורים לאינסטינקטים של הטלה 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) 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 בלופיים 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 בסיסי 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. כמינים 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 הטלחה או חום הגוף עצמו. זבובי בשר עשויים להגיב לחום כגרוי נוסף להטלת הביצים (Engelman, 1970:194). ואמנם נמצאו חרקים מוצצי-דם כתפרחות של מיני לוף (Knoll, 1926).

מקסימום ייצור החום ב-Sauromatum guttatum מתאים לייצור מירבי



איור מס' 5

קונכרגנציה 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)

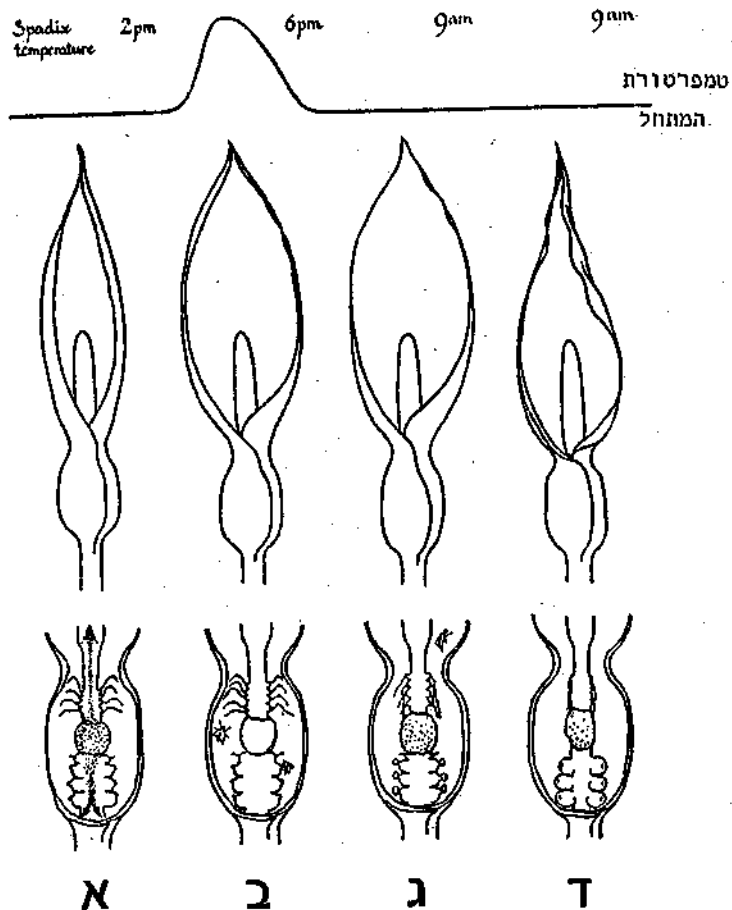
3. מלכודות בפרחי שעוונית *Ceropegia*  
(Vogel, 1961)



איור מס' 6

Ralflesia sp. רפלסיה

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 מרכז ייצור הריח, הצלקת במצב קליטה (פרוטוגיניה). הזיפים המונעים בריחה זקופים וכולאים את המאביקים.

ג. טמפרטורת המתחל יורדת והאבקנים פוזרו 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 שחרור 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 חקין בתוך המלכודת (Knoll, 1926; Meeuse 1961) 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 (Cammerloher, 1923; Van der Pijl, 1953) ואתרים). החרקים נמשכים אל האור כאל מוצא אפשרי ותוך כדי כך מגיעים גם אל הצלקות.

גמול ומאזן האנרגיה - למרות שמשרכת המאביקים מבוססת על "הכסחות שוא", כמה פרחים ספרומיופיליים מציעים גמול אמיתי. פרחים אלו נחשבים (Daumann, 1971) כ"רמאים חלקיים". צוף מצוי במינים שונים של ספלול (Yeo, 1972; Daumann, 1975) ושעוונית Ceropegia (Vogel, 1961). לופיים רבים מייצרים נוזל צלקת אכיל 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 (Wiens, 1978; Daumann, 1970).

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 אזי יהיה גם גמול גדול יותר. יש מקום  
לחקור באיזו מידה יש רווח אנרגטי נטו בביקור במלכודות בעלות גמול, כשם שקיים  
הדבר לאחר ביקור כפרח 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 כלופיים ברור הדבר  
שההשקעה בליצור חום מכלה חומרי תשמורת רבים (Meeuse, 1966) ואי-אפשר לראות,  
לכן, ברמיה מנגנון לחסכון באנרגיה.

שיקולים אבולוציוניים - כרום המלכודות קיימת לכידה חוזרת ושחרור של המאביקים  
הנחשבים כבעלי כושר תעופה או יכולת המראת נמוכים (Van der Pijl, 1960).  
יש המשערים (Wiens, 1978) שמלכודות התפתחו לרתימת שרותיהם של חיפושיות וזבובים  
מאחר והם מליצגים חתנהגות 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 פטיבי בכל התהליך והצמח מכתוב את הזמן הארועים מהלכידה ועד השחרור.  
דומה שזו הטיבה מדוע המאביקים לא התפתחו בתהליך קו-אבולוציוני עם המלכודות  
(Wiens, 1978). ההתאמה היא מצד הצמחים בלבד (Paegri & 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 בטולם האבולוציוני  
(אסקלפיים, סחלביים, רפלסיים, הידנוריים, ספוליים, טקיים, לופיים ובורמניים)  
ולכן יש לראות במנגנון זה התפתחות מאוחרת מבחינה אבולוציונית במיוחד בסחלביים  
(Van der Pijl, 1960). (ראה באיורים 6,5)

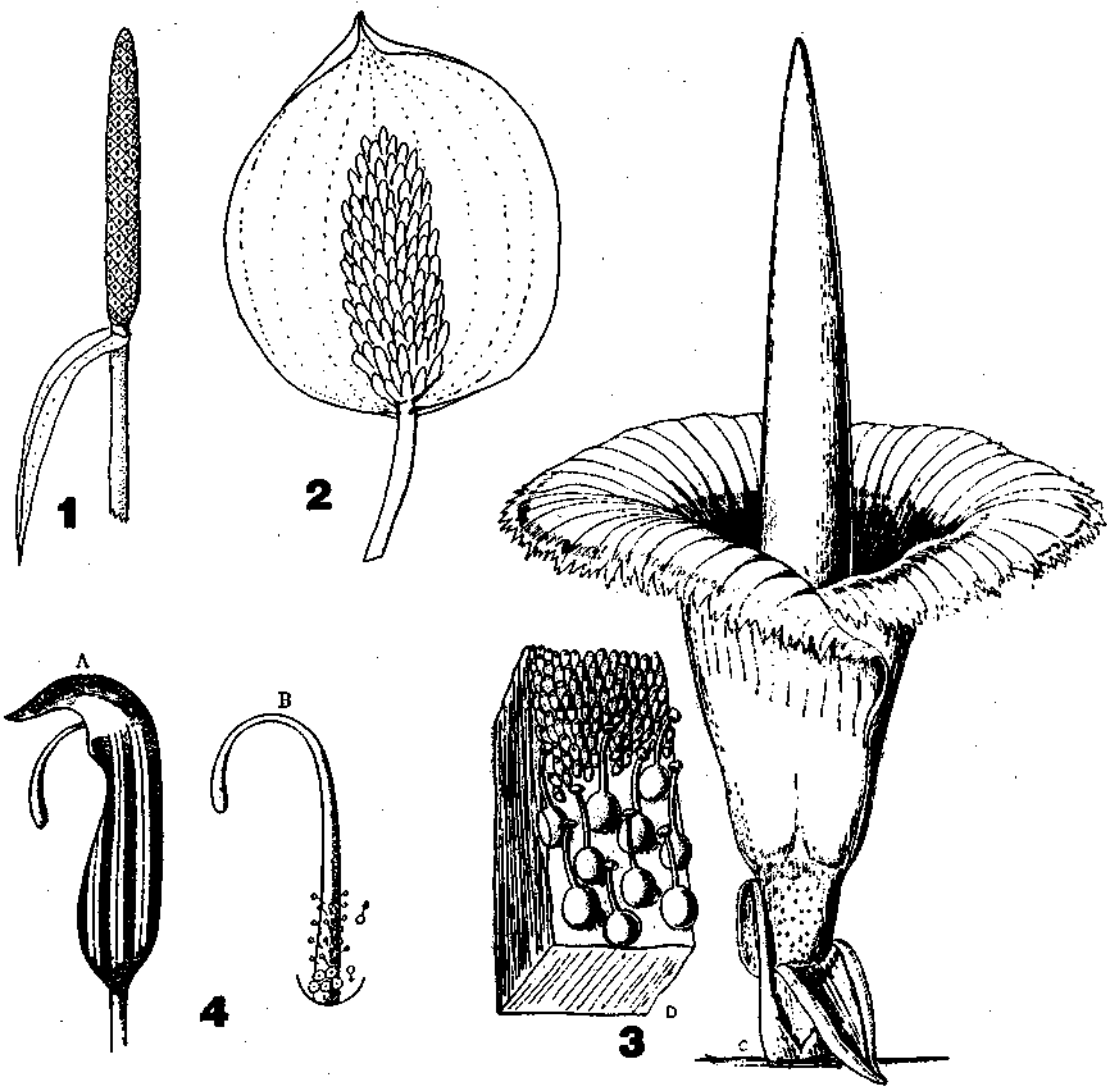
חיפושיות זבל מותאמות מראש לניצול משאב זה שהוא בלתי ניתן לצפייה מראש מתי יוטל ובאיזו כמות. הבוגרים חיים משך זמן רב וקשורים לתחום מחיה מצומצם למשך זמן ממושך. זבובי נבלה הם בעלי מחזור חיים קצר, הבוגרים ניידים ביותר ובעלי שטח מחיה נרחב המנוצל לזמן קצר בלבד (Crowson, 1981:474). סביר להניח שחיפושיות זבל עשויות להיות מאביקות עדיפות לצמחים הגדלים בכית-גידול מיוחד, המופיעים בצברים והפורחים משך זמן רב, זבובי צואה ונבלה עשויים להיות יתרונים 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 הזבובים 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 זבובים כחור מאביקים של אותה המלכודה (Knuth, 1909: 488-489). לפחות בלופיים קשה להבחין בין מינים מואבקי חיפושיות למינים מואבקי זבובים (Van der Pijl, 1960).

למרות הידע המקוטע אודות פרחי מלכודה נראה שלפחות בלופיים הנתונים הידועים עד כה מאפשרים כמה הכללות וספקולציות אודות האכולוציה של מלכודות בתוך המשפחה. מקובל (Arber, 1925:213; Hutchinson, 1959:629) שהמגמות העיקריות במשפחה הם כדלהלן: א. מתפרחות בעלות מתחל דמוי עלה ירוק לקראת מכנה 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)

1. בסוגים הפרימיטיביים (*Orontium*, *Gymnostachys*, *Acorus*) הם בעלי מתחל משוטח. בסוגים מתקדמים יותר מוצאים מתחל סגור למחצה (*Monstera*, *Diffenbachia*, *Zantheschia*), 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 כגודל 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 הסריפה, 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

קני התפתחות במשפחת הלופיים

1. תפוחת חשופה של *Anthurium buenaventurae*. פרחים רבים דו-מיניים, השזרה מלאה פרחים לכל אורכה (מתוך Madison, 1979).
2. *Monstera tuberculata*. המחל מכסה על חלק מהתפוחת, מספר הפרחים קטן ביחס לדוגמא הקודמת. (מתוך: Madison, 1979).
3. מלכודת פתוחה *Amorphophallus titanum*. מספרים 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 סלפוק 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.

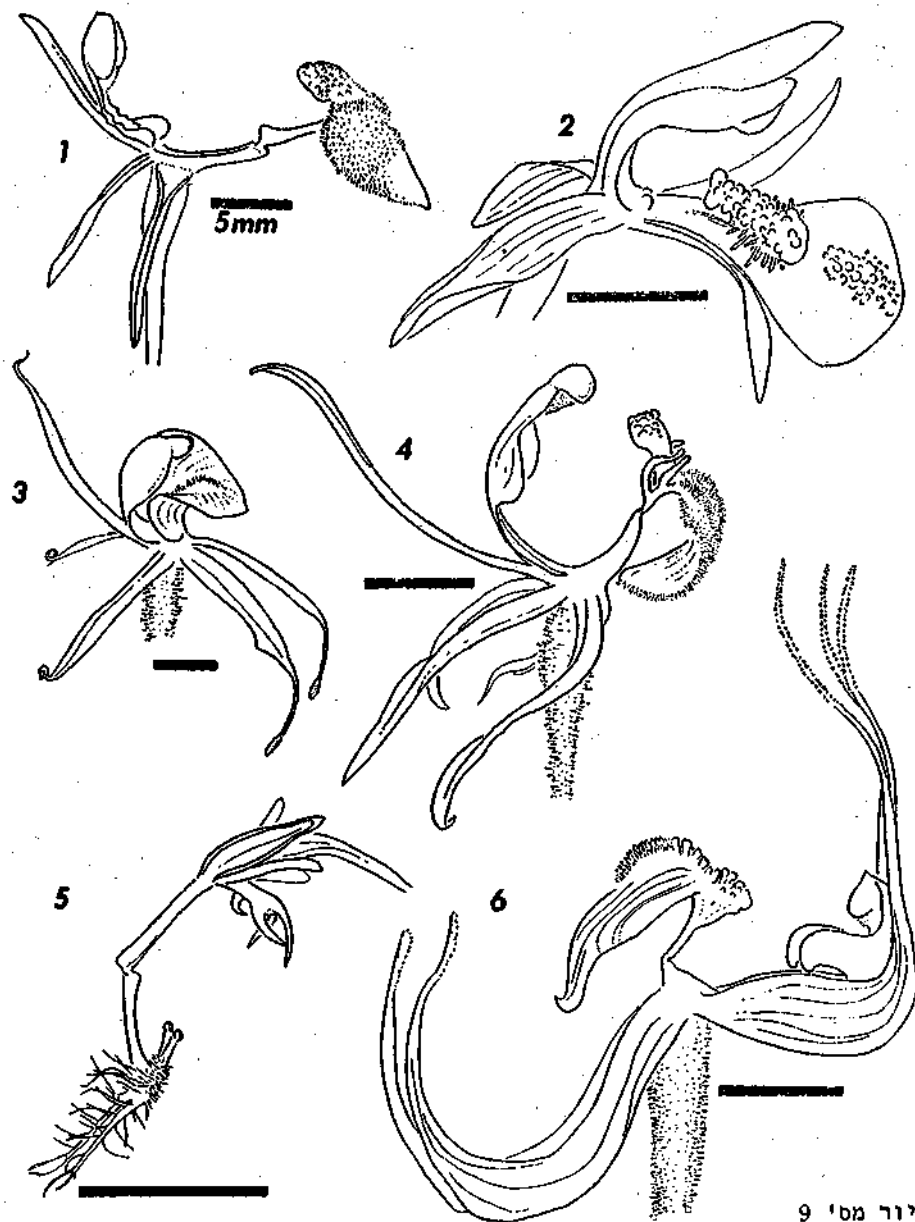
פסוידוקופולציה - במקרים אלו מחקה הפרח נקבת חרק ומושך באמצעות זאת את הזכרים. מציאותם של מינים המואבקים בדרך זו בשלוש יבשות (איראסיה, דרום אמריקה ואוסטרליה) בסוגים הרחוקים זה מזה, מעידה על מוצא פוליפילטי של התופעה

(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 ערוה לעתיקות הסוג (Coleman, 1927, 1928; Stoutamire, 1975, 1976). זאת הסוג דבורנית נחשב לסוג צעיר הנמצא עדיין בתהליך פעיל של יצירת מינים (Kullenberg, 1961:301; Sundermann, 1977) מכאן ההסבר לוֹאֵרִיאָבִלִיּוֹת הכימית ומורפולוגית רבות (Bergstrom, 1973, 1975; Kullenberg & Bergstrom, 1973; Dafni, 1984; Bergstrom, 1978) הבאות לידי ביטוי בריבוי בני כלאים ומבוכה טכסונומית אדירה.

כל הפרחים המעורבים בפסוידוקופולציה דומים (לעיבי האדם) לפחות במידת מה לחרק ואינם מייצרים צוף. גרוי הריח הוא העיקרי, פועל לטווח רחוק (Coleman, 1930; Kullenberg, 1961:292) ומשפיע על ההתנהגות האינסטינקטיבית של החרק (Vogel, 1975; Yeo, 1972). האותות האופטיים הם משניים ופועלים בעיקר בטווח קצר (Kullenberg, 1961:276). כעוד 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 כל יעבור לקיום התופעה. אם הפרחים עדיין מושכים זכרים למרות נוכחות הנקבות, כל השתיה של זכר אצל הפרחים מקטינה את סיכוייו בתחרות על נקבה. יש לצפות, לכן, שרוב מאורעות ההאבקה 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. בדבורנית החרק עוזב את הפרח, ככל הנראה ללא סיפוק צרכיו, והתרגשותו המינית מנחה אותו לנסות שנית (Kullenberg, 1961:260). בקריפטוסטיליס שבאוסטרליה נצפתה הפרשה 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 חחרקים המעורבים בפסוידוקופולציה (בהכנה, O'Toole & Dafni) מצביעה על כמה תכונות משותפות: א. מפזר הקיבון של הנקבות מכתיב את התנהגות החיפוש של הזכר, אם המדובר בריכוזי קינים הזכרים יטו להתגודד סביב אתרים אלו. יש לצפות שהזכרים שנקבותיהם מקננות כנפרד יהיו בעלי סף רגישות נמוך יותר לריח הנקבות לעומת אלו המקננות במושבות. לאור שיקולים אלו נראה שפרח בודד



איור מס' 9

סחלביים אוטטרליים המואבקים באמצעות פטרידוקופולציה:

- Drakaea .1
- Chiloglottis sp. .2 שים לב לשערות היוצרות דמות חרק היושב על השפית
- Caladenia sp. .3
- Caladenia sp. .4
- Arthrochilus sp. .5
- Caladenia sp. .6

מחוך: Stoutamaire (1976)

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. גיטויים שנערכו כדבורנית הראו ששינוי מלאכותי בגובה הפרחים מעל פני האדמה גרמו לשינוי דרסטי בתדירות הביקורים. מאחר והנקבות בוקעות מהאדמה אין זה מפתיע שהפרחים המושכים ביותר היו אלו שהונחו בגובה זה. בסיכום המחקר מניחים המחקרים (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 כותלי חברתיים. כחרקים 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 תשתחנה 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 וגרויים 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 חטרי גמול. לאחר תקופת נסיון לומד החרק להבחין ברמיה ונמנע מביקורים נוספים בפרחים שכאלו (Stoutamire, 1971; Lack & Propita, 1975). התוצאה היא ייצור זרעים רב יותר בתחילת העונה (Nilsson, 1970) או עם גיחת המאביקים (Stoutamire, 1971; Ackermann, 1981). לרוב המדובר באחוז נמוך של יצירת הלקטים (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 כלכד. 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 המוחנית בשמירת רמה נמוכה של הרמאי. אסטרטגיה אלטרנטיבית היא (Gentry, 1974; Schemske et al., 1978) התפרצויות פריחה בלתי סדירות ללא מודל מסויים תוך משיכה מאביקים נאיביים (Nilsson, 1980).

רמיה רביתית - במערכות רמיה מטיפוס זה גרוי הריח הוא המכריע, הפעולה היא כמישרין 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 הייצור המרומה מגיב

אינסטינקטיבית למודל, במקרה שכזה מספר המחקרים עשוי להיות בלתי מוגבל (Wickler, 1968:74). חומרי הריח הנדיפים מיוצרים בכלוטות 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 כמראה 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 לעתים מנופיליות (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.

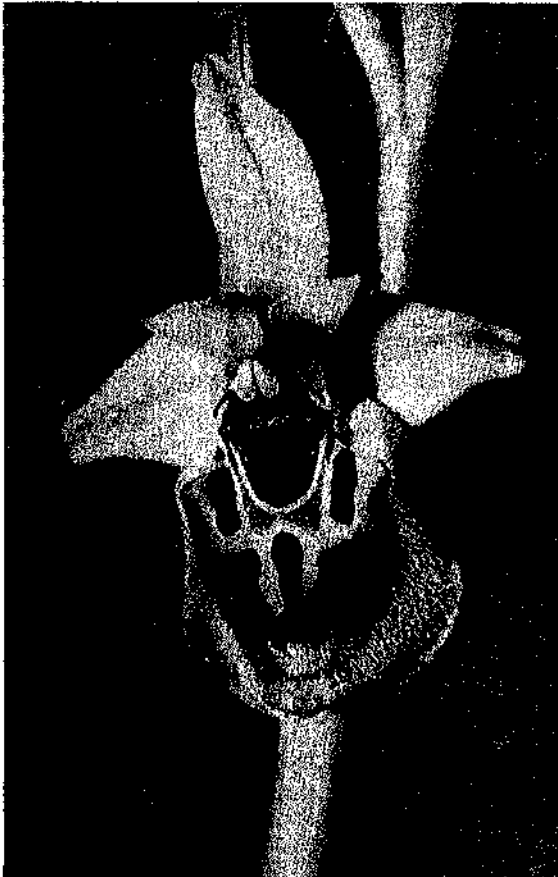
הובחנו שתי קטגוריות עיקריות המצטיינות כל אחד בקוי אופי משותפות והן: רמיה תזונתית הכוללת מימיקרי בין פרחים של מינים שונים ובתוך הפרח עצמו (משמע, חיקוי אכרים בפרח). דגם רמיה זה מבוסס על האבקה באמצעות מאביקים נאיביים העשויים ללמוד את הטעות ולהמנע להבא מהפרחים, ומכאן הגבלה על גודל אוכלוסית הרמאים ועל מועדי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



דבורנית גדולה  
צילם: מיכה לבנה



סחלב פרפנני

# השפעות פעילות הדורבנים על אוכלוסיות הגיאופיטים וההמיקרופיטים הנאכלים על- ידם בהרי הנגב

יצחק גוטרמן

מ ב א

המטיל באזור הר הנגב לא יתקשה למצוא את חפירות הדורבנים, שלעיתים הן מרובות מאד כשטחים נרחבים.

הדורבן - הניזון משורשים, פקעות ובצלים של גיאופיטים (צמחי בצל ופקעת) והמיקרופיטים, (עשבים רב שנתיים המייבשים את חלקיהם העל-אדמתיים בקיץ ומתחדשים מניצני התחדשות הסמוכים לפני הקרקע), חופר באדמה על מנת להשיגם ולאכלם. לחפירה זו צורת משולש במבט מלמעלה שעומקו כ-10-20 ס"מ ואורכו כ-20 ס"מ. מאז 1978 נערכות על ידינו תצפיות סדירות באזור שדה בוקר והר הנגב במטרה ללמוד:

א. את מנהגי האכילה של הדורבנים.

ב. את דרך התחדשותם של הצמחים שנאכלו על ידם.

ג. המטרה השלישית, הנובעת מתוך שתי המטרות הראשונות, היא לברר באיזו מידה קיימת סכנת השמדה של מיני גיאופיטים מסויימים הנאכלים בכמויות גדולות מאד על ידי הדורבנים.

ד. האם ובאיזו מידה אפשר להצביע על התפתחות קואבולוציה בין "הטורף-לנטרף" - בין הדורבנים ומיני הצמחים הנאכלים על ידם, בהר-הנגב. הדבר הוא אף יותר מורכב מאחר וגם הצבאים באזור זה ניזונים מצמחי בצל ופקעת בדומה לדורבנים ובאותם שטחים (לפי ממצאיו של דוד פלשר, מידע בע"פ).

ברור לנו שבזמן כה קצר (כ-5 שנים), בלתי אפשרי לאסוף את המידע הדרוש לשם קבלת תשובות מספקות לשאלות והמטרות שהצבנו לעצמנו ואפשר לראות כמה שנכתב בזה - סיכום ראשוני בלבד.

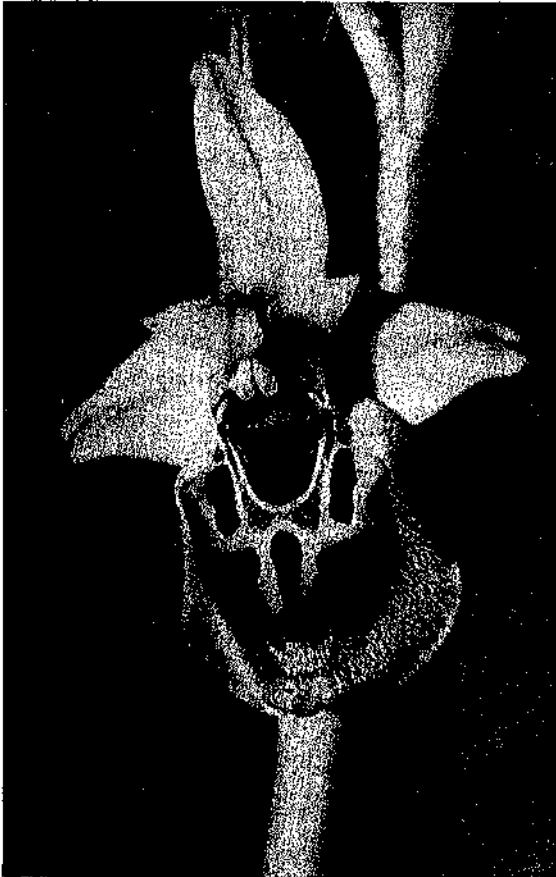
---

\* חומר זה פורסם ברובו בשני מאמרים: Gutterman 1982, Gutterman and Herr 1981. (ראה רשימת ספרות).

## תודות

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

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



דבורנית גדולה  
צילם: מיכה לבנה



סחלב פרפרני

# השפעות פעילות הדורבנים על אוכלוסיות הגיאופיטים וההמיקרופיטים הנאכלים על- ידם בהרי הנגב

יצחק גוטרמן

מ ב א

המטיל באזור הר הנגב לא יתקשה למצוא את חפירות הדורבנים, שלעיתים הן מרובות  
מאד בשטחים נרחבים.

הדורבן - הניזון משורשים, פקעות ובצלים של גיאופיטים (צמחי בצל ופקעת)  
והמיקרופיטים, (עשבים רב שנתיים המייבשים את חלקיהם העל-אדמתיים כקייץ  
ומתחדשים מניצני התחדשות הסמוכים לפני הקרקע), חופר באדמה על מנת להשיגם  
ולאכלם. לחפירה זו צורת משולש במבט מלמעלה שעומקו כ-10-20 ס"מ ואורכו כ-20 ס"מ.  
מאז 1978 נערכות על ידינו חפירות סדירות באזור שדה בוקר והר הנגב כמטרה ללמוד:

א. את מנהגי האכילה של הדורבנים.

ב. את דרך התחדשותם של הצמחים שנאכלו על ידם.

ג. המטרה השלישית, הנובעת מתוך שתי המטרות הראשונות, היא לברר באיזו מידה קיימת  
סכנת השמדה של מיני גיאופיטים מסויימים הנאכלים בכמויות גדולות מאד על ידי  
הדורבנים.

ד. האם ובאיזו מידה אפשר לחצביע על התפתחות קואבולוציה בין "הטורף-לנטרף" -  
בין הדורבנים ומיני הצמחים הנאכלים על ידם, בהר-הנגב. הדבר הוא אף יותר  
מורכב מאחר וגם הצבאים באזור זה ניזונים מצמחי בצל ופקעת בדומה לדורבנים  
ובאותם שטחים (לפי ממצאיו של דוד פלשר, מידע בע"פ).

ברור לנו שבזמן כה קצר (כ-5 שנים), בלתי אפשרי לאסוף את המידע הדרוש לשם קבלת  
תשובות מספקות לשאלות והמטרות שהצבנו לעצמנו ואפשר לראות במה שנכתב בזה - סיכום  
ראשוני כלבד.

---

\* חומר זה פורסם ברובו בשני מאמרים: Gutterman and Herr 1981, Gutterman 1982  
(ראה רשימת ספרות).

## 2. בתי הגידול ומיני הצמחים הקשורים לפעילות הדורבנים

- א. בתי-הגידול: כל התוצאות שיפורטו בהמשך מבוססות על תצפיות שדה בשלושת בתי-הגידול העיקריים המצויים באיזור שדה-בוקר: 1. מישורי הלס, בהם הצמח השולט הוא חמדת המדבר. 2. המדרונות המערביים והצפוניים של הגבעות הסלעיות שבהן הצמח השולט הוא לענת המדבר. 3. המדרונות המזרחיים והדרומיים של הגבעות הסלעיות בהן הצמח השולט הוא זוגן השיח (ראת טבלה 1).
- ב. מיני הצמחים הקשורים לפעילות הדורבנים: עד כמה שידוע לנו עד היום מגיע מספר הצמחים הנאכלים על-ידי הדורבנים ל-18, משמונה משפחות שונות מהם שבעה ממשפחת השושניים (טבלה 1). מעניין לציין שמבין 18 מינים אלה ל-16 יש תפוצה איראנו-טוראנית או בנוסף לה גם תפוצה סהרו-ערבית או ים-תיכונית. את הצמחים הללו אפשר לחלק ל-5 קבוצות לפי הקשר שלהם לפעילות הדורבנים - מידת ההעדפה, חלקים נאכלים, באיזו עונת שנה הם נאכלים ומצילותם בכורות הדורבנים (טבלה 2).
1. 3 מיני צמחים - סתונית הקליפות, זמזומית המדבר, מקור החסידה השעיר - נאכלים כהעדפה גבוהה מאוד בשלמותם ומתחדשים מזרעים.
  2. 6 מיני צמחים - אגורה מדברית, הרדופנין הציצית, הרדופנין יהודה, ערטנית חשדות, זמזומית איג, וצבעוני ההרים - נאכלים חלקית ומתחדשים וגטטיבית בכורות.
  3. 2 מינים - חצב גלוני ועירית גדולה - נאכלים כהעדפה נמוכה ומתחדשים לעתים בתוך הכורות.
  4. 4 מינים - אירוס מצוי, בן-חצב מדברי, נרקיס מצוי וחלמונית גדולה - נאכלים כהעדפה נמוכה מאוד וטרם נמצאו בכורות הדורבנים.
  5. 3 מיני צמחים - כחלית ההרים, הרחבינה מכחילה ונורית אסיה נמצאו בכורות הדורבנים, ולא ידוע אם הם נאכלים.

## 3. עונתיות

- מטבלה 2 נראה כי יש גם שוני בין מיני הצמחים הן לגבי עונת השנה בה הם נאכלים והן לגבי השלב הפנולוגי בו הם נאכלים. בהתאם לשלב הפנולוגי של הצמח והעונה בה הוא נאכל אפשר לחלק את הצמחים הנ"ל ל-3 קבוצות:
1. נאכלים בעונת הגשמים בחורף ובאביב לאחר שלכלבו: (6 מיני צמחים):
    - א. נאכלות פטוטרוט העלים בחלקן התת-קרקעי - בהמוקורופוטופיטים: אגורה מדברית הרדופנין יהודה והרדופנין הציצית ובערטנית חשדות (גיאופיט).

- ב. נאכל בגיאופיטים: 1. החלק התת-אדמתי של העלים וגבעול התפרחת בזמזומית איג.  
2. הבצל והחלק התת-קרקעי של העלים וגבעול התפרחת בזמזומית המדבר.
2. נאכלים בעונת היושב, קיץ או סתיו, כשהם חסרי עלים (6 מיני צמחים):
- א. נאכלים הכצלים בגיאופיטים: חצב גלובי, אירוס מצוי, בן-חצב מדברי, נרקיס מצוי, חלמונית גדולה.
- ב. נאכלים חלק משורשי האגירה בעירית גדולה.
3. נאכלים בעיקר בקיץ או בסתיו כשהם חסרי-עלים וגם לעיתים בעונת הגשמים, כשהם בעלי עלים (3 מינים):
- א. בקיץ ובסתיו נאכלים הבצלים ובחורף ובאביב - גם בסיסי העלים וגבעול הפרח בחלקם התת-קרקעי. בסתיונית הקליפות ובצבעוני ההרים נאכלים בדרך כלל הבצלולים (הבצל התחתון כד"כ נשאר).
- ב. הן כתרדמת הקיץ והן בעונת הלבלוב נאכלות פקיעות השורש במקור החסידה השעיר.
- החלק הנאכל הוא בכל המקרים - החלק התת אדמתי. או של פטוטרת העלים (אגורה מדברית) או החלק התת קרקעי של העלים (זמזומית איג) או הבצלים או הפקעות (סתיונית הקליפות) לפי מין הצמח.

#### ממדי האכילה - ההעדפה, העונה והשלב הפנולוגי

##### קבוצה 1 - צמחים הנאכלים בהעדפה גבוהה וכל הצמח נאכל

הצמח המועדף ביותר, בו נמצא גם מספר אכילות מכסימלי הוא סתיונית הקליפות (טבלה 2). הוא נאכל כולו כמעט בכל המקרים ומספר הצמחים המתחדשים באופן וגטיבי (משאריות הפקעת) אינו עולה על 3%. במספר מקרים נמצא שבלילה אחד חוסלה בכתם מסויים כ-25% מאוכלוסית הצמחים שמנתה כ-1,000 צמחים. צמח זה נאכל בלפחות שלושה שלבים פנולוגיים: בסתיו - מספטמבר ועד דצמבר בזמן הפריחה וכשהפקעת עדיין חסרת שורשים והעלים עדיין לא לבלבו. בשלב זה נאכלים רוב הצמחים.

שלב שני בו נאכלים רבים מהצמחים הוא בתחילת פברואר עם התפתחות הפרי לממדים כאלו שהוא נראה מבצבץ בין העלים מעל פני הקרקע ועדיין ירוק.

השלב השלישי הוא יחסית נדיר - בתחילת ינואר נצפה צמח שהיה בתוך כור דורבנים. כאן נאכלו רק העלים בחלקם הבהיר שנמצא מתחת לפני הקרקע. הצמח התחדש בגומה, פיתח עלים ונאכל כולו בסתיו. כאן נצפה צמח שהדורבנים ביקרו אותו 3 פעמים ורק בפעם השלישית נאכל כולו. מעניין לציין שצמח זה, שהוא כל כך נפוץ בכל שלושת בתי הגידול, נאכל בהמוניו, אך במשך 5 השנים האחרונות לא נצפו נבטים וגם לא נראתה נביטה.



סבלה מט'ו: שמות הצמחים (חלקים) לקבוצות לפי יחסי הגומלין עם פעילות חדרוננים בנתו-גידולם האופייניים  
 A - חדרונות צפוניים ושעריניים B - חדרונות דרומיים ומזרחיים C - מזרחיים ואפיקי ואריות  
 ותפוחים תפוחים ואריות M - ים-תיכוניים I.T. - אירופאיים S.A. - מזרח-ערבי (לפני זמנתי  
 ופרינטי, 1954)

קבוצה היחסים עם חדרוננים \*  
 מס הצמח      נפישות באריות      תחשבה      בנת-גידול      תפוחה פיסוגיאוגרפית

I.T.	A+B+C	נפיש באריות	שורשניים	(Colechicum tunicatum)	מזרחית הקליפוח	1
I.T. + S.A.	B+C	נפיש באריות	שורשניים	(Bellivalia desertorum)	מזרחית מזרח	2
I.T.	A+B+C	נפיש באריות	גרגניים	(Erodium hirtum)	מקור החיטה השעיר	3
I.T.	C	נפיש במחלים	סוככניים	(Malaballa secaca)	אגורה סוככית	4
I.T. + (M. + S.A.)	C	נפיש באריות	מזככיים	(Scorzonera pargosa)	חרדוןנין העציר	5
I.T.	A+B+C	מעיין	מזככיים	(Scorzonera pseudolanata)	חרדוןנין יחיה	6
M + (I.T.)	C	נדיך (מעין במחלים)	קטניחיים	(Leontice leontopetalum)	קטניחית השחר	7
I.T.	C	נפיש באריות	שורשניים	(Bellivalia elgii)	זמזמחית אר	8
M. + I.T.	A	נפיש באריות	שורשניים	(Pulpa montana)	צבענין החלית	9
S.A. + M.	B + C	נדיך	שורשניים	(Drginea undulata)	צמח גלגני	10
M. + (I.T.)	A. + B.C.	מעין	שורשניים	(Asphodelus microcarpus)	קעירית גדולה	11
M. + (I.T.)	A+B+C	מעין	אירוסניים	(Iris sisyriachium)	אירוס מעין	12
I.T.	A+B+C	נפיש	שורשניים	(Scilla hanburyi)	נח אבן מזככית	13
M. + (I.T.)	C	נדיך (מעין רק במחלים בנת-גידול מיוחדים)	נרקיסניים	(Narcissus tazetta)	נרקיס מעין	14
M. + (I.T.)	A+B+C	נדיך ( " " " )	נרקיסניים	(Sterbergia clusiana)	חלבונית גדולה	15
I.T. + (M.)	A+C	מעין	נרקיסניים	(Ixiolirion tataricum)	נחלית החיים	16
M.	C	נדיך (מעין במחלים)	סוככניים	(Eryngium creticum)	חרדוןנין מכהילה	17
M. + I.T.	B	נדיך	נרקיסניים	(Ranunculus asiaticus)	נרקיס אר	18

\* ראה טבלה 2 לגבי התפוחה והחלבונית בנורית דורכני



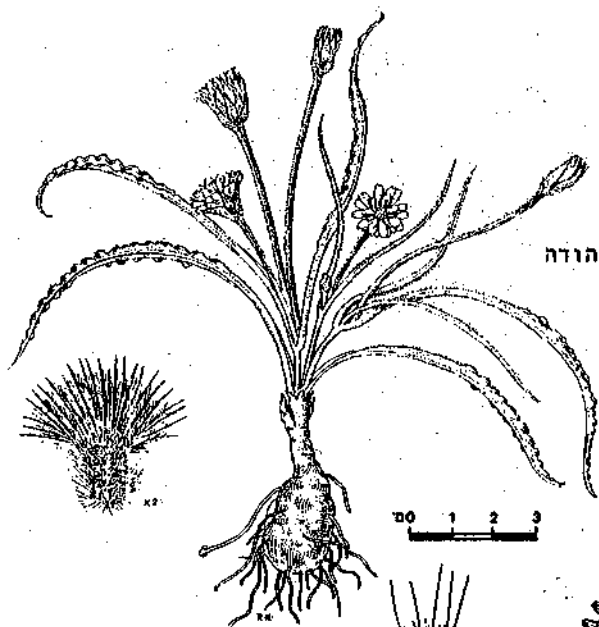
צמח מועדף אחר הוא זמזומית המדבר - הצמח נפוץ בעיקר במדרונות הדרומיים והמזרחיים כין סלעים, במקומות בהם בדרך כלל הצמח השולט הוא זוגן השיח. צמח זה מצוי גם באפיקי ואדיות ומשטחי לס אך שם הוא נאכל בהמוניו על ידי הדורבנים. במקומות אלו קל לדורבנים לחפור, להגיע לבצלים ולהשמידם. מחקל הרושם שהצפיפות הרבה יחסית של אוכלוסית זמזומית המדבר על המדרונות הסלעיים היא כין היתר תוצאה של פעילות הדורבנים. בין הסלעים קשה לדורבנים להגיע לבצלים ולהשמידם. הדורבנים אוכלים את צמחי זמזומית המדבר באביב, עם הופעת ניצני הפריחה או הפריחה וכן במשך הקיץ כשהחלקים העל אדמתיים יבשים.

צמחי זמזומית המדבר נאכלים כמעט בשלמות ושרידי עוגת הבצל והשורשים - הנשארים בקרקעית הבור אינם מסוגלים לחדש את הצמח. בחורף 1980/81 - היתה נביטת המזומית של זמזומית המדבר כשצפיפות הנבטים בבורות דורבנים הגיעה עד ל-13 נבטים בעוד שבשטח שבין הבורות היו כ-2-1 נבטים למטר מרובע. מענין לציין שצמח זה הנאכל במספרים גדולים על ידי הדורבנים, אוכלוסיתו מתחדשת על ידי כך מאחר ובור הדורבנים הנשאר לאחר אכילת הצמח הבוגר, משמש מיקרו בית גידול נוח לנביטה ולהתבססות הנבטים - בו מתרכזים מי נגר עילי ומצטברים שאריות צמחים שעם התפרקותם מעשירים את הקרקע בחומרי מזון.

מקור החסידה השעיר - המיקרופטופיט זה מצוי בכל שלושת בתי הגידול, מתיבש עם בוא הקיץ בחלקיו העל אדמתיים - ומצמיח עלים חדשים לקראת עונת החורף. השורש מכלל פקעיות (התעכויות) בהן נאגרים מים וחומרי מזון. פקעיות אלו שהן בהירות עם הוצרותן - הן מתוקות וטעימות. לאחר מספר שנים הן הופכות למעוצות וכמות. פקעיות צמחים אלו נאכלות על ידי הדורבנים בעיקר בקיץ ובסתיו כשהצמח נמצא בשלב התת קרקעי שלו - אך גם בחורף בזמן שהצמח מלבלב הוא נאכל לעיתים (שפי שכבר הוזכר). מענין לציין שגם בצמח זה - הנובט בהמוניו כמעט מידי שנה - הדורבנים מחדשים את האוכלוסיה בכך שהם משמידים את הצמחים הבוגרים כעקבות אכילת פקעיותיהם (רק צמחים בודדים מתחדשים לאחר האכילה) כשבור הדורבן משמש בית גידול חשוב לנביטה והתבססות הנבטים (ראה גוטרמן, והר, 1981).

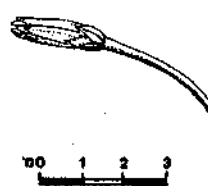
קבוצה 2 - צמחים המועדפים כמידה רבה, נאכלים כחלקם ומתחדשים בדרך כלל מהחלקים הוגסטיביים שנשארו כבורות אגורה.

אגורה מדברית - המיקרופטופיט הגדל במשטחי הלס במקומות בהם חמדת השיח הוא בדרך כלל הצמח השולט. בדרך כלל בחורף (ינואר) זמן קצר לאחר הצצת העלים על פני הקרקע - נאכלות הפטוטורות בחלקן הבהיר - התת קרקעי על ידי הדורבנים, בעוד שהשורש לא נפגע. הדבר מאפשר לצמחים להתחדש בצורה וגסטיבית בבור הדורבן מהחלק שנשאר לאחר האכילה.



הירדופנין יהודה

0 1 2 3 סמ



0 1 2 3 סמ



הירדופנין הצלצית

הרדופנין הציצית - המיקרופטופיט - מצוי בהמוניו בכתמים על משטחי הלס. בדומה לאגורה מדברית - נאכל לאחר הלבלוב ובדרך כלל לפני הפריחה. החלקים הנאכלים הם לרוב החלק התת קרקעי של פטוטרת העלים כשאזור צואר השורש וחשורש העיקרי לא נפגע וממנו מתחדש הצמח מאוחר יותר בכור הדורבן. אותם צמחים נאכלים מידי פעם כך שהבור נשמר למשך שנים ארוכות - על כל היתרונות האקולוגיים הנובעים מכך. הרדופנין הציצית מצוי מאד בבורות דורבנים ולעיתים מוצאים בכור אף יותר מצמח אחד. צורת אכילה זו בה הדורבן אוכל חלק מהצמח ומאפשר לאותו צמח להתחדש בתנאים טובים יותר, מאשר לצמח שלידו, שלא נאכל - עשויה להצביע על מנהגי אכילה המאפשרים דו קיום למשך זמן ארוך בין אוכלוסית הדורבנים ואוכלוסיות הצמחים הללו.

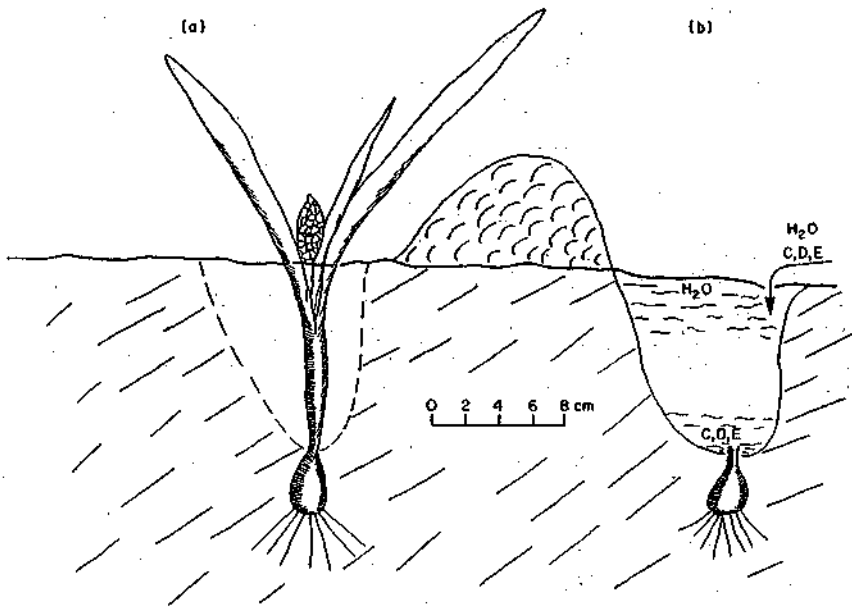
ערטנית השדות - המצויה גם היא כמשטחי הלס נאכלת ומתחדשת בבורות בדומה להרדופנין הציצית.

הרדופנין יהודה - על משטחי הלס נאכל ומתחדש בדומה להרדופנין הציצית בעוד שלגבי בית גידולו העיקרי שעל מדרונות הגבעות בין משטחי האבן - נאסף עד עתה מידע מועט.

זמזומית איג - גיאופיט המצוי בואדיות במקומות הזרלימה ובמקומות שבהם מצטברים מים. כן הוא גדל בבורות של דורבנים.

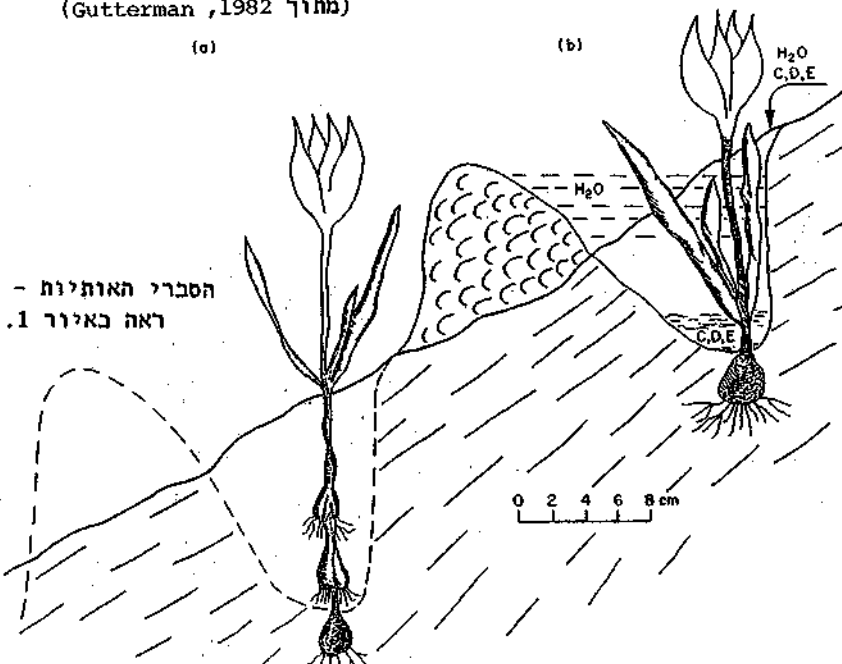
הצמחים נאכלים בחלקם התחתון התת-אדמתי בשלב שבו מופיעים ניצני הפריחה על פני הקרקע. הקטע הנאכל הוא בדרך כלל באורך של כ-11 ס"מ. הבצל בקרקעית הכור נשאר בלתי פגוע ומתחדש מאוחר יותר. לצידו הכור נשארים זרוקים העלים הירוקים (החלק שהיה מעל פני הקרקע) בכתם מסוים ששטחו היה כ-187 מ"ר נספרו 240 חפירות דורבנים כשבתוך 180 בורות נמצאו צמחי זמזומית איג. מעניין לציון שכרבים מהבורות היו יותר מצמח אחד. מספרם נע בין 1-5 צמחים לבור, חפירות בכורות אלו אימתו את ההשערה שריבוי הצמחים בבורות אינו רק תוצאה של התחדשות הצמחים שנאכלו בחלקם אלא גם תוצאה של נביטה. גם בצמח זה נראה שאכילה חוזרת מידי מספר שנים איננה מצמצמת את אוכלוסית זמזומית איג אלא אף גורמת לעליה במספר הפרטים של האוכלוסיה מאחר ובור הדורבנים הוא מיקרו בית גידול המאפשר ליותר נבטים להתבסס. היה מעניין בעתיד לבדוק באיזו מידה הצמח "נהנה" ממציאותו בכור דורבנים והאם זה מתבטא ביכול זרעים גדול יותר וכדומה. (ראה טבלה 2,1 ואיור מס. 1).

צבעוני ההרים - צמח זה מצוי באיזור שדה בוקר בעיקר על המדרונות הצפוניים והמערכיים של הגבעות הסלעיות בחברת לענת המדבר. ברבים מן הצמחים מתפתחים בצלים בקבוצות כשהעמוק ביותר הוא בצל יחיד וגדול מכולם, מעליו 2-3 בצלים שמעליהם 2-3 בצלים נוספים והעליונים הם הקטנים ביותר. עומק הבצל התחתון מגיע ל-13 ס"מ בערך מתחת לפני הקרקע (איור 2).



איור מס' 1

(a) - זמזומית איג - גיאופיט בשלב ניצן התפרחת.  
 (b) - החלק התחתון של העלים והגבעול נאכל על-ידי דורבנים והבצל נשאר בלתי פגוע מתחת לפני הקרקע בבסיס החפירה של הדורבן. חפירה זו היא מיקרו בית-גידול משופר הצובר מי-נגר ( $H_2O$ ), חומר אורגני (C), זרעים (D) וחלקיקי קרקע (E).  
 (ממוך 1982, Gutterman)



הסברי האותיות -  
 ראה באיור 1.

איור מס' 2

(a) צבעוני ההרים - גיאופיט עם מקבץ של בצלים תת-קרקעיים.  
 (b) הצמח לאחר שדורבנים אכלו את מקבץ הבצלים מלבד הבצל שמתחת לפני הקרקע בבסיס החפירה. הצמח התחדש בתוך החפירה.  
 (ממוך 1982, Gutterman)

הדורבן אוכל כחלק ניכר מהמקרים - רק את הבצלים העליונים בעוד שהבצל התחתון נשאר בלתי פגוע, מתחת לפני הקרקע, בתחתית הכור (איור 2).  
הבצלים שהוצאו על ידינו ונמדדו היו במוצע פי 2-1.5 יותר גדולים ויותר כבדים באם הוצאו מבורות הדורבנים ביחס ליתר האוכלוסיה. מכיון שיש יתרון בולט לגבי הצמחים שנאכלו בחלקם, אין תחרות עם הצמחים הבנים והבצל הנוחר נמצא בבית גידול המרכז לתוכו מי נגר, מאחר והדורבן תמיד חופר כשראשו למעלה, ערימת הקרקע שהוצאה על ידי הדורבן - מגביהה את פתחה התחתון של הגומה, כך שבנגר מגשם לא גדול - נאגרים כל המים בגומה. בגשם חזק - במיוחד במדרון מתחת למשטחי הסלע בתצורת שבטה, כמות הנגר גדולה ולעיתים הבורות מתכסים לאחר זמן קצר יחסית. לעומת זאת בתצורת דרורים - על שפך הקרקע - כור דורבנים יתכסה לאיטו במשך מספר ניכר של שנים.

בתצורות נמצאו בשטח של כ-10 מ'ר 18 חפירות דורבנים כ-11 מתוכם נשאר הבצל התחתון והצבועני המשיך לצמוח בכור הדורבנים. במקרים נוספים נמצאו יחסים דומים של התחדשות הצמחים מהבצל התחתון שלא נאכל. לבצל התחתון המבוגר ישנם זיפים בקצהו העליון, ונשאלת השאלה אם זיפים אלו - החסרים בבצלים הצעירים - הם שמונעים את אכילתו על ידי הדורבן.

כפי שאופיני לגבי צמחי מדבר אחרים, מתרחשת נביטה רק אחת לכמה שנים. נביטה ואז בדרך כלל הנביטה היא מרובה. בשנים 1978- עד 1980 לא מצאנו שום נבט של צבועני, לעומת זאת בשנת 1980/81 - היחה על המדרונות הצפוניים והמערכיים נביטה בצפיפות של כ-1-2 נבטים למ"ר.

מענין לציין שבבורות הדורבנים היחה נביטה צפופה ביותר - שהגיעה עד 8 נבטים לחפירת דורבן ששטחה כ-40 סמ"ר. הסתמן יתרון בולט גם במספר הנבטים שהתבסס בבורות לעומת אלו שנבטו בשטח שבין הבורות.

**קבוצה 3 - צמחים הנאכלים בהעדפה נמוכה ומתחדשים לעיתים בבורות**  
בחצב גלונני - נאכלים הבצלים הגדולים בקיץ ובסתיו לפני הלבלוב ההתחדשות מבצלצולי ריבוי או מהבצל העיקרי שנשאר בחלקו בכור.

בעירית גדולה - נאכלים חלק מהשורשים האוגרים לפני הלבלוב בקיץ או עם תחילת הלבלוב בסתיו. ההתחדשות אל מהחלק שנחפר ונאכל אלא מחלק הצמח שלא נאכל ונמצא מחוץ לבור.

**קבוצה 4 - נאכלים בהעדפה נמוכה מאוד וטרם נמצאו בבורות דורבנים**  
בכל ארבעת מיני הצמחים: אירוס מצוי, כן-חצב מדברי, נרקיס מצוי וחלמונית גדולה - אכילה על ידי דורבן היא מקרה נדיר. נצפו מקרי אכילה בודדים בכל אחד מהמינים הללו. הבצל נאכל בשלב התת קרקעי בקיץ ובסתיו ולא נשאר שום חלק שמתחדש.

קבוצה 5 - נמצאים לעיתים בכורות דורכנים אך טרם נראו סימנים לאכילתם על ידי הדורכנים. יש להניח שכל הצמחים הללו: כחלית ההרים, הרחבינה מכתילה ונורית אסיה מנצלים את כור הדורכנים כמקום טוב לנביטה ולהתחדשות בעוד שהצמחים הבוגרים מאותם מינים צמחים כנראה אינם נאכלים. אנו עדיין לא מצאנו בשטח סימנים לאכילתם על ידי הדורכנים.

#### האם ישנה סכנת השמדת הגיאופיטים על ידי הדורכנים בהר הנגב?

על אף הידע המצומצם לפי שעה, לגבי מספר ניכר ממיני הצמחים שהוזכרו כבעלי קשר לפעילות הדורכנים, מיני הצמחים מקבוצה מס' 2, הם המרשימים ביותר מבחינת יחסי גומלין עם הדורכנים. צמחים אלו נאכלים מידי שנה או יותר, שוב ושוב על ידי הדורכן, הם מתחדשים מהחלק שלא נאכל ונשאר כבור. צורת פעילות זו מבטיחה את העמקת הכור מפעם לפעם על ידי הדורכן - והשארותו במיקרו בית גידול טוב, המרכז מי נגר, שאריות חומר צמחי וכו' לאורך ימים רבים. במידה ואפשר לדבר בכלל על קו-אבולוציה יש לבדוק זאת תחילה לגבי הקבוצה הנ"ל. תופעה אחרת שמעניין לציינה היא שמיני הצמחים המשתייכים לקבוצה מס' 1, סתונית הקליפות, זמזומית המדבר ומקור-החסידה השעיר, הנאכלים בהעדפה הגבוהה ביותר, הם אלו המצויים ביותר בשטחים הללו בכל שלושת כתי הגידול. כניגוד לקבוצה 2, בצמחים מקבוצה 1, פעילות הדורכנים גורמת לחידוש האוכלוסיה; מקור החסידה השעיר וזמזומית המדבר (בסתונית הקליפות עדיין אין נתונים), נאכלים הצמחים הבוגרים ובכורות הדורכנים - נצפתה נביטה והתכנסות נבטים טובה יותר מאשר בשטח שבין הכורות. לגבי ממדי האכילה של מינים שונים בעונות השנה השונות ובכתי הגידול השונים, יש לציין למשל שכמותה עונה בכל שטח נאכלים בצורה בולטת הצמחים הנפוצים ביותר שבאותו המקום. בתצפית שנערכה למטרה זו בסתיו 1983 (דבר שמאשר את שכבר פורסם בשני הפרסומים הקודמים (Gutterman, 1982, Gutterman & Herr 1981) במפנים המזרחיים והדרומיים, בחברת זוגן השח, נמצאו בכורות הדורכנים שרידי קליפות של סתונית הקליפות וזמזומית המדבר ואילו במפנים צפוניים של אותו הוואדי בחברת לענת המדבר נמצאו שרידי קליפות של צבעוני ההרים בעיקר. באותם ימים בתצפית משותפת עם דר' משה שחק, לאורך רצועת קרקע בין משטחי סלע במפנה הפונה כלפי צפון מערב נמצאו שרידי צמחי מקור-החסידה השעיר ב-137 בורות מתוך 140 בורות שנספרו על שטח של כ-100 מ"ר של רצועת קרקע. במקרה זה אכילת הדורכנים גרמה לדילול אוכלוסיה צפופה מאד של צמחי מקור החסידה השעיר.



תופעה דומה קיימת ונצפתה כבר במשך מספר שנים - במישורי הלס של שדה ציף. גם כאן במקומות שצפיפות צמחי מקור החסידה השעיר - רבת מאד, ישנה פעילות רבת של דורכנים וכתוצאה מכך לדילול מסויים בצפיפות האוכלוסיה.

צמחים המאכלסים כתי גידול מיוחדים או שהם נדירים בשטח כמו למשל חלמוניות ונרקיסים, נאכלים לעיתים נדירות מאד אפילו במקומות שיש בהם ריכוזים גבוהים של צמחים עם מאות פרטים, על שטח קטן יחסית. במקומות אלו ישנה פעילות דורכנים אך הנאכלים הם צמחים כמו זמזומית המדבר וזמזומית איג למשל. במספר תצפיות נמצא, שבמקרים בהם נאכלו צמחי זמזומית המדבר וזמזומית איג שהיו בתוך ריכוזי צמחי חלמוניות, נאכלו רק הזמזומיות ואילו בצלי החלמוניות לא נפגעו על אף שנשארו גלויים בצידי הבור.

מכל האמור נראה שפרט למקרה אחד - סתובית הקליפות שלגביה עדיין אין נתונים על התחדשות, בכל יתר המינים שנצפו, במשך השנים האחרונות, ההתרשמות היא שאין השמדה של צמחים בשום מקרה בצורה שתסכן את המשך קיומו בשלושת כתי הגידול העיקריים שבהם הנגב בהם ערכנו את הצפיותינו המפורסות באותם שטחים במשך שנים.

מטבלה 1 המסכמת את התופעה אפשר לראות שכד"כ הצמחים הנמצאים בהעדפה הגבוהה ביותר לאכילה (קבוצה מס' 1) כולם נפוצים מאוד. בקבוצה מס' 2, 4 מתוך 6 מינים נפוצים עד נפוצים מאוד לפחות בכתמים בהם הם מצויים. בקבוצות מס' 3 ומספר 4 בהן ההעדפה נמוכה, מצויים מיני צמחים פחות נפוצים או נפוצים במיקרו כתי-גידול מצומצמים בלבד.

מתקבל אצלנו הרושם שהגיאופיטים וההמיקרופטופיטים בהם דובר משמשים לדורכין רק חלק ממזונם ולא כל מזונם. מתקבל מאוד על הדעת שבחורף הדורכנים אוכלים גם נבטים וצמחים חד-שנתיים וכן עלים וענפים של צמחים רב-שנתיים הנאכלים על-ידי בעלי-חיים אחרים מאוכלי הצמחים. בניגוד לחפירת הדורכין שנשארה כעדות בולטת לאכילת החלקים התת-קרקעית של הצמחים, קשה יותר לגלות אכילה מבוקרת של החלקים העל-אדמתיים המתבצעת כלילות בשטחים נרחבים, ואילו הכדיקות המתאימות שיוכיחו זאת מתוך הפרשותיו של הדורכין, טרם נעשו.

לסיכום יש לציין שכל מה שנמצא עד עתה יכול לשמש בסיס להמשך מחקר אסטרטגיות הקיום של בע"ח צמחוני, לילי וגדול (כ-20-15 ק"ג) באזור מדברי זה. אזור בו משאבי המזון מוגבלים מאוד, ובנוסף לכך ישנם גם הבדלים גדולים בכמויות המזון בין שנה גשומה (150-180 מ"מ) לשנה דלה-גשמים (כ-30 מ"מ). (ראה Evenari & Gutterman 1976, אבן ארי, שני, תדמור 1980).

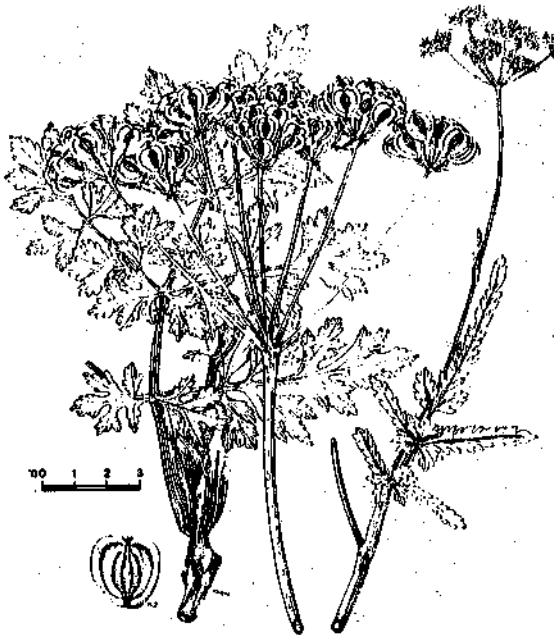
אבן ארי, מ., שנון, ל., תדמור, נ. 1980. הנגב, מלחמת קיום במדבר. הוצאת מוסד ביאליק, ירושלים.

Evenari, M. and Y. Gutterman (1976). Observations on the secondary succession of three plant communities in the Negev desert, Israel I. *Artemisietum herbae albae*

In: *Etudes de Biologie vegetale - Hommage au Prof. P. Chouard*, pp 57-86, 1976. R. Jacques Ed. Paris. CNRS (Fif sur Yvette).

Gutterman, Y. and N. Herr (1981). Influences of Porcupine (*Hystrix indica*) activity on the Slopes of the Northern Negev Mountains - Germination and Vegetation Renewal in different Geomorphological Types and Slope Directions, *Oecologia* 51:332-224.

Gutterman, Y. (1982). Observations on the feeding habits of the Indian crested porcupine (*Hystrix indica*) and the distribution of some hemicytrophites and geophytes in the Negev desert highlands, *Journal of Arid Environments* 5,261-268.



אגורה מדברית

# אוכלי-עשב (הרביורים) וצמחים: מלחמה והתאמה

## עמנואל נוי-מאיר

### צמחים והרביורים - דרכים לדו-קיום

כמעט בכל מקום בטבע שבו גדלים צמחים, ישנם בו גם בעלי-חיים האוכלים אותם. בעלי-חיים הניזונים מצמחים קרויים "הרביורים". הרביורים אמיתיים אינם יכולים להתקיים ולהתרבות אלא על-ידי אכילה מתמדת של מזון צמחי. מאידך, הצמחים, בניגוד לבעלי-החיים שיכולים להמלט מטורפיהם, אינם יכולים לברוח מאוכליהם. לכאורה אפשר היה לצפות שבכל מקום בו מצויים יחד צמחים והרביורים מתאימים יתרחשו התהליכים הבאים:

- א. כל עוד יש צמחים, בעלי-החיים ימצאו ויאכלו אותם;
- ב. אוכלוסיות הרביורים יתרבו ואכילת הצמחים תוגבר עוד ועוד;
- ג. בלחץ האכילה המוגבר ייכחדו הצמחים;
- ד. מאחר שנכחדו מקורות המזון שלהם, יגוועו וייכחדו גם הרביורים.

למעשה, חופעה כזאת של התמוטטות מוחלטת והכחדה של מערכת צמח-הרביור נראית בטבע רק לעיתים רחוקות. לרוב אפשר לראות שמיני צמחים ומיני בעלי-חיים האוכלים אותם, מתקיימים יחד באותו מקום במשך תקופות ארוכות מאוד. מדוע, איפוא, אין החיות הצמחוניות מכיידות את הצמחים?

התסריט הנאיבי שפתחנו בו אינו לוקח בחשבון שתי עובדות עיקריות:

- א. אמנם צמחים אינם יכולים לברוח מאוכליהם, אך לכל צמח כפרט יש כושר גדול של זמיחה ושל התחדשות שמאפשר לו לתקן ולפצות על נזקים שנגרמו על-ידי הרביורים. בנוסף לכך, באוכלוסיה של צמחים יש בדרך כלל מאגר גדול של זרעים, או פקעות שממנו היא יכולה להתחדש כאשר חלק מהצמחים באוכלוסיה חוסל על-ידי אכללה.

---

\* הרביורים - Herbivores הם בעלי-חיים האוכלים מזון צמחוני. בעברית אין לכך מושג מתאים שכן המושג "צמחוניים" ניתן לאנשים שאינם אוכלים בשר. יש הקוראים להם "אוכלי עשב", אולם גם זה מושג בלתי מתאים, שכן עשב מיוחס בעיקר לצומח עשבוני בלתי מעוצה. בהתאם לכך מעדיף המחבר בשלב זה להשתמש במושג הלועזי הרביורים.

ב. כאשר המזון הצמחי נעשה דליל, אוכלי העשב אינם מסוגלים עוד למצוא מזון לשובע. במצב של תת-תזונה יש לרידה בריבוי האוכלוסיה ותמותה מוגברת, בעיקר של צעירים. לכן אפשר לצפות לשני תסריטים אלטרנטיביים במפגש של צמחים עם אוכליהם:

א. כמות הצומח וקצב הריבוי של אוכלי-הצמחים הולכים ופוחתים יחד. לפני שהצומח נכחד נוצר שיווי-משקל יציב: בכל תקופת זמן, צמיחת ההתחדשות של הצומח שווה לצומח הנאכל ומאזנת אותו, והריבוי של אוכלוסיית ההרביורים שווה לתמותה ומאזן אותה.

ב. נוצרות תנודות מחזוריות בכמות הצומח והאוכלוסיות אוכלי העשב. בכל מחזור יש תקופה של התפרצות אוכלוסיית הרביורים ודיכוי חזק של הצומח, אך לפני שהצומח נכחד יש התמוטטות של אוכלוסיית ההרביורים והתחדשות חזקה של הצומח. כך יש לנו אפשרות להסביר דו-קיום בטבע של צמחים ואוכליהם לתקופות ארוכות, אם במצב של מאזן יציב או במצב של תנודות מחזוריות החוזרות על עצמן בעקביות.

הבסיס להסבר הוא, שכאשר הצומח מדוכא על-ידי אכילה, נכנסים לפעולה תהליכים חזקים הן בצמחים והן בבעלי-חיים הפועלים בכיוון מנוגד ומונעים הכחדה מוחלטת. לפי הסבר זה היינו מצפים שכאשר יש בטבע דו-קיום של צמחים ושל אוכליהם הרי במשך כל הזמן או לפחות במשך תקופות ארוכות בכל מחזור נוכל לראות מצב כזה: יש בשטח די מעט חומר צמחי ירוק (ביומסה).

רוב הייצור הצמחי (תוספת הצמיחה) נאכל על-ידי ההרביורים בעודו ירוק. ההרביורים אינם שבעים וההתרבות שלהם מוגבלת על-ידי מצב התזונה.

יש מצבים בטבע בהם החומר הזה יכול להתאים: פלנקטון באגמים דלי מינרלים, צומח עשבוני במצב של רעילה-יתר על-ידי יונקים, חרקים "מזיקים" בתקופה של התפרצות. אבל בתרבה מקרים אחרים נראה לעין שצמחים ואוכליהם מתקיימים יחד כאשר יש בשטח כמות גדולה של חומר ירוק, ורק חלק קטן של הייצור הצמחי השנתי (5% עד 15%) נאכל על-ידי הרביורים בעודו ירוק.

#### "מירנץ החימוש" בין צמחים לאוכליהם

"העולם הוא ירוק" טענו האקולוגים הרסטון, סמית וסלובודקין (1960), והציעו הסבר לתופעה זו. למעשה יש שגי הסברים אפשריים:

א. אוכלוסיות ההרביורים מווסתות ומוגבלות על-ידי הטורפים שלהם, ולכן אינן מסוגלות אף פעם להתרבות לדרגה כזאת שיצליחו להשתלט על שפע המזון הצמחי. הסבר זה, שהוצע על-ידי הרסטון וחבריו, תופס במצבים רבים בטבע, אך במקרים רבים אחרים גם הוא איננו סביר.

כ. במהלך האבולוציה פיתחו הצמחים התאמות מיוחדות, שמאפשרות להם למנוע או להקטין את הנזק מאכילתם.

אפשר לחלק את ההתאמות לשתי קבוצות:

א. התחמקות מטריפה: צמחים שיש להם צמיחה מהירה ומחזור חיים קצר, באופן שבעלי-חיים אינם מספיקים לאכול אלא חלק קטן מהחומר הצמחי בעודו ירוק. לכן האכילה כמעט שאינה משפיעה על ליצור של זרעים ושל אברי ריבוי וגטטיביים. בקבוצה זו כלולים בעיקר חד-שנתיים ורב-שנתיים עשבוניים בעלי עונת צמיחה קצרה.

ב. התגוננות מטריפה באמצעים פיזיים או כימיים. כבר מזמן מקובל שתופעת הקוצניות בצמחים היא תכונה שהתפתחה כהגנה נגד בעלי-חיים. מזמן ידוע גם שצמחים מייצרים מגוון עצום של חומרים שאין להם תפקוד ברור במטבוליזם ובפיזיולוגיה של הצמח, לכן נחשבו לתוצרי לוואי ונקראו "חומרים משניים". לרובם יש השפעה על הפיזיולוגיה של בע"ח ולכן שימשו ומשמשים כתרופות, סמים ורעלים. היום ברור שלחומרים אלה יש תפקוד חשוב בהגנת הצמח מפני בע"ח שרוצים לאכלו - הגנה כימית - מקובל לחשוב שכך התפתחו חומרים אלה באבולוציה של עולם הצמחים.

הבעיה שמחעוררת עם הסכר זה היא, שיש תצפיות רבות בטבע המראות כי אמצעי הגנה אלה, כקוצים ורעלים, אינם תמיד יעילים: גם צמחים קוצניים מאוד נאכלים לפעמים, וכן גם צמחים רעילים. אם כך, לשם מה ממשיכים הצמחים להשקיע אנרגיה כה רבה בליצור מכנים וחומרים שאינם מגנים עליהם מבע"ח? אולי בכל זאת יש לקוצים ולחומרים האלה תפקודים אחרים בצמח?  
התשובה היא כפולה:

א. כמו שבין צמחים יש לצפות לסלקציה לטובת הצמח שאיננו נאכל על-ידי הרביוורים, כך בין הרביוורים יש בודאי סלקציה לטובת אותו בע"ח שמצליח לאכול כמה שיותר מהצמחים המופיעים בתחומו. כלומר, מאחר שהיתה אבולוציה של צמחים ליצירת אמצעי הגנה כנגד בע"ח ומרגע שהצמחים המוגנים התרכו והיוו מרכיב חשוב בצומח, היתה בודאי גם אבולוציה בין הרביוורים להתגבר על אמצעי ההגנה האלה ולאכול ולעכל את הצמחים למרות הקוצים והרעלים שלהם. ואכן, אפשר להצביע על התאמות ספציפיות כאלה בבע"ח, במיוחד בין החוקים שבהם יש מינים רבים ואף משפחות שלמות. שמתמחות באכילת צמחים רעילים ופיתחו מנגנונים ביוכימיים המאפשרים להם לא להפגע מהרעל ואף לנצל אותו כהגנה נגד טורפים (לדוגמא, משפחת המצליבים ומשפחת הלכנינים בין הפרפרים).

ב. כדי שלמנגנון הגנה מפותח של צמח יהיה ערך סלקטיבי הוא אינו חייב לתת הגנה מוחלטת בפני בע"ח - מספיק שיתן הגנה יחסית שערכה עולה על מה שהושקע ביצירת

## המנגנון.

אמנם מוצאים בטבע צמחים שהתפתחו אצלם חומרים כל כך רעילים או כל כך דוחים אפילו בכמויות קטנות, שהם נותנים לצמח הגנה כמעט מוחלטת בפני רוב בעלי-החיים. המצב היותר נפוץ בהרבה מאוד מינים של צמחים הוא מצב של הגנה יחסית; החומרים הדוחים או הרעילים משיגים את התוצאות הבאות:

- א. מרתיעים אחדים מפני ההרביורים, אך לא את כולם.
- ב. גורמים לכך שהצמח לא יהיה מועדף על-ידי ההרביורים אלא ייאכל רק כמצבים של מחסור במזון.
- ג. גורמים לכך שבע"ח יאכלו את הצמח רק בכמויות קטנות.

חומרים הנותנים הגנה יחסית. כזאת הם לאו-דוקא חומרים חריפים שהם רעילים או דוחים בכמויות קטנות (אלקלואידים, גליקוזידים) אלא גם חומרים הנמצאים בצמח בכמויות גדולות יחסית. בע"ח יכול לאכול אותם אך הם אינם טעימים להם במיוחד או שאינם מתעכלים כיעילות ואף מפריעים לתהליך העיכול (טאנינים, שמנים אתריים ואפילו התאית והלינגנין).

בסביבה שבה לרוב מיני הצמחים יש אמצעי הגנה מוחלטת או יחסית, הכוללים מגוון של חומרים ומנגנונים - יש בעיה להרביורים להשיג די מזון צמחי כדי לשבוע אז יש יתרון גדול יותר להרביורים שיש להם יכולת להתגבר על אמצעי ההגנה של הצמחים ולאכול אותם על אף אמצעים אלה. יכולת להיווצר כאן שרשרת של תהליכים אבולוציוניים מקבילים בין הצמחים ובין ההרביורים: כאשר צמחים מסויימים מפתחים אמצעים חדשים יעילים יותר כנגד ההרביורים שכבר התגברו על האמצעים הקודמים, ואח"כ הרביורים מסויימים מפתחים אמצעי-נגד המתגברים גם על מנגנוני ההגנה החדשים של הצמחים וכך הלאה. תהליך כזה של קואבולוציה או מירוץ חימוש בין צמחים להרביורים יכול להסביר הרבה מן התופעות בטבע.

מבחינת ההרביורים יש שתי דרכים עיקריות בהם הרביור יכול להיות מותאם להפיק מזון מצומח, שבו לרוב הצמחים אמצעי הגנה:

- א. הוא יכול להתמחות בפירוק מטבולי ונטרול יעיל מאוד של חומרי ההגנה של מין צמח מסויים (או קבוצת מיני צמחים קרובים) ולהפיק את כל מזונו ממין או מינים אלה בלבד. הרביורים מתמחים או חר-מזוניים כאלה מוצאים בעיקר בין החרקים ובמיוחד הפרפרים.

- ב. ההרביור יכול להתקיים גם אם יזון ממיני צמחים רבים, כאשר הוא משנה את הרכב המזון לפי הרכב הצומח המצוי בשטח. בכל מקרה יאזן את המזון כך שיאכל רק כמות מוגבלת מכל מין או קבוצת מינים שיש בהם חומר רעל או גורם מסיפוס

מסויים. המטבוליזם שלו מסוגל לטפל בחומרים רבים, כל עוד הם מגיעים בכמויות קטנות יחסית. הרביוורים רב-מזוניים כאלה יש בעיקר בין היונקים והזוחלים וכן בחלזונות וקבוצות מסוימות של חרקים (כגון חגבים).

#### יחסי דגניים והרביוורים - סימביוזה?

מסתבר אם כן, שהדו-קיום בטבע בין צמחים לבין אוכליהם נשמר על-ידי שורה של מנגנונים אקולוגיים ואבולוציוניים אשר קיומם מוכח וברור. עם זאת, יש עדיין הרבה דברים תמוהים ונעלמים בתחום זה, ומפעם לפעם עולים רעיונות חדשים, השערות חדשות או ממצאים חדשים.

דוגמא אחת היא ההשערה על סימביוזה בין צמחים להרביוורים ובמיוחד בין הדגניים לאוכלי העשב היונקים. במשפחת הדגניים אין לרוב הצמחים אמצעי הגנה כימיים מיוחדים וחרפים, מלבד ריכוז גבוה של תאית, ליגנין וצורן בגבעולים ובעלים בוגרים. ואכן, רוב הדגניים נאכלים היטב וכמות גדולה על-ידי הרביוורים - הן חסרי חוליות והן בעלי-חוליות. יחד עם זאת, הרבה מיני דגניים עמידים לרעה וממשיכים להתקיים גם בלחץ רעייה חזק. זאת בגלל כושר התחדשות וגטטיבית, צמיחת עלים ממריסטמות בסיסיות והתחדשות מניצנים הסמוכים לפני הקרקע. בדגניים השיטה העיקרית להתקיים בתנאי רעייה היא לא להתחמק מלהיות נאכל, גם לא למנוע אכילה, אלא להתחדש - למרות האכילה.

חוקר אנגלי בשם אוואן (1980) הרחיק לכת וטען שלמעשה הדגניים, כמו מיני צמחים אחרים, לא זו בלבד שאינם ניזוקים מרעייה אלא אפילו נהנים ממנה, והתכונות שבגללן הם נאכלים היטב הן התאמות שהתפתחו באבולוציה בגלל היתרון שיש לצמח דגני שהרביוור אוכל אותו. כלומר, למעשה הוא מניח שיש סימביוזה בין דגניים לאוכלי-עשב שהיתה תוצאה של קו-אבולוציה כמובן החיובי של משפחת הדגניים ומשפחת היונקים אוכלי-העשב הגדולים. היתרונות שלדעתו הדגניים מפיקים מכך שהם נאכלים הם:

א. צמחים אחרים הצומחים ביניהם והעלולים להתחרות בהם (נכטי עצים ושיחים) נאכלים גם כן, אך אינם מתחדשים באותה מידה, ולכן הרעייה גורמת לכך שהדגניים ימשיכו לשלוט בשטח.

ב. הרעייה גורמת למיחזור יותר מהיר של מינרלים ולכן לצמיחה יותר מהירה.

ג. הרעייה מונעת התנוונות ומאריכה את חייו.

כדוגמא נוספת לסימביוזה בין צמחים להרביוורים הציע אוואן כנימות המוצצות צמחים והמפרישות את עודפי הסוכרים. חלק מהפחמימות שמפרישות הכנימות נשטפות לקרקע ושם משמשות מזון למיקרואורגניזמים הפעילים במחזור החנקן, ובכך מגבירים את אספקת

המינרלים לצמחים. ההשערות של אואן לא הוכחו, אך הן גרמו לויכוח ער בין החוקרים ולעריכת מחקרים שמטרתם להוכיח או לסתור את טענותיו.

#### ספרות

Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, Population control and competition. American Naturalist 94, 421-425.

Owen, D.F. 1980 How plants may benefit from the animals that eat them. Oikos , 35, 230-235



הרביוריה - עיזים ברעיה



לוח השתלמויות רת"ם לשנת תשמ"ד (1983/1984)

- \* כל ימי ההשתלמויות מתקיימים בימי א'-כ' בשבוע. ההשתלמויות מתחילות, בד"כ בצהרי יום א' ומסתיימות בשעה 17.00 ביום ב' (פרט להשתלמות יולי).
- \* להשתלמויות של מקווי-מים יש להביא בגד-ים ונעלי-התעמלות.
- \* ההשתלמות של תחילת חודש אפריל היא ההשתלמות המרכזית בבוטניקה, ובה ילמדו היסודות של הגיאובוטניקה וצמחיית ארץ-ישראל.
- \* לכל ההשתלמויות יש להביא כלכלה. הלינה חינם, באכסניות בתי-הספר (בהתאם לאזור ההשתלמות). אין צורך להביא שמיכות, אלא אם כן נחבקשתם במיוחד.

<u>חודש</u>	<u>תאריך</u>	<u>מקום לינה</u>	<u>הנושא והאיזור</u>
נובמבר	27-28.11.83	קצרין	גולן - פריחת גיאופיטים מבשרי הגשם (כרכומים וסתווניות).
דצמבר	5.12.83		יום עיון של רת"ם באוניברסיטה העברית בירושלים (09.00 בבוקר). הנושא: יחסי צמחים - בעלי-חיים.
ינואר	1-2.1.84	הר גילה	נביטה; המשך פריחת גיאופיטים.
מרץ	4-5.3.84	עין-גדי או חצבה	פריחה חד-שנתית במדבר. (מיקום ההשתלמות יקבע בהתאם לאזורי הפריחה במדבר בשנה זו).
אפריל	1-3.4.84	מעלה אפרים	ההשתלמות המרכזית: חתך הצומח בשומרון המזרחי.
מאי	27-28.5.84	קצרין	חרמון: הצומח ההררי בחרמון. סיור בהר דב.
יולי	5.7.84		יום עיון של רת"ם באוניברסיטה העברית בירושלים. הנושא: סוציוביולוגיה - אופקים חדשים באקולוגיה ואבולוציה.
יולי	2-3.7.84	קשת (גולן)	צומח מצוקים וצומח מים.
אוגוסט	5-6.8.84		סמינר הקיבוצים משור החוף הדרומי (חוף זיקים, אשקלון). כתל-אביב או על חוף הים.

Though herbivores can easily find and eat plants, extinction of plant populations by herbivores is rare in nature. Usually plants and their herbivores coexist for long periods, either in a stable balance or in cycles of large fluctuations in the abundance of both. Extinction is prevented by the remarkable regrowth ability of plants and by the effect of poor nutrition on animal populations when food becomes scarce. Moreover, in many natural ecosystems the amount of green material existing and produced each year is much greater than consumed by herbivores. This can be explained by predator limitation on herbivore populations or by the ability of plants to protect themselves against herbivores by physical and chemical means.

Spines, thorns and many poisonous or repellent substances produced by plants are thought to have evolved as anti-herbivore defences. To be of selective value, a protection mechanism need not be absolute, it may be just relative and differential. Herbivores may in turn adapt to the presence of protected plants by evolving mechanisms overcoming chemical defences. Thus, coevolution between herbivores and plants is of the nature of an arms race. However, recently it has been speculated that in some cases positive coevolution has created mutually beneficial interaction between plants and the animals that eat them, for instance grasses and ungulates.

THE FEEDING HABITS OF THE PORCUPINE (HYSTRIX INDICA) AND THE DISTRIBUTION  
OF SOME HEMICRYPTOPHYTES AND GEOPHYTES IN THE NEGEV DESERT HIGHLANDS/

Yitzhak Gutterman

Porcupines feed on the older underground plant bulbs and the pocket formed by their diggings are convenient habitats for germination and growth of the young seedlings. In the case of Bellevalia desertorum and Erodium hirtum, it appears that porcupines help in rejuvenating the population. More than 15 plant species of geophytes and hemicryptophytes are consumed by porcupines during the year and 14 plant species inhabit porcupine diggings. By consuming subterranean bulbs and leaves, diggings are created, sometimes as many as 2 or 3 per m<sup>2</sup>. Under desert conditions each digging accumulates organic matter, seeds and runoff water. In the flat areas covered with loess it is possible for a digging to remain for longer than 15 years.

The plants which show the greatest interaction between porcupine activity and their own survival mechanisms are 6 species of geophytes and hemicryptophytes. Of these, porcupines consume only part of the plant - the undamaged part renews itself and develops later in conditions improved by the digging. There are four other groups: (a) Three species totally consumed, and the porcupine digging became a suitable microhabitat for germination for at least two of them. Another 9 species of plants were: (b) either consumed, and inhabit diggings, (c) possibly not eaten by porcupines but inhabit diggings (d) consumed from time to time, but not found in diggings.

The pollination patterns in three populations of the genus Capparis in Israel were investigated: 1. Capparis spinosa var. aegyptica, from the Mediterranean territory. 2. Capparis spinosa var. aravensis, which grows on cliffs and in wadis in the desert. 3. Capparis ovata var. palaestina - typical to the Jordan valley and the adjacent valleys.

Capparis flowers are pollinated mainly by the bee Proxycopa olivieri and by the hawk-moth Celerio lineata. Additional pollination by diurnal pollinators is necessary for better seed production.

The arid populations of Capparis (C. spinosa var. aravensis and C. ovata var. palaestina) reward their pollinators by more nectar, which is also more concentrated than in Capparis spinosa var. aegyptica. On the other hand, C. spinosa var. aegyptica offer its pollinators lower amounts and relatively less concentrated ones. It is suggested to relate these differences to the high presence of hawk-moths in the warm regions against their relative rarity in the Mediterranean part, and to the higher demands of Proxycopa for energy and fluids in the warm-arid regions.

#### MIMICRY, PARASITISM AND DECEPTION IN POLLINATION/ Amotz Dafni

The syndromes of mimicry and deception in regards to pollination ecology, represent a situation of one-sided evolution of the plants and not a mutualistic co-evolution.

Two main patterns were recognized each with its own characteristics: Nutritive deception (which includes floral mimicry) and reproductive deception (imitation of oviposition substrate or female signals). The first type is based on the exploitation of naive pollinators and is susceptible to learning and, as a result, avoidance of the flowers. The efficiency of the system is frequency-dependent and is reduced if the mimic is not in a minority. The pollinators are largely non-specific.

The second type affects the pollinators innate behaviour and is not exposed to acquired experience. The result is no limitation on the mimic populations and generally high specificity of the pollinators.

4. While most of the fleshy fruits are sweet, the laurel and olive both have oily, fatty fruits. This fact may shed light on the paleotropical origins of these two species.
5. In contrast to most of the fruits which are small, red and retained on the mother plant quite a long time after ripening, a few species produce fleshy fruits which are relatively big, yellow in color and fall to the ground immediately after ripening (Prunus, Pyrus and Styrax). These combined characters seem to suggest an adaptation to dispersal by large mammals rather than birds.

PROBLEMS IN POLLINATION OF CALOTRIPS PROCERA (AIT). AIT. F. IN ISRAEL/

Dan Eisikovitch

Calotropis procera in Israel grows in extremely hot conditions and is pollinated by two carpenter bees. The hot, dry conditions and the hazards of ant attack, were the main forces for concealing of nectar in closed chambers. These closed conditions enable the flower to keep nectar in liquid form and thus serve as food for the bee and germinating media for pollinia. The two carpenter bees are Xylocopa pubescens and X. sulcatipes the only pollinators in Israel that can cope with the complexity of the flower by exploiting the desirable nectar and transferring pollen to its extremely complicated target.

POLLINATION IN THE GENUS CAPPARIS (SECT. SPINOSA) IN ISRAEL/ Yariv Ivri

Flowers of Capparis are known to be pollinated by various pollinators, which differ in their energetic needs, feeding habits, preference for quality of food, sensual perception and their behaviour of the flowers. Consequently they are suitable for the study of pollination patterns, in relation to the geographical distribution of its populations.

## SUMMARIES

### FLESHY FRUITS IN THE FLORA OF ISRAEL AND THEIR ADAPTATION TO DISPERSAL BY

ANIMALS/ Avi Shmida & Alon Aronson

There are 93 species of plants with fleshy fruits which together constitute 4.3% of the native flora of Israel. The great majority of these are trees, shrubs and vines - 25, 32 and 18% respectively. A wide range of interrelated factors are discussed and analysed:

- \* The adaptation of fleshy fruits for long-distance dispersal, mainly by birds.
- \* The correlations between life form, fruit color and ripening season.
- \* The differences and similarities among Mediterranean and desert plants and between those of tropical vs. temperate origin.
- \* The phenomenon of fleshy fruits which are also poisonous.
- \* The significance of sweet fruits vs. oily or fatty fruits.
- \* The correlation between dioecy and the occurrence of fleshy fruits.

A few of the key conclusions drawn are the following:

1. Red and dark purple are the most common fruit colors, and so major differences occur between the Mediterranean and Desert species, in terms of fruit color frequency. Red is the most common color throughout, a fact which correlates well with the theory of coevolution with avian dispersers of fruit.
2. Most of the members of the fleshy-fruit guild ripen their fruit in autumn (September-October). While some writers have sought to explain this time of ripening as a further element of co-adaptation with bird dispersers, the present authors emphasize the importance of ripening seeds towards the onset of the winter rainy season when conditions are best for seed germination.
3. Among temperate zone taxa with fleshy fruits, the time of ripening is generally quite short as well as highly synchronized in the autumn. By contrast, among the few taxa of tropical origin, duration of ripening time is relatively longer and spread throughout the year.



## C O N T E N T S

---

	<u>page</u>
Avi Shmida and Alon Aronson/ Fleshy fruits in the flora of Israel and their dispersal by animals	5
Dan Eisikovitch/ Problems in pollination of <u>Calotropis procera</u> (Ait.) Ait. F. in Israel	45
Yariv Ivri/ Pollination in the Genus <u>Capparis</u> (sect. <u>spinosa</u> ) in Israel	55
Amotz Dafni/ Mimicry, parasitism and deception in pollination	65
Yitzchak Gutterman/ The feeding habits of <u>Hystrix indica</u> and the distribution of some hemicytopyths and geophytes in the Negev desert highlands	92
Imanuel Noy-Meir/ Herbivores and Plants: Conflict and adaptation	105
Summaries in English	116

### Contributors

Alon Aronson - Department of Introduction, Ben Gurion University, Beer Sheba.

Dr. Amotz Dafni, Institute of Evolution, University of Haifa.

Dr. Dan Eisikovitch, Department of Botany, Tel-Aviv University.

Prof. Yitzchak Gutterman, Department of Biology, Ben-Gurion University of the Negev and the Jacob Blansstein Institute for Desert Research, Sede Boqer.

Yariv Ivri - Ayelet Hashachar and Department of Botany, Tel-Aviv University.

Prof. Imanuel Noy-Meir, Department of Botany, The Hebrew University of Jerusalem.

Dr. Avi Shmida, Department of Botany, The Hebrew University of Jerusalem and "Rotem". Israel Plant Information Center.



התאחדות החקלאית והגן הלאומי



## ROTEM

### Botanical Information Center

ROTEM is the Hebrew word for the broom *Retama roetam*. It is also an acronym for "reshet tatzpiot u meida" — "network of (botanical) observations and information."

ROTEM, a joint project of the Society for the Protection of Nature in Israel and the Hebrew University Department of Botany, is based at the Har-Gillo Field Study Center, south of Jerusalem.

Nature lovers, students and field instructors from all over Israel send in observations and sample specimens of all types of plants. These data are computerized at the Hebrew University Botany Department, the print-outs being sent regularly to SPNI Field Study Centers and to individual observers registered with ROTEM.

Monthly field study days, in different parts of Israel, are devoted to the study of the typical flora of each region as well as to rare and endangered species and habitats.

- \* ROTEM collects seeds of wild plants for a botanical garden and nursery to encourage the use of our native wild plants for landscaping purposes.
- \* ROTEM fosters the establishment of botanical monitoring plots at each Field Study Center.
- \* ROTEM actively seeks out rare wild plants in danger of extinction.

In all these activities ROTEM relies upon an expanding community of amateur and professional botanists, whose knowledge of Israeli flora is greatly advanced by the ROTEM field study days and by the feedback of information. They have shown their aptitude for identifying and defining plants, collecting seeds and for reporting rare plants in danger of extinction.

Interested persons should apply to ROTEM,  
HAR GILO F.S.C. DOAR NA HAREI JERUSALEM 91076

On the covers:

Front cover: Capra ibex Photo: Yossi Eshbol

Inside front cover: Capparis spinosa and Capparis ovata. Photo: Yossi Vaadia

Back cover: A butterfly sucking nectar Photo: Yossi Eshbol

Inside back cover: Proxyclopa and Celerio lineata. Photo: Yossi Vaadia.

Eriolobus trilobata. Photo: Azaria Alon.

# ROTEM

BULLETIN OF THE ISRAEL PLANT  
INFORMATION CENTER

No. 10 DECEMBER 1983

## PLANTS-ANIMALS RELATIONSHIPS

Editors: Gad Pollak and Avi Shmida

Editorial Board: Azaria Alon, Amotz Dafni, Dan Eisikovitch  
Haim Kigel, Mordechay Kislev, Gideon Orshan

"Rotem" is published 4-5 times a year and is available at the bookshops of the Society for the Protection of Nature in Tel-Aviv, Jerusalem, Haifa and Beersheba.

There is a possibility of an annual subscription.

Address: Har-Gilo Field Studies Center, Jerusalem 91076.