

רתם

כתב עת לנושאי שדה בוטניים בארץ ישראל

מס'. 25, כסלו תשמ"ח, דצמבר 1987

האבקת פרחים

מבוסס על הרצאות ביום העיון של "רתם", חנוכה תשמ"ז, 30.12.86

עורכים: גד פולק ואבי שמידע

ב"רתם" מתפרסמים מאמרים מקוריים על ביולוגיה של צמחי הארץ, תפוצה, טקסונומיה, אקולוגיה, פיטוגיאוגרפיה, פולקלור ושימושים.

מחברים המעוניינים לפרסם את מאמריהם ב"רתם" יפנו למרכז רת"ם בבני"ס שדה הר גילה, או למחלקת ההוצאה לאור של החברה להגנת הטבע, רח' השפלה 4, תל-אביב (עבור עלון "רתם").



"רתם" מופיע 4 פעמים בשנה. ניתן לרכוש את העלון בחנויות החברה להגנת הטבע, כמו כן נשלח העלון למנויים, על בסיס שנתי. פרטים נוספים ניתן לקבל במרכז רת"ם, בני"ס שדה הר גילה, ד.נ. צפון יהודה 90907.



תמונות השערים:

שער קדמי: הפרפר דנאית הפוח-סדום לוגם צוף מפרחי שנית גדולה.
צילם: יצחק מובשוביץ

שער אחורי: דבורת "הדמדומים" (Proxyclocopa) מבקרת בפרחי לוע הארי הגדול.
(רק דבורה גדולה בעלת כוח רב יכולה לפתוח את לוע הפרח. אך לפעמים עוקפת דבורת "הדמדומים" את מחסום הלוע, בוקעת פתח בבסיס צינור הכותרת מבחוץ, ו"שורדת" את הצוף ללא האבקה).
צילם: נעם בר-שי

האילורים המופיעים בעמודים: 27, 59, 77, 78, 102, 103, 104, 105, 106, 113
נלקחו מתוך:
Zohary, M., 1966, Flora Palaestina I.
Feinbrun-Dothan, N., 1977, Flora Palaestina III.

בהוצאת האקדמיה הישראלית למדעים, ירושלים.
המערכת מזדה להוצאה ולמחברים על רשות השימוש.

הפקה: סבלינה קורנבליט
הבאה לדפוס: שלמה מלמד

ISSN 0333-9904

תוכן העניינים

252
1987
עמוד

5	אמוץ דפני, ספי גרינבוים ויורם כהנא / תצפיות בהאבקת פרחי ראוזה אדומים ובהתנהגות מאביקיהם ראובן דוכס / התנהגות איסוף המזון של שלושה מיני דבורים במערכת של רמייה בהאבקה: פרחי נקבה
28	המחקרים פרחי זכר בידוקת החמור
46	יעקב כח ויעקב גליל / השריית הפריה עצמית בלופית מצויה על-ידי חרקים נקיים מאבקה
60	נטע אור / פריחת מלון והאבקתו על-ידי דבורת הדבש בערבה
76	אבי שמידע וראובן דוכס / צבע ומבנה פרחי מצליבים בהתאמה להאבקה באזור מדברי ובאזור ים-תיכוני
107	דן כהן ואבי שמידע / פרסומת לעומת תגמול בפרחים
114	תקציר החוברת בשפה האנגלית

רשימת המשתתפים

נטע אור - מושב עין יהב ותלמידת M.Sc. בבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
פרופ' יעקב גליל - המחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
ספי גרינבוים - קיבוץ רמת השופט.
ראובן דוכס - M.Sc. בבוטניקה, האוניברסיטה העברית, ירושלים.
ד"ר אמוץ דפני - מרצה בכיר במכון לאבולוציה, אוניברסיטת חיפה.
פרופ' דן כהן - המחלקה לבוטניקה, האוניברסיטה העברית, ירושלים.
יורם כהנא - בית-ספר תיכון עירוני ה', חיפה.
ד"ר יעקב כח - מחלקת מרכזי מידע, החברה להגנת הטבע ואוניברסיטת תל-אביב.
ד"ר אבי שמידע - מרצה בכיר במחלקה לבוטניקה, האוניברסיטה העברית בירושלים ומנהל רת"ם - רשת
תצפיות ומידע לצמחי ישראל.



רת"ם - רשת תצפיות ומידע לצמחי ארץ ישראל

רת"ם הוא מרכז מידע בוטני שהוקם בשנת תשמ"מ (1979) על-ידי החברה להגנת הטבע והמחלקה לבוטניקה באוניברסיטה העברית בירושלים. מרכז רת"ם נמצא בבני"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 לצמחית הארץ בקרב ציבור חובבי הטבע בישראל. רת"ם פועל באמצעות נציגים בבתי-ספר וצופים אחרים הפזורים בכל רחבי הארץ. הצופים רושמים את הנתונים בכרטיסי תצפית באמצעות מחשב, והנתונים, לאחר עיבודם, עומדים לרשות כל הזקוק להם והמעוניין בהם. אחת לחודש מתקיימת השלמות בת יומים, בכל פעם בבית-ספר אחר. השתלמויות 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 מרכז רת"ם, בבני"ס שדה הר גילה ד.נ. צפון יהודה 90907.

פעילויות ופרויקטים המבוצעים על-ידי רת"ם

1. ריכוז התצפיות על צמחי ארץ ישראל, קליטתן, אירגונן ואיסוף המידע שנאסף.
2. פרויקט המינים הנדירים - רישום כל המינים הנדירים והמינים שבסכנת הכחדה בארץ ישראל. קטלוגם על-פי העשבייה, הכנת רשימות כלליות ואזוריות של המינים הנדירים והיפוש צמחים נדירים על-פי הרשימות.
3. חלקות מעקב - חלקות הממוקמות ליד בתי-ספר שדה, שבהן מתבצע דיגום רב-שנתי צמחי ארץ ישראל. האוסף מצוי בבני"ס שדה הר גילה.
4. אוסף תצוגה ולמוד - הקמת אוספי קוצים, שלדי צמחים יבשים ויחידות תפוצה של צמחי ארץ ישראל. האוסף מצוי בבני"ס שדה הר גילה.
5. עלון "רתם" - כתב עת לנושאי שדה בוטניים בארץ ישראל.
6. הדרכות בוטניות למדריכי החברה.
7. טיולי פריחה לחברי החברה להגנת הטבע, בשיתוף עם מחלקת הטיולים.

ד"ר אבי שמידע - מנהל רת"ם

אילנה אלמוג - מזכירת רת"ם

עופר כהן - הדרכה ותקשורת עם נציגי רת"ם, סקרי צומח

ד"ר גד פולק - עלון "רתם"

תצפיות בהאבקת פרחי ראוה אדומים ובהתנהגות מאביקיהם

אמוץ דפני, ספי גרינבוים ויורם כהנא

מכוא

פרחי חלפושיות מוגדרים כפרחים המותאמים במיוחד להאבקת חלפושיות, והמצוידים בתכונות המתאימות לתפילה החושית של החלפושיות, להתנהגותן בפרחים, לצרכיהן המזוניים ובעיקר להתמודדות עם הסכנה האורבת לפרחים מגפי הפה הנושכים-לועסים של החלפושיות. פרחי חלפושיות נפוצים בחבלים הטרופליים, שם מאפשרים התנאים הלציביים והנוחים של האקוסיסטמה השתמרות של תכונות פרימיטיביות (Faegri and van der Pijl, 1979).

פרחי חלפושיות אינם מהווים קבוצה סיסטמטית אחת, אלא שילכים למספר רב של סוגים ומשפחות. כאשר אנו מזהים מין מסוים כפרח חלפושיות, אין להסיק מכך לגבי שאר בני הסוג ובוודאי שלא לגבי כלל המשפחה.

העבודה הנוכחית תעסוק בפרחי ראוה אדומים, הנפוצים בצמחיה היס-תיכונית ומן הכולטים בפרחתה, שהם מוקד משיכה להאבקת חלפושיות.

חלפושיות הפרחים מבקרות באופן סדיר בפרחים לשם אכילת אבקה, לגימת צוף (לא בארץ), או אכילת חלקים לא רבייתיים כעלי כותרת, גופי מזון או סטימינודים. יש להן תכונות המאפשרות להן לגרום להאבקת הפרח, תוך כדי ניצול המזון שבו. החלפושיות מגושמות באופן יחסי ומתקשות באיתור ובנחיתה בפרחים. האבקה עשויה להיצמד לכל מקום בגופן בלי שתיאסף לאיברם מיוחדים לכך כאצל הדבורניים. חלפושיות אלו עשויות להיחשב כמאביקות, הן משום שבפרחים יש התאמות בשבילן והן משום שבהשוואה לחלפושיות אחרות התפתחו אצלן במשך הזמן מנגנונים המאפשרים ניצול פרחים כמקור מזון.

חשילותן של החלפושיות כמאביקות קטנה באזורים צפוניים וקרים (Hagerup, 1951), בהרים רמים (Arroyo et al., 1982; עברי, 1985) וכן במדבריות (כסלו, 1972). על-פי גרנט (Grant, 1950) חלפושיות חשובות כמאביקות באזורים חצי מדבריים כאירן, דרום אפריקה וקליפורניה, יותר מאשר באזורים לחים. העבודה הנוכחית תעסוק בסוג **אמפיקומה** שנמצאה כמאביקה עיקרית של פרחי ראוה האדומים, הנחשבים לפרחי חלפושיות מובהקים.

האבולוציה של פרחי חלפושיות

הנחה מקובלת היא שחלפושיות היו קבוצת המאביקים הראשונה וכל הפרחים של מכוסי הזרע הראשונים רכשו את התאמותיהם הראשונות להאבקה על-ידי חלפושיות. מתברר מכך

כל לפרחים המואבקים על-ידי חלפושיות יש תכונות פרזיטיביות, או ש"אין פרחי חלפושיות" משום שמאבקים מפותחים יותר תפסו את מקומן של החלפושיות והאבקה חלפושיות היא שרידית (Faegri and van der Pijl, 1979; Grant 1950).

בתקופות קדומות היו החלפושיות דומיננטיות והטבעו חותמן על ההתאמות בפרחים. במהלך האבולוציה יורדות חשיבותן כמאבקות וחשיבות ההתאמות בפרחים בשבילן, אולם האבקה על-ידי חלפושיות חוזרת ומופיעה פעמים רבות במהלך האבולוציה במשפחות שונות. תופעה זו מצויה גם במשפחות מתקדמות יחסית כמורכבים, שלהביים, שושניים וסחלביים כתוצאה מלחץ של תחרות על מאבקים (Grant, 1959). תכונות פרחי החלפושיות שהתפתחו במהלך האבולוציה סוכמו על-ידי Faegri and van der Pijl (1979) ובמקביל להן הם התאימו גם את התכונות המקבילות של חלפושיות הפרחים.

חלפושיות הפרחים

פרחי החלפושיות

1. פרחים יחידים וגדולים או תפרחות צפופות. בעלות כושר תעופה נמוך, מתקשות באיתור הפרחים ובנחיתה מדויקת בהם.
2. חסרי צורה מיוחדת, בדרך כלל בעלי פרחים דומים לצלחת או קערה לא עמוקים. מעדיפות פרחים שטוחים, אינן מעמיקות לחדור לפרחים, בעלות גפי פה קצרים.
3. בעלי אבקנים מרובים בדרך כלל. בעלי תוספות כגופי מזון סטמינודים, לעתים קרובות הביציות מוגנות. החלפושיות אוכלות חלקי פרח נוספים מלבד אבקה.
4. המזון בפרח גלוי. מחפשות מזון גלוי, אברי מציצה פחות מצויים.
5. אברי רבייה חשופים שקל לבוא במגע עמם. החלפושיות נעות בפרח תוך כדי אכילה.
6. בפרחים קלימת פרוטוגיניה בדרך כלל. שוהות זמן רב בפרחים.
7. בעלי ריחות חזקים בדרך כלל. לחלפושיות חוש ריח מפותח בדרך כלל.
8. מעט אמצעי משיכה ויזואליים, חסרי נתיבי צוף. חוש הראייה בלתי מפותח בהשוואה לקבוצות מאבקים אחרות.

רבות מן התכונות הללו מצויות בפרחי ראוה אדומים, הנפוצים בצמחייה הים-תיכונית ומן הבולטות בפרחייתה. שמידע (1981), שאפיון את התופעה, הבחין בהתכנסותה בקרב מינים מסוגים שונים באזור הים-התיכון. למינים אלו, מלבד היותם אדומים, יש פרח גדול דמוי צלחת ועשיר באבקה. בטבלה 1 מופיע סיכום של התכונות המאפיינות את צמחי הראוה האדומים החשובים בארץ.

במרבית בתי-הגידול הים-תיכוניים בארץ קיים סדר קבוע בפרחי פרחי הראוה האדומים, כאשר מין מסוים מפרחי הראוה האדומים מחליף מין אחר באותו בית-גידול (היסט הנישה). פרחי הראוה האדומים מושכים אליהם זיבליות פרחים גדולות, הבאות לאכול מהמלאי העשיר של האבקה בפרחים. לכן הנלה שמידע (1981) שהצבע האדום קשור בהאבקה זיבליות אלו והיסט הנישה של פרחי הראוה קשור בהתמחות בניצול המשאב המשותף של המאביקים בתקופות שונות של עונת הפרחה.

עברי (1985), שערך תצפיות בהתנהגות הזיבליות בפרחי ראוה אדומים ובדק את העדפת הזיבליות לפרחים בעלי צבע מסוים, הבחין שזיבליות הפרחים מאתרות את הפרחים בראייה, ואילו חוש הריח אינו ממלא תפקיד חשוב במשיכתן אל הפרחים. זיבליות אלה מבחינות בצבע האדום, והן מעדיפות צבע זה על פני צבעים אחרים.

לאור העבודות של שמידע (1981) ועברי (1985) מצאנו לנכון לבדוק את התכונות האופטיות של הפרחים האדומים השונים ולברר אם צירוף הצבעים אדום-שחור עדיף על פני אדום בלבד. כן נערכה חזרה על ניסויי העדפת הצבע בחיפושיות מסוג אמפיקומה.

כן חיפשנו קשר בין הפרחים בחלקה ובין זיבליות הפרחים, ובדקנו באיזו מידה נהנה כל מין צמח בתורו מהמשאב המשותף של המאביקים בתקופות שונות של עונת הפרחה.

נבדקו גם ההיבטים הבאים: האם קיימת העדפה של אחד ממיני הצמחים על-לדי מאביקים אלו ואחרים? מהו סדר הפרחה ומהו משך החיים של כל פרח? האם היסט הנישה קיים רק בין פרחי הראוה האדומים או גם בין זיבליות הפרחים? האם לכל מין בעל פרחים אדומים מין זיבליות משלו? האם מדובר בבקיעה אחת של זיבליות או בבקיעות רצופות? האם ישנם מאביקים חשובים נוספים שטרם זכו להשומת-הלב הראויה והמנצלים את הפרח ללינת-לילה או כמקלט זמני?

שיטות וחומרים

בעונת הפרחה של 1985-6 בחודשים ינואר - מאי, נערכו תצפיות בהאבקה פרחי ראוה אדומים בחורשת האורנים ליד קיבוץ עין-השופט, בחורשת הארבעים שבכרמל ובחורשת טל.

התצפיות שהתרכזו בכושר המשיכה של דגמי הפרחים נעשו בשלושת האתרים ב-1986 והתצפיות שהתרכזו בפנולוגיה ובהתנהגות המאביקים נעשו בעין השופט ב-1985.

א. הדמיון האופטי בין פרחי הראוה האדומים

הרכב האור החוזר מהפרחים (Reflectance) נקבע באמצעות ספקטרופוטומטר מדגם Spectronic 20 (מתוצרת Bausch and Lomb) שהוצמד לו התקן מיוחד המודד את האור החוזר.

עקרון פעולת המכשיר מבוסס על הקרנת האובייקט באורך גל מסוים (הנלתי לשנינו והנקבע על-ידי הניסוי) ומדידת כמות האור החוזרת באחוזים מכלל אותו אורך הגל. על-ידי בדיקה בסדרה של אורכי גל שונים מקבלים את ספקטרום ההחזרה של האובייקט.

אורכי גל שבהם קלימת החזרה רבה הם הקובעים את הצבע הנראה בעינינו. החזר נמוך פירושו שאורך גל זה אינו מרכיב של הצבע הנראה לעינינו, שהוא סכום של האור מאורכי הגל השונים.

ב. כושר המשכה של דגמי פרחי ראוזה בעלי צבעים שונים לגבי החיפושיות מהסוג אמפיקומה

עשרים וארבעה דגמי פרחים העשויים בתבנית פרחי האדומים (פרחי צלחת) פוזרו באקראי בין אוכלוסיות האדומים, בין השעות 10:00 ו-14:00 (שעות שבהן פעילות החיפושיות היא בשלילה).

כל חזרה כללה ארבעה דגמים מכל אחד מששת הצבעים: אדום, כחול, ירוק, צהוב, לבן וחום, למשך 4 שעות. המודלים הוכנו מכוסיות פלסטיק קטנות (קוטר 3.5 ס"מ, גובה 5 ס"מ) שנעטפו בנייר קרפ בששת הצבעים השונים, והוצבו על-גבי קסמי עץ בגובה פרחי הראוזה האדומים.

בניסוי מקדים הובהר שחיפושיות כמעט שאינן מבקרות בדגמים גבוהים מדי או נמוכים מדי.

ג. גורם המשכה של הצירוף אדום-שחור בפרחי הראוזה האדומים

בכל אחת מששת נקודות תצפית שונות בשולי שדה פרחי הראוזה (באמצע השדה כושר משכת החיפושיות ירוד, כנראה, עקב תחרות בין הפרחים) הוצבו 3 צלחות פטרי אדומות בעלות מרכז שונה:

1. מרכז שחור (קוטר 1.5 ס"מ)

2. חיפושית מסוג אמפיקומה המודבקת במרכז.

3. מרכז אדום (ללא שלנוי משאר חלקה הצלחת).

כל הדגמים הונחו על פני האדמה בשולי השדה או בקרחות.

כל חזרה נמשכה ארבע שעות וכללה שלוש צלחות שונות צמודות זו לזו, אשר יחדיו היו חזרה אחת מתוך שש.

כל אחת מצלחות הפטרי מולאה במים עם דטרגנט על מנת ללכוד את החיפושיות, כדי שיהיה אפשר לספור אותן לאחר מכן וכן על מנת לנטרל את גורם הריח (החיפושיות נאספו מדי פעם כדי למנוע שלנוי בתנאי הניסוי).

ד. כושר המשכה של פרחי האדומים השונים

כדי לבדוק את מידת ההעדפה של הפרחים האדומים השונים על-ידי המאביקים השונים נבדקה תדירות המבקרים בכל מין פרח. התצפית נערכה ב-1985 בעין השופט. נבדקה תדירות המגיעים בצלקת בפרקי זמן של 20 דקות בקבוצות של 20 פרחים מכל מין הפורחים בו בזמן (מלבד פרג הפורח מאוחר יותר).

ה. מהלך התצפיות

במשך העונה (1985, בעין השופט), זכה המקום לביקור אחת לשלושה ימים. בכל ביקור כזה, שארך 3-5 שעות תצפית, נספרו פרחי הראווה האדומים לפי מינים בארבעה קווי אורך (100 מטר כל אחד), שהיו מדגם מליצג מכלל פרחי הראווה האדומים בחלקה.

הספירה נערכה בשעות החמות של היום, כדי שבזמן הספירה יהיו כל הפרחים פתוחים ויאפשרו ספירה נאותה.

תצפיות בביקורי המאביקים ובהתנהגותם בפרחים נעשו בשעות הפעילות ביום, ובשעות אחר-הצהריים, לאחר סיום הפעילות של חלק מהמאביקים והתחלת הפעילות של המאביקים המתכנסים ללילה. בדיקות מספריות של מאביקים בפרחים נעשו על-ידי ספירת נגיעות המאביקים בצלקת ב-20 פרחים מכל מין בפרק זמן של 20 דקות. הבדיקות נעשו בשעות שבהן מגיעה פעילות המאביקים לשאה. משום כך לא נערכו בדיקות מספריות של אויצרות, ששעות פעילותם בפרחי הראווה האדומים הן אחר-הצהריים ושונות משעות הפעילות של שאר המאביקים.

התצפיות נעשו במספר פרחים זהה מכל מין ואפשרו בדיקת העדפת לפי משיכת הפרחים ולא לפי מספרם בחלקה. נוסף על תצפיות ישירות בהתנהגות המאביקים בשטח, נאספו בשעות אחר-הצהריים (שעות שבהן פעילות האמפליקומות יורדת וקל לתופסן) כל האמפליקומות בחלקה לפי סוגי פרחי הראווה האדומים שבהם נמצאו, וסומנו בתוויות ממוספרות. באותו יום, בזמן מספור האמפליקומות, נערכה ספירה וכן תצפיות באמפליקומות שסומנו בעבר וששהו באותו זמן בחלקה. למחרת שוחררו האמפליקומות בחלקה בשעות שבהן מגיעה פעילותן לשאה, כך שלא יווצר מצב שבו מספר רב של אמפליקומות יהיה חשוף לסכנת טרף עקב ריכוזן במקום אחד ופעילותן האיטית.

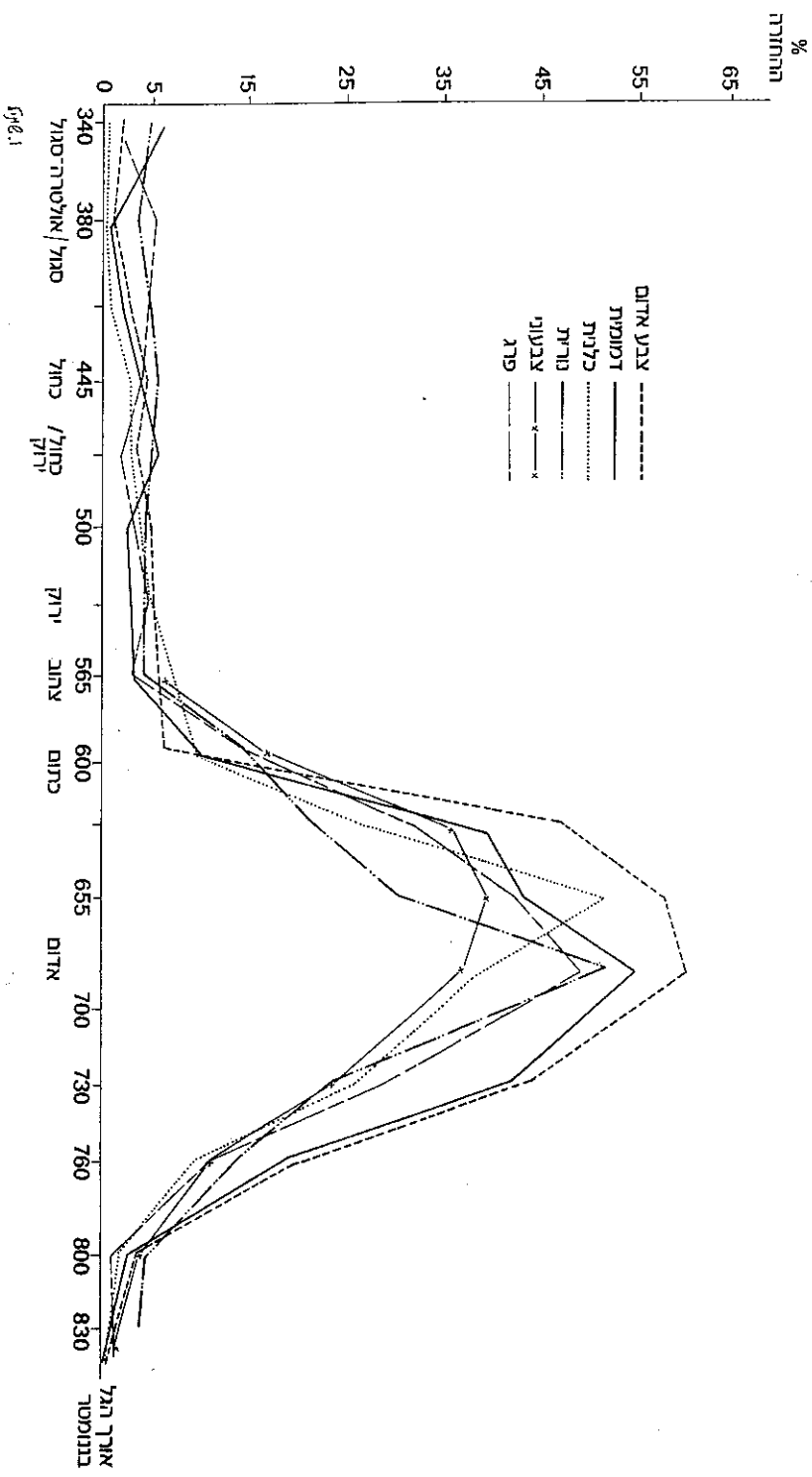
עם תחילת פריחת הפרגים והופעת האמפליקומות בפרג נספרו האמפליקומות בפרג לפי מינים (ללא סימון אישי) כשכל מין מופרד לזכרים ולנקבות.

תוצאות

הדמיון האופטי בין פרחי הראווה האדומים:

הרכב האור החוזר באורכי הגל השונים מהפרחים האדומים מוצג באיור מס' 1. במדידת הרכב האור החוזר מהפרחים נמצא שכמות האור החוזרת באורכי הגל 340-560 ננומטר נמוכה מאוד בכל הפרטים שנבדקו ואינה עולה על 5%.

בין אורכי הגל 600-760 ננומטר בתחום הכתום-אדום כמות האור המוחזרת רבה מאוד ודומה מאוד בין כל האדומים (45% עד 55%). הצבע (Paint) האדום (ששליש בסיס להשוואה בין צבעי הפרחים) בעל ההרכב האדום (Colour) הוא הנקי ביותר ולכן החזיר את כמות האור הרבה ביותר באורך הגל האדום. הצבעוני, שהוא בעל צבע אדום-כתום מבין שאר האדומים, החזיר את כמות האור הנמוכה ביותר באורך הגל האדום.



איור 1: חומציות במחזור האור בין פרחי הראווה האדומים.

לאחר התחום האדום, מאורך גל 830 ננומטר חלה לרידה גדולה בכמות האור המוחזרת בכל הפרטים, וכמות האור המוחזרת היתה כמעט אפסית.

כושר המשכה של דגמי פרחי ראווה בעלי צבעים שונים לחיפושיות מהסוג אמפיקומה תוצאות הניסוי הבודק את העדפת הצבע של החיפושיות מוצג בטבלה מס' 2. בחמש תצפיות שונות מצאנו שדגמי פרחי הראווה בצבע האדום היו מועדפים על-לדי החיפושיות על פני דגמי פרחי ראווה בצבעים כחול לרוק, צהוב, לבן וחום.

מצאנו שקלים הבדל גדול במספר החיפושיות אשר ביקרו בדגמים האדומים לעומת אלה שביקרו בדגמים בצבעים האחרים. הוכחה לכך היא העובדה שמספר החיפושיות שביקרו בדגמים האדומים הוא 87% מכלל הביקורים בכל הדגמים יחדיו.

טבלה 2: כושר המשכה של דגמי פרחי הראווה בעלי צבעים שונים לגבי החיפושיות מהסוג אמפיקומה. (המספרים מציינים מספר ביקורי חיפושיות בדגמי הפרחים)

סוג פרח הראווה	המקום ותאריך	טמפ' ב-°C	לחות %	אדום	כחול	לרוק	צהוב	לבן	חום	סה"כ חיפושיות
נורית	עין השופט 8.3.86	20.1	62.3	33	0	1	1	2	0	37
נורית	חלפה 15.3.86	19.7	61.6	19	1	0	1	1	1	23
נורית	חלפה 16.3.86	19.1	64.8	26	1	1	1	1	1	31
נורית	חורשת טל 17.3.86	23	47.3	24	1	0	0	0	1	26
צבעוני	חורשת טל 18.3.86	22.1	51.1	26	1	0	0	2	0	29
סה"כ				128	4	2	3	6	3	146

גורם המשכה של הצירוף אדום-שחור בפרחי הראווה האדומים תוצאות ברירת כושר המשכה של הדגמים האדומים, האדומים בעלי מרכז שחור והאדומים עם חיפושיות מהסוג אמפיקומה במרכזן, מוצגת בטבלה מס' 3.

מטבלה מס' 3 אפשר להבחין בברור שמידת המשכה של הדגמים בעלי מרכז שחור רבה יותר מזו של האדומים אדומים בלבד. כמו כן מידת המשכה של הדגמים האדומים שבמרכזן נמצאת חיפושית, קטנה מזו של הדגמים האדומים בעלי המרכז השחור אך רבה יותר מזו של הדגמים האדומים.

במרבית המקרים מספר הזכרים שנמשכו לדגמים בעלי המרכז השחור ולדגמים שבמרכזן

טבלה 3: גורם המשככה של הצרוף ארום-שחור כפרחי הראווה האדומים (המספרים מציינים מספר בלקורי החיפושיות בדגמי הפרחים)

היחס בין זכרים לנקבות	מילני האמפיקומה שנמצאו בדגמים	צלחה אדומה + כחם כהה		צלחה אדומה + נקבה		צלחה אדומה		לחות ב-%	טמפ' ב-°C	המקום ותאריך
		♀	♂	♀	♂	♀	♂			
(1.7:1) 39/ /22	A. libanensis A. hyrax A. aleppensis A. syriaca	20	9	15	7	4	6	64.3	19.3	חיפה 14.3.86
(3.7:1) 26/ /26	A. libanensis A. hyrax A. aleppensis A. syriaca	13	2	6	3	7	2	63.2	21	עין השופט 15.3.86
(2.07:1) 54/ /26	A. libanensis A. hyrax A. aleppensis A. syriaca	20	13	16	11	18	2	67	18.6	חיפה 16.3.86
(2.1:1) 26/ /12	A. aleppensis A. genei A. syriaca	14	8	9	4	3	0	46.7	24.2	חורשת טל 21.3.86
(2.1:1) 145/ /67		99		71		42				סה"כ

* הגדרת החיפושיות נעשתה על-ידי L. Losito מאוקספורד.

טבלה 4: העדפת הפרחים האדומים על-ידי המאביקים השונים על-פי מספר הנגיעות בצלקת בפרקי זמן קצובים של 20 דקות בקבוצה של 20 פרחים (הנתונים מבטאים ממוצע ± סטילת התקן).

המאביק	כלנית n = 15 (6.3-17.3)	צבעוני n = 20 (15.3-28.3)	נורית n = 18 (29.3-17.3)	פרג n = 27 (19.4-10.4)
אמפיקומת הכלנית	4.8 ± 0.8	5.2 ± 1.0	9.0 ± 1.1	--
אמפיקומה סורית	--	--	--	9.4 ± 4.4
אמפיקומה קרחת	--	--	--	8.1 ± 6.5
אמפיקומת הפרג	--	--	--	0.9 ± 0.19
אמפיקומה עגולה	--	--	--	0.5 ± 0.17
לזיוגלוטום מרג' ינטום	4.2 ± 0.6	6.6 ± 0.8	11.4 ± 0.8	9.1 ± 2.0
*דבורת דבש	3.6 ± 2.1	--	--	--
סלנהלונה	--	--	--	2.7 ± 3.1
סה"כ חיפושיות	4.8	5.2	9.0	18.9
סה"כ מאביקים	12.6	11.8	20.4	30.7

* חלקת התצפית היתה סמוכה לכונרת דבורים.

חלפושיות היה רב יותר ממספר הנקבות. יצוין שהנקבות שוהות זמן רב בפרחים ואוכלות אבקה בעוד הזכרים מבלים זמן רב בתנועות בין הפרחים בחיפוש אחר זיווג והם הפעילים יותר.

כושר המשכה של פרחי האדומים השונים

בטבלה מס' 4 מוצגים הנתונים על אודות העדפת פרחי האדומים על-ידי המאביקים השונים.

סיכום הנתונים מראה בבירור (בהתעלם מדבורת הדבש שאינו גורם טבעי במערכת) שסדר ההעדפה (לפי תדירות החרקים המבקרים) הוא כלנית < צבעוני > נורית > פרג. לגבי חלפושיות בלבד בולט במיוחד ההבדל בין כלנית וצבעוני לבין נורית ופרג. יש להזכיר שהכלנית מצויה כבר לאחר שלא פריחה כאשר מצויה אמפיקומת הכלנית בכמויות בה בעת עם פריחת נורית וצבעוני.

פעילות המאביקים ואפיון דגמי ההתנהגות בפרחים השונים

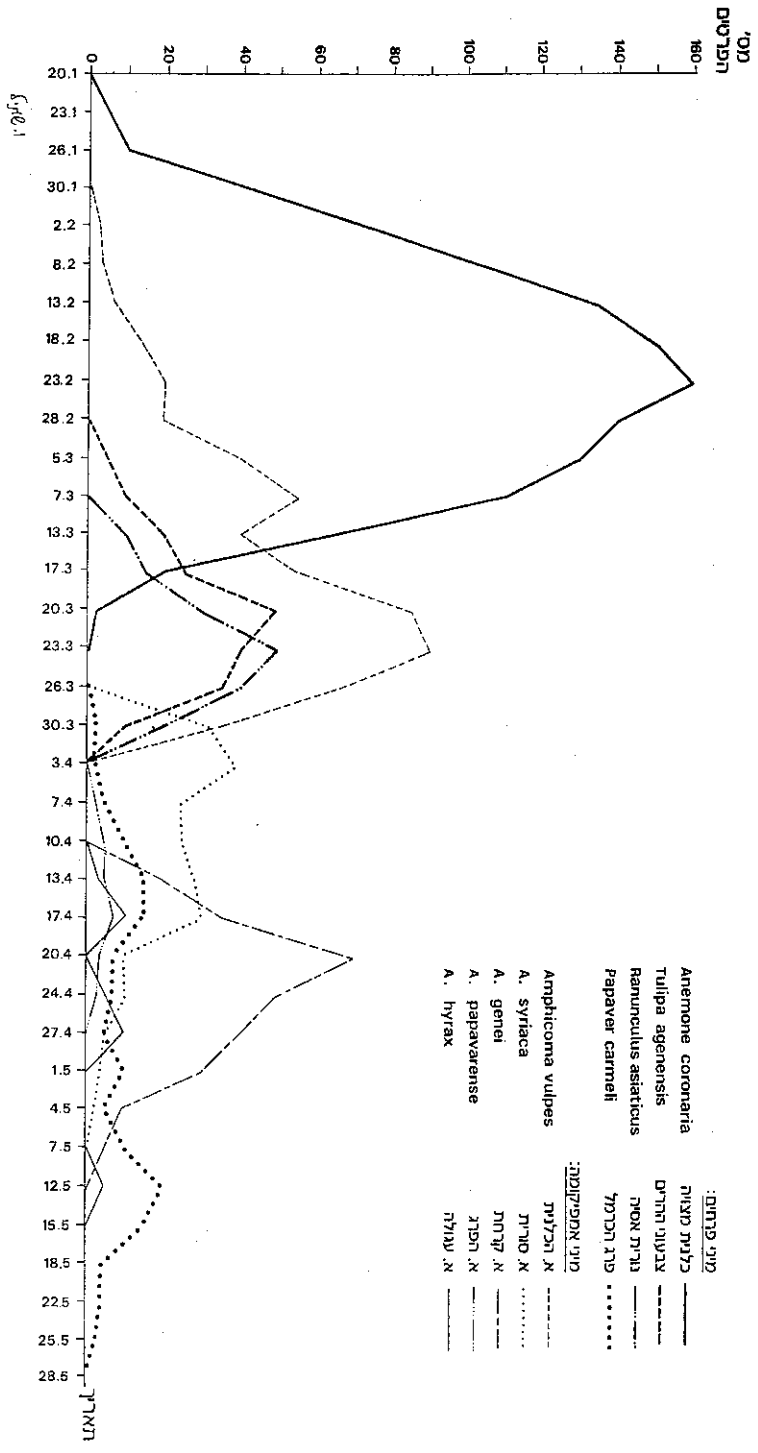
אמפיקומת הכלנית *Amphicoma vulpes*

מופיעה לראשונה כשבועיים לאחר תחילת פריחת הכלניות (ראה איור 2). בתחילת עונת הפריחה הן מעטות ורמת פעילותן נמוכה. עם התמשכות העונה ועליית הטמפרטורה עולה מספרן וכן רמת פעילותן. סמוך לסוף חודש פברואר נרשמה ירידה במספרן, במקביל לסיום עונת הכלניות. בתחילת חודש מרץ נצפתה במספרן עליה המקבילה לפריחת הצבעוני והנורית (משמע שני שאים). בתקופה זו נמצאות החלפושיות בשאי פעילות ונעות במהירות בין הפרחים ועוברות ממין אדום אחד למין אדום שני, זאת ללא הבחנה ביניהם ובמסלול הקצר ביותר אליהם כשהן חולפות ליד פרחים לא אדומים בלי לבקר בהם. החלפושיות נמצאו בפרחים אדומים בלבד, כאשר עיקר פעילותן אכילה אבקה או הזדווגות; לעתים הן שוהות ללא תנועה בפרחים. כתוצאה מהחלפושים בפרחים מצויה בדרך כלל אבקה בכמות רבה על שערות גופן.

לפי תדירות נגיעות האמפיקומות בצלקת, ביחידת הזמן (בתקופה שבה פורחים כלנית, צבעוני ונורית בו בזמן) רואים (טבלה מס' 4) העדפה ברורה של הנוריות (9.0 ± 1.1) על הצבעוני (5.2 ± 1.0) והכלנית (4.8 ± 0.8) (הנתונים משקפים תדירות נגיעות בצלקת ליחידה של 20 דקות) במין זה שנעלם לפני הופעת הפרג.

לאחר ביקור החלפושית בפרחים נראים עלי הכותרת של הפרח מרופטים ומושחתים. עיקר האבקה שלהן נעשית, ככל הנראה, על-ידי הזכרים העפים במהירות מפרח לפרח, בחפשמ אחר נקבות להזדווגות.

לעומתם נראו הנקבות שוהות זמן ממושך בפרחים, כשהן עוסקות באיסוף ובאכילת אבקה מהאבקנים ומחלקי הפרח השונים שעליהם נאספה אבקה. על היחס בין זכרים ובין נקבות של אמפיקומת הכלנית במשך העונה - ראה טבלה 5.



איור 2: מולד הפריחה של המינים בעלי הפרחים האדומים והופעת מיני האספיקולומה (עיר השוטט 1985).

בתחילת חודש אפריל, סמוך לסיום פריחת הצבעוני והנורית ותחילת פריחת הפרג, נרשמה ירידה במספרן. הן נעלמות בהדרגה ואת מקומן תופסות אמפיקומות הפרג (ראה איור מס' 2).

אמפיקומה טורית *Amphicoma syriaca*

מופיעה לראשונה עם תחילת פריחת הפרג בחלקה (ראה איור מס' 2). מספרן עולה מיום ליום, ושבוע לאחר הופעתן מגיע מספרן לשואו. בתקופה זו הן נמצאות בשיא פעילותן, נעות במהירות בין הפרחים ועוברות מן הפרגים לנוריות ללא הבחנה ביניהם. בבוקר עם עליית הטמפרטורה עולה מספרן בחלקה וכן רמת פעילותן. עיקר האבקה שלהן נעשית, ככל הנראה, על-ידי הזכרים העפים במהירות בין הפרחים האדומים, בחפשו אחר הנקבות להזדווגות. לעומתם נראו הנקבות שוהות זמן ממושך בתוך הפרחים, כשהן עוסקות באיסוף אבקה ובאכילתה מהאבקנים ומעלי הכותרת. לאחר ביקורים אחדים בפרגים נושרים עלי הכותרת של הפרח, האבקנים נובלים ונשארת רק הצלקת. בשעה זו מתמעט מספרן בפרגים, פעילותן יורדת והן עוברות לפרחים כחרצית, מקור החסידה וברקן ושוהות בהם ללא תנועה במשך הלילה. באמצע חודש אפריל נרשמת ירידה במספרן ורמת פעילותן יורדת (את מקומן בחלקה תופסות האמפיקומות הקרחות) עד העלמם בתחילת חודש מאי (ראה איור מס' 2).

אמפיקומה קרחת *Amphicoma genei*

לאחר שבועיים של פריחת הפרג הן מופיעות לראשונה בחלקה (ראה איור מס' 2). בתחילה מספרן מועט, אך עולה בהדרגה מתצפית לתצפית. באמצע חודש אפריל, עם ירידת מספר הכלניות, הן תופסות את מקומן. מספרן בחלקה מגיע לשואו והן נמצאות בשיא פעילותן. נעות במהירות בין פרחי הפרג, כשהן עוסקות בהזדווגות ובאכילת אבקה, הנמצאת בדרך כלל בכמות רבה על שערות גופן, ולפעמים אף מכסה את כל גופן באבקה, כתוצאה מהתפלשות בפרחים. עיקר האבקתן נעשית, ככל הנראה, על-ידי הזכרים העפים במהירות בין הפרחים בחפשו אחר נקבות להזדווגות. בשעות הצהריים לאחר ביקורים אחדים בפרגים נושרים עלי הכותרת והאבקנים, מספר הפרגים בחלקה יורד ובמקביל מתמעט מספרן בפרגים. בשעה זו הן עוברות לפרחים לא אדומים ושוהות בהם ללא תנועה במשך הלילה. בסוף חודש אפריל מספרן בחלקה מתמעט מתצפית לתצפית ופעילותן יורדת. באמצע חודש מאי, כשבועיים לפני סיום עונת פריחת הפרגים, הן נעלמות (ראה איור מס' 2).

אמפיקומת הפרג *Amphicoma papaverense*

שלושה ימים לאחר הופעת הפרג הן הופיעו לראשונה בחלקה (ראה איור מס' 2). אמפיקומות אלו מעטות והן אף לא נראו בכל התצפיות. בפעמים שהן נמצאו בחלקה הן היו מעטות ורמת פעילותן היתה נמוכה.

אמפיקומות אלו גדולות משאר האמפיקומות שנמצאו בפרחי הראווה האדומים. מעופן בין הפרגים ופעילותן בתוכם מסורבלים. הן נראו שוהות זמן ממושך באותו פרח, כשהן עוסקות באיסוף אבקה ובאכילתה וכן בפעילות הזדווגות. הפרגים שבהם ביקרו נמצאו לאחר מכן מרופטים ולעתים אף חסרי עלי כותרת ואבקנים. בשעות הצהריים הן נעלמות, ופעילותן בפרגים מסתיימת במקביל לירידה במספר הפרגים בחלקה. בשעה זו הן עוברות אל פרחים לא אדומים ושוהות בהם ללא תנועה במשך הלילה.

בתאריך 27.4 מסתיימת פעילותן בפרגים והן נעלמות.

אמפיקומה עגולה *Amphicoma hyrax*

ב-13.4, שלושה שבועות לאחר הופעת הפרג, הן מופיעות לראשונה. האמפיקומות מעטות והן אף לא נראו בכל החצפיות. בפעמים שהן נמצאו בחלקה, הן היו מעטות אך פעילות מאוד. נעו במהירות בין הפרחים ותוך כדי כך האביקו פרגים רבים. הן נראו שוהות בפרגים כשהן עוסקות בפעילות הזדווגות ואכילת אבקה, הנמצאת בדרך כלל בכמות רבה על שערות גופן ולעתים אף מכסה את כל גופן כתוצאה מההתפלשות בפרחים. בשעות הצהריים יורדת פעילותן במקביל לירידת מספר הפרגים בחלקה, הן עוברות לפרחים לא אדומים ושוהות בפרחים ללא תנועה במשך הלילה. כשבוועים לפני סיום פריחת הפרגים מסתיימת פעילותן והן נעלמות (ראה איור מס' 2).

מאבקים שאינם חיפושיות

Lasioglossum (Evyllaeus) marginatum (Br.) לינגלוסום מרג'ינטום

באמצע חודש פברואר, כאשר פריחת הכלניות בשאיה, הן מופיעות לראשונה. בשעות הבוקר המוקדמות הן אינן נראות בפרחי הראווה האדומים, אך במשך היום, כשהטמפרטורה עולה, עולה מספרן בחלקה וכן רמת פעילותן. דבורים בודדות אלו, למרות היותן קטנות, פעילות מאוד ונמרצות. במשך כל היום הן עוסקות באיסוף אבקה מהאבקנים ומחלקי הפרח השונים שעליהם נאספה אבקה. את האבקה הן אוספות על בטן ועל רגליהן האחוריות. לפי תדירות נגיעות בצלקת היא מעדיפה יותר מכל (על פי טבלה מס' 4) את הנודית (6.6 ± 0.8), ופחות מכל את הכלנית (4.2 ± 0.6). אפשר להבחין כי פרט לפרג סדר העדיפה דומה לזה של אמפיקומת הכלנית. אחר-הצהריים, ככל שיורדת הטמפרטורה מתמעטים פעילותן ומספרן, עד שהן נעלמות מהחלקה. לעתים רחוקות נמצאו דבורים אלו ישנות בפרחי הראווה האדומים, בעיקר לאחר שירד גשם. במשך הזמן הן נראו מבקרות את כל פרחי הראווה האדומים בחלקה, ולקראת סיום פריחת הפרגים הן נעלמו.

סינהלוניה *Synhalonia* sp.

דבורה בודדת גדולה המופיעה לראשונה עם הופעת הפרגים ופעילה רק בהם. פעילותה מתחילה בשעות הבוקרת המוקדמות, שעה שהטמפרטורה נמוכה ומזג האוויר קריר. הן מגיעות לחלקה, מסתובבות מסביב לפרגים הלוך וחזור, ולאחר כמה שניות נכנסות לתוכם במהירות ומתחילות בפעולת ההתפלשות. לאחר שניות אחדות הן עוזבות את הפרח ובוחרות בפרח אחר. לאחר כמה התפלשויות, כאשר כל גופן מכוסה באבקה, הן נעמדות באוויר או על עלה של צמח, ותוך כדי כך מעבירות את האבקה שהצטברה על גופן כתוצאה מההתפלשות אל הרגליים האחוריות, שם נאספת כל האבקה. כשהטמפרטורה עולה ונעשה חם בחוץ יורדת פעילותן עד שהן נעלמות. לקראת סוף חודש אפריל הן מסיימות את פעילותן במקביל לירידה במספר הפרגים.

אויצרה (גדולה) *Eucera* sp. (11-15 מ"מ)

באמצע חודש מרץ, עם סיום פריחת הכלניות ובעיצומה של פריחת הצבעוני והנורית, הופיעו לראשונה זכרים של אויצרות גדולות בחלקה. בבוקר, עם עליית הטמפרטורה, הם מתחילים את פעילותם בעיריונים, בעיריות ובתלתנים. אחר-הצהריים, כשהטמפרטורה יורדת ונעשה קריר יותר, יורדת פעילותם בפרחים, והם מתחילים לחפש מקום ללינת לילה בפרחי הראווה האדומים. לאחר נסיונות אחדים יבחרו בקפידה בפרחים המתאימים ביותר ללינת לילה, ובהם יאספו בקבוצות בנות 4-6 פרטים, כשהם מסודרים מסביב לאבקנים והצלקת זה ליד זה, ולפעמים בצברים זה על גבי זה. הפרחים שבהם נמצאו האויצרות היו בדרך כלל זקנים, או צעירים שבהם טרם הופיעה בהם אבקה. פעמים רבות נמצאו גם אויצרות קטנות באותם פרחים. בתחילת חודש אפריל יורד מספרם בפרחי הראווה האדומים, במקביל לסיום עונת הצבעוני והנוריות ובזמן פריחת הפרג.

אויצרה (קטנה) *Eucera* sp. * (7-9 מ"מ)

בתחילת חודש מרץ, כאשר מספר הכלניות בחלקה החל לרדת והחלו לפרוח צבעונים ונוריות, הופיעו לראשונה זכרים של אויצרות קטנות. בשעות הבוקר המוקדמות הם מתחילים לעלות על פרחי הראווה האדומים ונחשפים לשמש. עם עליית הטמפרטורה הם מתחילים את פעילותם בעיריות, בתלתנים ובפשתה שעירה. אחר-הצהריים, כשהטמפרטורה יורדת ונעשה קריר, יורדת פעילותם בפרחים, והם מתחילים לחפש מקום ללינת לילה בפרחי הראווה האדומים. תוך כדי חיפוש הם עוברים עד עשרה פרחים, ולבסוף בוחרים בפרחים המתאימים ביותר ללינת לילה, שבהם יתמקמו במשך הזמן בקבוצות בנות (10-20) פרטים, כשהם מסודרים בתוך הפרח מסביב לאבקנים והצלקת, וכן

* מילני האויצרה נמסרו להגדרה באוקספורד וטרם נתקבלה תשובה.

מחוץ לפרח בין הגביע והכותרת בנוריות, זה ליד זה, ולפעמים בצברים זה על גבי זה. פעמים רבות הצטרפו אליהם אויצרות גדולות. בתחילת חודש אפריל יורד מספרם בפרחי הראווה האדומים, במקביל לסיום פריחת הצבעוני והנורית ותחילת פריחת הפרג.

דיון ומסקנות

ההתכנסות לצבע האדום

לעומת הריח הממלא תפקיד עיקרי במשיכת החיפושיות בחבלים הטרופיים, הצבע הוא גורם משני, כנראה בשל יכולתם הוויזואלית הנמוכה של החיפושיות (Crowson 1981). לרבים מפרחי החיפושיות יש אמנם צבעים דלים ואחידים כלבן, ירקרק, קרם או צהוב חיוור, והם חסרי נתיבי צוף ואמצעי הנחיה (Faegri and van der Pijl, 1979).

אולם תפיסה זו עלולה להיות מוטעית לגבי פרחי החיפושיות בבת-גידול פתוחים מחוץ לחבלים הטרופיים ולגבי חיפושיות הפרחים באזורים הללו. לחיפושיות אלו כושר הכחנה צבעים גבוה למדי ואצל אחדות מהן אף נמצאה מערכת ראייה טריכרומטית בדומה לזו של דבורי דבש. ייתכן שבבת-גידול פתוחים עולה חשיבותו של הצבע כגורם משיכה על זו של גורם הריח, שחשיבותו כאן יורדת (עברי, כת"י).

אורה הוורוויץ (בעל פה) מרגישה שההתכנסות (קונברגנציה) לצבע האדום היא תופעה של מזרח הים התיכון ולא של כלל הים התיכון, כפי שסבור שמידע (1981). נתון זה מתאים לעובדה שהסוג אמפיקומה, הכולל כ-40-50 מינים, אף הוא ממזרח הים התיכון (Ch. O'Toole בעל-פה).

הצבע האדום כפי שהוא נראה בעין האדם אינו מלמד על הכמות היחסית של אורכי הגל השונים, ואילו בדיקת האור החוזר (Reflectance) מליצגת במידה רבה את הפרח כפי שהוא נחשף לעין החרק.

מצאנו (ראה אזור מס' 1) שאחוז האור המוחזר בעיקר בתחום כתום-אדום בכל הפרחים שנבדקו הוא כמעט זהה. לפיכך הסקנו שקיימת התכנסות בין פרחי הראווה האדומים לצבע האדום. לאור תוצאה זו אפשר להבין ולהסביר את התופעה שנצפתה על-ידי עברי (1985) ועל ידינו, כלומר את מעברן של הזיבליות ממין אדום אחד למין אדום אחר ללא הבחנה ביניהם.

העדפת הצבע האדום על-ידי החיפושיות מהסוג אמפיקומה

עברי (1985) הראה שהחיפושיות מעדיפות צבע אדום. הניסוי שלנו בדגמי פרחי הראווה (ראה טבלה מס' 2) מאשר את ממצאיו של עברי (1985), ומבהיר את התצפיות שבהן נראה שהחיפושיות אינן מבדילות בין הפרחים האדומים השונים וכי הריח אינו מהווה גירוי של משיכה. העובדה שהחיפושיות נמשכו לדגמי פרחים העשויים מכוסות פלסטיק ולצלחות הפטרי (ראה

טבלאות מס' 2,3) רומזת על כך שלצבע האדום יש חשיבות רבה יותר מאשר למבנה הפרח, וזו טיבה אפשרית לכושר הבחנה נמוך בין מיני הפרחים השונים זה מזה במבנם. לפחות פעם אחת נמצא שהחיפושיות עברו כקבוצה מפרחים אדומים לדרדר כחול, אך זה התרחש רק בסוף תקופת פריחת הנוריות, כאשר לא נותרה עוד אבקה וכשלא היו פרגים באזור.

הצירוף אדום-שחור בפרחי הראווה האדומים

התצפיות הראו שפרחי הראווה האדומים הם מקור מזון עיקרי לחיפושיות היו בסלס להשערת העבודה שלכתמים השחורים של פרחי הפרג והצבעוני, למרכז השחור-סגול בכלנית ובנורית והשחור-חום בדמומת יש חשיבות רבה בהיותם נלגוד המגביל את משלכת החיפושיות.

הכתמים הכהים עשויים לעזור וליזאלת לחיפושיות בזמן מעופן לאיתור פרחים, בשל הנלגוד הבולט ביום ובין עלל הכותרת האדומים.

בפרחי הראווה האדומים ובפרחים מלאכותיים שהצבנו, נראו פעמים רבות צברי חיפושיות ששוו בפרחים זמן קצר ולעתים אף תקופה ממושכת.

רעיון נוסף הוא שממעוף החיפושיות נראים הכתמים הכהים כצבר חיפושיות, העשוי להעיד על שפע האבקה. הכתמים עשויים להיות גם חיקוי של נקבה או צבר נקבות הנמצאות כבר בפרח וכך להיות גורם משיכה לזכרים. עדות לכך היא העובדה שזכרים נוחתים בנורית ובכלנית, במהירות רבה על הכתם השחור (או על גוש האבקנים במקרה שזוהי נורית) ואם אינם מוצאים שם חיפושית נקבה, הם עורכים ביקור קצר ומהיר על אבקני הפרח בלבד ונעלמים כעבור שניה אחת או שתיים (עברי, בע"פ).

התוצאות המורות שהחיפושיות מעדיפות באופן ברור (ראה טבלה מס' 3) את הדגמים האדומים בעלי הכתמים השחורים על פני אלה עם החיפושית והאדומים בלבד, מחזקות את ההנחה שלצירוף אדום-שחור כושר משיכה רב יותר מאשר לאדום בלבד. אך מאחר שהשתמשנו רק בחיפושית אחת על רקע אדום אין בתוצאות אלו כדי להצביע על כושר המשיכה האפשרי של צבר חיפושיות, אם כל בשל העובדה שלחיפושית אחת על צלחת פטרי אדומה יש כושר משיכה רב יותר מאשר לצלחת אדומה בלבד, סביר להניח שלצבר חיפושיות תהיה משיכה רבה עוד יותר.

מאחר שמצאנו שמיני החיפושיות מהסוג אמפיקומה, שהופיעו בדגמים האדומים בעלי מרכז שחור, בדגמים אדומים שבמרכזן חיפושית ובדגמים אדומים בלבד, היו זהים (ראה טבלה מס' 3), הסקנו שקלימת התכנסות בדגמי ההתנהגות של החיפושיות השונות.

גלי הפרחה

לפי שמדיע (1981), סדר הפרחה של פרחי הראווה האדומים הוא כדלהלן: הראשון לפרחה המתחילה באמצע ינואר הוא צבעוני ההרים הגדל בתפוצה בודדת בהרים, אף כל יש מקומות שבהם שולט הצבעוני באלפי פרטים צפופים. בחודש מרץ מחליפה אותו

באזור ההר הכלנית המצויה, אחריה באה נורית אסיה, ששיא פריחתה באפריל, ואילו הפרג האגסני מסיים את עונת פריחת האדומים בסוף אפריל ובתחילת מאי. עברי (1985) מצא בתצפיות בחורשת טל את סדר הפריחה הבא: בתחילה, באמצע חודש ינואר, מופיעה הכלנית המצויה, שאותה מחליפה בחודש מרץ נורית אסיה, ואילו הפרג האגסני תופס את מקומה בחודש אפריל. בעבודה הנוכחית קיבלנו סדר דומה הכולל גם את צבעוני ההרים. ראשונה פורחת הכלנית המצויה באמצע ינואר. מחליפים אותה צבעוני ההרים ונורית אסיה כמעט בלחד בסוף חודש פברואר, ואילו פרג הכרמל תופס את מקומם בסוף חודש מרץ עד סוף מאי (ראה איור מס' 2). פרט לממצאו של שמידע שהצבעוני מקדים את הכלנית, הרי כל הנתונים מצביעים על אותה מגמה. יש להניח שתאריכי הפריחה לסטו בהתאם להעדפות המינים השונים, בהתאם לבתי-הגידול וכן בהתאם לשנת התצפיות.

אפיון החיפושיות המאביקות

לפי בודנהימר (1961:445), זחלי החיפושיות המתכתיות (Cetoniidae), (שעמם נמנית האמפיקומה) מתפתחות בזבל טרי. גריןפלד (Grinfeld, 1975) מדגיש שהזיבליות (Scarabaeidae) שהוחמו לאכילת אבקה כמו *Amphicoma* ו-*Oxthyrea* (הגורמת נזק רב לפרחים ואינה ספציפית לפרחי הראווה האדומים. למעשה באביב היא נפוצה בכל הפרחים עתירי האבקה) ו-*Epicometis* (נתפסה על כלנית בכרמל), מוצאן מחיפושיות צמחוניות, ואילו חיפושיות אוכלות אבקה ממשפחות אחרות מקורן בחיפושיות טורפות, שאינן מיוצגות בין חיפושיות הפרחים בארץ.

לפי Crowson (1981:602) במשפחות של חיפושיות הנלזונות מפרחים, יש שעירות רבה של הפרטים. שעירות זו מסייעת (עמ' 606) לאיסוף גרגרי אבקה ויש לשער שהם מאביקים יעילים. בזכרי אמפיקומה נראה ששעירות זו מסייעת לחיפושיות עצמן באכילת אבקה. השערות הארוכות המצויות במיני סוג זה, מנוצות פחות או יותר, בדומה לשערות בדבורים בודדות (Fuchs, 1974). אצל הזכרים אפשר להבחין ברגל הקדמית במסרק, שנראה כהתאמה לאיסוף אבקה.

ברוב החיפושיות הרגל הקדמית משמשת לניקוי החזה הקדמי. ברור שמעבר אינטנסיובי של חרק גדול כזה ושעיר עשוי להגדיל את סיכויי האבקה (Crowson, 1981).

מהנתונים שלנו עולה כי ישנה בקיעה רצופה של פרטים בודדים, וכי לפחות לגבי אמפיקומת הכלנית נראה בבירור שאין מדובר בבקיעה אחת ובאותם פרטים, אלא ברצף של בקיעה וכפרטים שונים. עדות לכך היא העובדה כי האמפיקומות המסומנות נעלמו, אך לא נמצאו בחלקות שונות (כלומר, האמפיקומות החדשות אינן תוצאה של הגירה).

המידע על הביולוגיה של מיני האמפיקומה מקוטע ביותר. אבידב (1961:226) מצוין שככל הנראה, מקימות אמפיקומות אלו דור אחד בשנה והזחלים מתפתחים בקרקע של שיירי צמחים נרקבים.

לפי כהן (1984:34-5) עונת חליהן הגלויים של חיפושיות הפרג קצרה ונמשכת שבועות מספר. אך חליהן הסמויים נמשכים חודשים רבים. לפני מותן הן מטילות ביצים על צמחי בר שונים, ומהן מתפתחים זחלים הניזונים, ככל הנראה, משורשי צמחים ומצמחים נבולים בקרקע במשך חודשים רבים.

כמו כן נראו האמפיקומות טריות ורעננות ולא בנות חודשיים-שלושה, ולא נראה שהמהגרים היו, אם בכלל, זקנים יותר. מן הנתונים אפשר להבחין כי עונת פריחת הפרחים האדומים ארוכה יותר ממשך נוכחות האמפיקומות הקצר יותר, ונראה לכן שבזכות בקיעה ממושכת וקיומם של כמה גללי בקיעה מנצלות החיפושיות את כל עונת הפריחה. עדות מסידעת היא כי יש הזדווגויות כבר מתחילת פריחת הכלניות ועד סוף פריחת הנוריות.

לנוכח כושר הניידות הנמוך של החיפושיות ולאור המעקב שלנו בחלקות שכנות, יש לשער שמשך השהות בחלקה משקף, ולו במידת מה, את משך חיי האמפיקומות. כלומר, יש חילוף של פרטים במשך העונה. חילוף זה, האיטי בתחילה, הולך ונעשה מהיר לקראת עונת הפריחה של הנוריות (טבלה מס' 4).

לפיכך יש לשקול גם את קיומה של תחרות בין הפרטים של אמפיקומות הכלניות. בשל חלוקת העונה בין מיני האמפיקומה השונים, סביר להניח שהחל בהופעת הפרג קלימת תחרות בתוך הסוג אמפיקומה.

אמפיקומות הכלניות, הבדלים בין זכרים לנקבות

הזכרים מופיעים לראשונה שבוע לאחר הופעת הנקבות. בתחילת העונה שהותם הממוצעת בחלקה (על פי טבלה מס' 5) ארוכה בהרבה מזו של הנקבות, ומספר ההזדווגויות הממוצע של הזכרים גדול מזה של הנקבות.

לקראת אמצע עונת הפריחה, סמוך לעונת פריחת הצבעונים, משתווה פעילות הזכרים והנקבות. נראה כי ישנה התאמה בין משך השהות הממוצע ובין מספר ההזדווגויות הממוצע של כל פרט. פרט ששהה זמן רב יותר בשטח נצפה מזדוג מספר רב יותר של פעמים. כן נמצא כי פרט בודד מזדוג בממוצע 1-3 פעמים במשך שהותו בחלקה. ההזדווגויות נעשות על גבי פרחי ראווה אדומים ממלנים שונים וכן עם פרטים שונים מאותו מין (הזוגות אינם קבועים).

בתחילת העונה, בזמן פריחת הכלניות, שהותם של האמפיקומות בפרחים ממושכת. לעתים הם נשארים יום שלם באותו פרח בשל מזג האוויר שאינו מאפשר פעילות. עם פריחת הצבעונים והנוריות אפשר להבחין בברור בעליה בפעילות האמפיקומות. הזכרים שוהים פחות בתוך הפרחים ומרבים לעוף ביניהם. אפשר לפרש זאת כהתנהגות חיפוש אחר נקבות להזדווגות. הזכרים נכנסים במהירות לפרחים, עושים סיבוב אחד או שניים מסביב לאבקנים והצלקת, ולאחר מכן, משלא מצאו נקבות, עוברים לפרח הבא.

לעומתם שוהות הנקבות זמן ממושך בפרחים, נעות באיטיות בתוך הפרחים, תוך כדי אכילה ואיסוף אבקה מהאבקנים ומחלקי הפרח השונים שעליהם נאספה האבקה.

אפשר להבחין גם בהבדלים ברורים בשעירות גופם של הזכרים והנקבות, ההבדל אינו ניכר בכל חלקי הגוף, אלא רק באזור הבטן. אצל הזכר אפשר להבחין בשערות מעטות יחסית לעומת הנקבה. יש לשער, שיותר אבקה תיאסף על שערות אלו, ולכן למרות מספר ביקוריה המועט מזה של הזכר בפרחים, תהיה יעילותה גדולה יותר בעת המעבר בין הפרחים.

כושר המשיכה של האדומים השונים

הכלנית פורחת ראשונה בעונה גרועה מבחינת המאביקים (אמצע החורף). באותו זמן פעילותם של שני המאביקים העיקריים שלה, אמפיקומת הכלנית והלזיוגוסום, מעטה, בעיקר בשל מזג האוויר.

ישנם ימים שהכלניות נפתחות לשעות מעטות ולעתים אינן נפתחות כלל. כמות האבקה הזמינה נמוכה ויש לשער שהפיצוי לכן מתבטא בפרילחה ממושכת, הן של פרח בודד (ראה טבלה מס' 1), והן של כלל האוכלוסיה, וכך מגיעה עונת פריחת הכלניות קרוב יותר לשיא הפעילות של אמפיקומת הכלנית, החל לאחר שיא פריחת הכלניות.

יתכן שפריחתה הממושכת של הכלנית היא פיצוי לרגישותם הרבה של גרגרי האבקה הצפויים לנזק מהגשם. ברוב המקרים גרגרי האבקה תופחים מיד עם הירטבם ומתפוצצים, ואז לא יצלחו עוד לנביטה על צלקות הפרחים (איזזיקוביץ, 1979). לוצא, אפוא, כי צמחים החיים רק יום אחד, שבו הם עלולים להירטב, עלולים גם לאבד את יכולתם לגרום להאבקה וליצירת זרעים. בכלנית נמנעת הרטבת גרגרי האבקה על-ידי סגירת העטיף בלמי גשם, חשיפתה הממושכת (4-8 ימים) של האבקה, מקטינה אף היא את סיכויי השחתתה.

פיצוי אפשרי נוסף לאטרקטיביות הנמוכה של פרח בודד הוא הגדלת האוכלוסיה, ובמקרה שלנו היא הגבוהה מבין המינים האדומים. מספר הפרחים הרב מאפשר מעבר מהיר יותר בין הפרחים וכן זיהוי מהיר יותר של הפרחים. עברי בדק ומצא (1985) שהמין הנפוץ בשמורת הסחלבים ליד חורשת טל היה דווקא הבורית, ויש להניח שהדבר משקף את העדפת המינים השונים בתי-גידול שונים וכן הבדלים בין שנת ההצפייה ושנים אחרות. מבין המינים האדומים הכלנית היא היחידה שנעזרת בהאבקת רוח (אורה הורוויץ, בע"פ). לקראת סיום פריחתה מואבקת הכלנית בשעות אחר-הצהריים, שבהן יורדת פעילות המאביקים העיקריים בגלל אויצרות קטנות, המחפשות מקום ללינת לילה בפרחים.

נתונים אלו, נוסף על תדירות נגיעות המאביקים בצלקת לעומת מינים אחרים (ראה טבלה מס' 4), תומכים בהנחה כי הכלנית נדחקה לראשית עונת הפריחה, שעה שיש אמפיקומת ועדיין אין נוריות.

הצבעוני פורח כשבוע לאחר שיא פריחת הכלניות (ראה איור מס' 2), ומגיע במהירות לשיא פריחתו. כמות האבקה הזמינה בו היא הרבה ביותר וחשיפתה קצרה (1-2 ימים) (ראה טבלה מס' 1). בזמן פריחתו מגיעה כמות אמפיקומת הכלנית לשיאה, פעילותה וכן פעילות הלזיוגוסום גוברות. בשעות אחר-הצהריים, שבהן יורדת פעילות המאביקים העיקריים, נצפו אויצרות גדולות וקטנות, המאביקות את הפרחים תוך כדי חיפוש מקום ללינת לילה.

גורם נוסף העשוי להעלות את יעילות ההאבקה בצבעוני הוא צמיחה בריכוזים גדולים של 20-30 פרחים, המאפשרת מעבר מהיר בין הפרחים והספק האבקה גדול יותר למאבקה. הצפיפות מקלה גם על איתור הפרחים.

הנורית היא אטרקטיבית לעומת הצבעוני והכלנית (טבלה 4), פריחתה קצרה והיא מגיעה במהירות רבה לשיאה. כמות האבקה בלנונית וחשיפתה ממושכת (3-7 ימים) (טבלה מס' 2). בפריחתה מגיעים שני המאבקים העיקריים שלה לשיא פעילותם. אמפיקומת הכלנית נעלמת סמוך לסוף פריחת הנוריות (איור מס' 2). כסלו (1972) מציע כי דבורניים מבקרים את הפרחים ומבנה הפרח הסגור משמש להם אכסניית לילה.

יתכן שזו היא שיטה נוספת להאבקה זרה. מבנה הפרח מקשה על האבקה עצמית. בעבודה זו גם נמצא כי בשעות אחר-הצהריים, שבהן יורדת פעילות המאבקים העיקריים, מואבקה הנורית על-ידי אויזרות המתכנסות ללילת לילה בפרחים.

הפרג הוא ללא ספק האטרקטיבי מבין כל פרחי הראווה האדומים, מושך מגוון רחב של מאבקים - כ-4 מיני אמפיקומות ולפחות שני מיני דבורים (טבלה מס' 4). פריחתו ממושכת ובעלת שיאי פריחה רבים הנמשכים כל עונת פריחתו (ראה איור מס' 2). פריחתו של פרח בודד נמשכת 4 שעות, וחשיפת האבקה קצרה עוד יותר. על העטיף נושרים מדי יום בשעות אחר-הצהריים (ראה איור מס' 2).

מספר הפרחים בחלקה מועט, אך כאמור מושך מאבקים רבים. הופעתם של שני מיני האמפיקומה העיקריים מתחלקת במשך העונה (על פי שרטוט מס' 2). שיאה של הופעתו של האחד בתחילת העונה ושל השני באמצע העונה. מכאן שלפרגים ולאמפיקומות המופיעים בתחילת העונה יתרון על פני הפרגים והאמפיקומות המסיימים את העונה.

בסמוך לסוף פריחת פרג הכרמל נעלמים רוב המאבקים, ונשארים בעיקר פרגים נחותים (שהיו מיעוט באוכלוסייה במשך כל העונה, לא יותר מ-10% מכלל אוכלוסיית הפרגים). פריחתו ממושכת אולי בשל היותו היחיד שאינו גאופיט (שמידע, 1981), ומועד פריחתו עשוי להיות תלוי בנביטה ממושכת בסתיו.

נתונים אלו בצירוף הנתונים על גלגל הפריחה וכן שמידע (1981) ועברי (1985) מעידים שאמנם קלימת אטרקטיביות שונה של מיני האדומים. בעקבות התצפיות בגלגל הפריחה של האדומים ובמקביל לגלגל החלפושות הנחננו שהפחות אטרקטיבילים בתחרות על המאבקים נדחקים לעונה קשה יותר, שבה פעילות המאבקים מעטה, והיותו אטרקטיבילים ובעלי הגמול הרב יותר בתחרות, פורחים בשלא עונת המאבקים.

הפרג שהוא המושך ביותר פורח בשלא עונת האמפיקומות ומספר מיני האמפיקומה הנמצאות בפרחיו (4) (טבלה 4) גדול בהרבה מאלה הנמצאים בשאר האדומים (1). עברי (1985) מצא העדפה דומה לפרג על פני פרחי ראווה אדומים אחרים.

יתכן שגורמי העדפה לפרג הם שפע האבקה המוצע בו ומשך הפריחה הקצר (4 שעות) וכן חשיפת האבקה הקצרה (8-12 בבוקר), טיב האבקה ואולי גורמים חזותיים.

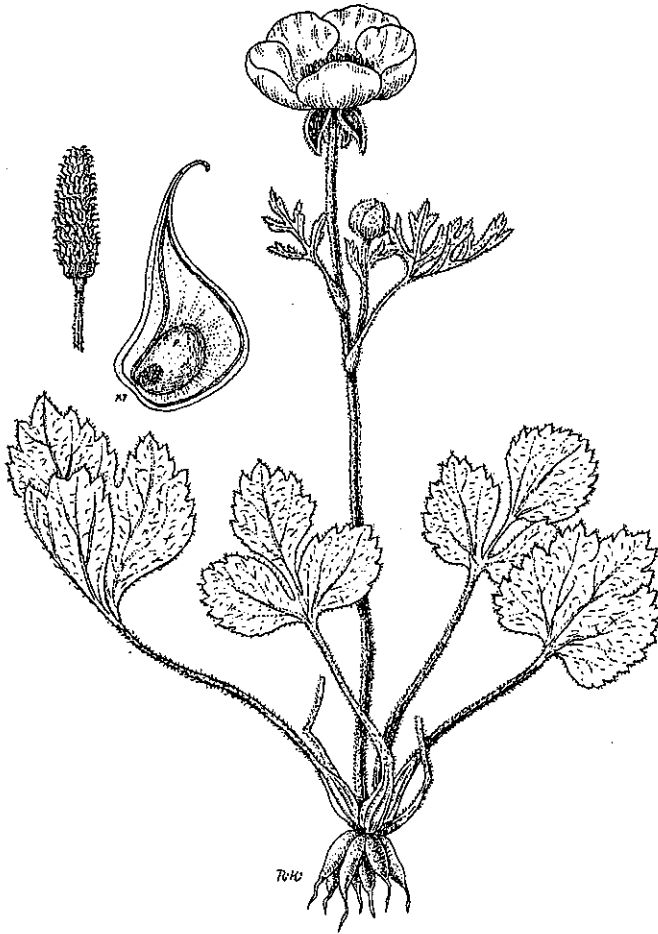
כך למשל מצאו Daumer (מתוך עברי, 1985) ופסטרנק (1968) שפני הכותרת בפרג מחזירים אור אולטרה סגול. יתכן כי להחזרת אור אולטרה סגול יש תפקיד במשלכת מאבקים, במיוחד דבורי דבש, וכנראה גם דבורים אחרות (Meeuse, 1961:21), שאינן

מבחנות בצבע האדום (Daumer, 1958 Von Frisch, 1914) דבורים אלה עשויות לאתר פרחי ראוה אדומים על-פי צבע אברי הרבייה השונה מצבע הכותרת, או על-פי ריח הפרחים (פסטרנק, 1968).
רעיון זה טרם נבדק וטעון בדיקה מעשית.

רשימת הספרות

1. אבידב, צ. (1961). מזיקי צמחים בישראל. מאגנס, האוניברסיטה העברית, ירושלים.
2. אייזיקוביץ, ד. (1979). "פטנטים" לפרחה בגשם. סלעית ז: 20-22.
3. בודנהילמר, ש. (1961). אנטומולוגיה כללית, קריח ספר, ירושלים.
4. כהן, א. (1984). חרקים. ש. זק ושות', ירושלים.
5. כסלו, מ. (1972). אקולוגיה של ההאבקה בצמחי מדבר. חיבור לשם קבלת תואר דוקטור לפילוסופיה, המחלקה לבוטניקה, האוניברסיטה העברית. ירושלים.
6. עברי, י. (1985). תצפיות בהאבקה פרחי ראוה אדומים. רתם 14: 5-13.
7. פסטרנק, י. (1985). הבילוגיה של ההאבקה במינים של פרג מן הסקציה Orthorhoeades בישראל. עבודת M.Sc המחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
8. שמידע, א. (1981) פרחי ראוה אדומים בצמחיה הים תיכונית בישראל. טבע וארץ כ"ג: 118-126.
9. Arroyo, M.T.K., R. Primack., and J. Armesto (1982) Ecology in the high temperate Andes of Chile. Amer. J. Bot. 69:82-97
10. Crowson, R.A. (1981). **The Biology of the Coleoptera**, Academic Press, London.
11. Daumer, K. (1958) Blumenfarben, wie sie Bienen sehen, Z. Vergl. Physiol. 41, 49-110 (1985, מתוך עברי)
12. Faegri, K. and L. van der Pijl (1979) **The Principles of Pollination Ecology**. 2nd. Edition. Pergamon Press.
13. Fuchs, G.V (1975) Die Gewinnung Von Pollen und Nektar Bei Kafern. Nat. Mus. 104: 45:54
14. Grant, V. (1950) The pollination of **Calycanthus occidentalis**. Amer. J. Bot. 37:294-297
15. Grinfeld, E.K. (1975) Anthophily in beetles (Coleoptera) and a critical evaluation on the cantharophilous hypothesis Entomol. Rev., 54:507-514.

16. Hagerup, O. (1951) Pollination in the Faroes in spite of rain and poverty in insects. K.dan Vidensk. Selsk. Bid. medd. 18,15,78 pp.
17. Meesue, B.J.D (1961) **The Story of Pollination** Ronald Press, New York
18. Von Frisch, K. (1914) Der Farbensinn und Firmensinn der Biene. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zeel. 40:1-186



Ranunculus asiaticus L. נורית אסיה

התנהגות איסוף המזון של שלושה מיני דבורים במערכת של רמייה בהאבקה: פרחי נקבה המחקים פרחי זכר בירוקת החמור

ראובן דוכס

מאמרים רבים העוסקים ברמייה בהאבקה מתארים בדרך כלל את הביולוגיה של הפרח והפריחה, וחלקם מתארים אף את המאבקים והתנהגותם ונותנים גם ניתוח אבולוציוני-אקולוגי של התופעה (ראה Dafni 1984; Little 1983; Weins 1978). אך עד עתה טרם הוצגו נתונים מספריים המפרטים ומלמדים על דגמי התנהגות של מאבקים. למשל, כמה פעמים מבקרים המאבקים בפרחי החקיין וכמה פעמים בפרחי המודל? האם היחס בין מספר הביקורים במשך היום או בין ימים שונים משתנה? תשובות מספריות לשאלות כאלו יש בהן כדי ללמד על כושר ההבחנה של המאבקים בין פרחים רמאים וגומלים ועל כושר למידתם, והן עשויות לתרום להבנת האקולוגיה והאבולוציה של תופעת הרמייה בהאבקה.

התופעה של פרחי נקבה המחקים פרחי זכר תוארה במיני כמה משפחות ובעיקר במשפחה הטרופית *Caricaceae* (Baker 1976, Bawa 1980). Bawa (1980), אשר תיאר את התופעה ב-*Jacaratia dolichula*, כמעט שלא ראה מאבקים בפרחי הנקבה, וגם Baker (1976) מצלין שכמעט לא נצפו מאבקים בפרחי הנקבה של כמה ממיני ה-*Caricaceae* שנבדקו. Agrene et al. (1986) הציעו שפרחי הנקבה ב-*Rubus chamaemorus* המכילים מעט צוף מושכים מאבקים ברמייה והישו את התנהגות המאבקים בשני מיני הפרחים.

ידוע שפרחי הנקבה של ירוקת החמור הם חסרי גמול ודומים לפרחי הזכר המציעים אבקה וצוף לחרקים המבקרים. המאבקים הם בעיקר דבורים - דבורת דבש ומינים שונים של דבורים בודדות הנפוצים בפרחים. השפע הגדול של כמה מיני הדבורים איפשר איסוף נתונים מספריים רבים על התנהגות הדבורים המאבקות. התצפיות נעשו בעיקר על שלושה מיני דבורים: *Ceratina mandibularis* ו-*Lasioglossum politum*, *Apis mellifera*, ונתנו תשובות לשאלות הבאות:

1. מהו מספר ביקורי הדבורים בפרחי הנקבה החקינים בהשוואה למספר הביקורים בפרחי הזכר הגומלים, ומהם דגמי התנהגותן בשני מיני הפרחים?
2. האם יש שוני בכושר ההבחנה של שלושת מיני הדבורים בין פרחי הזכר ובין פרחי הנקבה?
3. האם כושר ההבחנה של מיני הדבורים השונות בין פרחי הנקבה והזכר משתנה במשך הזמן באופן שיעיד על למידה?

שלוטת

הצפיות נערכו בירושלים ובמעגן מיכאל צפונית לתל אביב, בין אפריל ואוקטובר בשנים 1985 ו-1986.

לרוקת החמור הוא צמח עשבוני רב-שנתי שרוע הנפוץ בצידלי דרכים ומעזבות באזור הים-תיכוני, ופורח בין אפריל ודצמבר (Zohary & Feinbrun 1966-86). משך הפריחה ארוך מאוד, ושיא הפריחה הוא בקיץ בין מאי ואוגוסט. מדידת כמות הצוף בפרחים נעשתה בעזרת מיקרוקפילרות של 1 מיקרולטר, והריכוז נמדד ברפרוקטומטר יד מתוצרת Bellingham & Stanley.

בדיקת החזר UV על-ידי הפרחים נעשה עם צילומים בעזרת פילטר המעביר קרניים באורכי גל של 300-400 ננומטר (Kodak Wratten filter No. 18-A) על גבי סרט Kodak plus-x Pan (Horovitz & Cohen 1972). את שני מיני הדבורים הבוודות הגדיר כריס אוטול מאוניברסיטת אוקספורד. סימון דבורי הדבש (*A. mellifera*) נעשה בעזרת פתקיות ממוספרות שהורבקו על חזן. פרטי ה-*Lasioglossum* וה-*Ceratina* הקטנים סומנו בנקודה לבנה של טוש בצבע לבן (Edding 780 - Extra fine). הדבורים סומנו לאחר הקפאתן בקופסה עם קרח.

התצפיות בדבורי דבש וב-*Ceratina mandibularis* נעשו על מספר ידוע של פרחי זכר ונקבה (ראה תוצאות), וכל דבורה נצפתה מרגע שהגיעה לצמח ועד שעזבה אותו. התצפיות ב-*Lasioglossum politum* נעשו בדרך כלל ב-5 פרחי זכר ו-5 פרחי נקבה, ונספרו בהן מספר הנחיתות של הדבורים וזמן השהיה בפרח. דרך זו נבחרה בגלל תנועתן המהירה של הדבורים הללו בין הפרחים שאינה מאפשרת מעקב בעזרת סימון. התצפיות בדבורים השונות נעשו החל בתחילת הפעילות בבוקר ועד לסופה לפני הצהריים.

בחלק מהתצפיות ב-*L. politum* נרשמו גם ביקורי דבורים אחרות בפרחי הנקבה, כדי לקבוע את סך כל ביקורי הדבורים בפרחי נקבה. נוסף על כך נספרו כל ביקורי דבורי דבש בפרחי לרוקת החמור ביום אחד - 9.8.86 - וחושב מספר הביקורים הממוצע לפרח נקבה. התצפיות האלו נעשו באתר שבו לא היתה פעילות של *Ceratina mandibularis*.

תוצאות

ביולוגיה של הפרחים

הפרחים נפתחים בשעות הבוקר המוקדמות - בין השעות 06:00 - 07:00. פרחי הזכר פתוחים בדרך-כלל ליום אחד, ואילו פרחי הנקבה פורחים בדרך כלל לומיים. צבע מיני הפרחים דומה, צהוב לרקרק, ושניהם מציגים דגם זהה של החזר אולטרה סגול: החזרה ב-2/3 העליון של עלי הכותרת, ובליעה ב-1/3 התחתון לרבות הצלקות והאבקנים. בפרח הזכר יוצרים האבקנים מכנה המורכב משני זוגות אבקנים מאוחים ואבקן חמישי. צבע האבקה כתום. בפרחי הנקבה ישנו איבר הדומה כללית לאבקני פרח הזכר ומורכב משש צלקות גדולות ושעירות. צבע הצלקות, צהוב לרקרק, שונה מהצבע הצהוב של המאבקלים בעלי פסל האבקה הכתומה. במרכז בסיס הפרח הזכרי, בין שלושת זירי האבקנים ומתחת לקבוצת שערות, נמצא הצופן. כמות הצוף המירבית בפרחים מכוסים היא 0.8-1

מיקרוליטר. בפרחים פתוחים כמות הצוף לפני תחילת ביקורי המאביקים ב-06:00 בבוקר היא 0.7-3 מיקרוליטר, והיא יורדת עם ביקורי החרקים עד לכמות ממוצעת של פחות מעשירית מיקרוליטר ב-09:00 בבוקר.

ריכוז הסוכר בצוף נע בין 23% בשעות הבוקר עד 56% בשעות לפני הצהריים. פרחי הנקבה חסרי צוף. השחלה הגדולה בפרח הנקבי מתפתחת לפני שבו כ-30 זרעים. ממוצע הגודל פרחי הזכר והנקבה זהים. אין הבדל ביחס בין גודל פרחי הזכר וזה של פרחי הנקבה במשך היום, ובשניהם ממוצע קוטר הפרחים גדול במעט לפני הצהריים לעומת קוטרם בבוקר.

קוטר הפרחים הממוצע ב-07:00 בבוקר הוא 24.2 ± 1.9 מ"מ לפרח זכר, ו- 24.5 ± 3.1 לפרח נקבה, וב-10:00 קוטר הפרחים הוא 26.5 ± 2.2 לפרח זכר ו- 26.8 ± 4 לפרח נקבה. ($n=25$) לכל מדידה, $t=0.38$ בבוקר, ו-0.3 בצהריים, $P > 0.5$ (בשני המקרים). היחס בין מספר פרחי זכר ונקבה בצמח ובאוכלוסיה שונה בצמחים שונים, באוכלוסיות שונות ובשלבים שונים במשך העונה. פרט לחריגים היו פרחי הנקבה מועטים יותר והיחסים המספריים שנמדדו היו בין 1:1.5 ל-1:9. בשיא הפריחה היה יחס ממוצע של כ-6 פרחי זכר על כל פרח נקבה.

התנהגות הדבורים

1. *Apis mellifera*

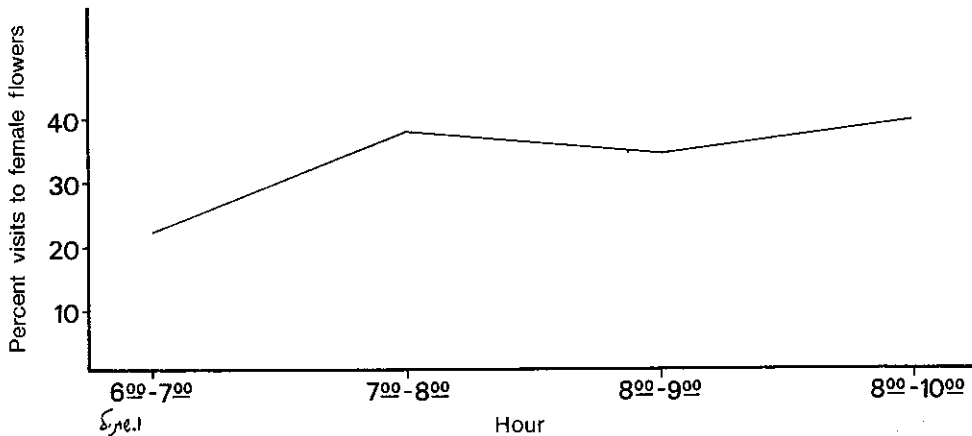
מאחר שסימון הדבורים נעשה תמיד יום לפני התצפיות היה אפשר לדעת שהדבורים המסומנות שנצפו ביקרו כולן לפחות ביום האתמול בירוקת החמור, וזו אינה פגישתן הראשונה עם הצמח. בתצפית של ארבעה ימים עוקבים נצפו ביום האחרון שש דבורים מסומנות, שכולן ביקרו בפרחים גם במשך שלושת הימים הקודמים. התנהגות הקביעות לפרח והקביעות למקום אופייניות ובוטחות בדבורי הרבש (Grant 1950; Free 1966), ולכן סביר שרוב הדבורים שנצפו ביקרו כבר ימים אחדים בפרחי ירוקת החמור. הדבורים אספו אבקה וצוף בפרחי הזכר וביקרו בהם בתדירות גבוהה יותר – לערך פי שלושה יותר מביקוריהן בפרחי נקבה (טבלה 1). את התנהגותן בפרח הנקבה אפשר להפריד לשני מרכיבים: א. התקרבות לפרח – במקרים רבים נצפו דבורים שהתקרבו בתעופה לפרח נקבה, אך במרחק סנטימטרים ספורים ממנו או במרחק של כמעט נגיעה שינו כיוון והמשיכו בתעופה לפרח אחר. דגם התנהגות זה מתבטא בכך שרק כ-25% מביקורי דבורי הרבש בפרחים הם בפרחי נקבה (טבלה 1). ב. התנהגות בפרח – ברוב המקרים – (יותר מ-95%) דבורה שנחתה בפרח נקבה עפה מיד. לעתים קרובות היה קשה להחליט אם הדבורה רק התקרבה מאוד לפרח ונסוגה, או אם גם נגיעה בפרח ומיד חזרה ועפה. הדבורים שנחתו נגעו בדרך כלל בצלקות הגדולות הממלאות את חלל הפרח. זמן הביקור של דבורה בפרח נקבה היה לפיכך קצר ביותר, ועמד על 0.37 ± 0.46 שני' ($n=49$). זמן הביקור הממוצע בפרח זכר היה ארוך בהרבה – 6.93 ± 5.82 ($n=76$, $t=9.75$, $P < 0.001$). אחוז הביקורים בפרחי נקבה היה קטן יותר בתחילת הפעילות – כ-22% – ועלה בהמשך עד ל-39% (איור 1, טבלה 1). זמן הביקור בפרחי הנקבה היה קצר ביותר בכל שלבי הפעילות.

טבלה 1

סך כל ביקורי דבורי דבש בפרחי זכר ונקבה ומספר הביקורים הממוצע בפרח במשך היום. המספרים הם מחמישה ימי תצפית. מספר הפרחים הנמצאים - 360-138 פרחי זכר, 72-70 פרחי נקבה.

שעה	סך כל מספר הביקורים בפרחי זכר	מספר ביקורים ממוצע בפרח אחד	סך כל מספר הביקורים בפרחי נקבה	מספר ביקורים ממוצע בפרח אחד	אחוז הביקורים בפרח נקבה (נקבה/100 זכר)
6-7	1300	1.06	39.0	0.235	22.17
7-8	2040	1.62	121.0	0.616	38.02
8-9	2010	1.84	106.0	0.632	34.35
9-10	1115	0.70	57.5	0.275	39.28

$\chi^2=13.87$ $P<0.005$ $d.f=3$



איור 1: אחוז הביקורים הממוצע של דבורי דבש בפרח נקבה ביחס לביקורים בפרח זכר במשך היום. לפי טבלה 1.

2. *Lasioglossum politum*

רק דבורים מעטות מחוץ ל-150 פרטי *Lasioglossum politum* שזומו נצפו בשטח בלמים שלאחר הסיומו. רוב החצפיות שיוצגו להלן הן של דבורים לא מסומנות. ביום תצפית שבו הושו מספר ביקורי דבורים מסומנות ולא מסומנות, לא היה הבדל ביחס בין ביקוריהן בפרחי זכר ונקבה (טבלה 2, $\chi^2=0.913$, $P>0.25$). כי עם תחילת פעילות הדבורים היה מספר ביקוריהן בפרחי נקבה קטן רק במעט ממספר ביקוריהן בפרחי זכר.

טבלה 2

מספר ביקורי *Lasioglossum politum* מסומנות ולא מסומנות בפרחי זכר ונקבה. הנתונים מיום תצפית אחד.

מספר ביקורים בפרחי נקבה	מספר ביקורים בפרחי זכר	אחוז ביקורים בפרחי נקבה (נקבה/100) זכר	
28.00	16	82	דבורים מסומנות
41.14	79	192	דבורים לא מסומנות

$$\chi^2=0.913$$

$$P>0.25$$

$$d.f=1$$

טבלה 3

מספר ביקורי *Lasioglossum politum* בהמישה פרחי זכר ובהמישה פרחי נקבה (מלבד לומים ב-1985 שבהם נצפו שבעה פרחים, ולומים ב-1986 שבהם נצפו 10 פרחים מכל מין) במשך היום לפי שלבי הפעילות. המספרים מליצגים את סך כל הביקורים משבעה ימי תצפית ב-1985 וארבעה ימי תצפית ב-1986.

אחוז ביקורים בפרחי נקבה (נקבה/100) זכר	מס' ביקורים בפרחי נקבה	מס' ביקורים בפרחי זכר	שלב	שנה
95.05	269	283	A	^a 1985
39.07	327	837	B	
52.81	15.33±5.82	29.03±18.05	מס' ביקורים ממוצע בפרח ביום אחד	
79.76	67	85	A	^a 1986
34.00	176	514	B	
42.50	11.37±6.90	26.75±12.21	מס' ביקורים ממוצע בפרח ביום אחד	

$$a-\chi^2=70.4$$

$$P<0.005$$

$$d.f=1$$

$$b-\chi^2=21.52$$

$$P<0.005$$

$$d.f=1$$

טבלה 4

זמן הביקור הממוצע של *Lasioglossum politum* בפרחי נקבה וזכר לפי שלבי הפעילות. פרטים כמו בטבלה 3.

שלב	1 9 8 5 ^a זמן בפרח נקבה x.s.d	n	1 9 8 6 ^b זמן בפרח נקבה x.s.d	n	זמן בפרח זכר x.s.d 1985-6 ^c	n
A ¹	42.9±50.5	79	36.24±40.40	29	234.3±133.10	43
B ²	22.3±25.4	116	20.30±12.04	28	37.74±54.53	91

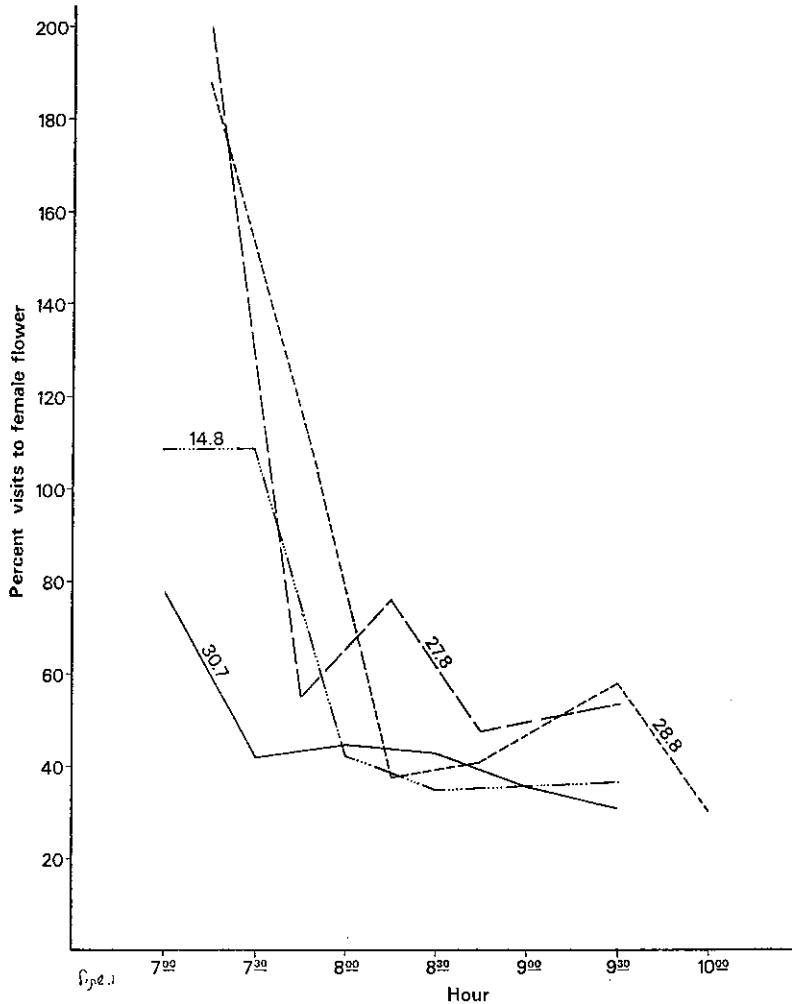
הבדל בין השלבים:

a - t=3.35	P<0.0001	d.f=193
b - t=2.033	P<0.05	d.f=55
c - t=4.58	P<0.001	d.f=132

הבדל בין זמן שהייה בפרח זכר ובפרח נקבה:

1 - t=4.33	P<0.001	d.f=120
2 - t=2.5	P<0.025	d.f=205

זמן הביקור בפרחי נקבה היה ממושך, והממוצע היה כ-40 שניות (טבלה 4 שלב A). דבורים שנחתו בתוך פרחי הנקבה פנו בעיקר לשני אזורים - בסיס הפרח או הצלקות השעירות. הדבורים נצפו מניעות את המחושלים וגפלי הפה בתנועות הנראות כאלו של חלפוש. בפרחי הזכר אספו הדבורים אבקה וצוף, וזמן הביקור הממוצע בפרח היה לותר משתי דקות - פי שלושה בערך מזמן הביקור הממוצע בפרח נקבה (טבלה 4, שלב A). בהמשך הפעילות של הדבורים היה אפשר לראות לרידה במספר הביקורים בפרחי נקבה ביחס לביקורים בפרחי הזכר. דגם הפעילות היה שונה במעט בלן ימי התצפית השונים, אך תמיד חזר הדגם הבסיסי של מספר גבוה יחסית של ביקורי דבורים בפרחי נקבה עם תחילת הפעילות, וירידה גדולה במספר זה בהמשך. באיור 2 מוצגים דגמי פעילות לומית בארבעה ימי תצפית שונים. אחוז ביקורי הדבורים בפרחי נקבה ביחס לביקוריהם בפרחי זכר בתחילת הפעילות גבוה מאוד - בין 80% ל-200%, והוא יורד בהדרגה עד ל-30%-53% לקראת סוף הפעילות לפני הצהריים. בטבלאות 5, 6 חולק זמן הפעילות לשני שלבים לפי מספר הביקורים היחסי בפרחי הנקבה. בשלב הראשון, שיכונה להלן שלב הטעיה, מספר הביקורים בפרחי הנקבה גדול פי 2.5 לערך ממספר הביקורים בשלב השני, שיכונה להלן שלב ההבחנה. ($\chi^2=70.4$, $P<0.005$ ב-1985, $\chi^2=21.52$, $P<0.005$ ב-1986). בשלב ההבחנה אחוז הביקורים בפרחי נקבה הוא רק כ-37%, ואלו זמן הביקור הממוצע בפרח נקבה קטן פי 2 בערך מזמן הביקור בשלב הטעיה - כ-20 שני' לעומת כ-40 שני'. (טבלה 4, $t=3.35$ ב-1985, $P>0.001$, $t=2.04$ ב-1986).



איור 2: אחוז הביקורים הממוצע של *Lasioglossum politum* בפרחי נקבה ביחס לביקורים בפרחי זכר במשך היום.

3. *Ceratina mandibularis*

סימון פרטי *Ceratina mandibularis* הצליח רק חלקית, והדבורים מסומנות נצפו יום אחד בלבד. דגם התנהגותן היה זהה להתנהגות הדבורים הלא מסומנות (טבלה 5). בדומה ל-*L. politum* גם דבורים אלו ביקרו עם תחילת הפעילות בתדירות גבוהה יחסית בפרחי הנקבה - כ-70% ביחס לתדירות הביקורים בפרחי זכר. בהמשך הפעילות היתה ירידה תלולה בתדירות היחסית של הביקורים בפרחי הנקבה, עד לכ-35% לקראת סוף הפעילות (איור 3, טבלה 5). בשלב הפעילות הראשון, שלב הטעיה, היה זמן הביקור בפרח נקבה גבוה פי 3 מזמן הביקור בשלב הפעילות השני, שלב ההבחנה, 1.8 ו-0.59 שני' בהתאמה (טבלה 6, $t=2.27$, $P<0.05$).

טבלה 5

סך כל ביקורי Ceratina mandibularis בפרחי זכר ונקבה ומספר הביקורים הממוצע בפרח לפי שלבי הפעילות במשך היום. הנתונים הם מארבעה ימי תצפית בדבורים לא מסומנות ב-1985. נתוני הדבורים המסומנות הן מיום אחד. מספר הפרחים הנצפים: 170-94 פרחי זכר, 57-10 פרחי נקבה.

שנה	שלב	סך כל הביקורים בפרחי זכר	מספר ביקורים בפרח זכר אחד	סך כל הביקורים בפרחי נקבה	מספר ביקורים בפרח נקבה אחד	אחוז ביקורים בפרחי נקבה $\frac{100 \times \text{נקבה}}{\text{זכר}}$
דבורים לא מסומנות 1985-6 ^a	A ^c	236	0.64±0.50	31	0.435±0.117	67.97
	B	1004	3.67±1.93	50	1.200±0.600	32.70
	מספר ביקורים בפרח ביום אחד		4.31		1.635	37.93
דבורים מסומנות 1986 ^b	A ^c	223	2.027	27	1.500	74
	B	218	1.982	14	0.778	39.25
	מספר ביקורים בפרח ביום אחד		4		2.278	56.95

הבדל בין השלבים

a - $\chi^2=17.45$ P<0.005 d.f=1

b - $\chi^2= 3.50$ 1>P>0.05 d.f=1

הבדל בין שלבים A - דבורים מסומנות ולא מסומנות:

$\chi^2=0.078$ P>0.75 d.f=1 n.s.

הצלחת פרחי הנקבה במשיכת מאביקים

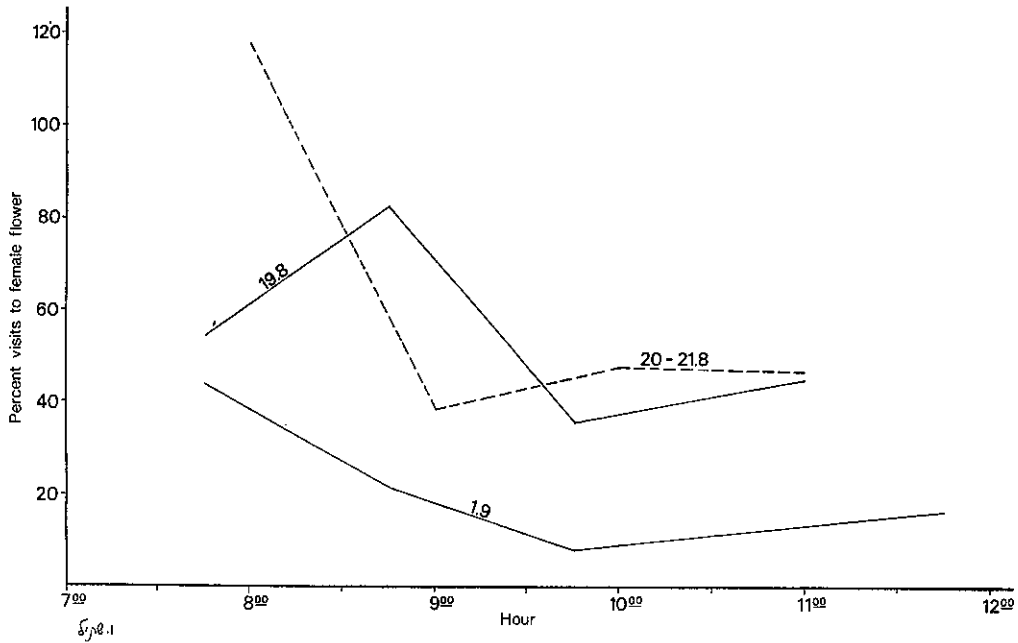
המדד להצלחת משיכת המאביקים בדרך של רמייה היה מספר הביקורים בפרח נקבה במשך זמן פריחתו. איור 4 מצג את מספר הביקורים הממוצע בפרח נקבה במשך שעות הפעילות העיקריות של המאביקים - 07:00-12:00. הנתונים מראים שדבורים מבקרות בפרח נקבה 7-20 פעמים בכל אחד משני ימי פריחתו. ישנם הבדלים גדולים בין מיני המאביקים, משקלם היחסי ומספר ביקוריהם בתאריכים שונים, במקומות שונים ואף בצמחים שונים באותו אחר. אך בכל ימי התצפית בשטח ביקרו דבורים פעמים אחדות כל פרח נקבה. 25%-50 מן הפרחים עשו פירות, דבר המרמז על הצלחה בהאבקה.

התנהגות הדבורים

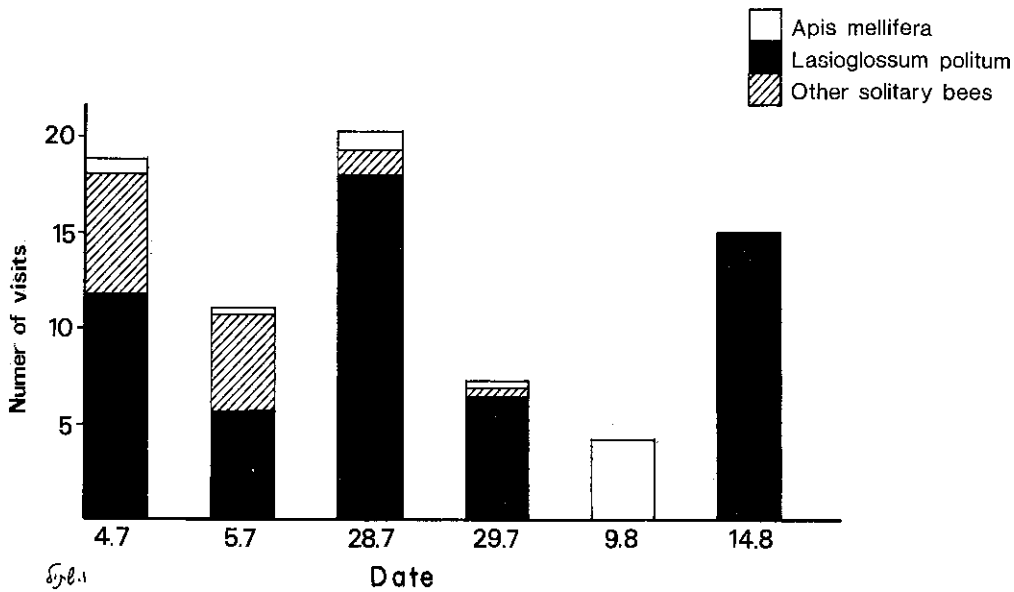
העובדה שמספר הביקורים היחסי של דבורי הדבש בפרחי הנקבה חסרי הגמול קטן כבר בתחילת הפעילות היומית (טבלה 1) מעידה על כך שהדבורים המבקרות זוכרות ומזהות את פרחי הנקבה שפגשו ביום אתמול או אף לפני כן, ונמנעות חלקית מביקור בהם. עובדה זו מתאימה לנתוני הספרות, המצביעים על כושר זיכרון טוב של דבורי הדבש (Menzel & Erber 1978; Menzel et. al. 1974; von Frisch 1967) (1980) Nilsson הראה שמלכות שני מיני בומבוס מפחיתות את מספר ביקוריהן בפרחי *Dactylorhiza sambucina* רמאים כמה ימים לאחר שהגילו והחלו לאסוף מזון. נראה אם כך שגם מלכות מיני בומבוס אלו זוכרות היטב לאורך זמן את דגם הפרח הרמאי, לאחר שלמדו לזהות אותו. תופעה דומה הראו Heinrich et al. (1977) בניסוייהם עם דבורי בומבוס ופרחים מלאכותיים גומלים וחסרי גמול. תופעה מעניינת היא העליה באחוז הביקורים בפרחי הנקבה בירוקת החמור במשך תקופת הפעילות (איור 1). יתכן שירידת כמות האבקה הכתומה בפרחי הזכר גורמת להגדלת הדמיון בין מיני הפרחים, ומקטינה את כושר ההבחנה של דבורי הדבש ביניהם.

למרות ההבחנה שעושות דבורי הדבש בין מיני הפרחים, תדירות הביקור הממוצעת שלהן בפרח נקבה הייתה כ-33% מתדירות הביקור הממוצעת בפרח זכר (טבלה 1). תדירות זו, הגבוהה לכאורה, מעוררת את השאלה מדוע אינה נמוכה בהרבה? אולם יש לזכור שמספרם של פרחי הנקבה קטן בהרבה מזה של פרחי הזכר. התנאי של נדירות הרמאי ביחס למודל צוין בעבודות רבות העוסקות בנושא (ראה Dafni, 1984; Little, 1983; Weins 1978). הנתונים המספריים בעבודה זו איפשרו לחשב את משך הזמן שמבזבזות דבורי הדבש בפרחי הנקבה הרמאים (טבלה 7). חישוב זה מראה שרק כ-5% מסך כל ביקורי דבורי הדבש הם בפרחי נקבה, ורק 0.27% מכל זמן איסוף המזון בפרחי ירוקת החמור מבזבז בפרחי הנקבה. בזכות כושר ההבחנה הנוכחי של דבורי הדבש, המתבטא בתדירות ביקור נמוכה יותר בפרחי הנקבה הנדירים ובזמן ביקור קצר ביותר בפרחי הנקבה ביחס לביקור בפרחי הזכר, בזבז הזמן של דבורים אלו בפרחי הנקבה הוא אפסי, למרות התדירות הגבוהה יחסית של הביקורים בפרחי נקבה (33%). בכל זאת מפתיעה העובדה שדבורי הדבש טועות ונוחתות בתדירות של כ-33% בפרחי הנקבה, שהעין האנושית מבחינה בהם בקלות. יתכן שלגורם נוסף - ריח למשל - יש חלק חשוב במערכת החיקוי המצלחה להטעות את דבורי הדבש בתדירות גבוהה יחסית. כמעט בכל המקרים לא נצפתה התנהגות חיפוש גמול בפרח הנקבה, ודבורי הדבש שנחתו בפרח המריאו מיד. עובדה זו מעידה על יכולת זיהוי טובה של דבורי הדבש את פרח הנקבה, גם אם הזיהוי נעשה במרחק קצר מהפרח או לאחר הנחיתה בו. תדירות ביקורים נמוכה וזמן שהייה קצר נמדדו גם בפרחי הנקבה של *Rubus chamaemorus*, המחקים את פרחי הזכר אך מציעים מעט צוף למאביקים (Agren et al. 1986). שתי תופעות אלו תוארו גם בפרחים רמאים רבים אחרים (Dafni, 1984).

אף על פי שרוב החצפיות ב-*Lasioglossum politum* נעשו על פרטים לא מסומנים, הנחנו



איור 3: אחוז הביקורים הממוצע של *Ceratina manducularis* לפרח נקבה ביום לביקורים בפרח זכר.



איור 4: המספר הממוצע של ביקורי דבורים בפרח נקבה במשך שעות הפעילות העיקריות (0700-1200) במשך יום אחד. התצפיות ביולי ומ-14.8 הן על המלישה פרחי נקבה. התוצאות מ-9.8 נעשו לגבי דבורי דבש בלבד וחושבו מסך כל ביקוריהן ב-31 פרחים. התצפיות מ-14.8 נעשו לגבי *Lasioglossum politum* בלבד.

שמרבית הדבורים ביקרו גם בימים הקודמים ב**ירוקת החמור** בגלל שתי סיבות: א. **ירוקת החמור** פורחת בעונת הקליץ שבה מועטים הצמחים הפורחים (Zohary 1962:27). מלבד צמחי **ירוקת החמור** שהיו נפוצים בשטח העבודה, פרחו רק שני מינים נוספים: **שומר פשוט** ו**ואחישבת דל**. נוסף עליהם נצפו פרטים בודדים של מיני צמחים נוספים אשר סך כל מספר פרחיהם היה זניח לעומת מספר פרחי **ירוקת החמור**. רוב פרטי *L. politum* נצפו בפרחי **ירוקת החמור** ורק מיעוטם בפרחי הצמחים האחרים. ב. השוואת התנהגות פרטי *L. politum* המסומנים שנצפו בפרחים להתנהגות הפרטים הלא מסומנים (טבלה 2) לא מראה הבדלים. יחס הביקורים בפרחי נקבה לא שונה והוא אף גדול מעט דווקא בפרטים המסומנים.

שלושת מדדי ההתנהגות שנבחנו לגבי הדבורים מעידים על כך שבתחילת פעילותם פרטי *L. politum* אינם מבחינים בין פרחי הנקבה חסרי הגמול ובין פרחי הזכר בעלי הגמול: א. מספר הביקורים בפרחי הנקבה כמעט זהה למספר הביקורים בפרחי הזכר - 80%-95% (טבלה 3 שלב A). ב. זמן הביקור הממוצע בפרח נקבה היה ארוך מאוד - כ-30 שני' (טבלה 4, שלב A). זמן זה אמנם קצר מזמן הביקור בפרח זכר שבו נאספים אבקה וצוף, אך הוא ארוך דיו כדי לחזק את המסקנה מהתצפיות (ג) המראות התנהגות של חיפוש גמול בפרח הנקבה. בהמשך הפעילות של *L. politum* ניכר שיפור הדרגתי כושר ההבחנה שלהן בפרחי הנקבה. שיפור זה מתבטא בירידה הדרגתית במספר היחסי של ביקוריהן בפרחי הנקבה (איור 1), ובהקטנת מספר ביקוריהן היחסי בפרחי הנקבה ל-34%-39% (טבלה 3, שלב B) (בשלב השני של פעילותן). גם זמן הביקור הממוצע בפרחי נקבה קטן פי 2 והוא רק כ-20 שניות (טבלה 4, שלב B) ויתכן שגם מדד זה מעיד על שיפור כושר ההבחנה של הדבורים. אבל מאחר שבמקביל יורד גם זמן הביקור הממוצע בפרח זכר (טבלה 4, שלב B) בהתאם לירידה בכמות הגמול בפרחים, אי אפשר לדעת בבירור על מה מעידה ירידת זמן הביקור בפרחי הנקבה.

העובדה שגם בחלק השני של פעילות *L. politum* זמן הביקור הממוצע בפרחי נקבה הוא גבוה מרמזת על הבדל נוסף בין כושר ההבחנה שלה ובין זה של דבורי הדבש בפרחים חסרי הגמול. אמנם המספר היחסי של ביקורי *L. politum* בפרחי הנקבה יורד במהלך הפעילות (איור 1, טבלה 3 שלב B), ומתקרב למספר היחסי של ביקורי דבורי הדבש, אבל נראה שלפחות חלק מפרטי *L. politum* הנוחתים בפרחי הנקבה אינם מבחינים מיד בטעותם, ומחפשים גמול כפי שחיפשו בתחילת היום. דגם זה של התנהגות נצפה בשטח ומוצג במספרים של משך הביקור הממוצע בפרחי הנקבה בשלב ההבחנה (טבלה 3 שלב B). אפשרות תאורטית נוספת היא שפרטי *L. politum* אוספים גמול כלשהו בפרחי הנקבה, ולכן זמן ביקורם בפרח ארוך למדי בכל שעות היום. כל תצפיותינו לא הראו התמקדות ספציפית באיבר כלשהו בפרח הנקבה, או תנועות של ליקוק או איסוף, וההתנהגות שנצפתה היא תנועות אקראיות של חיפוש בעיקר בבסיס הפרח ועל הצלקות. לפיכך נותרת אפשרות זו ללא כל ביסוס ותמיכה.

דגם ההתנהגות של *Ceratina mandibularis* דומה באופן כללי לזה של *L. politum* ומעיד על חוסר הבחנה כמעט מוחלט בין פרחי הזכר והנקבה בבוקר, ועל שיפור הדרגתי

טבלה 6

זמן הביקור הממוצע של *Ceratina* sp. בפרחי נקבה וזכר לפי שלבי הפעילות. פרטים כמו בטבלה 5.

זמן בפרח זכר		זמן בפרח נקבה		שלב
n	x.s.d	n	x.s.d	
38	21.00±24.4	15	1.80±2.04	A
97	5.48± 7.0	30	0.59±0.45	B

סטטיסטיקה:

3.850 2.27 t-test
 <0.001 <0.05 p

טבלה 7

אחוזי הביקורים והזמן שדבורי דבש מבזבזות בפרחי נקבה. הנתונים לפי טבלה 1 והטקסט.

פרחי זכר	פרחי נקבה	
6465	323.50	סך כל הביקורים
95.24	4.75%	אחוז מסך כל הביקורים
6.93	0.37	זמן שהליה ממוצע בפרח (שנ') זמן לפרח x סך כל הביקורים
44802	119.70	אחוז מסך כל הזמן בפרחים
99.73	0.27	

בכושר ההבחנה בהמשך הפעילות היומית. שיפור זה מתבטא בלרידת יחס הביקורים בפרחי הנקבה (איור 2, טבלה 5) ובלרידת זמן הביקור הממוצע בפרח נקבה (טבלה 6). פרט של *C. mandibularis* שנכנס לפרח נקבה עוזב אותו לרוב כעבור זמן קצר גם בשלב הטעיה. עובדה זו מרמזת על כושר הבחנה טוב יותר בפרח הנקבה ביחס לזה של *L. politum* אך גרוע יחסית לזה של דבורי דבש.

הנתונים שהוצגו לעיל מרמזים על האפשרות שפרטי *Lasioglossum politum* ו-*Ceratina mandibularis* אינם זוכרים מיום ליום את עובדת הימצאות פרחי הנקבה חסרי הגמול

בין פרחי הזכר הגומלים. לדבורים יש כושר למידה טוב למדי והן מפחיתות במשך פעילותן היומית את המספר היחסי ואת משך ביקוריהן בפרחי הנקבה (איורים 2, 3), אך למחרת היום הן אינן זוכרות את שלמדו, והן חוזרות שוב על אותו תהליך למידה ממצב המוצא של יחס ביקורים זהה פחות או יותר בפרחי הזכר והנקבה. נתונים של Dafni (1983) המראים תדירות ביקורים גבוהה של ארבעה מיני דבורים בודדות לפרחים חסרי הגמול של סחלב פרפרני במשך עונת הפריחה, מרמזים על אפשרות קיומו של דגם התנהגות דומה בדבורים האלו. העובדה שלשני מיני הדבורים הבודדות יש דגם התנהגות שונה מזה של דבורת הדבש היא רבת חשיבות: כמעט כל העבודות על התנהגות איסוף מזון של דבורים נעשו על מיני *Bombus* או *Apis mellifera*. ההתנהגות החברתית של דבורים אלו מלווה בדגמי התנהגות השונים מאלו של הדבורים הבודדות (Ginsberg 1985). לתכן שקיים שוני גם בכושר המוחי של מיני ה-Apidae החברתיים לעומת מיני דבורים בודדות. סביר להניח שהאבולוציה של חיים חברתיים לוותה בשלפור הכושר המוחי, דבר שסייע להצלחת הקיום יחדיו בשיתוף ולאורך זמן רב של פרטים רבים בחברה, ובחלק מהמינים גם לצורך קיום מערכות תקשורת בין הפרטים (von Frisch, 1967). נתוני עבודה זו מרמזים על האפשרות שחלק ממיני הדבורים הבודדות שהם כ-90% מכ-20,000 מיני הדבורים (Linsley, 1958; Batra, 1984; Michener, 1974) מצויגים דגמי זיכרון ולמידה שונים מאלו של מיני ה-Apidae. במקרה כזה צפוי למצוא הבדלים בין מינים שונים של דבורים בודדות ומיני ה-Apidae בהתנהגות הדיגום, החיפוש והבחירה של המזון בפרחים. גם דגמי התנהגות בססינים כמו קביעות למקום וקביעות לפרח, שלמגבלות זיכרון עשויה להיות חשיבות בעיצובם (ראה Waser 1986), עשויים להיות שונים בין קבוצות הדבורים. בעבודות מועטות שבדקו תנועות איסוף מזון של דבורים שלא מה-Apidae נמצאו דגמים דומים לאלו של *Apis* ו-*Bombus* (Levin et al. 1971), אך בעבודות אלו לא נבדקו כושר זיכרון ולמידה.

אף על פי ששני מיני הדבורים הבודדות מבקרות בפרחי הנקבה בתדירות גבוהה יחסית בתחילת פעילותן, גם הן מבזבזות רק אחוז קטן מזמנן בירוקת החמור - 0.5%-4% בלבד על פרחי הנקבה (טבלאות 8, 9). מתברר אפוא שגם כושר ההבחנה הגרוע יחסית של *Lasioglossum politum* ו-*Ceratina mandibularis* בפרחי הנקבה חסרי הגמול בתחילת הפעילות היומית אינו מפחית במידה רבה את זמן איסוף הגמול בפרחי הזכר.

השלכות למימיקרי בהאבקה

העובדה שדבורת הדבש הידועה בכושר למידה וזיכרון טובים (Menzel & Erber, 1978) מבקרת בפרחים הרמאים בתדירות של יותר מ-30% ביחס לגומלים גם בהפרשי זמן של שעות, יום או כמה ימים, מעידה על הצלחה של כושר המשיכה של פרחי הנקבה המבוטס על חיקוי. אמנם אפשר להניח שדבורי הדבש הפוגשות לראשונה בפרחי לרוקת החמור ("דבורים נאיביות") מבקרות בתדירות גבוהה יותר יחסית בפרחי הנקבה, ורק לאחר תקופת למידה וניסיון יורדת תדירות הביקורים היחסית בפרחי הנקבה לכ-30% במוצע.

טבלה 8

הביקורים והזמן ש-Lasioglossum politum מבזבזות בפרחי נקבה הנתונים לפי טבלאות 3,4.

שלב B		שלב A		
פרחי זכר	פרחי נקבה	פרחי זכר	פרחי נקבה	
20.3±15	7.53±50.2	5.9±6.6	5.04±4.26	מס' ביקורים ממוצע בפרח יחס הפרחים מספר יחסי של
6	1	6	1	סך כל הביקורים זמן ממוצע לפרח
121.80	7.53	35.4	5.04	סך כל הביקורים x זמן בפרח (שורות 4x3)
37.74	21.00	134.3	39.60	אחוז מסך כל הזמן בפרחים (לפי שורה 5)
4596.70	158.00	4754.2	199.60	
96.70	3.3	96	4	

טבלה 9

אחוזי הביקורים והזמן ש-Geratina sp. מבזבזות בפרחי נקבה. הנתונים הם מחמשת ימי התצפית - ראה טבלאות 5, 6.

שלב B		שלב A		
פרחי זכר	פרחי נקבה	פרחי זכר	פרחי נקבה	
1222.00	64.00	459.00	58.00	סך כל הביקורים אחוז מסך כל הביקורים
95.00	5.00	88.80	11.20	זמן שהייה ממוצע בפרח (שנ')
5.48	0.59	21.00	1.80	זמן בפרח X סה"כ ביקורים
6696.60	37.80	9639.00	104.40	אחוז מסך כל הזמן בפרחים
99.44	0.56	98.93	1.07	

דגם התנהגות דומה מצאו Nilsson (1980) ו- Heinrich et al. (1977) לגבי מיני בומבוס. אבל אין להסיק מכך שיש צורך ב"מאבקים נאיביים" כדי לקיים האבקה בפרחים רמאים (Little, 1983; Dafni, 1984; Nilsson, 1980, 1981, 1983; Ackerman, 1981); מאחר שגם תדירות ביקורי המאבקים לאחר שלב ה"נאיביות" עשויה להיות גבוהה דיה כדי להבטיח האבקה. הנחה המתבססת על שוני בלצור פירות במשך העונה (Nilsson, 1980; Dafni, 1984) עשויה להטעות מאחר שלשוני זה עשויות להיות סיבות שונות כמו שוני בזמילות משאבים, שוני בזמילות מאבקים בשטח או מזג אוויר גרוע (Stephenson, 1981) כפי שהציעו Dafni & Woodell (1986) מניתוח יצור הפירות העונתי ב- *Dactylorhiza fuchsii*.

לשני מיני הדבורים הבודדות שנצפו היה דגם התנהגות המרמז על כושר גרוע של זיכרון מיום ליום, המתבטא בתדירות ביקורים גבוהה יחסית בפרחי הנקבה, בעיקר בשעות הראשונות לפעילות בכל בוקר. דגם התנהגות כזה מבטיח לפרח או לצמח רמאי תדירות גבוהה של ביקורי מאבקים במשך כל עונת פריחתו, כמובן בתנאי שהוא נדיר יחסית למודל (Weins, 1978; Little, 1983; Dafni, 1984), ושהחריקים המאבקים אותו נפוצים בשטח (אזור 4). הנתונים המספריים המראים בזבז זמן קטן מאוד באופן יחסי בפרחי הנקבה עשויים להסביר את ההצלחה של מערכות הרמליה בהאבקה גם במקרים שבהם הן נשענות על מגוון מאבקים מצומצם ואפילו על מין מאביק אחד. בהנחה שלכושר לימוד, זיכרון והבחנה ישנו מחיר שעשוי להיות חשוב, הרז המחיר של אחוז קטן של ביקורים לא יעילים בפרחים רמאים עשוי להיות קטן בהרבה. במקרה כזה להשקעה בשיפור כושר ההבחנה שמחירו יהיה רב מהרווח הצפוי אין יתרון (ראה Pyke et al. 1977). מאחר שבמקרים רבים מאביקי פרחים רמאים מבקרים גם במיני צמחים אחרים, סביר שהפסד המאביק מביקוריו בפרחים הרמאים הוא קטן אף יותר מהמספרים שהוצגו כאן. בהנחה שהמחיר של שיפור כושר ההבחנה בפרחים רמאים הוא גבוה, אפשר לשער שלא תהיה טלוקציה חזקה לשיפורו. במצב כזה מובטחת האבקה לפרחים אלו גם בטווח הזמן האבולוציוני.

לסיכום: התצפיות המוצגות כאן והמציגות תיאור מספרי של התנהגות חיפוש המזון של שלושה מיני דבורים בפרחים רמאים, בהשוואה להתנהגותם בפרחי המודל בתנאים טבעיים, מראות שוני התנהגותי בין דבורת הדבש ובין שני מיני הדבורים הבודדות. לתכן ששוני זה נגרם עקב יכולת זיכרון ולמידה שונים. מאחר שתדירות הביקורים של שלושת מיני הדבורים המנוסות באיסוף מזון מפרחי ירוקת החמור בפרחי הנקבה הרמאים היתה 34%-57% בממוצע ליום בלחס לביקוריהם בפרחי הזכר הגומליים, אפשר להניח שמגבלות כושר הבחנה וזיכרון של מיני דבורים מאפשרים תדירות ביקורים המבטיחה האבקה ברמה סבירה בפרחים רמאים נדירים במשך עונת פריחה ממושכת. עם זאת יעילות איסוף המזון של שלושת מיני הדבורים כמעט שאינה פוחתת בגלל נדירות הפרחים הרמאים, הימנעותן החלקית מפרחים אלו וזמן שהליה הקצר בהם.

תודות

תודתי נתונה לפרופ' דני כהן אשר דיונלם עמו תרמו רבות למאמר, לד"ר אבי שמידע, ד"ר אמוץ דפני ויריב עברי אשר סייעו לי בציור והעירו הערות חשובות, ולתלמידי הרבים, ובמיוחד לאחילנועם לב, אשר ליוו אותי בחלק מעבודת השדה.

רשימת הספרות

- Ackerman, J. D. 1981. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (Orchidaceae): A food-deception system. *Madrono* 28:101-110.
- Agren, J., T. Elmqvist and A. Tunlid. 1986. Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia*. 70:332-338.
- Baker, H. G. 1976. "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In: *Tropical Trees: Variation, Breeding and Conservation*. (Ed. by J. Burley & B. T. Styles), New York: Academic Press. pp. 161-169.
- Batra, S. W. T. 1984. Solitary Bees. *Sci. Amer.* 250:86-93.
- Bawa, K. S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution*. 34:467-474.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:259-278.
- Dafni, A. 1983. Pollination of *Orchis caspia* - a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families. *Jour. Ecol.* 71:467-474.
- Dafni, A. and Woodell, S.A.J. 1986. Stigmatic exudate and the pollination of *Dactylorhiza fuchsii*. *Flora* 178:343-350.

- Free, J. B. 1966. The foraging behaviour of bees and its effect on the isolation and speciation of plants. In: Reproductive Biology and Taxonomy of Vascular Plants (Ed. by J. G. Lawkes), London: Pergamon Press. pp. 76-92.
- Frisch, K.von. 1967. The Dance Language and Orientation of Bees. Harvard. Univ. Press., Cambridge, Mass. 566 pp.
- Ginsberg, H. S. 1985. Foraging movements of *Halictus ligatus* (Hymenoptera: Halictidae) and *Ceratina calcarata* (Hymenoptera: Anthophoridae) on *Chrysanthemum leucanthemum* and *Erigeron annuus* (Asteraceae). J. Kansas Ent. Soc. 58:19-26.
- Grant, V. 1950. The flower constancy of bees. Bot. Rev. 16:379-398.
- Heinrich, B., Mudge, P. R., Deringis, P. G. 1977. Laboratory analysis of flower constancy in foraging bumblebees: *Bombus ternarius* and *B. terricola*. Behav. Ecol. Sociobiol. 2:247-265.
- Horovitz, A. and Y. Cohen. 1972. Ultraviolet reflectance characteristics in flowers of Crucifers. Amer. J. Bot. 59:706-713.
- Levin, D. A., Kerster, H. W., Niedzlek, M. 1971. Pollinator flight directionality and its effect on pollen flow. Evolution 25:113-118.
- Linsley, E. G. 1958. The ecology of solitary bees. Hilgardia. 27:543-599.
- Little, R. J. 1983. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism. In: Handbook of Experimental Pollination Biology (Ed. by C. E. Jones and R. J. Little). Van Nostrand Reinhold, N.Y. pp. 294-309.
- Menzel, R., J. Erber and T. Masuhr. 1974. Learning and memory in the honeybee. In: Experimental Analysis of Insect Behavior (Ed. by L. Barton-Browne). Springer-Verlag, Berlin and N.Y. pp. 195-217.
- Menzel, R. and J. Erber. 1978. Learning and memory in bees. Sci. Am. 239:80-87.

Michener, C. D. 1974. The Social Behavior of the Bees. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

Nilsson, L. A. 1980. The pollination ecology of *Dactylorhiza sumbucina* (Orchidaceae). Bot. Not. 133:367-385.

Nilsson, L. A. 1983. Anthecology of *Orchis mascula* (Orchidaceae). Nord. J. Bot. 3:157-179.

Pyke, G. H., H. R. Pulliam and E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. Q. Rev. Biol. 52:137-154.

Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann., Rev. Ecol. Syst. 12:253-279.

Waddington, K. D. 1979. Flight patterns of three species of sweat bees (Halictidae) foraging at *Convolvulus arvensis*. J. Kansas Entomol. Soc. 52:751-758.

Waser, N. M. 1986. Flower constancy: definition, cause and measurement. Am. Nat. 127:593-603.

Weins, D. 1978. Mimicry in plants. Evol. Biol. 11:365-403.

Zohary, M. 1962. Plant Life in Palaestine. Ronald Press, N.Y. 262 pp.

Zohary, M. and N. Feinbrun-Dothan. 1966-86. Flora Palaestina. Israel Academy of Science and Humanities.

* ראה איורים של פרחי ירוקת החמור בעמ' 59.

השריית הפריה עצמית בלופית מצויה על-ידי חרקים נקיים מאבקה

יעקב כח ויעקב גליל

מבוא

מבנה התפרחת של לופית מצויה (תמונות א', ב') משך את תשומת לבם של הבוטנאים כבר בסוף המאה הקודמת (11,10). בראשית המאה תוארה תפרחת הצמח בהרחבה רבה (9). ההסברים אשר נלחנו למהלך ההאבקה לא התבססו על תצפיות שלטולות וניסויים מבוקרים, ולכן היו המסקנות בלתי שלמות ולעתים מוטעות. המבנה הכללי של התפרחת, הדומה לתפרחות לוף, והעובדה שהמתחל מפוספס ברצועות בהירות, הביאו חוקרים רבים למסקנה כי תפרחת לופית מצויה היא מלכודת אור שממנה מתקשים החרקים להשתחרר בגלל תכונת הפוטוטאכסיות שלהם, אשר מושכת אותם אל הפסים הבהירים (4,10,12).

פוגל (18) מונה את הלופית המצויה עם הצמחים מחקי הפטריות. לדעת החוקר, חומרי הרח הנידפים מהתפרחת בזמן הפריחה מושכים לתושי פטריות ממשפחות ה-Scliaridae וה-Mycetophilidae. בתפרחת לא נמצא חלק המחקה באופן ויזואלי מבנה פטרייתי. אין כאן גם נטיה גיאטרופית האופיינית למרבית הפרחים מחקי הפטריות. מבחינה אקולוגית תפוצת הצמח בישראל אינה תואמת בת-גידול עשירים ברקוביות ומשופעים בפטריות. הצמח נפוץ למדי בפרדסים מעובדים בשרון ובפלשת. בבתי-גידול אלה הופעת לתושי פטריות נדירה ולמרות זאת חנטת הפירות ויצירת הזרעים תקינה. הסתירות בספרות באשר למהלך ההאבקה, והעובדה כי הצמח פורה בישראל בעונת החורף הקרה והגשומה, תקופה בלתי נוחה לפריחה והאבקה, מעוררות עניין רב באקולוגיה של פריחת צמח זה והאבקתו.

חומרים ושיטות

המחקר נעשה בישראל בשנים 1980-1985. פקעות של לופית מצויה נשתלו ישירות בקרקע, בחלקה מוצלת, בגן הבוטני שבאוניברסיטת תל-אביב (נ.צ. 13211692). התפרחות שהגיחו שימשו לצרכי המחקר. כמו כן נעשו ניסויים בשדה (פרטים נוספים בטבלה 2). חרקים, שנאספו לצורך הגדרה או בדיקת גרגרי אבקה, הומתו עוד בהיותם בתוך התפרחות בעזרת פחמן טטה-כלורי או כלורופורם, חרקים זעירים נשמרו בכוהל 70%, החרקים הגדולים נשמרו בקופסאות איסוף. חרקים חיים נאספו בעזרת אספירטור פה, הרדמתם לצורך הניסויים השונים נעשתה בעזרת פחמן דו-חמצני. חדירת חרקים לתפרחות הניסוי נמנעה על ידי כיסוי בשקיות עשויות אורגנדי. האבקה הועברה בעזרת פיפטת פאסטר שאליה נשאבן גרגרי האבקה. האבקה פוזרה בתוך חדרי

התפרחות על-ידי החדרת קצה הפיטה מבעד לפתח ולחיצת הגומיה שבקצה האחר. בהאבקה עצמית ספונטנית בוצעו אותן פעולות עם פיטות נקיות מאבקה. הלחות היחסית בתפרחות ובסביבתן נקבעה בטכניקה מיוחדת, המאפשרת מדידת לחות יחסית בחללים קטנים (17).

תפוצה ובית הגידול

לופית מצויה נפוצה בכל אזור הים התיכון (13). בישראל נמצא הצמח בעיקר בחבל הים התיכוני ובשוליו. בדרום הארץ הוא מגיע עד גבול המדבר (6). בדרך כלל גדל הצמח במקומות לחים ומוצלים, אך לעתים הוא נמצא במקומות חשופים לשמש. בשרון, בפלשת ובעמקים יש אוכלוסיות גדולות וצפופות: בצל עצים, בשדרות, בגינות, במטעים, בפרדסים ובחורשות.

הצמח והתפרחת

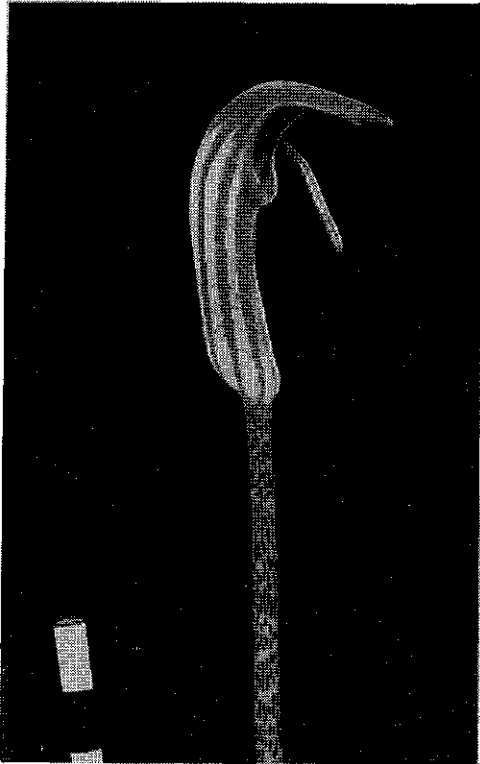
קיימים הבדלים ניכרים בין הסוג *Arisarum Mill.* ויתר הלופיים של ישראל. סוג זה נכלל בתת-שבט נפרד, ה-*Arisarinae*, ואילו כל הסוגים האחרים נכללים בתת-שבט ה-*Arinae* (3).

הצמח רב שנתי, בעל שתי צורות של אברים תת-קרקעיים (5). העלים מגיחים בתחילת החורף, ובמקומות מושקים הם צצים כבר בספטמבר. אפשר להבדילם בנקל מיתר עלי הלופיים בישראל לפי הטרפים דמויי החץ או דמויי הלב, שבסיסי פטוטותיהם מנוקדים בארגמן. תפרחות מוצאים בעיקר בחורף, בחודשים דצמבר-פברואר. במקומות לחים הפריחה מתמשכת לעתים מאוקטובר עד אפריל. התפרחת נישאת כ-10 סנטימטרים מעל הקרקע, בראש עמוד (*scape*) שאורכו שווה פחות או יותר לזה של פטוטות העלים. בנצר תקין מתפתחות לרוב שתי תפרחות.

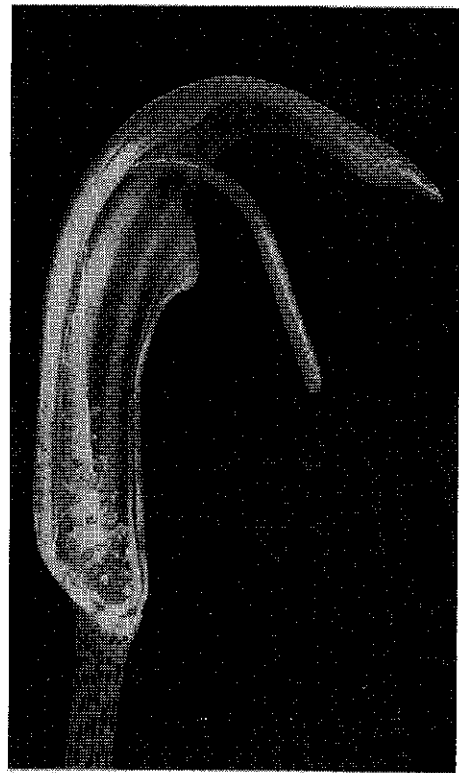
שולי המתחל מאוחים בחלקם התחתון ויוצרים מבנה סגור דמוי גליל (10x45 מ"מ) שאינו מוצר בחלק העליון. צבע המתחל ירוק ולאורכו כעשר רצועות בהירות-חלביות המודגשות לעתים בשוליהן בצבע חום-ארגמני. הקצה העליון של המתחל חופשי ומקומר כגג הסוכך מלמעלה על פתח החדר. מהפתח בולט הקצה הכפוף של השזרה (תמונה א).

בסיס השזרה מעורה בגבו למתחל. מצדו המנוגד, מצד הפתח, שקועים בדרך כלל 3 עד 6 ולעתים עד 13 פרחים עליניים. צבעם ירוק והם עשויים עלה שחלה יחיד המסתלים בעמוד עלי ניכר שבקצהו צלקת כדורית. השחלה חד-מגורתית ובבסיסה כ-15 ביציות ישרות הנישאות על עוקצים. הצלקת עשויה מכ-60 תאים מוארכים דמויי בקבוק. אין עליה הצטברות של נוזל, ולכן היא נמנית עם הטפוס היבש (8). גבוה יותר על השזרה, ללא קטע מפריד, מפוזרים בדלילות כ-32 פרחים אבקניים. כל פרח אבקני עשוי זיר יחיד שבראשו מאבק. גרגרי האבקה מוארכים, חסרי זיזים, קצה השזרה אינו נושא פרחים. הוא כפוף, צבעו ירוק ולעתים הוא מעובה יותר בקצהו (תמונה ב).

תמונה א'. תפרחת לופית מצויה (X1)
צילום: עמיקם שוב



תמונה ב'. חתך בתפרחת לופית מצויה (X2)
צילום: עמיקם שוב



האנתזיס

הסדק בקצה העליון של כפתור התפרחת נפתח לאטו במשך כל שעות היממה. בתחילת האנתזיס צמודה האלה לקצה המתחל הסוכך על הפתח. בהמשך האנתזיס מתארכת האלה ונוטה מטה. כבר בראשית תהליך הפריחה נמצאים בתפרחות מאבקים פתוחים שמהם

מתפזרים גרגרי אבקה. במקרים נדירים מאחרים המאבקים להיפתח באופן שמתקבלת פרוטוגיניה חלשה. בשל המיקום הטופוגרפי של הפרחים האבקניים והאבקה הפירורית, חל איבוד ספונטני של הצלקות. הפריחה נמשכת ימים רבים. תפרחות אחדות, שהאבקו באופן מבוקר, חנטו פירות גם אם הואבכו כעבור חודש ממועד פתיחתן. ריח התפרחות אינו חזק, אך ניכר היטב כאשר קבוצת תפרחות מכונסות במקום סגור. שזרות ומתחילים מנותקים מפיצים את הריח הספציפי גם בהיותם נפרדים. הריח קשה לאפיון, הוא אינו מתקתק אך גם אינו דוחה כריחם של מרבית הלופיידים בישראל.

המאבקים

למרות הפריחה הממושכת של תפרחות לופית מצויה רק לעתים רחוקות מוצאים חרקים בחדריהן ואף אלה במספרים קטנים. במהלך המחקר נמצאו בתפרחות חרקים מטכסוננים שונים אשר מוינו ב-4 קבוצות.

יתושים (Nematocera, Diptera)

מרבית החרקים שנאספו בתפרחות הם זכרים ונקבות של יתושים זעירים מ-4 משפחות: Chironomidae, Mycetophilidae, Sciariidae ו-Psychodidae. היתושים נמצאו בתפרחות הן בשעות היום והן בשעות הלילה. לכל היותר נמצאו שני פרטים בתפרחת. זחלים של מינים הנמנים עם שתי המשפחות האחרונות ידועים כשוכני בת-גידול מימיים. ייתכן כי הבוגרים שלהם נמשכים לתפרחות בגלל הלחות היחסית הגבוהה השוררת בהן. בבדיקת לחות יחסית, שנערכה בחלקת הניסוי בתל-אביב, נמצאו בתוך חדרי התפרחות ערכים גבוהים מ-97%, באותה העת הלחות היחסית בסביבת התפרחות ירדה לעתים עד 50%. גם היתושים משתי המשפחות הראשונות, יתושים הידועים כיתושי פטריות, נמשכים ללחות(18). ייתכן כי אולי המים המתנדפים מתפרחת לופית מצויה הם גורם במשיכת חרקים מאבקים.

זבובים טורפים

בשעות היום בלבד מבחינים על העלים ולעתים רחוקות בתוך התפרחות בתנועה מהירה של זבובים טורפים ממשפחת ה-Empididae (Diptera). זבובים ממשפחה זאת ידועים כמבקרים פרחים לשם מציצת צוף או שאיבת נוזלים מרקמות רכות(14). בחודש ינואר 1982 נאספו בשיפולי הכרמל (נ.צ. 15662390), על צמחי לופית מצויה, 40 זבובים ממשפחה זאת. בהתבוננות בסטריאוסקופ נמצא כי לגופם של 8 פרטים, זכרים ונקבות כאחד, היו צמודים גרגרי אבקה של הצמח. בדיקה חוזרת באותו אתר בחודש ינואר 1983, העלתה כי 6 זבובים, מתוך מדגם של 60 פרטים, נשאו על גופם גרגרי אבקה.

הזבובים חודרים לתפרחות ומגיחים מהן במהירות וללא קושי. התנהגותם בתפרחות לופית מצויה דומה לזאת שנצפתה בתפרחות אחילוף צר-עלים ואחילוף הגליל. בתפרחות אלה נמצא כי החרקים חודרים פנימה כדי לצוד חרקים המשמשים להם כטרף. לא מן הנמנע

הוא כי גם בלופית מצויה מטרת החדירה לתפרחת היא ציד חרקים. אין בתפרחות הצטברות של נוזל שממנו יכולים החרקים למצוץ. גיחתם המהירה החוצה מפחיתה מהסבירות כי הם מחדירים את גפי הפה לרקמות ושואבים נוזלים בתוך חדר התפרחת.

חרקים חוסיים

המבנה המיוחד של התפרחת עם חלק המתחלל הסוכך על פתח החדר עשוי לשמש מסתור לחרקים בתנאי מזג אוויר בלתי נוחים. בימים ובלילות גשומים נמצאו לעתים בתפרחת של צמחים הגדלים בפרדסי השרון, ציקדות ירוקות (*Cicadidae, Homoptera*), שלגופם גרגרי האבקה אינם נצמדים, וספק אם הם מסייעים בתהליך ההאבקה הזרה.

חרקים שזחליהם ניזונים בתפרחות

ברשימת החרקים שנאספו מתפרחות לופית מצויה מופיעים זחלים ובוגרים של חרקים המוצאים בתפרחות הצמח מקום לגידול הצאצאים. עם אלה נמנו כנימות עלה (*Aphididae, Homoptera*), טריפסים (*Thysanoptera*) וקפזנביים (*Collembola*). ניידותם של חרקים אלה, בעיקר בשלבי הזחל, מוגבלת. ספק אם הם מסייעים בתהליך ההאבקה הזרה.

התפרחת כמלכודת

מהלך הפריחה של לופית מצויה שונה מזה שנצפה בלופיים האחרים בישראל. התפרחת הומוגמית. יוצא אפוא כי חרק החודר לתפרחת מתכסה מיד בגרגרי אבקה. אין יתרון בשהייה נוספת שלו בתפרחת. העובדה כי האנתזיס נמשך לעתים חודש ימים ויותר, מוציאה מכלל אפשרות כלואה ממושכת של חרקים. השהייה בתפרחת היתה מביאה לתמותת החרקים העדינים בתוכה. העובדה כי רק לעתים רחוקות מוצאים חרקים בתוך חדרי התפרחות של לופית מצויה מרמזת על כך שהם מיטיבים להשתחרר מתוכם. זבובי תסיטה (*Drosophila melanogaster* Meig.) ויתושי חול (*Psychoda cinerea* Banks) המוחדרים לתפרחות, מגיחים בדרך כלל במהירות וללא קושי. בצאתם מתוך החדר הם שוהים לעתים באזור הפתח ואינם מחליקים פנימה. הם אינם מועדים גם בהליכתם על תקרת קצה המתחל הכפוף מעל החדר. בבדיקה מיקרוסקופית של שטח פני המתחל באזור הפתח מבחינים בבליטות חרוטיות צפופות. אין להניח כי מקום מחוספס זה הוא משטח החלקה לחרקים המגיעים לתפרחת.

מקובל בספרות שגיחת החרקים החודרים לתפרחות לופית מצויה מתעכבת בגלל הפסים מעבירי האור הערוכים לאורך החדר. ההנחה היא שחרקים בעלי התנהגות פוטוטאקסית חיובית יימשכו לאזורים המוארים ולא ימצאו את פתח היציאה (4,10,12). לבדיקת ההנחה כי האור מעכב את גיחת החרקים מהתפרחות, נעשה ניסוי שבו הושוותה מהירות גיחת החרקים מתפרחות מוארות לגיחתם מתפרחות מוחשכות.

תפרחות טריות של לופית מצויה הועמדו במצב זקוף בתוך מבחנות (5x45 מ"מ), כאשר עמודי התפרחת טבולים במים. לכל תפרחת הוחדרו 10 יתושי חול מהמין

Psychoda cinerea Banks שהורדמו בפחמן דו-חמצני. היתושים היו זכרים שנאספו מתוך תפרחות של לוף ירוק. חרקים אלה נבחרו לניסוי מאחר שהם נמצאו בעבר בתוך תפרחות לופית מצויה. כמו-כן ידועה משיכתם החזקה לאור. שתי תפרחות הוצבו במקביל בכל חזרה. הניסוי בוצע באור יום מלא במקום מוצל. התפרחות כוסו בנפרד בכוס כלימית שקופה (250ml). הודות לכך היה אפשר למנות את החרקים בהגיהם מתוך התפרחות. נוסף על כך כוסתה אחת התפרחות ברלי (10L) שחור, אטום לאור. התפרחת בטיפול זה היתה באפלה. כאשר הגיחו מחצית מהחרקים מהתפרחת המוארת, הוסר הדלי מהתפרחת המוחשכת ונמנו החרקים שהספיקו להגיה באותה העת מאותה תפרחת.

ב-4 חזרות הקדימו לצאת מחצית מיתושי החול מהתפרחות המוארות. במספר חזרות זהה הקדימו לצאת החרקים מהתפרחות המוחשכות. בשתי חזרות הגיחו מחצית מיתושי החול מהתפרחת המוארת ומהתפרחת המוחשכת באותו פרק זמן. תוצאות דומות התקבלו כאשר נבדקה באותו האופן גיחתם של זכובי תסיסה (*Drosophila melanogaster* Meig., wild type) מתפרחות לופית מצויה. זכובים אלה אינם נמנים עם החרקים המבוקרים בתפרחות.

תוצאות הניסויים אינן מאשרות את ההנחה המקובלת כי תפרחת לופית מצויה היא מלכודת אור המעכבת את יציאת החרקים. העובדה כי לעתים, בתוך שניות, החרקים מגיחים מתפרחות שאליהן הם מוכנסים, מאשרת את קביעתו של מילר (11) כי תפרחת לופית מצויה אינה כולאת בתוכה את החרקים המבוקרים. בניגוד למקובל עשויים הפסים הבהירים לאורך המתחל דווקא להקל על החרקים את מציאת הדרך אל מחוץ לתפרחת. מיקומם לאורך החדר גורם לחרקים בעלי פוטוטאכסיות חיובית לנוע לאורכם, ומקרבם בדרך זו לעבר פתח היציאה. משטחים בהירים אופייניים לפרחים המואבקים על-ידי יתושי פטריות (18), יתכן כי עשרת הפסים החלביים לאורך המתחל הם בעלי משמעות ויזואלית במשיכת יתושי פטריות אל התפרחת.

מערכת הזיווג

האבקות מבוקרות בחלקת הניסוי

330 תפרחות אותרו בחלקת הניסוי שבגן הבוטני. התפרחות טופלו באופנים שונים (טבלה 1).

טבלה 1. חנטת לופית מצויה בהאבקה מבוקרת.

הטיפול	מספר תפרחות	אחוז חנטה
האבקה עצמית ספונטנית	115	0.9
האבקה זרה	135	23.7
האבקה שכנים	7	0.0
ביקורת (תפרחות חשופות)	73	21.9

מ-115 תפרחות מכולסות, שחדירת חרקים לתוכן נמנעה, חנטה רק תפרחת אחת (0.9%).
ב-135 תפרחות מכולסות הועברה אבקה בעזרת פלפטת פאסטר מתפרחות של צמחים אחרים
(האבקה זרה). 32 מהן (23.7%), חנטו פירות ויצרו זרעים. שיעור חנטה דומה (21.9%)
התקבל ב-73 תפרחות שנתרו בלתי מטופלות בחלקת הניסוי. ב-7 תפרחות מכולסות,
שאליהם הועברה אבקה באותן שיטות מתפרחת אחרת באותו צמח (האבקה שכנים), לא
התקבלה חנטת פירות.

האבקות בשדה

רק לעתים רחוקות נמצאו חרקים בתפרחות שנבדקו בשדה. בכמה מקרים נבדקו מאות
תפרחות ואף אחת מהן לא הכלילה חרקים. החרקים המועטים שנמצאו בתפרחות השתייכו
לעתים לקבוצות טכסונומיות (סדרות) שונות. נוצרה אף בהירות באשר ליעילות האבקה
החרקים בשדה, והתעורר הצורך לקבוע את שיעורה. בחמישה אתרים שונים סומנו תפרחות,
וכעבור זמן נבדקה בהן חנטת הפירות. בכל אתר חולקו התפרחות לשתי קבוצות, כמחצית
מהתפרחות נותרו בלתי מטופלות, פוריות התפרחות בקבוצה זו תלויה בפעילותם של
החרקים המאבקים. כאומדן לפוריות המרבית של התפרחות הוחדרה למחצית מהפרטים
המסומנים גם אבקה מצמחים אחרים. תוספת האבקה הזרה נעשתה בעזרת פלפטת פאסטר.

האבקה הזרה נאספה בחלקה מפרטים אחרים באתר הניסוי (תוספת האבקה זרה מחומר
מקומי). יתרת הצמחים הואבקה באותה שיטה באבקה שנאספה מצמחים הגדלים במרחק של
כ-20 ק"מ מהמקום שבו נעשה הניסוי (תוספת האבקה זרה מחומר מרוחק). איסוף אבקה
ממקור רחוק נעשה בהנחה שהצמחים הנמצאים באתר הניסוי עשויים להיות כולם או חלקם
מושבה אחידה מבחינה גנטית (Clone), והאבקותם תהיה בלתי פוריה אם קיים בצמח
מנגנון אי-התאמה עצמית.

לעריכת הניסויים נבחרו מקומות שהגישה אליהם נוחה. כל האתרים הם בשרון על
קרקע חול-חמרה, ברום 10-40 מטרים מעל פני הים. האתרים קרובים לים התיכון ומרחקם
מקו החוף הוא 2-6 ק"מ. אין להניח כי קלימים הבדלים אקלימיים ניכרים
בין האתרים המרוחקים זה מזה 35 ק"מ לכל היותר. בשני אתרים נעשתה בדיקה חוזרת
כעבור שנה (טבלה 2). כל ההאבקות נעשו בשעות אחר-צהריים.

חרף העובדה שחרקים נמצאו בתפרחות, רק לעתים רחוקות לא נמצא הבדל מובהק בחנטה של
שלוש הקבוצות ($F_{[2,12]} = 1.63ns$). יש לדחות את ההנחה כי תוספת אבקה זרה באופן
מלאכותי משפרת את חנטת הפירות.

הבדלים ניכרים בחנטה התקבלו בין האתרים ($F_{[6,12]} = 23.54$). שיעור חנטה גבוה
במיוחד התקבל בשתי שנות המעקב באתר נתניה, 69.7% בממוצע. באתר חדרה שבו הצמחים
גדלים בצל העצים חנטו פירות בממוצע רק 44.9% מהתפרחות. הבדלים בשיעור החנטה
בלטו מאוד באזור נוה-שרת. בשולי הפרדס, כתנאי הצלה חלקיים, חנטו בממוצע 61.5%
מהתפרחות המסומנות. בתוך הפרדס בצל ההדרים, ממוצע החנטה בשנת 1981 היה 17.5%.
כעבור שנה הוא הגיע רק ל-10%. באתר צהלה החשוף לשמש לא היתה כלל
חנטה של תפרחות מסומנות.

טבלה 2. חנטת לופית מצויה בבת-גידול שונים, בהאבקה טבעית ובתוספת מלאכותית של אבקה זרה.

חשיפה לקרינת השמש	כית-הגידול	נקודת ציון	אתר	תוספת האבקה זרה מחומר מרוחק		תוספת האבקה זרה מחומר מקומי		ללא טיפול		מועד הביטוי
				מספר התפרחות	אחוז חנטה	מספר התפרחות	אחוז חנטה	מספר התפרחות	אחוז חנטה	
חלקית	חורשת אקליפטוסים	14022045	חררה	51,9	27	52,0	25	38,2	55	19.2.1981
חלקית	שולי חורשת אקליפטוסים	13801942	נתניה	86,4	22	62,5	24	66,7	45	19.2.1981
חלקית	שולי חורשת אקליפטוסים	13801942	נתניה	56,0	25	60,9	23	73,2	56	16.12.1981
חלקית	שולי פרדס הדריס	13581698	נוה שרת	94,4	18	60,0	20	47,5	40	22.2.1981
מועטה	פרדס הדריס	13551698	II נוח שרת	31,3	16	22,2	18	13,8	29	18.2.1981
מועטה	פרדס הדריס	13551698	II נוח שרת	6,3	17	15,4	13	10,0	30	16.12.1981
מרוכה	גבעה הולית	13361698	צהלה	0,0	17	0,0	18	0,0	35	18.2.1981

הנתונים נבחנו סטטיסטית לאחר טרנספורמציה למעלות ($\arcsin \sqrt{P}$)

$F_{[2.12]}^{**} = 23.54$ בין חזרות $F_{[6.12]}$, $F_{ns} = 1.63$ בין טיפולים $F_{[2.12]}$

גם במקומות אחרים החשופים לשמש החנטה מועטה והתפריות נדירות. חשיפת הצמחים לשמש ומאידך הצלה כבדה גורעים מחיוניות הצמחים ומפוריותם. בצל כבד מאוד הצמחים אינם גדלים כלל(5).

ניסויים עם חרקים ללא אבקה

העובדה שהחרקים היו נדירים בתוך תפרחות לופית מצויה עמדה לכאורה בסתירה לתוצאות האבקות בחלקת הניסוי ובשדה. בשדה, שיעור החנטה של התפרחות אשר לחדריהן הוספה אבקה באופן מלאכותי לא היה שונה באופן מובהק משיעור חנטת התפרחות אשר היו נתונות לחסדי החרקים בלבד (טבלה 2). בחלקת הניסוי היו שיעור חנטת התפרחות שהואבכו מלאכותית (23.7%), ושיעור החנטה של התפרחות שנתרו חשופות לפעילות החרקים (21.9%), דומים מאוד ($t_g = 0.346ns$).

במטרה לבדוק את תפקוד התפרחת כמלכודת, הוכנסו במהלך המחקר לתוך חדרי תפרחות זבובי תסיסה שגודלו במעבדה. התקבל הרושם כי בתפרחות אלה גברה החנטה. הועלתה האפשרות כי השהייה של החרקים בתוך התפרחות ללא קשר עם נשיאת אבקה גורמת בדרך כלשהי לפוריות. לבדיקת השערה זאת נעשו כמה טיפולים (ראה טבלה 3).

לתוך 39 תפרחות מכוילות הוכנסו קבוצות שמנו 5 זבובי תסיסה מהמין *Drosophila melanogaster* Meig., wild type. זבובי התסיסה גודלו במעבדה בתוך צנצנות זכוכית סגורות וכך לא יכלו גרגרי אבקה להימצא על גופם. קבוצה נוספת של חרקים אשר שימשה לבחינת השפעת שהיית החרקים בתפרחות על החנטה היתה של יתושי חול מהמין *Psychoda cinerea* Banks. חרק זה נבחר לבדיקה מאחר שנמצא בעבר בתוך תפרחות ולכן נחשב כמאביק לגטימי של לופית מצויה. ל-16 תפרחות מכוילות הוכנסו קבוצות שמנו 10 יתושי חול. היתושים נאספו באספירטור פה מקירות חדרי מדרגות בקריית ביאליק.

בקרבת מקום לאתר האיסוף אין צמחי לופית מצויה ואפשר להניח כי החרקים אינם מזוהמים בגרגרי אבקה של הצמח. לחלופין, כחיקוי אפשרי לפעולת החרקים, הוברשו במכחול שיער עדין 14 תפרחות מכויסות. הפעולה בוצעה לאחר חיתוך קטע מדופן החדר באזור שמול הפרחים הנקבים. לפתח זה הוחדר קצה המכחול. שערות המכחול הועברו בעדינות הלוך ושוב על פני הצלקות. הוקפד להשתמש במכחול נקי מגרגרי אבקה.

טבלה 3. חנטת לופית מצויה בהשפעת חרקים נקיים מאבקה זרה

הטיפול	מספר תפרחות	אחוז חנטה
5 זבובי תסיסה	39	84.6
10 יתושי חול	16	87.5
הברשת הצלקות במכחול	14	71.4
ביקורת (תפרחות מכויסות)	34	0.0

עיון בטבלה 3 מלמד כי שיעור החנטה ב-39 התפרחות שאליהן הוחדרו זבובי תסיסה היה 84.6%. שיעור חנטה דומה (87.5%) התקבל ב-16 התפרחות שאליהן הוחדרו יתושי חול. גם פעולת ההברשה ב-14 התפרחות גרמה לחנטה גדולה (71.4%). ב-34 תפרחות הביקורת, תפרחות שנותרו במועד הניסוי ללא הברשת הצלקות או החדרת חרקים, לא היתה חנטת פירות.

ב-24 תפריות שהתקבלו לאחר החדרת החרקים נמנו 21.9 ± 9.61 זרעים לתפריה. שיעור זה אינו שונה באופן מובהק ($t_g = 1.32$ ns) משיעור הפוריות (16.8 ± 7.34) שהתקבל ב-8 תפרחות שבהן בוצעה האבקה זרה בעזרת פלפטת פאסטר. הזרעים שהתקבלו בהאבקה מושרית, ללא הבדל בגורם המשרה, היו חיוניים ונבטו היטב (64% - 88%).

נוסף על בדיקת שיעור החנטה, מספר הזרעים לתפריה ונבילת הזרעים, הוכנו מתקנים מצלקות שקיבלו טיפולי האבקה שונים, לשם בדיקתן במיקרוסקופ אור. החומר לבדיקה נלקח מניסויים אשר בוצעו בחלקת הניסוי בתל-אביב. חרקים או לחלופין אבקה זרה הוחדרו לתפרחות מכויסות בשיטות שתוארו לעיל. בתום כשלוש יממות מתחילת הניסוי הוסרו התפרחות מהצמחים, וקטע השזרה הנושא את הפרחים הנקבים הוכנס עד למועד בדיקתו לתוך תמיסת F.A.A. לפני הבדיקה נתלשו בעזרת מלקטת דקה עמודי העלי עם הצלקות שבראשם והוטבלו בתמיסת Cotton Blue, לשם צביעת הנחשונים.

בתהליך הכנת מתקנים של צלקות שמהן נמנעה פעילות חרקים וחדירת אבקה מבחוץ, נשטפו כמעט כל גרגרי האבקה מהצלקות והתפזרו בנוזל. עובדה זאת מוכיחה כי לא נוצר קשר הדוק בין גרגרי האבקה והפטמות של הצלקת. בבדיקת 69 צלקות מ-12 תפרחות לא נמצאה נבילת של גרגרי אבקה. לעומת זאת ב-69 צלקות אשר נלקחו מ-15 תפרחות שאליהן הוחדרו חרקים, היתה נבילת מרובה של גרגרי אבקה. על מנת להבחין בנחשונים היה

צורך לפנות בסיכת מתקן חלק מגרגרי האבקה הרכים שנצמדו לצלקות. יש להדגיש כי גם בטפול זה היתה האבקה עצמית בלבד.

מהצלקות, שנלקחו מהתפרחות שאליהן הוחדרה אבקה זרה בעזרת פלפסט פאסטר, נשטפו גרגרי אבקה רבים והתפזרו בנוזל. על הצלקות נותרו בדרך כלל כ-30 גרגרים. עובדה זאת מוכיחה כי נוצר קשר בין גרגרי האבקה והפטמות הצלקתיות. במתקנים נראו רק מעט מאוד גרגרי אבקה בנביטה. ב-75 צלקות שנלקחו מ-16 תפרחות נמצאו נחשונים מועטים. רק ב-31 צלקות נראו נחשונים. ב-18 מהם נמצא נחשון יחיד. ביתר נמנו שניים או שלושה נחשונים בצלקת. אין סתירה בין העובדה כי על הצלקות נראו רק נחשונים בודדים ואילו תפרחות שהאבקו באותה שיטה היו פוריחות ויצרו במוצע 16.8 זרעים, שכן במתקנים המיקרוסקופיים אין מבחינים בכל הנחשונים.

נביטת האבקה העצמית בתפרחות שאליהן הוחדרו חרקים, או לחלופין בתפרחות שבהן הצלקות הוברשו במכחול שיער עדין, התאפשרה כתוצאה מפעולה מיכנית אשר פגעה כנראה בקרוםית (Pellicle) העוטפת את הפטמות הצלקתיות. דיון בנושא ניתן בפרק הבא.

סיכום ודיון

פריחה חורפית

לופית מצויה פורחת בישראל בעונה הגשומה והקרה. קיימת סכנה כי הגשם יפגע בגרגרי האבקה וישטוף את הצלקות. בשל מזג האוויר הקר והגשום פוחתת גם פעילות החרקים בתקופה זאת של השנה, וכתוצאה מכך עלולה פוריחות הצמחים התלויים בחרקים לצורך האבקתם להצטמצם למידה מזערית שיש בה סכנת הכחדה לצמח. **ללופית מצויה** יש כמה וכמה תכונות המאפשרות לה לפרוח בחורף.

התפרחת הזקופה המתנשאת מעל פני הקרקע והמבנה הגלילי הסגור של המתחל, אשר חלקו העליון כפוף וסוכך על פתח החדר (תמונה א), מגינים מפני חדירת מי גשמים לתוך התפרחה. מבנה מורפולוגי זה מונע הרטבת גרגרי האבקה ושטיפת הצלקות. גם מעלות החום הנמוכות בחורף אינן מעכבות את הנביטה, וב-12°C גרגרי האבקה נובטים היטב. בעזרת פעילותם המועטה של חרקים מאביקים נפתרה בדרכים שונות ומגוונות. עונת הפריחה הנמשכת כל חודשי החורף, ובמקומות לחים אף יותר מזה, וכן האנתזיס הממושך, לעתים יוחר מחודש ימים, מגדילים את הסיכויים לביקור חרקים בתפרחות במועדים הנוחים לפעילותם. פריחה לסירוגין של תפרחות אחדות בצמח מגדילה אף היא את סיכויו של הצמח היחיד לחנוט פירות. **בלופית מצויה** מתפתחות לרוב שתי תפרחות מפקעת תקינה. פריחתן המשותפת יכולה להימשך עד חודשלים.

בתנאי מזג אוויר בלתי יציבים אשר אינם נוחים לפעילות חרקים יש יתרון לצמח פוליפילי (Polyphilic plant) המנצל מינים רבים של חרקים מאביקים. בהעדר חלק מהמאביקים מובטחת האבקתו על-ידי המינים האחרים. בישראל, פאונת החרקים בעונה הלחה והקרה עשירה יחסית בליתושים המנצלים בת-גידול רטובים להטלה ולהתפתחות הזחלים. עם קבוצה זאת נמנים חרקים שונים המשתתפים בתהליך האבקת הצמח. גם

בקוריהם של זבובים טורפים ממשפחת ה-Empididae החודרים לתפרחות, כנראה לצורך ציד, עשויים לגרום לחנטת פירות וליצירת זרעים. תנאי מזג אוויר בלתי יציבים מצמצמים את האפשרות לקיום האבקה זרה. בתנאים אלה מרובים המקרים שבהם צמחים מסתגלים לפוריות בהאבקה עצמית(16). גם בלופית מצויה מתרחשת בתנאים מסוימים הפריה עצמית המאפשרת לצמח לייצר זרעים במקרים שבהם האבקה זרה אינה מתרחשת.

מערכת הזיווג

מערכת יחסי הגומלין בין גרגרי האבקה והצלקות לא נבדקה לפרטיה בלופית מצויה. עם זאת, על סמך התצפיות והניסויים, אפשר להסיק מסקנות אחדות ולהעלות רעיונות כאשר לטיבה.

על אף העובדה שלופית מצויה היא הומוגמית, וכבר עם פריחת התפרחת הצלקות מואבקות עצמית, אבקה זאת אינה נצמדת לפטמות הצלקת, גרגרי האבקה אינם נובטים ואין יצירת פירות וזרעים.

ניסויים בהנבטת אבקה של לופית מצויה מראים כי היא מלטיבה לנבוט כאשר היא מפוזרת על חומר אינרטי דוגמת זכוכית, אם היא נמצאת באווירה לחה הקרובה לנקודת הרוויה. נביטת האבקה מתאפשרת, כמו בצמחים רבים אחרים, כאשר נוצרים תנאים פיזיקליים המתאימים למיומם של גרגרי האבקה(1). החדרת רצועות פלסטיק קשיחות (5x30 מ"מ) לתוך חדרי תפרחות בשדה, גרמו לנביטת גרגרי אבקה אשר נשרו מהמאבקים על הרצועות. באותה העת לא נמצאה נביטת אבקה על הצלקות. יוצא איפוא כי על הצלקות נמצאים גורמים המונעים את הנביטה של אבקה עצמית.

אבקה זרה המוחדרת לתוך חדר התפרחת בעזרת פיפטת פאסטר נצמדת היטב אל הפטמות הצלקתיות, נובטת וגורמת ליצירתם של זרעים חיוניים. על סמך עובדות אלה יש להניח כי בהאבקה עצמית לא מתרחש הקשר הנחוץ בין גרגרי האבקה והצלקות, ונמנעים התהליכים המביאים לנביטה.

החדרת חרקים לתפרחות או, לחלופין, הכרשת הצלקות במכחול שיער עדין, משבשת את מנגנון מניעת נביטת האבקה העצמית. חרקים שהוחדרו לתפרחות או חרקים החודרים לשם באופן טבעי, מסירים בדרך פיסיקלית את המחסום המונע נביטה של אבקה עצמית. תופעה זאת נמצאה בעבר בצמחים אחרים. בכרוב הניצנים *Brassica oleracea* L. var. *gemmifera* (DC.) Schulz, גירוד הצלקת בעזרת מברשת פלדה גרם לפוריות בהאבקה עצמית ואיפשר קבלת זרעים בצמחים שבהם קלימת אי-התאמה עצמית(15). ב-*Lotus weilleri* Maire ו-*L. suaveolens* Pers., גירוד הצלקות בנייר זכוכית גרם ליצירת שפע של זרעים בהאבקה עצמית, על אף העובדה שמינים אלה הם בעלי אי-התאמה עצמית(2).

יצירתה של הלופית

הפריחה החורפית ומנגנון אי-ההתאמה העצמית הם שהטביעו חותמם על דרך הפעולה המיוחדת של מנגנון הרבייה בלופית מצויה. בצמחים שבהם תהליך ההאבקה תלוי בחרקים, עשויים תנאי אקלים בלתי יציבים לשבש את פעילות החרקים ולמנוע התרחשותה של האבקה. Hagerup (7), אשר בדק את האבקה הצמחים באילי פארו הגשומים והקרים, מצא כי רוב הצמחים עושים זרעים גם בהעדר חרקים. כמה מינים בלבשת אירופה, הזקוקים כרגיל לחרקים לשם האבקה, הסתגלו באילי פארו לעשות זרעים בהאבקה עצמית. ההפריה העצמית מגבירה את ההומוזיגוטיות. תכונה זאת מפחיתה מחילוניות הצמחים ומקטינה את הווריאביליות של האוכלוסיה. מקובל כי מבחינת תוצאותיה יש להפריה זרה יתרון על פני הפריה עצמית. בנסיבות הקלימות, בשל הפריחה החורפית, אין האבקה זרה מובטחת ללופית מצויה. עדיפה על כן יצירת זרעים בהפריה עצמית מאי יצירתם כלל.

הצלקות מואבקות ספונטנית מיד עם פתיחת התפרחת. נביטת האבקה העצמית נדחית עד למועד חדירת חרקים לתפרחת. למנגנון זה יש משמעות רבה לגבי שמירה על רמת הטרוזיגוטיות גבוהה כתוצאה מהעדפת הפריה זרה. אם האבקה העצמית היתה נובטת מיד עם איבוק הצלקות כבר בראשית האנתזיס, היו נתפסות כל הביציות על ידי גמטות שמקורן בגרגרי אבקה עצמית. במקרה זה לא היה כמעט סיכוי להתרחשותה של הפריה זרה. בזכות השהיית הנביטה עד לחדירת החרקים מתרחשת בו בזמן נביטה של אבקה עצמית המונחת כבר על הצלקות ושל אבקה זרה שהגיעה עם החרקים. מקובל כי בתנאים כאלה יש לאבקה הזרה יתרון בהפריית הביציות על פני האבקה העצמית(2). באופן זה, על אף מיעוט גרגרי האבקה הזרים המגיעים לצלקת, יחסית למספרם הרב של גרגרי האבקה העצמית הנושרים על הצלקת, מתרחשת גם הפריה זרה. החרקים החודרים לתפרחות לופית מצויה אינם משמשים רק כמעבירי אבקה במובן המקובל (Pollen vectors), אלא משרים פוריות (Fertility inducers). תכונה זאת מעלה את ערכם של החרקים בגרימת יצירת זרעים כאשר הסיכויים להעברת אבקה מתפרחות אחרות קטנים ביותר.

הבעת תורה

מחקר זה מומן חלקית על-ידי הקרן למענקי מחקר בבוטניקה ע"ש צבי מרזמינסקי ז"ל ואחותו סוניה מרזמינסקי ז"ל.

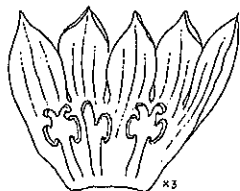
זיהוי החרקים והגדרתם נעשה בסיועם של ד"ר אמנון פרידברג ופיני קפלן מהמחלקה לאנטומולוגיה באוניברסיטת תל-אביב. את זבובי התסיסה נתנה אביבה תמרקין מהמחלקה לגנטיקה באוניברסיטת תל-אביב. על כך נתונה להם תודתנו.

רשימת הספרות

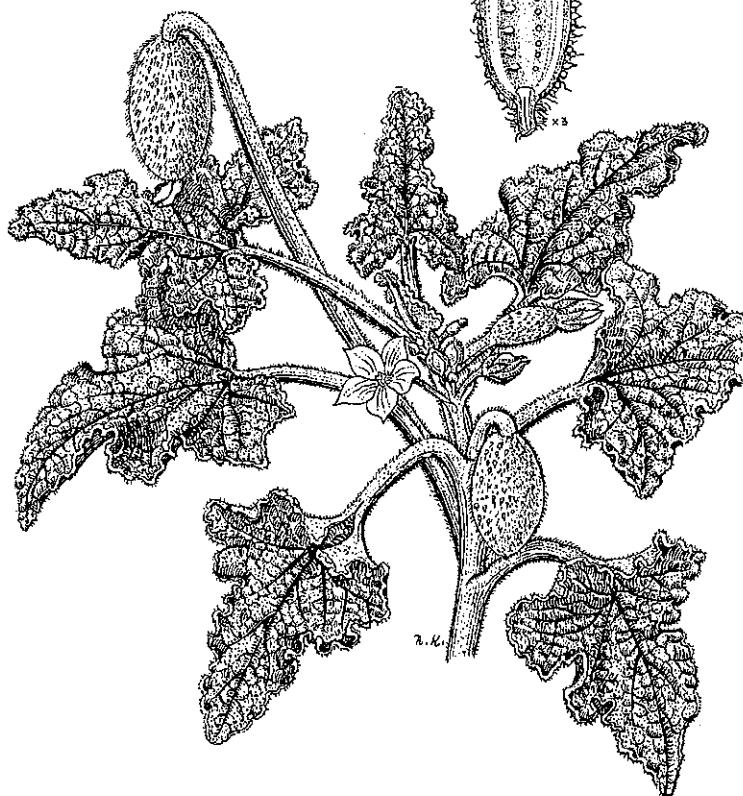
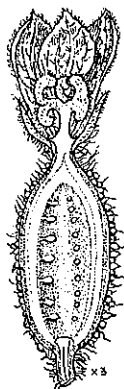
1. Bar-Shalom, D. & O. Mattsson, 1977. Mode of hydration, an important factor in the germination of trinucleate pollen grains. Bot. Tidsskrift, 71:245-272.
2. Bubar, J. S., 1958. An association between variability in ovule development within ovaries and self-incompatibility in *Lotus* (Leguminosae). Can. J. Bot., 36:65-72.
3. Engler, A., 1920. Araceae-Aroideae. In Das Pflanzenreich, Heft 23, (IV.23.F); Neudruck, 1957. Engelmann, Weinheim.
4. Faegri, K. & L. van der Pijl, 1979. The Principles of Pollination Ecology. 3rd ed. Pergamon Press, Oxford. 244 pp.
5. Galil, J., 1978. Morpho-ecological studies on *Arisarum vulgare* Targ.-Tozz. Isr. J. Bot., 27:77-89.
6. Gruenberg-Fertig, I., 1966. List of Palestine plants. Ph. D. Thesis. The Hebrew Univ. Jerusalem, Israel (In Hebrew with English summary).
7. Hagerup, O., 1951. Pollination in the Faroes in spite of rain and poverty of insects. K. Danske Vidensk. Selsk. Skr. Biol. Meddel., København, 18:1-48.
8. Heslop-Harrison, Y. & K. R. Shivanna, 1977. The receptive surface of the Angiosperm Stigma. Ann. Bot., 41:1233-1258.
9. Kirchner, O., 1911. Blumen und Insekten. Teubner, Leipzig & Berlin, 436 pp.
10. Knuth, P., 1899. Familie Araceae Juss., Handbuch der Blütenbiologie, Leipzig. Bd. II, T2, pp. 416-427.
11. Müller, H., 1883. The Fertilisation of Flowers. Trans. D'Arcy & W. Thompson. Macmillan, London, 661 pp.
12. Pijl, L. van der, 1953. On the flower biology of some plants from Java. Ann. Bogor., 1:77-99.
13. Prime, C. T. 1980. *Arisarum* Miller. In; Tutin et al., (Eds.), Flora Europaea. Cambridge Univ. Press, Vol. 5:271-272.
14. Proctor, M. C. F. & P. Yeo, 1973. The pollination of flowers, Collins, London, 418 pp.
15. Roggen, H. P. J. R. & A. J. van der Dijk, 1972. Breaking incompatibility of *Brassica oleracea* L. by steel-brush pollination. Euphytica, 21:424-425.

16. Stebbins, G. L., 1957. Self-fertilization and Population variability in the higher plants. Amer. Nat., 91:337-354.
17. Unvin, D. M., 1980. Microclimate Measurements for Ecologists. Academic Press, 97 pp.
18. Vogel, St., 1978. Pilzmückenblumen als Pilzmimeten. I., II., Flora, 167:329-398.

כותרת פרושה של פרח זכרי



חתך אורך בפרח נקבי



Ecballium elaterium (L.) A. Rich. לרוק החמור

פריחת מלון והאבקתו על-ידי דבורת הדבש בערבה

נטע אור

מבוא

בני משפחת הדלועיים (Cucurbitaceae) המוכרים בישראל נחלקים לארבעה סוגים תרבותיים וארבעה סוגי בר (שבתוכם יש גם מינים תרבותיים). הסוגים התרבותיים הם: דלעת, לופה, קרא ולעוסית (שנמצאת גם בבר כפליט תרבות), וסוגי הבר הם: ירוקת, דלעת-הנחש, אבטיח וקישוא (אילג, זהרי, פלינברון, 1962).

את מרבית סוגי הדלועיים מאפיינים פרחים חד-מיניים, על-פי רוב על אותו צמח (צמחים חד-ביתיים), או על שני צמחים נפרדים (צמחים דו-ביתיים, רק דלעת-הנחש).

בסוג קישוא (Cucumis) ישנם בארץ שני מיני בר: קישוא הנביאים והקישוא המשולש. המינים התרבותיים מכונים "מלפפון" ו"מלון". שמו המדעי של המלון הוא "קישוא מתוק" - Cucumis melo, ומקורו כנראה באפריקה הטרופית. מרכזי תפוצה משניים למין זה התפתחו בדרום אסיה ובמרכז (קרחי, 1972).

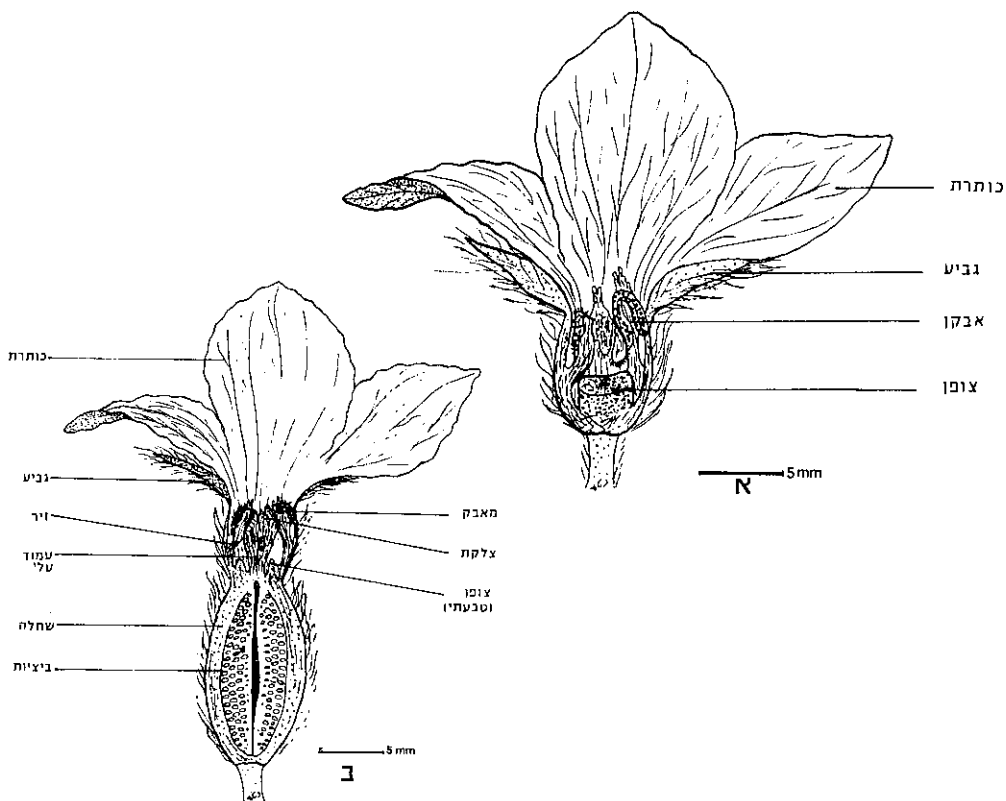
במין זה, המלון, שבו עוסקת עבודה זו, קיימת תופעה נדירה יחסית בעולם הצמחים - לצד הזנים החד-ביתיים (monoecious) שבהם נושא הצמח פרחי זכר ופרחי נקבה נפרדים, קיימים זנים שבהם נושא הצמח גם פרחים דו-מיניים (andromonoecious) לצד פרחי הזכר. זנים אלה הם הנפוצים כזני הקלאות.

עבודה זו עוסקת בהאבקת מלון ובשאלת התאמת פעילות דבורי-הדבש לפעילות פרחי המלון. לשם כך נסקור את מבנה הפרח ואת הביולוגיה של הפריחה, את הפנולוגיה של הפרח (מהלך התופעות הקשורות במחזור חילי הפרח) ואת פעילות הדבורים בשרה, ונבדוק כיצד כל אלה משתלבים יחדיו.

מבנה פרח המלון

לפרח גביע בעל 5 אונות המעורה בתושבת הפרח הזכרי ובשחלה התחתית של הפרח הדו-מיני, 5 עליו כותרת צהובים מאוחדים בבסיסם, דור של 5 אבקנים קצרי זירים אשר 4 מתוכם מאוחדים לשני זוגות במאבקהם ומאבק אחד בודד. לפרח הזכרי אין עליו ובתחתית התושבת הקעורה יש צופן דמוי כפתור. לפרח הדו-מיני סידור אבקנים דומה, אך כאן הם ערוכים סביב עליו בעל צלקת גדולה ולה 3-5 אונות. המאבקים דחוסים סביב הצלקת וממלאים את צינור הכותרת. הצופן הטבעתי נמצא בראש השחלה, פנימה לאבקנים ומקיף את בסיס עמוד העליון (איור 1).

המאבקים נפתחים כלפי חוץ, האבקה דביקה והגרגר גדול יחסית (יותר מ-100 מיקרון) (פאהן, 1962, ראפ, 1981). אין כל אפשרות למגע ישיר של אבקה בצלקת, כלומר אין האבקה עצמית ספונטנית, אם כי יש אפשרות להאבקה עצמית.



איור 1. א. חתך אורך בפרח זכר. ב. חתך אורך בפרח דו-מיני.

מקובל לטעות ולכרוך את המושג "האבקה זרה" בהזדקקותו של הצמח לגורם חיצוני המעביר את גרגרי האבקה אל צלקות הפרחים, ולהבדילה בזאת מ"האבקה עצמית", ומוטב להבהיר את המושגים:

האבקה עצמית - האבקה הצלקות באבקה שמקורה באבקני אותו פרח או פרח שכן על אותו צמח, אפשר שתיעשה בדרך ספונטנית (מגע ישיר או נשירת אבקה על הצלקת) או באמצעות גורם חיצוני מתווך.

האבקה זרה - מקורה של האבקה מצמח אחר. בהאבקה עצמית או זרה אין הכוונה לאופן שבו עוברים גרגרי האבקה אל הצלקת, אלא להיבט הגנטי של ההתרחשות.

בהאבקה עצמית תאי המין הזכריים והנקביים באים מאותו גנוטיפ, אף כי גורם זר עשוי להיות מעורב בכך, ובמקרים רבים ההאבקה העצמית אינה נעשית כלל בלעדיו.

בהאבקה זרה תאי המין הזכריים באים מגנוטיפ שונה מזה של תאי המין הנקביים. מבחינה גנטית גם האבקה בין פרחים שונים על אותו צמח (האבקה שכנים) היא האבקה עצמית (גליל, 1963).

בניסוי של כיסוי צמחים ברשת קלה שגודלם של חוריה הוא כ-2 מ"ר והמונעת גישה חרקים לפרחים, נתקבלו תוצאות של חוסר הנטה מוחלט - אף לא פרח אחד התפתח לפרח. לעומת זאת פרחים שנעשתה בהם האבקת-יד ואבקת פרח הועברה לצלקתו שלו - היתה הנטה והתפתחו פירות נורמליים (אור, 1985).

הביולוגיה של הפריחה

הפרחים הזכריים מתפתחים בקבוצות במפרקים המרוחקים מהציר המרכזי של הצמח והם הולכים ומתרחקים עם הצמיחה והתארכות הענפים, כך שהם מופיעים בהיקף הצמח. הפרחים הדו-מיניים מתפתחים ליחידים במפרקים המקורבים למרכז הצמח, כך שהם מופיעים במעבה הצמח והם פחות חשופים.

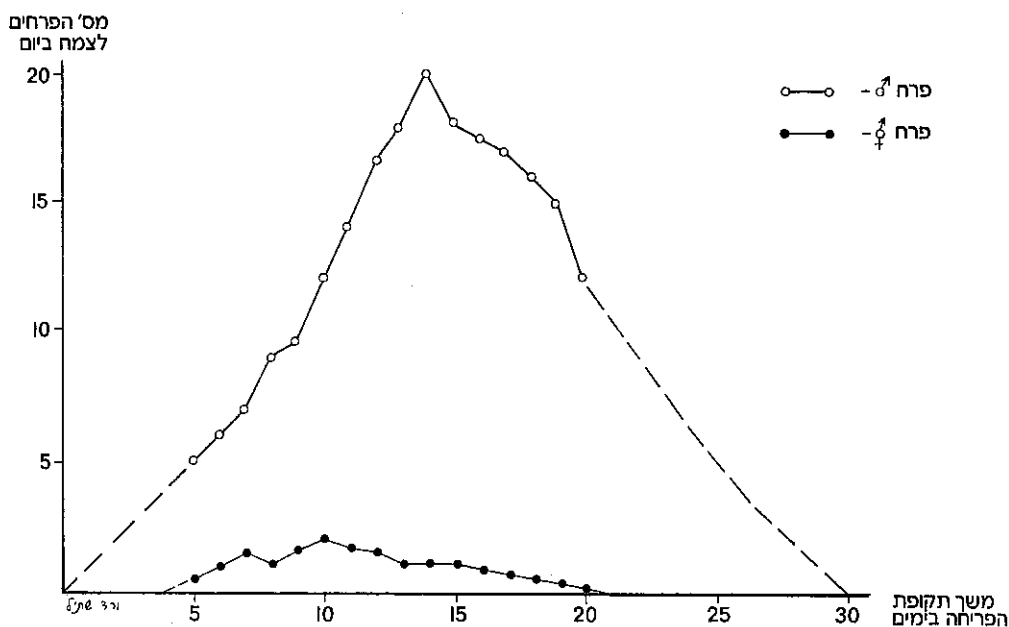
הפריחה הזכרית מקדימה את הפריחה הדו-מינית בימים אחדים ונמשכת גם לאחר שגל הפריחה הדו-מינית דועך ומסתיים. מספר הפרחים הזכריים עולה בהרבה על מספר הפרחים הדו-מיניים. בתקופת פריחה של 30 יום לערך נותן צמח במוצע כ-250-300 פרחי זכר לעומת 15-20 פרחים דו-מיניים (איור 2).

שלוש התופעות הללו: * מיקום הפרחים - זכרים בהיקף ודו-מיניים במעבה הצמח;

* עיתוי הפריחה - זכרים מקדימים את הדו-מיניים ב-5-7 ימים;

* היחס המספרי בין דו-מיניים לזכרים - 1/15;

מתבטאות ביתרון הביולוגי שהם מעניקים לצמח, ובכך נדון בהמשך.








איור 2. ממוצע יומי של מספר פרחים לצמח מלון (זן ערבה) ב-15 ימי ספירה בעונת הסתיו - ספטמבר 1981.

פנולוגיה של הפרח

כדי להכיר את התפתחות פרחי המלון ופעילותם במשך חייהם נערך מעקב שהחל טרם פתיחת הכותרת, נמשך בזמן פתיחתם המלווה של המאבקים והכותרת, בהשוואה לתנאי הסביבה (איורים 3,4,5), והסתילים עם קמילת הפרח וסיום תפקידו. האיורים (4,5) מעידים בכלור על התזמון בין פתיחת הפרחים הזכריים והדו-מיניים, ומראים כי בקיעת המאבקים מתרחשת טרם פרישתם המלאה של עליו הכותרת (בשלב B), והיא מקדימה מעט בפרחי הזכר לעומת הדו-מיניים. הפרחים חיוניים יום אחד בלבד. עם רדת החשכה הם נסגרים למצב דמוי B (איור 3).

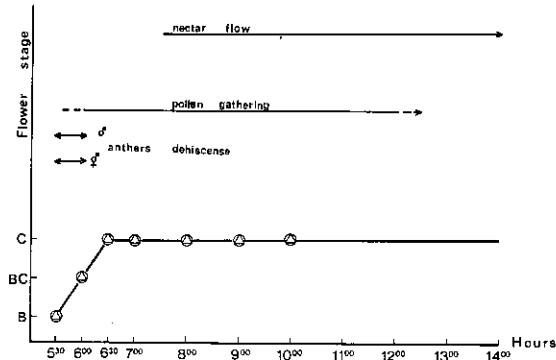
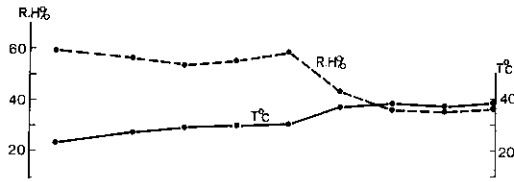
איור 3: שלבי פתיחת פרח מלון

שלב	תאור סכמטי	תאור מצב הפרח
A		טרם פתיחה. עלי הכותרת קמוטים וכרוכים זה בזה. אין כניסה לפרח
AB		עלי הכותרת מתחילים להפרד. עדיין לא נפרשים. הגישה לאבקנים ולצלוקת חסומה.
B		עלי הכותרת נפרשים. נפתחת גישה אל פנים הפרח.
BC		משך פרישת עלי הכותרת. צלוקת ואבקנים גלויים.
c		פתיחה מלאה.

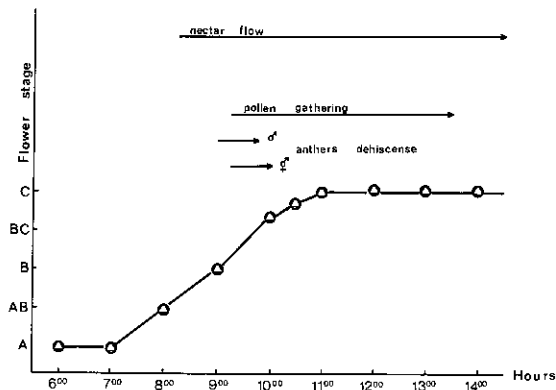
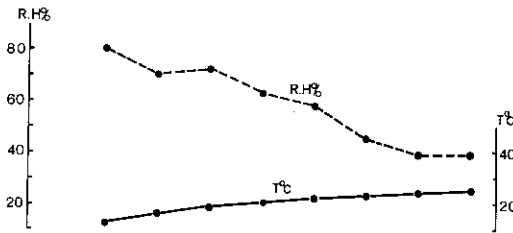
איור 3. שלבי פתיחת פרח מלון.

למחרת היום קמלים פרחי הזכר ומתחילים להתייבש ולנשור, והפרחים הדו-מיניים נפתחים למצב דמוי B-BC, אך עליו הכותרת שלהם פרושים כבר מן הבוקר ואינם כרוכים זה בזה כמו בפרח טרי. כותרתם מאבדת מצבעה הצהוב העז ונראים בה אזורים דהויים עד חסרי צבע. כמו כן ריקים האבקנים ובצלוקת נראים אזורי יובש בגוון חום. בשעות בין ערביים נסגר הפרח שנית והכותרת אינה נפתחת עוד וקמלה ומתייבשת כעבור ימים אחדים.

בפרחים מכויסים שנמנעו מהם ביקורי חרקים רק ביום הראשון, עברו על הפרח אותם תהליכים, אלא שבמאבקים נותרה כל האבקה במלואה ללא תזוזה (אור, 1985). המעקב אחרי התפתחות הפרחים עד לפתיחתם המלאה חושף הבדל חשוב מאוד בקצב התפתחותם בין סתיו לאביב. בספטמבר, עונת הפריחה הסתוית, ובמרץ, עונת הפריחה האביבית, אורך היום דומה והשמש זורחת ב-05.40 - 05.50 (לפי זמן יקום מתואם), אך לעומת



איור 4. שלבי פתיחת הפרחים במשך יום במקביל לתנאים סביבתיים ביום סתיו (ספטמבר - 1981).



איור 5. שלבי פתיחת הפרחים במשך יום במקביל לתנאים סביבתיים ביום אביב (מרץ - 1982).

זאת יש הבדלי טמפרטורות גדולים בין שהי העונות. כך מתגלה השפעתם של שני גורמים מגבילים (או מזרזים).

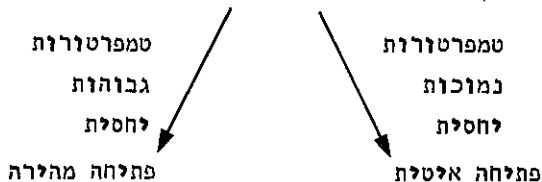
בלילות מרץ נמדדה טמפרטורת מינימום של 8°C שעלתה בעת הזריחה ל- 12°C ; הפרחים החלו להיפתח כאשר הטמפרטורה הגיעה ל- 16°C , כשעתיים לאחר הזריחה. התהליך הושלם כעבור 3 שעות מתחילתו וכ-5 שעות מעת זריחת השמש, בטמפרטורה של 22°C . בלילות ספטמבר הטמפרטורה לא ירדה מ- 19°C ועם הזריחה היא עלתה על 22°C ובכל זאת הפרחים לא נפתחו קודם שהפציע השחר. תהליך הפתיחה החל כמחצית השעה לפני הופעת השמש והושלם במשך כשעה ומחצה, כלומר כשעה לאחר הזריחה.

מכאן ששני הגורמים המשפיעים הם טמפרטורה ועוצמת אור.

טמפרטורה מתחת לסף מסוים + עוצמת אור מעל לסף ← אין פתיחה

טמפרטורה מעל לסף מסוים + עוצמת אור מתחת לסף ← אין פתיחה

טמפרטורה מעל לסף הדרוש + עוצמת אור מספקת ← הפרחים נפתחים



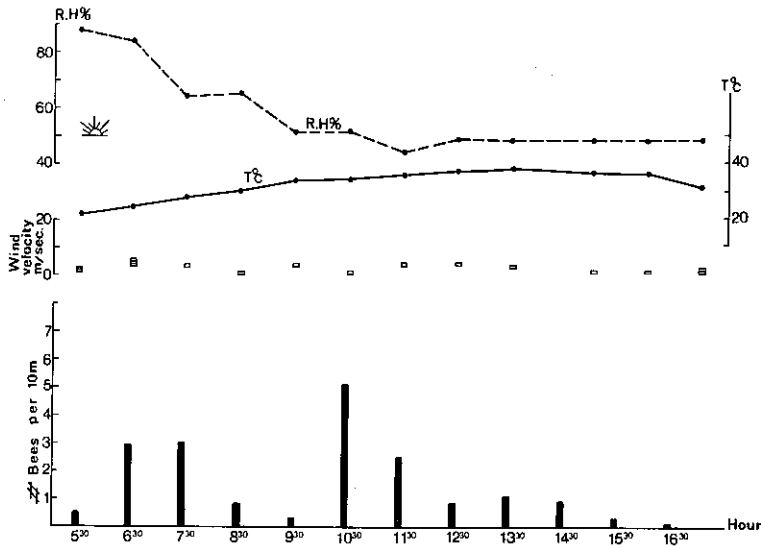
בקיעת המאבקים תלויה בעיקר בטמפרטורה וקשורה גם במצב הפתיחה של הכותרת. בסתיו, כאשר טמפרטורה האוויר היתה כ- 23°C , בקעו המאבקים מעט לפני הזריחה בהגיע הכותרת לדרגת פתיחה B; ואילו באביב בקעו המאבקים כאשר הטמפרטורה הגיעה ל- 19°C והפרחים הגיעו לדרגת פתיחה B רק כשלוש שעות ויותר לאחר הזריחה.

לעומת השלנויים בפתיחת הכותרת והמאבקים התלויים בטמפרטורה, הפרשת הצוף אינה תלויה בטמפרטורה ומתחילה בעיתוי כמעט קבוע בשהי העונות ותמיד בטווח של שעות-שעתיים וחצי מעת הזריחה. בסתיו לא נמצא צוף בפרחים לפני 07.30 גם כאשר הטמפרטורה הגיע ל- 28°C ואילו היה צוף בכל הפרחים אחרי 08.30 אפילו בטמפרטורה של 17°C (אור, 1985). עובדה זו מצביעה על אפשרות של מחזוריות פנימית או שהיא קשורה בהצטברות תוצרי פוטוסינתזה המופרשים בצוף.

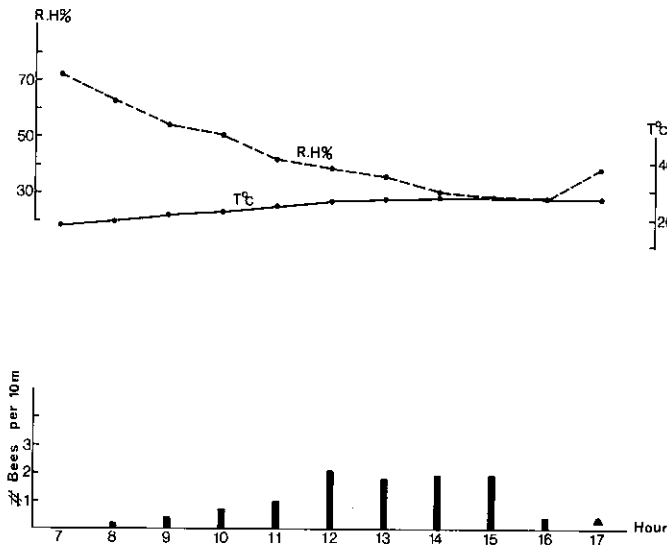
פעילות דבורי-הדבש בשדה

הדבורים מגיעות לשדה המלון בתוך 10-15 דקות מעת בקיעת המאבקים. באביב הקריר הן מגיעות מאוחר עד כדי 3 שעות מאשר בסתיו החם (איורים 6,7).

בעבודות שונות שנעשו על פעילות דבורים בדלועיים נתלתה פעילותן ישירות בטמפרטורה, קרינה ורוח. מדובר על תחילת פעילות ב- 20°C (Kauffeld, 1972); או פעילות נמוכה ב- 23°C - 26°C וגבוהה ב- 26°C - 30°C (ראפ, 1981) ואין התייחסות לתזמון עם פעילות הפרחים. בעבודה זו נמצא שהדבורים מאחרות באביב לא משום שקר להן מדי אלא משום שלפרחים קר מדי - פעילות הפרחים היא שמאחרת



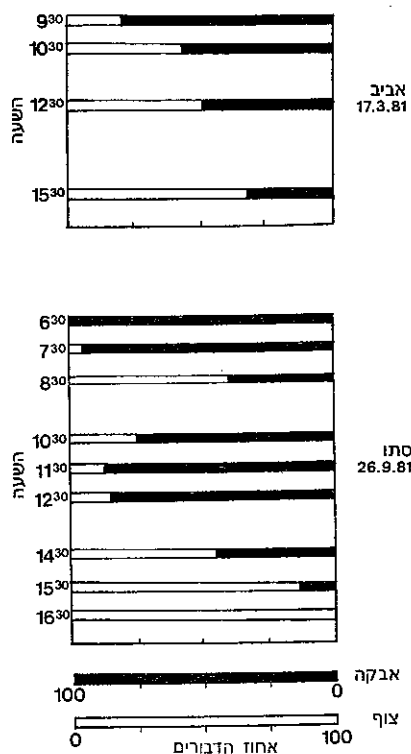
איור 6. פליזור הדבורים בשטח במשך יום במקביל לתנאים סביבתיים ביום סתיו (ספטמבר - 1981).



איור 7. פליזור הדבורים בשטח במשך יום במקביל לתנאים סביבתיים ביום אביב (מרץ - 1982).

להתחיל משום שהטמפרטורות נמוכות. ואכן בחודש מרץ, בשעות בוקר מוקדמות (07.30) ובטמפרטורה של 17°C , נצפו דבורים בסביבות שדות המלון על פרחי מצלבים ודבורים כבר שבו לכוורת טעונות אבקה הדריס, אך לא נמצאו כלל דבורים על המלונים (אור, 1985).

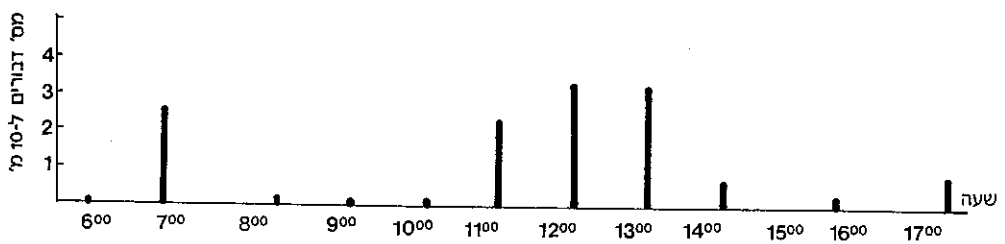
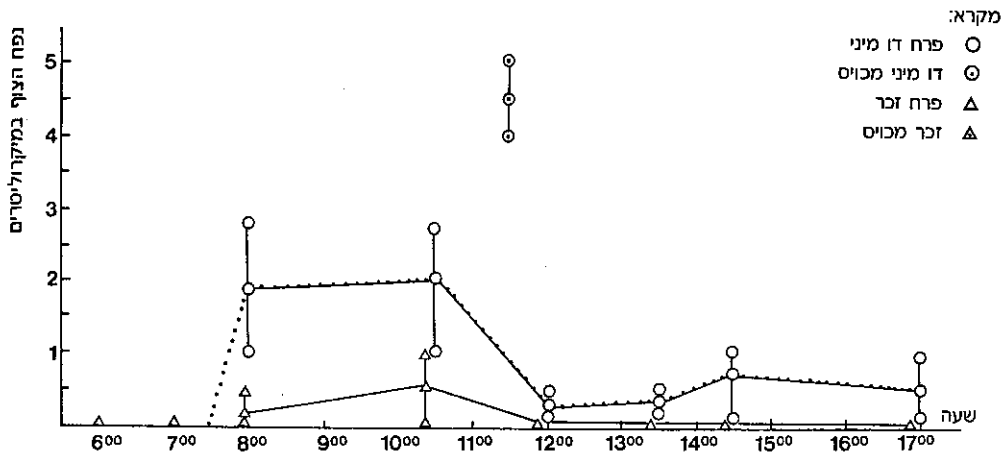
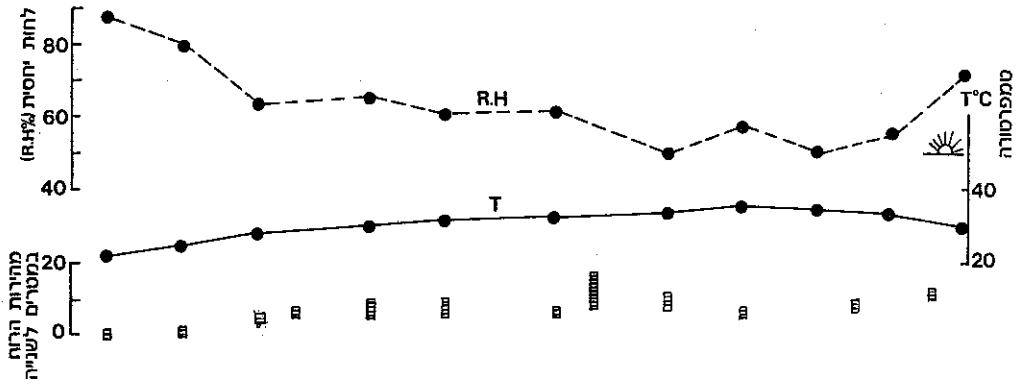
בסתיו אוספות הדבורים בשעות הבוקר המוקדמות אבקה בלבד כי אין עדיין צוף בפרחים, ובאביב אפשר להתחיל באיסוף צוף כבר בבוקר כי מעט צוף כבר הספיק להצטבר בפרחים שאיחרו להיפתח (איור 8).



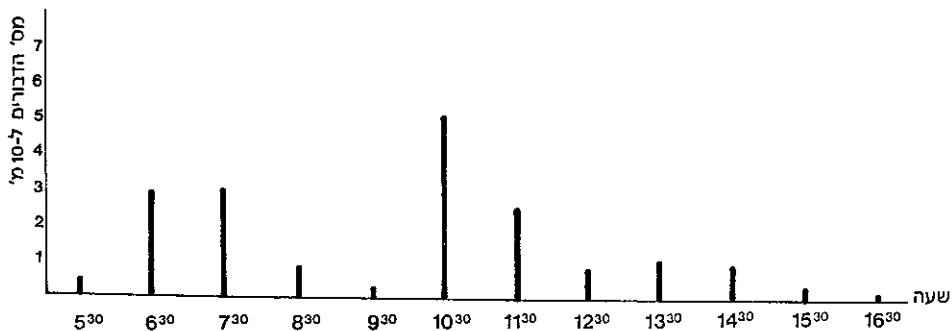
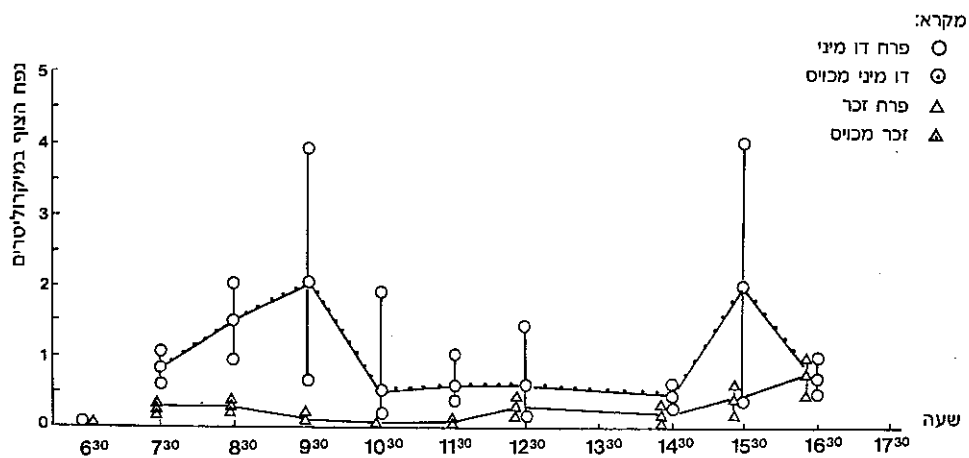
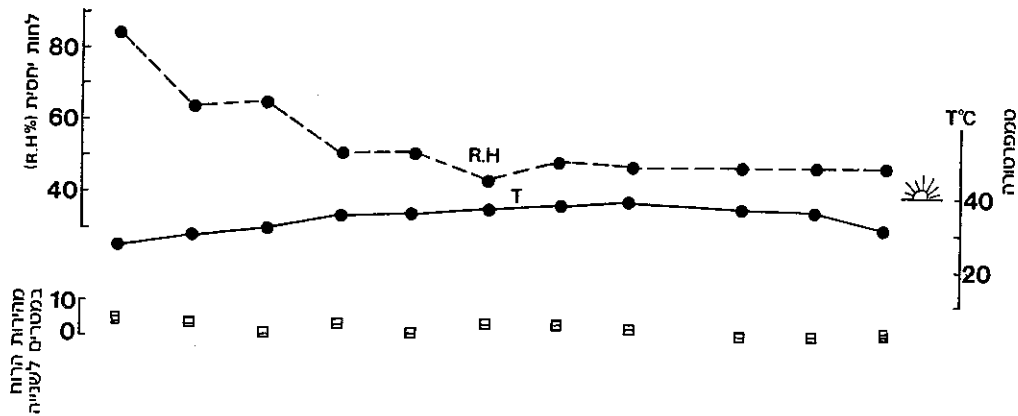
איור 8. התפלגות דבורים אוספות אבקה/צוף במשך יום אביב 17.3.81 סתיו 26.9.81.

באביב המעבר מאיסוף אבקה לאיסוף צוף הוא הדרגתי ואילו בסתיו הוא נעשה בקפיצות, אף כי גם בסתיו המגמה הכללית היא מעבר מאבקה בבוקר לצוף אחר הצהריים. התפלגות איסוף אבקה/צוף (בסתיו), לצד עקומת מצאי הצוף בפרחים שנרשמה באותו יום (איור 10), מראה כי יש התאמה בין עוצמת פעילות איסוף הצוף ובין הימצאותו בפרחים. נראה שהדבורים זונחות באופן חלקי וזמני את איסוף האבקה לטובת איסוף הצוף כאשר הוא זמין בפרחים, ומגבירות יחסית את איסוף האבקה כאשר הן מכלות את מלאי הצוף שהצטבר.

אלא שהצוף הוא מוצר מתחדש והאבקה היא מוצר מתכלה, ובכל מצב איסוף האבקה המוחלט



איור 9. פעילות הדבורים בשדה וכמויות הצוף בפרחי מלון במקביל לתנאי טמפרטורה, לחות יחסית ומהירות רוח. סתיו 21.9.81.



איור 10. פעילות הדבורים בשדה וכמויות הצוף בפרחי מלון במקביל לתנאי טמפרטורה, לחות יחסית ומהירות רוח. סה"כ 26.9.81.

הולך ויורד ואילו באיסוף הצוף יש מגמת עליה יחסית. מכל מקום, בסוף היום בשתי העונות המאבקים וליקים מאבקה.

התנהגות הדבורים על פרחי מלון

דבורה המגיעה לצמח נוחתת קודם כל על אחד הפרחים הבולטים לעין מעל לעלווה, כמעט תמיד זהו פרח זכר מאלה העולים בקצות הענפים. משנחתה הדבורה היא עוברת בדרך כלל לפרחים נוספים סמוכים במעברי מעוף קצרים מאוד של 1-2 שניות, וחודרת גם פנימה למעבה הצמח אשר שם מרובים יחסית הפרחים הדו-מיניים.

אם נשוב לעניין מיקום פרחי הזכר לעומת הפרחים הדו-מיניים ולעניין היחס המספרי בין שני טיפוסים הפרחים, נראה כי שפע פרחי הזכר הגלויים לעין משמשים לפרסום ולמשלכת מאבקים. יש בכך יתרון ביולוגי חשוב לצמח כיוון שיותר "זול" ליצר שפע פרחי זכר למטרה זו מאשר שפע פרחים דו-מיניים בעלי שחלה וביציות. את אותה המטרה - פרסום ומשלכה - משרת גם עיתוי הפריחה, כי בפריחתם של פרחי הזכר המקדימה בימים אחדים את זו של הדו-מיניים, הזקוקים לשירותי האבקה, מובטח לצמח שהדבורים תגלינה אותו ותחבייתנה עליו מבעוד מועד, וזה היוני במיוחד בהיות משך חייו של פרח במלון יום אחד בלבד. יתרון נוסף בעריכה זו של פרחים על הצמח הוא בהבטחת שפע של אבקה והגדלת הסיכויים שכל דבורה המגיעה לפרח "היקר", העושה את הפרי, יבקרה כבר בפרח זכרי והיא טעונה כעת בגרגרי אבקה. דבר זה היוני ממש בזני מלון חד-בלתיים.

על המשלכה הוויזואלית לפרחים ממרחק מסוים תעיד תופעה שחזרה על עצמה פעמים אחדות: בין אביזרי עבודתי בשטח היה מחדד עפרונות צהוב שהיה מונח לידלי על האדמה, כמה פעמים טפו דבורים הישר למחדד, ורק בשבריר השניה האחרון טפו ממנו ולא נחתו עליו.

כאשר נוחתת על פרח דבורה בעלת צמידות אבקה (המוגדרת כאוספת אבקה), היא נועצת את חדקה במרכז הפרח, מוציאה אותו, משפשפת פניה ברגליה הקדמיות (לניקוי גרגרי האבקה) ומיד משפשפת זוג רגליים קדמיות בזוג האמצעיות. כל זאת פעם אחת או 2-3 פעמים תוך כדי סביב סביב מרכז הפרח. החדק נשאר שלוף כל זמן הסביב כפרח. שפוף רגליים אמצעיות באחוריות (להעברת האבקה) נעשה על הפרח או בשעת ההתרוממות ממנו. שפוף רגל אחורית באחורית (להידוק האבקה בצמידות) נעשה בעת התעופה תוך כדי מעבר מפרח לפרח.

קרוב לוודאי שדבורים אלה אוספות גם צוף. כמה דבורים נושאות צמידות גדולות שאספו אבקה ניצודו ונחתחו לבדיקת תכולת הזפק וזפקן נמצא מלא צוף. שהליתה של דבורה כזו בפרח נמשכת כ-5-15 שניות והמעברים בין פרח לפרח אורכים כ-1-3 שניות. כל זמן האיסוף נוהגות הדבורים לעבור מפרח לפרח ומצמח לצמח סמוכים זה לזה בתוך השורה הרבה יותר משהן נעות בין שורה לשורה.

דבורים שאינן נושאות צמידות ואוספות כנראה צוף בלבד, נפוצות בשדה משעות הצהריים ואילך, כאשר אין כמעט אבקה בפרחים. דבורים כאלה אינן מנקות את פניהן ואינן

מניעות רגליים. לעתים הן עושות סיבוב בפרח ונועצות את חדקן 3 פעמים, ויש שאינן עושות סיבוב כזה. שהילתן בפרח קצרה יותר, כ-2-6 שניות. מעופן נראה מפותל ומגשש סמוך לעלים ופחות ישר והחלטי ממעוף הדבורים בבוקר. קשה יותר לעקוב אחריהן משום תנועתן המהירה והעצבנית, וכן משום שהן מרכות לטוס מעל הפרחים בלי לנחות ממש (מה שאנו מכנים "אנפלוג").

ביקור לאיסוף אבקה ארוך מזה של איסוף צוף - ממוצע של 8 שניות לעומת 3.5 שניות. אפשר להסביר זאת בצורך באיסוף האבקה והעברתה לרגליים לעומת שאיבה בלבד בכוח הנימיות.

נמצאה העדפה קלה אך משמעותית לפרחים דו-מיניים על פני פרחי זכר, כאשר נצפו פרחים משני הטלפוסים במידת השלפה שווה באותה יחידת שטח (אור, 1985). שהילה בפרח דו-מיני ארוכה יותר משהילה בפרח זכר - ממוצע של 8 שניות לעומת 5 שניות.

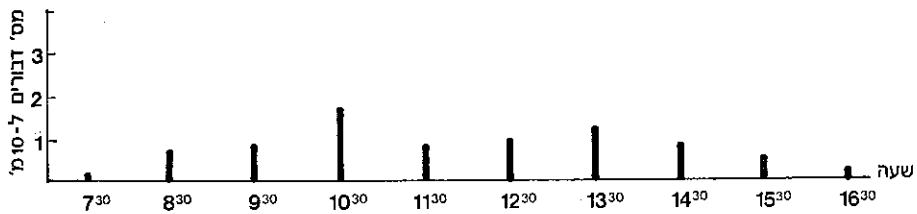
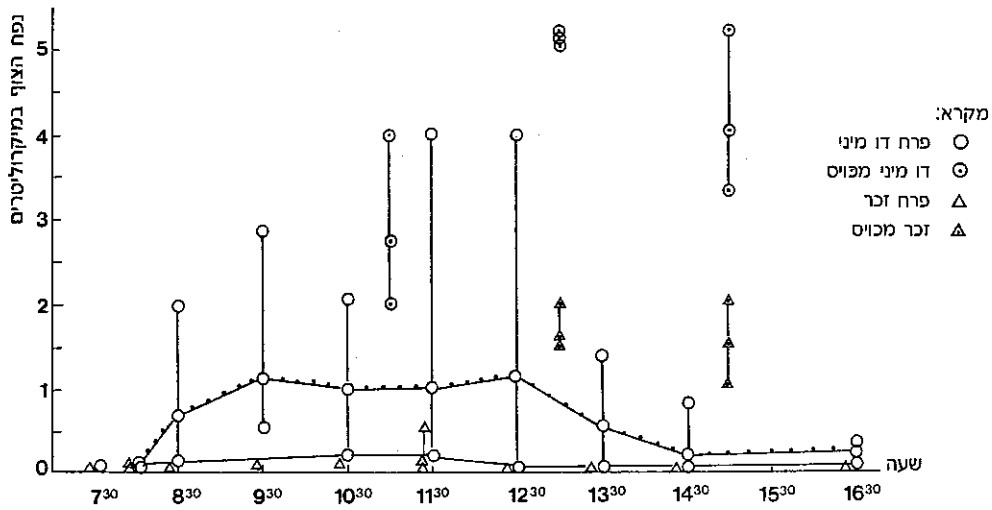
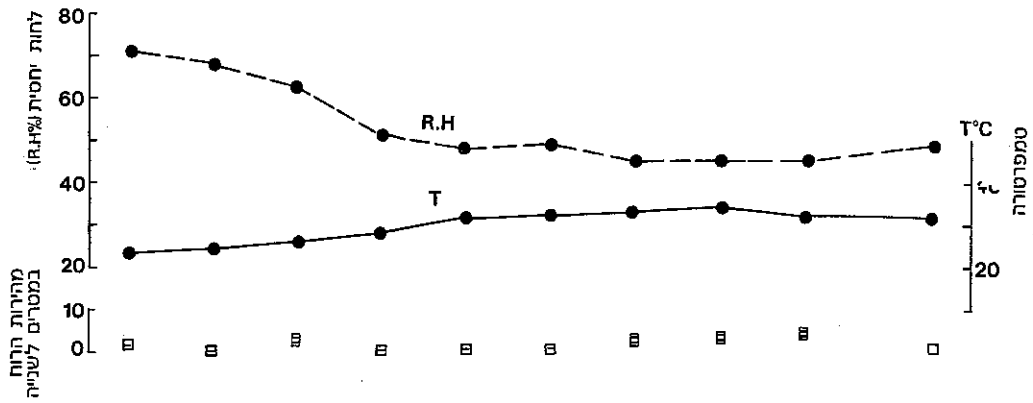
ביקורי אחה"צ בפרחים קצרים יותר; סיבה איכותית - פחות ביקורים לאבקה וליותר ביקורים לצוף; סיבה כמותית - כמותם של שני המוצרים פוחתת והראיה לכך - ריבוי "אנפלוג" על פרחים, שכנראה כבר אין להם מה להציע.

בחינת השילוב: דבורים - פרחים

בבדיקת כמויות הצוף בפרחים מכוליסים, המנועים מביקורי חרקים, נמצאה עליה מתמדת בכמותו המצטברת מהבוקר ועד לשעות הצהריים (אור, 1978) עד לכדי שיא של 5.5 מיקרוליטר בפרחים דו-מיניים וכ-1.8 מיקרוליטר בפרחי זכר, והמשרעת המבטאה את הכמויות בפרחים השונים שנבדקו קטנה. מהצהריים עד לערב נרשמה ירידה קלה בכמות הממוצעת אך המשרעת גדלה באופן ניכר. אפשר להסביר זאת בגורמי ההתאדות הפועלים על מאגר הצוף באופן בלתי שווה. יש פרחים החשופים לחלוטין לשמש ולרוח ויש מוצלים על-ידי עלים באופן חלקי או מלא (איור 11).

לעומת זאת נמצאה תמונה שונה בתכלית בפרחים חשופים לחרקים. אמנם הפרשת הצוף החלה באותה שעה בבוקר, אך במשך היום נצפו עליות וירידות בכמויות הצוף (בעיקר בסתיו) ונמצא לכך הסבר רק כאשר עקומות מהלך הפרשת הצוף הוצמדו לעקומות פעילות הדבורים בשדה באותם ימים.

בבחינת איור 9 תוך התייחסות לעקומת פעילות הדבורים במקביל לעקומת מצאי הצוף בפרחים, נראה בבירור כי בבוקר (07.00), בטרם החלה הפרשת הצוף, היתה פעילות הדבורים על פרחי המלון בעוצמה בינונית והתמקדה באיסוף אבקה. במשך השעה שלאחר מכן ירדה פעילות הדבורים לרמה נמוכה מאוד, ואילו בפרחים החלה הצטברות מהירה של צוף. נפח הצוף המשיך לעלות כמשך כ-2-3 שעות (הפרשה ראשונית), ובמשך זמן זה פעילות הדבורים בשדה היתה נמוכה ביותר. בשעה 11.30 עלתה פעילות הדבורים באופן ניכר ובד בבד ירדה באופן ניכר כמות הצוף בפרחים הדו-מיניים ומפרחי הזכר לא היה אפשר לאסוף צוף. פעילות הדבורים המשיכה לעלות במשך השעתיים הבאות וכמות הצוף נשארה נמוכה במשך כל אותו זמן. סביב השעה 14.00 חזרה פעילות הדבורים והצטמצמה



איור 11. פעילות הדבורים בשדה וכמויות הצוף בפרחי מלון במקביל להנאי טמפרטורה, לחות יחסית ומהירות רוח. אביב 17.4.82.

וכמות הצוף בפרחים הדו-מיניים עלתה במקביל. עליה קלה בפעילות הדבורים וירידה בנפח הצוף נרשמו שוב סביב השעה 17.00.

באיור 10 נמצא צמד עקומות המציגות דגם שמהלכו דומה למה שראינו באיור 9. גם כאן החלה פעילות ניכרת של דבורים בשדה טרם היות צוף בפרחים, פעילות שירדה ונשארה מצומצמת במשך שתיים בעת שבפרחים החלה הפרשת הצוף והצטברותו. בשעה 09.30 היתה פעילות הדבורים מזערית וכמות הצוף מירבית בפרחים הדו-מיניים, ובפרחי הזכר החל נפח הצוף לרדת (יתכן שהסיבה לכך היא גורמי התאדות שמשפיעים יותר על המאגר החשוף יותר של פרחי הזכר החשופים יותר והם גם משמעותיים יותר בהיות ושנפח הצוף בהם נמוך מלכתחילה). בסביבות השעה 10.00 פרצו דבורים לשדה, עוצמת הפעילות היתה גבוהה מאוד ונפח הצוף ירד בבת-אחת. כמות צוף קטנה נמצאה בפרחים במשך ארבע השעות הבאות בעת פעילות דבורים בינונית. בין השעות 14.30-15.30 הצטמצמה מאוד פעילות הדבורים וכמות הצוף עלתה בשני טיפוסים הפרחים, הגיעה לשיא שני ושוב החלה לרדת בפרחים הדו-מיניים לקראת שעת הדמדומים - הפעם במקביל לפעילות דבורים נמוכה.

כדאי לשים לב כי המשרעת של נפח הצוף בכל מדידה הינה רחבה ביותר כאשר יש מעט דבורים בשטח, כלומר, צופם של חלק מהפרחים נלקט זה מקרוב וחלקם לא טופלו עדיין בגיחה זו. עם עלייה מספר הביקורים בפרחים מצטמצמת המשרעת בגלל טיפולן של הדבורים במרבית הפרחים.

פעילות הדבורים בסתיו ומהלך עקומות הצוף הנובע ממנה יוצרים דגם בי-מודלי בלתי אחיד המשתנה מיום ליום. באביב, לעומת זאת, העקומות המציגות את פעילות הדבורים בימים השונים והן אלה המציגות את מצאי הצוף באותם ימים דומות יותר זו לזו ומתוננות יותר (אור, 1985).

בבחינת איור 11 המציג צמד עקומות שנרשמו באביב נראה שהדבורים הגיעו לשדה עם תחילת הפרשת הצוף והביקורים המשמעותיים בפרחים החלו בסביבות השעה 09.00. ב-09.30 היתה בפרחים כמות מירבית של צוף. ב-10.30 ניכרה עליה בפעילות הדבורים וירידה קלה בכמות הצוף וכן צמצום משרעת נפחי הצוף בפרחים שנבע מטיפול הדבורים במרבית הפרחים. בשעה 11.30 היתה שוב ירידה בפעילות הדבורים ועמה גדלו ההבדלים בנפח הצוף של הפרחים השונים. התחילה גם עליה כללית בנפח הצוף שנמשכה עד השעה 12.30. בשעה שלאחר-מכן שוב עלתה מעט פעילות הדבורים, והביקורים בפרחים הביאו לצמצום המשרעת ולירידה כללית בנפחי הצוף. פעילות הדבורים נמשכה, וכמות הצוף בפרחים נשארה נמוכה עד לערוב היום.

כמות הצוף שנמצאה בפרחים מכויסים, המוגנים מפני ביקורי חרקים, אינה קשורה כלל לתנאים המציאותיים בשדה ומשעת הצהריים ואילך היא גבוהה בהרבה מכמות הצוף בפרחים החשופים לביקורים. מכאן שמדידת צוף בפרחים המוגנים מפני חרקים ומפני התאדות אינה משקפת את המציאות בשטח. ידוע כי יש פרחים המפסיקים להפריש צוף לאחר שביקר בהם מאביק. בפרחי אזוביון למשל די בביקור אחד, ופרחי אפססת מפסיקים להפריש צוף לאחר טיפוף הפרח שמביא להאבקה. לעומת זאת מלפפון, הדורש ביקורי האבקה רבים להשלמת ההפריה, מפריש צוף במשך 6-16 שעות (Collison, 1973). פרח מוגן עשוי

אילפוא להפריש צוף במשך זמן ארוך יותר מפרח מואבק, ואילו הרחקת הצוף החוזרת ונשנית על-ידי חרקים עשויה לגרות את הפרח להפריש כמות רבה יותר מזו של פרח שלא נאסף ממנו צוף כלל (Raw, 1953; Corbet, 1978).

ריכוז הסוכרים בצוף הוא בתחום המועדף על-ידי דבורים (Perclval, 1955) ועומד על כ-50% בפרחי זכר וכ-30% בפרחים דו-מיניים (אור, 1985).

לסיכום אפשר לומר כי פעילות הדבורים בשדות המלון מוכתבת על-ידי הפרחים וברגע שיש לפרחים מה להציע מגיעות הדבורים לשדה. דגמי פעילות הדבורים באביב נראים צפויים והגיוניים, וכך מתנהגות גם עקומות מצאי הצוף והאבקה. אולם בסתיו קשה יותר להסביר את השינויים בעוצמת הפעילות מיום ליום ומשעה לשעה. אך הנתונים העולים מן האזורים 8,9,10,11, מעידים שבעונת האביב קלימת חפיפה בין הפרשת צוף ופיזור האבקה המתחילים שניהם בבוקר, ושפעילות הדבורים באיסוף שני המוצרים נעשית בו-בזמן ומגיעה לשיא משותף בשעות הצהריים. לעומת זאת בסתיו שני המוצרים הללו אינם זמינים בו-בזמן לפחות עם שחר, בתחילת הפעילות, ושיאייהם של איסוף אבקה ושל איסוף הצוף על-ידי הדבורים אינם חופפים זה את זה.

היבט נוסף של סוגיה זו: באביב יש להיטות רבה לשני המוצרים, הן לצוף כספק אנרגיה והן לאבקה כמזון חלבוני להאכלת הוולד בכורת. ואילו בסתיו יתכן שיש העדפה לצוף על-פני האבקה מכיוון שכמות הוולד בכורת יורדת מאוד. אפשר שמכאן נובעות הקפיצות הבלתי מסודרות לכאורה (אזורים 8, 10) מאיסוף אבקה לאיסוף צוף כאשר הוא מצוי בפרחים וחזרה לאיסוף אבקה כשהצוף אוזל וחוזר חלילה עד שאוזלים שני המוצרים מן הפרחים.

רשימת הספרות

אור, נ. (1985). היבטים בגידול ובהאבקת מלונים (*Cucumis melo*) בערבה. עבודת "מוסמך למדעים" באוניברסיטת תל-אביב.

איג, א., זהרי מ., פינברון נ. (1952). מגדיר לצמחי ארץ ישראל. הוצאת המגדיר ירושלים.

גליל, י. (1963). ההאבקה העצמית וההאבקה הזרה בפרחים. "טבע וארץ" כרך ה' חוב' ו'.

פאהן, א. (1962). אנטומיה של הצמח. הקיבוץ המאוחד ת"א. 350-354.

קרחי, צ. (1972). גידולי מקשה. מתוך האנציקלופדיה לחקלאות בעריכת חיים הלפרין. הוצ' האנציקלופדיה לחקלאות. כרך שני.

ראפ, ר. (1981). פעילותה של דבורת-הדבש (*Apis mellifera*) כחרק מאביק בליצור זרעי מלפפון מכלוא "דלילה". עבודה "מוסמך במדעי החקלאות" הפקולטה לחקלאות, רחובות.

Collison, C.H. (1976). The interrelationships of honey bee activity, foraging behavior, climatic conditions & flowering in the pollination of pickling cucumbers, *Cucumis sativus* L. Michigan st. Univ: Ph.D. dissertation.

Corbet, S.A. (1978). A bee's view of nectar. *Bee World* 59(1).

Kauffeld, N.M., Williams, P.H. (1972). Honey bees as pollinators of pickling cucumbers in Wisconsin. *Am. Bee J.* 112(7).

Raw, G.R. (1953). The effect on nectar secretion of removing nectar from flowers. *Bee world* 34.

צבע ומבנה פרחי מצליבים בהתאמה להאבקה באזור מדברי ובאזור ים-תיכוני

אבי שמידע וראובן דוכס

הקדמה

לעומת מאמרים רבים אשר בהם תוארה האקולוגיה של ההאבקה במספר מצומצם של מיני צמחים, רק עבודות מועטות יחסית נעשו ברמה של חברת צמחים או אקוסיסטמה שלמה (Pleasants 1983, Frankia et al 1983, Macior 1978, Schemske et al 1978, Moldenke et al Hocking 1968, Pojar 1974, Mosquin 1971, Heinrich 1975, Feinsinger 1978). בכמה מקרים הראו החוקרים הבדלי צבע או צורה בין פרחי חברות צמחים של בת-גידול שונים: (Weevers 1952) מצא שלשנם יותר פרחים כחולים בהרים גבוהים ביווה ובשוויץ. בלפן נמצא שפרחים צהובים ולבנים נפוצים יותר בחלקיה הצפוניים (Utech & Kawano 1975). בכמה עבודות תואר שוני שנצפה בין צבעי פרחים בחברות צמחי יער לבין חברות צמחים פתוחות. בחברות היער ישנם יותר פרחים לבנים או אדומים ובחברות הפתוחות יותר פרחים צהובים וסגולים. (Ostler & Harper 1978, Baker & Hurd 1968, del Moral & Standley 1979, אשר הישוו מגוון מינים ב-25 חברות צמחים וקשריו לתכונות פרח שונות מצאו ש"תכונות פרח אינן מפוזרות באקראי במרחב." הם הראו שקיים מתאם שלילי בין מגוון מינים ואחוז המינים מואבקי רוח, מתאם חיובי בין מגוון מינים ומגוון צבעי פרחים ומתאם חיובי בין מגוון מינים ואחוז המינים בעלי צוף חבול. כמו כן הראו שקיים קשר בין השפע של מין צמח וצורת פרחיו (סגורים או פתוחים). במרבית העבודות שצוינו לא ניהנו נתונים מספריים על שפע המאביקים וקשריהם להבדלי הצבע והצורה של הפרחים. נתונים מספריים על הקשר בין צורת הפרח, צבעו ומאביקו מועטים, אם כי ידועות הכללות בתחום זה. למשל כמה חוקרים מציינים את הקשר בין פרחים בעלי סימטריה בילטרלית וצבע סגול ובין העדפתם על-ידי דבורים ואת הקשר בין פרחים בעלי צבע צהוב או לבן ובין מאביקים לא ספציפיים כמו זבובים (Kevan 1983, Faegri & van Der Pijl 1979). בעבודה זו נבחנו כמה שאלות בנושא צבע ומבנה פרחים וקשרם לבת-הגידול בצמחי משפחה מסוימת - משפחת המצליבים.

1. האם יש קשר בין צבע הפרח, צורתו וגודלו?
2. האם יש קשר בין צבע וצורה של פרחים ובלת-גידולם?
3. מל הם המאביקים של פרחים בעלי תכונות צבע וצורה שונות?
4. מה הן הסכיבות האפשריות לשוני בצורת הפרחים ומאביקיהם בבת-הגידול השונים?

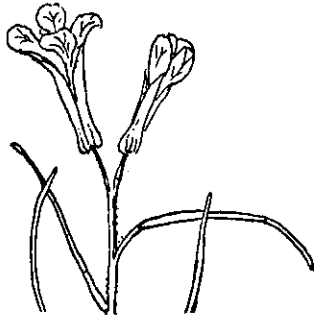
שאלות אלו נבחנו על-לדי השוואת תכונות צבע וצורה של מיני המצלבים בחבל היס-תיכוני ובמדבר בישראל ובדיקת מאביקיהם.
מיני משפחת המצלבים הם מרכיב חשוב בפריחה האביבית של הצומח בחבל היס-תיכוני ובחבל המדברי בישראל (Shmida and Auerbach 1985). אלו הם צמחים חד שנתיים ברובם, אך גם עשבוניים רב שנתיים או בני שיח הנפוצים ומאפיינים את החברות השונות בשני האזורים (Zohary 1973, Auerbach & Shmida 1987). המספר הגדול של מיני המצלבים - 112 מינים - אפשר ניתוח כמותי של התוצאות.

שיטות

א. צמחים: כניתוח של מיני המצלבים בישראל, בחבל היס-תיכוני ובמדבר נכללו 89 מינים מתוך 112 המינים המופיעים בפלורה פלסטית (Zohary & Feinbrun 1966-1986), מתוכם 35 מינים מהמדבר ו-54 מינים מהחבל היס-תיכוני. לא נכללו הצמחים הבאים: מינים של חוף הים (5 מינים) מכיוון שאינם מאפיינים את הצמחייה היס-תיכונית, מינים שנמצאו בישראל באופן מקרי פעם או פעמיים בלבד (7 מינים), מינים מסופקים אשר לדעתנו אינם טקסונים טובים או שיש טעות בהגדרתם (10 מינים) ומין תרבותי אובליגטורי אחד.

הניתוח נעשה לפי הסעיפים הבאים:

1. צבע הפרח: נעשתה הפרדה לארבעה צבעים בסיסיים: צהוב, סגול - לרבות ורוד, לבן ואחרים. נתונים לגבי החזרת אור אולטרה סגול מהפרחים נלקחו מ-Horovitz & Cohen (1972).
2. צינור: נבדק אם עלי הגביע צמודים לזה לזה ויוצרים צינור סגור בפרח, שבתחתיתו חבוי הצוף, או עלי הגביע מרוחקים זה מזה ופונים לצדדים (ראה איור 1).

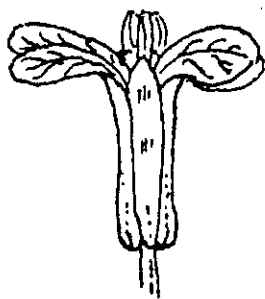


איור 1: פרחים של קרן-יעל סורית, הגביע יוצר צינור סגור. (מוגדל ב-25% בערך).

3. גודל הפרח: נבדקו שני מדדים:

א. קוטר הכותרת המשמש הן כמשטח נחיתה למאביקים והן לאטרקטביות.

- ב. אורך הגביע. במינים בעלי צינור סגור מדד אורך הגביע הוא אורך צינור הפרח, במינים חסרי צינור אורך הגביע הוא מדד גודל נוסף.
4. שפע: השפע היחסי של כל מין הוערך לפי סולם בן שש דרגות: 0-נדיר מאוד. 1-נדיר. 2-לא נדיר. 3-מצוי. 4-נפוץ. 5-נפוץ מאוד. הנתונים לסעיפים אלו נלקחו מתצפיות ומדידות בשטח, מפלורה פלסטונה (Zohary & Feinbrun 1966-1978) ומ-Shmida & Auerbach (1987).
5. סימטריה: ב-11 מינים נפוצים נבדקה הסימטריה. יחס הסימטריה חושב כמרחק הממוצע של קצות זוגות עליו הכותרת הקרובים. ככל שיחס הסימטריה גבוה יותר כן נוטה הפרח יותר לסימטריה ביטרלית. בכל מין נמדדו 20-60 פרחים וכל 3 פרחים נלקחו מצמח אחר.
6. גביע דו שקי: נבדק באלו ממיני המצליבים שניים מעלי הגביע מורחבים בבסיסם ויוצרים את צורת הגביע הדו שקית (איור 2).



איור 2: פרח של מוריקנדיה מבריקה. דוגמה לגביע דו-שקי. (מוגדל פי 3.25 בערך).

בנספח המופיע בעמ' 102 מובאים ציורים של פרחי מצליבים בארץ.

ב. מאבקי המצליבים: תצפיות במאבקים נעשו באביב 1985 ובעיקר באביב 1986. רוב התצפיות בחבל היס-תיכוני נעשו בהר גילה וצור הדסה ליד ירושלים. נעשו תצפיות גם בכרמל, בכברי, בצפת ובאילת השחר בצפון ישראל. תצפיות באזור המדבר נעשו במר-סבא, עין גדי, נחל משמר ונחל צאליים במדבר יהודה, חצבה בערבה ועכדת בנגב. במדבר נערכו תצפיות מפורטות על חמישה מיני מצליבים נפוצים: שלח-הערבות, בן-שלח מנוצה, טורים מדברים, מוריקנדיה מבריקה וסילון קוצני. כמו כן נעשו תצפיות בגרגיריון ערבי ובטורים זיפניים.

במר-סבא אשר בצפון מדבר יהודה הושזו המאבקים של שני מינים - שלח הערבות בעל פרחים סגולים וצינור פרח וחרדל לבן בעל פרחים צהובים חסרי צינור. חרדל לבן הוא מין יס-תיכוני שגדל בשדה מעובד עם משק מיס משופר. בחבל היס-תיכוני נערכו תצפיות במאבקים בעיקר בשלושה מינים: חרדל לבן, לפתית מצויה ואיסטיס מצוי. כמו כן נצפו

המאביקים של מצילתיים מצולים, חטוטרן מצוי, שלח ספרדי, כרמלית נאה וקרדריה מצויה.

באביב 1985 נאספו ונמדדו מיני המאביקים של שלח הערבות וחרדל לבן. כדי שכל מין חרק ישוקלל לפי חשיבותו בהאבקה, המתבטאת בלין השאר בתדירות ביקוריו בפרחים, נעשו התצפיות ב-1986 בצורה שונה. באביב 1986 נספרו ביקורי החרקים מכל קבוצת מאביקים ביחידה ספורה של פרחים במספר מדגמים של 10 דקות במשך היום בשעות 16:00-8:00. התצפיות נעשו רק בתנאי מזג אוויר בהיר וללא רוחות חזקות. לאחר מכן שוקללו כל התוצאות למספר הממוצע של ביקורי החרקים ב-100 פרחים ב-10 דקות (= מספר הפרחים הממוצע מתוך 100 שבהם ביקרו חרקים ב-10 דקות). החרקים נחלקו לקבוצות לפי:

1. דבורים גדולות - שאורכן גדול מ-12 מ"מ. 2. דבורים בינוניות - שאורכן 8-12 מ"מ. 3. דבורים קטנות - שאורכן פחות מ-8 מ"מ. 4. זבובים שונים.

מעט מאוד חרקים מסדרות אחרות נצפו בפרחי המצליבים, ולא נכללו במסגרת העבודה. הדבורים שנתפסו הוגדרו לסוגים והופרדו למה שנראה כמינים שונים. רובן נמצאות בהגדרה אצל כריס אוטול באוניברסיטת אוקספורד. אורכן של הדבורים נמדד מקצה הבטן עד לראש ללא המחוששים. נמדדה גם הלשון - מקצה ה-Glossa עד לבסיס הפרמנטום (Heinrich 1976, Macior 1978). ברוב המקרים נמדדו 3-10 פרטים מכל מין, פרט למקרים בודדים שנתפסו פחות דבורים. ממוצעים משוקללים של אורך דבורה ואורך לשון לגבי כל מין צמח נקבעו לפי החישוב הבא:

$$l = \frac{\sum l_i n_i}{\sum n_i}$$

l = אורך גוף ממוצע

n = מספר ביקורים

i = מין דבורה

חישוב דומה נעשה לגבי אורך לשון הדבורים.

בדרך זו התקבלו ממוצעי גודל שבהם שוקללה תדירות הביקור היחסית של כל מין דבורה.

ג. שפע המאביקים הכללי באקוסיסטמה: כדי לבחון מל הם מיני המאביקים ומה הוא שפעם הכללי בתחנה מדברית ובתחנה ים-תיכונית, נערכו תצפיות בחרקים המבקרים פרחים של כמה צמחים נפוצים ומיצגים בהר גילה ואזור עין גדי (פירוט הצמחים בטבלאות 10,11). ב-1985 נאספו ונמדדו מיני החרקים בצמחים השונים, וב-1986 נעשו תצפיות מפורטות יותר שכללו, מלבד איסוף החרקים ומדידתם, גם תצפית על מספר הביקורים של כל חרק ביחידה ספורה של פרחים. התצפיות נעשו כמו בצמחי המצליבים (טעיף ב). הנתונים מפרואר-מרץ 1985, המקבילים לפרויחה ולתצפיות במצליבים, שלמשו לקביעת

ממוצע הגודל של מיני הדבורים המאביקות באזור עין גדי וחר גילה (טבלה 10).
הנתונים ממרץ 1986, שבו נעשו מרבית התצפיות במאביקי המצליבים, עובדו בשתי דרכים:

1. נתוני הגודל של כל מין דבורה הוכפלו במספר ביקוריה בצמח מסוים. סך כל הנתונים מכל הצמחים שנבדקו חולק בסך כל ביקורי הדבורים. התקבל ממוצע משוקלל של אורך גוף הדבורים וממוצע משוקלל של אורך לשון הדבורים (טבלה 11).
2. נעשה ממוצע של אורך הגוף של מיני הדבורים שביקרו בצמחים השונים בהר גילה ובאזור עין גדי (טבלה 10).

בשתי השנים נעשה חישוב אחד שכלל את דבורי המצליבים וחישוב שני שבו לא נכללו הדבורים שנלכדו ונצפו על פרחי המצליבים. (פירוט שפע החרקים הכולל במשך השנה ראה (Dukas & Shmida, 1987).

ד. המספר והשפע של מינים בעלי פרחי צוף מואבקי דבורים גדולות:

נעשתה השוואה של מספר מיני הצמחים שנפרחיהם מבקרות דבורים גדולות במשפחות שפתניים, זיפניים, לוועניתיים, ציפורניים, שושניים ואירוסניים. במשפחות אלה ישנם צמחים רבים המותאמים להאבקה דבורים (Faegri & van Der Pijl 1979). נספרו רק המינים הפורחים באביב מפברואר ועד המחצית הראשונה של אפריל, במקביל לעונת הפריחה של מרבית מיני המצליבים (Auerbach & Shmida 1987). נעשה גם ניתוח לפי השפע היחסי של כל מין לפי הסולם: 0 - נדיר מאוד ועד ל-50 - שולט. הערכת השפע נעשתה לפי פלורה פלסטונה ולפי תרשימי צומח רבים בחבל הים-תיכוני ובמדבר. שקלול בין שני האזורים נעשה לשפע - לפי אחוז הכיסוי הממוצע בכל אזור - כ-70% בחבל הים-תיכוני וכ-25% במדבר (שמידע, מידע שלא פורסם). מספר המינים שוקלל לפי סך כל מיני הצמחים בכל אזור - 1552 בחבל הים-תיכוני ו-604 במדבר (Zohary & Feinbrun 1966-86).

תוצאות

א. צבע הפרח והקשר לצורתו, מבנהו וגודלו

מנתונים של Horovitz & Cohen (1972) עולה שמרבית המצליבים בעלי פרחים צהובים מחזירים אור על-סגול (U.V). כממצא זה תומך גם Kevan (1983) המציין שפרחים צהובים מחזירים בדרך כלל U.V.

לעומת זאת 8 מ-12 מיני המצליבים הסגולים שבדקו Horovitz & Cohen לא מחזירים U.V או מחזירים מעט. מרבית מיני המצליבים בעלי פרחים לבנים, כמו מרבית המינים בעלי פרחים לבנים במשפחות אחרות, אינם מחזירים U.V (Kay 1978). לאור נתונים אלו אפשר להכליל ולכנות את מרבית פרחי המצליבים הצהובים בעינינו - ארגמן דבורים את מרבית הסגולים לעינינו - ירוק דבורים ואת מרבית הלבנים - צהוב

דבורים. (Kevan 1983). בהמשך העבודה נתגלו לזבוע הפרחים כפי שהוא נראה לעינינו.

טבלה 1 מראה את הקשר בין זבוע הפרח ובין צורתו וגודלו: לרוב המינים בעלי פרחים סגולים (90%) צינור פרח אשר בתחתיתו חבוי הצוף. לעומת זאת רוב המינים בעלי פרחים צהובים (86.7%) חסרי צינור והגלישה לצוף פתוחה. כל המינים בעלי פרחים לבנים פרט לשניים חסרי צינור פרח ($\chi^2=54.095, P<.0001$). לקבוצה של 4 מינים שלא נכללה באנליזה פרחים בצבע קרם בעל עירוק סגול חזק, המופיע בצורה דומה גם בצילום U.V (Horovitz & Cohen 1972). פרחי מינים אלו דומים בצורתם לפרחים הסגולים (ראה צבע - V בנספח). גודל הפרח שונה בפרחים בעלי זבועים שונים. פרחים סגולים הם הגדולים ביותר: קוטר כותרת ממוצע - 12.5 מ"מ ואורך גביע ממוצע - 6.7 מ"מ. פרחים צהובים קטנים כדי מחצית ביחס לסגולים: קוטר כותרת ממוצע - 6.3 מ"מ ואורך גביע ממוצע - 3.53 מ"מ.

פרחים לבנים הם הקטנים ביותר - גודלם כמעט חצי מזה של הצהובים וכ-1/3 מזה של הסגולים. (לכותרת - $F=29.360, P<.0001$, לגביע - $F=27.029, P<.0001$; האנליזה נעשתה בעזרת התוכנה הסטטיסטית לעיבוד נתונים ANOVA).

טבלה 1. הקשר בין זבוע פרחי המצליבים והמורפולוגיה שלהם. המינים שנבדקו לגבי יחס סימטריה: במדבר: שלח הערכות, בן שלח מנוצה, סילון קוצני, מוריקנדיה מבריקה, טוריים מדבריים. בחבל היס-התיכונים: חטורן מצוי, לפתית מצויה, איסטס מצוי, חרדל לבן, בקבוקון מקומט, צנון משולשל. (נתוני ז"ת לפי ז. עברי)

n	גודל פרח מ"מ			צינור ^a				צבע פרח
	יחס סימטריה ^d	קוטר כותרת ^c	אורך גביע ^b	חסר צינור		בעל צינור		
				%	מינים	%	מינים	
5	1.264±.083	12.50±4.45	6.70±3.26	1	3	90	27	סגול
6	1.137±.054	6.30±4.21	3.53±2.00	86.7	26	13.3	4	צהוב
-	--	3.71-2.71	2.08±1.19	91.7	22	8.3	2	לבן

- a - $\chi^2=54.095$ $p<.0001$ (d.f=2)
- b - $F =27.029$ $p<.0001$
- c - $F =29.360$ $p<.0001$
- d - $t = 3.023$ $p<.025$ (d.f=9)

יחס הסלימטריה נבדק רק במינים אחדים בעלי פרחים סגולים וצהובים (טבלה 1) והם שונים זה מזה באופן מובהק: יחס הסלימטריה במינים בעלי פרחים סגולים גבוה יותר ביחס לפרחים צהובים. זאת אומרת: בפרחים סגולים יש נטיה לסלימטריה דו-צדדית, ואילו בפרחים צהובים נטיה זו חלשה והסלימטריה קרובה יותר למעגלית. ($t = 3.023$ $P < .025$).

במרבית הפרחים בעלי צינור כותרת ישנם שני צופנים בצד הפנימי של בסיס זירי האבקנים הקצרים, בסיס עלי הגביע שלידם מורחב, והגביע מקבל צורה דו שקית - שני עלי גביע רחבים ותפוחים ושניים צרים יותר (טבלה 2). בפרחים שבהם עלי הגביע פונים לצדדים ואינם יוצרים צינור ישנם בדרך כלל ארבעה צופנים - שניים בצד הפנימי של בסיס זירי האבקנים הקצרים, ושניים בצד החיצוני של כל אחד מזוגות זירי האבקנים הארוכים. בפרחים אלו, החסרים צינור פרח, עלי הגביע דומים בצורתם וכמעט בכולם הגביע אינו דו שקי.

טבלה 2. הקשר בין גביע דו שקי, צינור פרח וצבע במיני המצליבים. המספרים מציינים את מספר המינים בעלי כל תכונה.

ב צבע פרח						א צינור פרח				גביע דו-שקי
לבן		צהוב		סגול		לא		כן		
%	מינים	%	מינים	%	מינים	%	מינים	%	מינים	
3.12	1	15.62	5	81.25	26	5.9	2	94.10	32	כן
43.48	20	52.2	24	4.3	2	95.65	44	4.35	2	לא

$$a - \chi^2 = 64.44 \quad p < .0001 \quad (d.f=1)$$

$$b - \chi^2 = 49.18 \quad p < .0001 \quad (d.f=2)$$

ב. קשר בין צבע וצורת הפרחים ובלת-הגידול

השוואת תכונות צבע, גודל ומבנה פרחי המצליבים בחבל היס-תיכוני ובמדבר מראה כי תכונות הפרח אינן מפוזרות באקראי בין שני האזורים (טבלה 3): אחוז המינים בעלי פרחים סגולים גבוה במדבר פי שניים מזה שבחבל היס-תיכוני. לעומת זאת אחוז המינים בעלי פרחים צהובים בחבל היס-תיכוני גבוה כמעט פי שניים מזה שבמדבר. גם אחוז המינים בעלי פרחים לבנים יותר בחבל היס-תיכוני פי אחד וחצי מזה שבמדבר. ($\chi^2 = 7.72$ $P < .02$).

גודלם הממוצע של פרחי המצליבים במדבר גדול יותר מזה שבחבל היס-תיכוני: קוטר כותרת ממוצע במדבר 8.87 לעומת 7.69, בחבל היס-תיכוני אורך גביע ממוצע במדבר 5.04 לעומת 4.0 בחבל היס-תיכוני, אך הכדלים אלו אינם מובהקים. בטבלה 4 עובדו הנתונים של טבלה 2 לפי השפע של מיני המצליבים השונים. נתוני כל

מין הוכפלו במספר המצילין את שפעו היחסי (ראה נספח). הנתונים דומים באופן כללי לנתוני טבלה 3 אך הם קיצוניים יותר. זאת אומרת: מינים בעלי פרחים סגולים וצינור פרח נפוצים יותר באזור המדבר, ואילו מינים בעלי פרחים צהובים ולבנים חסרי צינור פרח נפוצים יותר בחבל היס-תיכוני. גם נתוני גודל הפרחים דומים כללית לנתוני טבלה 3, אך כאן ההבדל באורך הגביע בין אלה שבמדבר ואלה שבחבל היס-תיכוני - 5.33 - 4.01 - הוא מובהק. ($t=3.15$ $P<.002$).

טבלה 3. הקשר בין הצבע והמורפולוגיה של פרחי מיני המצליבים ובית-גידולם. באנליזת הצבע לא נכללו 4 מינים שבעם קרם מעורק. מין יס-תיכוני אחד לא נכלל באנליזת הצינור בגלל חוסר מידע לגביו.

גודל פרח מ"מ		צינור ^b				צבע ^a						אזור
						לכה		צהוב		סגול		
		קוטר כותרת ממוצע ^d	אורך גביע ממוצע ^c	% מינים	מספר	% מינים	מספר	% מינים	מספר	% מינים	מספר	
5.44±.87	32.1±5.04	37.1	13	62.9	22	21.2	7	24.2	8	54.5	18	מדבר ים-תיכוני
5.99±7.69	2.89±4.0	71.7	39	28.3	15	32.7	17	44.2	23	23.1	12	

a - $\chi^2=57.72$ $p<.02$ (df=2)
 b - $\chi^2=10.33$ $p<.002$ (df=1)
 c - $t = 1.59$ $p<.1$ (df=87) n.s
 d - $t = .94$ $p<.3$ (df=87) n.s

טבלה 4. הקשר בין הצבע והמורפולוגיה של פרחי מיני המצליבים (לפי שפעם היחסי) ובין בית-גידולם. מינים שלא נכללו - כמו בטבלה 2.

גודל פרח מ"מ		צינור ^b				צבע ^a						אזור
						לכה		צהוב		סגול		
		קוטר כותרת ממוצע ^d	אורך גביע ממוצע ^c	% מספר	מספר	% מספר	מספר	% מספר	מספר	% מספר	מספר	
5.68±9.47	3.33±5.33	33.3	31	66.7	62	14	12	29.1	25	57	49	מדבר ים-תיכוני
5.89±8.05	2.73±4.01	74.4	87	25.6	30	27.9	31	52.3	58	19.8	22	

a - $\chi^2=29.08$ $p<.0001$ (d.f=2)
 b - $\chi^2=35.42$ $p<.0001$ (d.f=1)
 c - $t = 3.15$ $p<.002$ (d.f=208)
 d - $t = 1.76$ $p<.05$ (d.f=208) n.s

טבלה 5. ביקורים של דבורים בגדלים שונים ברחלי המישה מלני מצללבים הנפוצים במדבר. המספרים משוקלים למספר ביקורים ממוצע ב-10 דקות ב-100 פרחים, פרט לסילון קוצני, שבו השקול ל-1000 פרחים. אורך דבורה ואורך לשון ממושבים לפי אורך גוף ואורך לשון של כל מין, מוכפל במספר הביקורים הממוצע שלו.

מספר פרטים נצפים	מ"כ זמן התצפית	אורך לשון $\bar{x} \pm s.d$	אורך דבורה ⁴ $\bar{x} \pm s.d$	דבורים ³ מ"מ < 8	דבורים ² בינוניות 8-12 מ"מ	דבורים ¹ גדולות > 12 מ"מ	מקום	מאריך	מין צמח
100	8x10	14.37±4.38	14.8±2.5	--	0.4	74.6	עבות	17.3	מוריקנריה מבריקה
100	3x10	15.56±3.72	15.05±2.35	--	4	99	עבות	18.3	מוריקנריה מבריקה
250-1200	7x10	9.8±2.34	11.22±1.8	0.3	7.6	1.08	חצבה	8.3	סילון קוצני
75	3x10	11.42±2.52	13.52±2.06	1.2	--	18	ג. השמר	18.2	טורניס מבריקה
50-150	8x10	11.55±2.2	13.64±1.8	2.16	--	47.4	ג. השמר	7.3	טורניס מבריקה
200-500	3x10	8.06±4.14	12.6±1.47	0.8	--	27.92	ג. צאלים	7.3	שלה ערבות
500-600	9 10	9.47±2.6	12.61±1.75	0.4	0.6	9.1	מר טבא	23.3	שלה ערבות
200-500	4 10	4.36±2.6	12.97±2.7	1.24	--	11.38	ג. צאלים	7.3	בו שלם מנוצה
150-600	7 10	1.63±0.65	6.86±1.3	38.8	3.14	--	עבות	17.3	בו שלם מנוצה
100	3x10	1.42±0.17	6.44±0.4	42.32	--	--	עבות	18.3	בו שלם מנוצה

ממוצע תצפיות		ממוצע תצפיות	
5-12 הביקורים	1986	אביב מרז 28.8±	1.57±
16.81	2.57	34.33	1986
ממוצע תצפיות		ממוצע תצפיות	
4-6 תצפיות ללא	1986	אביב מרז 39.58±	1.8±
0.77	2.93	36.12	1986

* השוואה סטטיסטית בין טבלה 5 ל-6 מובאת בטוף טבלה 6.

ג. מאביקי המצליבים כחבל היס-תיכוני ובמדבר

כדי לבדוק מהו הקשר בין תכונות הפרח של קבוצות המצליבים השונות נבדקו בצורה מפורטת המאביקים של מינים נפוצים ומיצגים כחבל היס-תיכוני ובמדבר.

1. מאביקי מיני המצליבים במדבר: כמעט כל הביקורים שנצפו בפרחי המצליבים הסגולים בעלי הצלנור היו של דבורים. מלבדן נצפו מספר מועט ביותר (פחות מ-5%) של זבובי פרחים שעירים וזבובי רחף וכן חיפושיות מועטות.

בארבעה מחמישה המינים שנדגמו היו רוב הביקורים של דבורים גדולות ארוכות לשון, רובן מהסוג Anthophora (טבלה 5). הממוצע המשוקלל של אורך גוף הדבורים בפרחי מוריקנדיה מבריקה, שלח הערבות, טילון קוצני וטוריים מדבריים היה 13.35 ± 1.34 מ"מ, והממוצע המשוקלל של אורך הלשון היה 11.46 ± 2.69 מ"מ. במין החמישי, בן-שלח מנוצה, שלפרחיו צלנור פרח קצר יחסית (רק כ-4 מ"מ) ביקרו בעבדת (הר-הנגב) בעיקר דבורים קטנות קצרות לשון מהסוג *Andrena*. בנחל צאליים (מדבר יהודה) ביקרו בבן-שלח גם דבורים בינוניות וגדולות. הדבורים הבינוניות והגדולות מהסוג *Andrena* היו גם הן בעלות לשון קצרה יחסית (כ-4 מ"מ), כך שהממוצע המשוקלל של אורך גוף הדבורים שביקרו בבן-שלח בשני האזורים היה 8.76 ± 1.64 מ"מ והממוצע המשוקלל של אורך לשון הדבורים היה רק 2.47 ± 1.64 מ"מ.

בפרחים הצהובים הפתוחים של גרגיריון ערבי נראו רק חרקים מועטים; בעיקר זבובים פרטים ומעט דבורים קטנות (*Andrena* sp.).

בטורים זיפניים, אחד המינים יוצאי הדופן בעלי פרחים צהובים וצלנור הפרח, נצפו פרטי *Anthophora* sp. שאורך גופן כ-13 מ"מ ואורך לשונן כ-13 מ"מ. נתונים מעטים על מאביקי מצליבים במדבר מופיעים בעבודתו של (Kislev 1972): הוא אסף בצמח חרטומית ערבית בעל פרחים צהובים ופתוחים כמה מיני זבובים, בעיקר מהמשפחות Tachinidae, Sarcophagidae ו-Syrphidae. במוריקנדיה מבריקה אסף Kislev שני מיני דבורים גדולות ארוכות לשון מהסוג *Anthophora*. בטורים מדבריים אסף שני מיני *Anthophora* ושני מיני זבובי פרחים שעירים, ובשלח הערבות אסף מיני דבורים גדולות וקטנות.

2. מאביקי מיני המצליבים כחבל היס-תיכוני: בתצפיות במאביקי חרדל לבן, לפתית מצויה ואיסטס מצוי בהר גילה וצור הדסה היו כמעט כל הביקורים של דבורים קטנות ובינוניות קצרות לשון, רובן מהסוג *Andrena* (טבלה 6). הממוצע המשוקלל של אורך גוף הדבורים היה 7.52 ± 1.94 מ"מ והממוצע המשוקלל של אורך הלשון היה 1.86 ± 0.47 מ"מ. בסוף פברואר ובמרץ כמעט לא נראו זבובים בפרחים. לעומת זאת בסוף אפריל ובמאי נצפו זבובים רבים בעיקר *Eristalis* sp. בפרחי לפתית מצויה (טבלה 9). בתצפיות בלפתית מצויה, חרדל לבן וחוטרו מצוי בשלושה אתרים בצפון ישראל - כברי, צפת ואילת השחר - נצפו ביקורים רבים של זבובים - זבובי רחף שונים, בעיקר *Eristalis* sp. *Caliphora* sp. וכן ביקורי דבורים קטנות, בעיקר מיני *Andrena* (התצפיות בלפתית - טבלה 9). בפרחי מצילתיים מצויים בהר גילה נצפו דבורים קטנות

Andrena SP. בפרחים הלבנים הקטנים של קרדריה מצויה נצפו זכובים שונים ודבורים קטנות.

בתצפיות שנערכו בכברי בגליל המערבי על פרחי כרמלית נאה - פרח סגול בעל צינור - לא נראו חרקים מבקרים. באותו מקום בפרחי שלח ספרדי, גם הוא בעל פרחים סגולים וצינור, נראו בעיקר דבורים בינוניות וקטנות מהסוג Andrena.

ד. מאביקי שלח הערבות וחרדל לבן במר סבא (מדבר יהודה)

נתוני מספר ביקורי דבורים בגדלים שונים, אורך דבורים ואורך לשון, שונים באופן מובהק ($P < .001$ ראה טבלה 6) בין שלח הערבות לבין חרדל לבן באותו אתר במר סבא. בשלח הערבות, שפרחיו סגולים ובעלי צינור שאורכו כ-7.5 מ"מ, נצפו בעיקר דבורים גדולות ארוכות לשון מהסוג Anthophora, אם כי ביקרו בפרחים גם דבורים קטנות ובינוניות מהסוג Andrena וכן זכובי פרחים שעירים. הממוצע המשוקלל של אורך הדבורים היה 12.61 ± 1.75 מ"מ והממוצע המשוקלל של אורך לשון הדבורים היה 9.47 ± 2.6 מ"מ. במקביל לתצפיות בשלח הערבות נצפו באותו אתר חרקים שביקרו בפרחי חרדל לבן שפרחיו צהובים ופתוחים. המאביקים היו בעיקר דבורים קטנות משני מינים: Andrena sp. ו-Panurgus sp. הממוצע המשוקלל של אורך הלשון הדבורים היה 9.125 ± 0.133 מ"מ והממוצע המשוקלל של אורך הלשון היה 2 ± 0.1 מ"מ. השוואת טבלאות 5 ו-6 מראה כי ישנו הבדל מובהק בין הגודל ואורך הלשון של הדבורים המבקרות בפרחי המצליבים הסגולים בעלי הצינור שנבדקו, ובין אלו המבקרות בפרחי מצליבים צהובים חסרי צינור שנבדקו. במצליבים הסגולים מבקרות יותר דבורים גדולות ארוכות לשון ($T=2.65$ $P < .025$), ואילו במצליבים הצהובים הפתוחים מבקרות יותר דבורים קטנות קצרות לשון ($T=2.77$ $P < .025$), וכן דבורים בינוניות קצרות לשון (ההבדל לא מובהק). הממוצע המשוקלל של אורך הגוף ואורך הלשון של הדבורים המבקרות במצליבים הסגולים במדבר היה גדול מזה של הדבורים המבקרות במצליבים הצהובים באזור היס-תיכוני, 11.97 ± 3.01 ו- 8.76 ± 4.93 בהתאמה במדבר, 7.52 ± 1.94 ו- $1.86 \pm .471$ בהתאמה באזור היס-תיכוני, התיכון (לאורך גוף - $T=4.03$ $P < .001$, לאורך לשון - $T=4.42$ $P < .001$). נתונים דומים נמצאו לגבי פיזור גדלי הדבורים והאורך הממוצע של מיני הדבורים שנתפסו על פרחי שלח הערבות בעין גדי ועל פרחי חרדל לבן בהר גילה באביב 1985 (טבלה 7).

השוואה סטטיסטית בין מאביקי מצליבים במדבר ובחבל היס תיכוני - טבלאות 5, 6

t=2.65	p<.025	(d.f=20)	1 דבורים גדולות
t=1.96	p>.05	(d.f=20)	2 דבורים בינוניות n.s
t=2.77	p<.025	(d.f=20)	3 דבורים קטנות
t=4.03	p<.001	(d.f=20)	4 אורך דבורה
t=4.42	p<.001	(d.f=20)	5 אורך לשון

טבלה 6. מספר הביקורות של דברורים בגדלים שונים בפרחי שלושה מיני מצלנבים ים-התיכוןיים נפוצים. המספרים משוקללים למספר ביקורות ממוצע ב-10 דק' ב-100 פרחים. אורך דבורה ואורך לשון מתחשבים לפי אורך גוף ואורך לשון של כל מין מוכפל במספר הביקורות הממוצע שלו.

מספר פרחים נצפים	סוג זמן התצפית	אורך לשון ⁵ $x \pm s.d$	אורך דבורה ⁴ $x \pm s.d$	דברורים קטנות < 8 מ"מ ³	דברורים בגודלים 8-12 מ"מ ²	מקום	תאריך	מין צמח
400	2x10	1.5 \pm .1	15.18 \pm .84	12.2	--	חר גילה	27.2	חרדל לבן
200	3x10	1.36 \pm .24	6.7 \pm .54	11.84	--	חר גילה	3.3	חרדל לבן
200	3x10	2.48 \pm .77	10.17 \pm 2.41	9.6	21.2	חר גילה	13.3	חרדל לבן
400	2x10	1.69 \pm .77	01.88 \pm 2.25	1.74	10.62	צור חדסה	16.3	חרדל לבן
200	3x10	1.64 \pm .44	7.45 \pm 1.42	29.3	3.1	חר גילה	28.3	חרדל לבן
200	3x10	2.21 \pm .17	8 \pm .73	35.33	10.62	חר גילה	7.4	חרדל לבן
200	3x10	1.65 \pm .46	5.97 \pm 2.04	52.66	6.16	חר גילה	3.3	איסטניס מעורר
200	3x10	1.5 \pm .1	7 \pm .34	26.2	--	חר גילה	13.3	איסטניס מעורר
400	2x10	1.47 \pm .12	6.94 \pm .26	20.62	--	צור חדסה	16.3	איסטניס מעורר
70,200	2x10	1.69 \pm .49	5.81 \pm 1.66	29.6	5.3	חר גילה	27.2	לפתחת מעורר
150	3x10	1.61 \pm .39	5.84 \pm 1.45	11.32	1.1	חר גילה	3.3	לפתחת מעורר
150	3x10	2.52 \pm .88	10.42 \pm .58	6.88	23.4	חר גילה	13.3	לפתחת מעורר

טבלה 7. גודל של מיני הדבורים שנלכדו על פרחי שני מיני מצליבים בעין גדי (מדבר), הר גילה (הים התיכון) בפברואר-מרץ 1985. חלוקת גודל הדבורים - לפי אורכן: גדולות - גדולות מ-12 מ"מ, בינוניות - בין 8-12 מ"מ, קטנות - קטנות מ-8 מ"מ.

אורך ^b מ"מ $\bar{x} \pm s.d$	מיני דבורים ^a			מקום	שם צמח
	קטנות	בינוניות	גדולות		
13.19±3.8	1	7	10	עין גדי	שלה ערבות
7.7±1.94	5	5	--	הר גילה	חרדל לבן

$$a - \chi^2 = 11.602 \quad p < .005 \quad (d.f=2)$$

$$b - t = 5.059 \quad p < .001 \quad (d.f=26)$$

ה. כלל המאביקים והצמחים בחברה ים-תיכונית ומדברית כדי לנסות להבין את משמעות ההבדלים בהאבקת חלק מפרחי מיני המצליבים במדבר ובחבל הים-תיכוני. נעשה ניסיון לאפיין את כלל המאביקים והצמחים בחברה.

1. מאביקים

מכיוון שרוב מאביקי המצליבים היו דבורים, נתונות כאן גם מהצמחים האחרים התוצאות לגבי דבורים בלבד (פירוט כלל המאביקים Shmida & Dukas 1987). השוואת הגודל הממוצע של מיני דבורים שנלכדו בצמחים שונים פרט למצליבים מראה שממוצע זה בהר גילה גדול מזה שבעין גדי - 11.75 ± 3.36 מ"מ, ו- 10.92 ± 4.05 מ"מ בהתאמה ב-1985 (הבדל לא מובהק), 13.39 ± 3.38 מ"מ ו- 9.34 ± 4.34 מ"מ בהתאמה ב-1986 ($p < .05$), טבלה 10). ב-1986 היה הממוצע המשוקלל של אורך דבורים ואורך לשון בהר גילה גבוה מזה שבעין גדי, גם כאשר נכללו הדבורים שביקרו במצליבים וגם בלעדיהם ($p < .001$ בכל המקרים, טבלה 11). כאשר נכללו דבורי המצליבים בממוצע הגודל היו הממוצעים קטנים יותר בהר גילה וגדולים יותר בעין גדי יחסית לממוצעים שלא כללו את דבורי המצליבים (טבלאות 10,11).

2. צמחים

במשפחות שנבדקו נמצא שאין הבדל באחוז היחסי של מיני הצמחים בעלי פרחי צוף מואבקי דבורים גדולות בין המדבר ובין החבל הים-תיכוני. אחוז המינים הוא 7.45 במדבר ו-7.86 בחבל הים-תיכוני (טבלה 13). לעומת זאת שונים נתוני השפע היחסי בשני האזורים: 819 בסה"כ בחבל הים-תיכוני לעומת 135 במדבר. גם כאשר משקללים את הנתונים לפי אחוז כיסוי הצמחים הממוצע בכל אזור, שהוא פי שלושה בערך בחבל

טבלה 8. מספר הביקורים של דבורים בגדלים שונים בפרחי שלח ערבות וחרדל לבן במר סבא 23.3.86. המספרים משוקללים למספר ביקורים בממוצע ב-10 דק' ב-100 פרחים. אורך דבורה ואורך לשון מחושבים לפי אורך גוף ואורך לשון של כל מין מוכפל במספר הביקורים הממוצע שלו.

מספר פרחים נצפים	ס"כ זמן התצפית	אורך לשון $\bar{x} \pm s.d$	אורך דבורה מ"מ $\bar{x} \pm s.d$	דבורים קטנות	דבורים בינוניות	דבורים גדולות	שם צמח
500-600	9x10 דק'	9.47 \pm 2.6	12.61 \pm 1.75	0.4	0.6	9.1	שלח ערבות
250	4x10 דק'	2 \pm 0.1	9.125 \pm 1.33	--	44	--	חרדל לבן

a - $\chi^2=48.77$ p<.001 (d.f=2)
 b - t=5.927 p<.001 (d.f=52)
 c - t=9.084 p<.001 (d.f=52)

טבלה 9. מספר הביקורים של דבורים וזבובים בפרחי לפתית מצויה בשלושה אתרים. המספרים משוקללים למספר ביקורים ממוצע ב-10 דק' ב-100 פרחים.

מספר פרחים נצפים	ס"כ זמן התצפית	זבובים	דבורים קטנות	דבורים בינוניות	מקום	תאריך
300	3x10	^a 0.55	9.67	11.4	הר גילה	29.4
500	3x10	^a 1.47	2.33	--	הר גילה	7.5
300	3x10	^a 2.66	--	--	הר גילה	11.5
700	5x10	1.58	1.53	--	כברי	21.3
300	5x10	^a 6.94	.08	--	צפת	17.4

a - הרוב Eristalis sp.

b - הרוב Caliphora sp. וכן מעט Eristalis sp.

טבלה 10. נתוני גודל של דבורים במדבר ובחבל הים-תיכוני בישראל. אורך ממוצע של מיני הדבורים שנלכדו בפברואר-מרץ 1985 ובמרץ 1986 על פרחי צמחים נפוצים בהר גילה ועין גדי. הצמחים ב-1985 - בהר גילה: עירית גדולה, זמזומית מצויה, קידה שעירה, חרדל לבן, ניסנית דו-קרנית, מקור חסידה חלמית, לשון פר סמורה, קחון מצוי, טופח רינסני, ילקוט הרועים, מקור חסידה גזור. בעין גדי: רתם המדבר, ערטל מדברי, זוגן השיח, צמרורה אפריקאית, רכפתן מצוי, שלח ערבות, פרעושיה גלונית, עכנאי זיפני. הצמחים ב-1986 - ראה טבלה 11.

אורך ממוצע של מיני הדבורים מ"מ 1986				אורך ממוצע של מיני הדבורים מ"מ 1985				מקום
למעט דבורי המצליבים ^d		לרבות דבורי המצליבים ^c		למעט דבורי המצליבים ^b		לרבות דבורי המצליבים ^a		
n	$\bar{x} \pm s.d$	n	$\bar{x} \pm s.d$	n	$\bar{x} \pm s.d$	n	$\bar{x} \pm s.d$	
9	9.34 \pm 3.34	16	10.14 \pm 4.24	26	10.92 \pm 4.09	42	11.58 \pm 3.88	עין גדי
12	13.39 \pm 3.38	17	11.78 \pm 4.05	24	11.75 \pm 3.36	34	10.56 \pm 3.52	הר גילה

a - t=1.2 p>.1 (d.f=74) n.s
 b - t=.786 p>.4 (d.f=48) n.s
 c - t=1.138 p>.2 (d.f=31) n.s
 d - t=2.32 p<.05 (d.f=19)

טבלה 11. אורך גוף ממוצע ואורך לשון ממוצע משוקללים לפי מספר ביקורי הדבורים במספר צמחים נפוצים בהר גילה ועין גדי בחודש מרץ 1986 (פירוט בשיטות). הצמחים בהר גילה: לשון פר סמורה, קחון מצוי, לוטוס יהודה, מרות ירושלים, מרוה משולשת, איסטס מצוי, לפתלת מצויה, חרדל לבן. הצמחים בעין גדי: ערטל מדברי, זוגן השיח, רכפתן מדברי, פרעושיה גלונית, צמרורה אפריקאית, טורנים מדבריים, בן שלח מנוצה, שלח ערבות.

ממוצע משוקלל של אורך לשון				ממוצע משוקלל של אורך גוף				מקום
למעט דבורי המצליבים ^d		לרבות דבורי המצליבים ^c		למעט דבורי המצליבים ^b		לרבות דבורי המצליבים ^a		
סה"כ ביקורים	$\bar{x} \pm s.d$	סה"כ ביקורים	$\bar{x} \pm s.d$	סה"כ ביקורים	$\bar{x} \pm s.d$	סה"כ ביקורים	$\bar{x} \pm s.d$	
119	8.15 \pm 2.59	210	8.75 \pm 3.29	119	10.26 \pm 3.18	210	11.58 \pm 3.05	עין גדי
653	14.34 \pm 3.63	735	12.95 \pm 5.21	653	15.44 \pm 2.41	735	14.56 \pm 3.47	הר גילה

a - t=12.610 p<.001 (d.f=943)
 b - t=16.90 p<.001 (d.f=770)
 c - t=14.141 p<.001 (d.f=770)
 d - t=22.427 p<.001 (d.f=943)

הים-תיכוני (שמזיע, מידע שלא פורסם), נשאר השפע המשוקלל גבוה פי שניים בחבל הים-התיכוני - 273 לעומת 135 במדבר (טבלה 13). מכין הצמחים בעלי פרחי צוף מואבקי דבורים גדולות בחבל הים-תיכוני בולטים מיני מרוה, לשון פר, זמזומית, עכנאי, ציפרנית ועוד. רוב פרחי צוף מואבקי דבורים גדולות במשפחות שנבדקו אינם נפוצים במדבר, והמועטים הנפוצים יותר הם זמזומית מדבר ופשתיית ססגונית.

דיון ומסקנות

התוצאות מראות שקיים מתאם גבוה מאוד בין תכונות פרח מסוימות במיני המצליבים בישראל וישנו קשר ברור בין צבע הפרח, צורתו מבנהו וגדלו (טבלאות 1,2). בהכללה אפשר לחלק את מיני המצליבים לשלוש קבוצות עיקריות, השונות בתכונותיהן (טבלה 12).

א. קבוצת המינים בעלי פרחים סגולים (חלקם הגדול בצבע ירוק דבורים, Kevan 1983) הם לרוב בעלי צינור פרח הנוצר מעלי הגביע המהודקים זה לזה. צורת הגביע דו שקיית, הפרחים גדולים יחסית, בעלי נטיה לסימטריה דו צדדית ודרך כלל יש בהם שתי גישות לשני צופנים פנימיים הנמצאים בבסיס צינור הפרח. מינים אלה נפוצים יותר יחסית באזור המדבר, והנפוצים שבהם הם שלח הערבות ובן שלח מנוצה.

ב. קבוצת המינים בעלי פרחים צהובים (רובם ארגמן דבורים, Horovitz & Cohen 1972) וקטנים יותר בדרך כלל, חסרים צינור פרח ועלי הגביע (שאינו דו שקי) פונים לצדדים. הצוף בארבעת הצופנים גלוי יחסית, והסימטריה קרובה למעגלית. מינים אלו נפוצים יותר באזור הים-תיכוני ונכללים בהם, בין היתר, מיני חרדל, לפתית מצויה, איסטס מצוי, חטוטרתן מצוי.

ג. קבוצת המינים בעלי הפרחים הלבנים (רובם צהוב דבורים: Kevan 1983 Kay 1978) דומה כללית בתכונותיה ובתפוצתה לקבוצת הצהובים, אך פרחיה קטנים יותר מהפרחים הצהובים. בקבוצה זו בולטת קבוצת מינים שפריחתם מוקדמת - בסוף החורף - ופרחיהם קטנים מאוד. הנפוצים בהם הם מיני אבלבית ושחליזים, הפנים מצויים וילקוס הרועים. קבוצת המינים שצבעם קרם מעורק לא נכללה מכיוון שהיא מונה מעט מדי מינים, ארבעה בלבד.

מדוע קיימים הבדלים אלו בין מיני המצליבים? תיאורטית היה צפוי שתכונות הפרח השונות יהיו בהתאמה למאבקים השונים, ואכן תצפיות מפורטות במאבקים הראו שוני ברור בין מאבקי קבוצת הפרחים הסגולים ובין מאבקי קבוצת הפרחים הצהובים (טבלאות 5,6).

במינים הסגולים בעלי צינור הפרח שאורכו הממוצע כ-7 מ"מ מבקרות בעיקר דבורים גדולות ארוכות לשון. מחזה בולט באזורי המדבר הוא עשרות דבורים גדולות אשר מתרכזות סביב כתמי פריחה של שלח הערבות, מוריקנדיה מבריקה ואחרים. בקבוצה זו של הדבורים הגדולות בולט הסוג Anthophora ונוספים לו מיני Synhalonia, Eucera, Chaliodoma ואחרים (טבלה 5). לעומת זאת במינים הצהובים, שהצוף שלהם גלוי יחסית, מבקרות בעיקר דבורים קטנות קצרות לשון, שרובן המכריע הוא מינים של

טבלה 12: סיכום השוואתי של תכונות פרחי מיני המצליבים בחבל הים התיכוני ובמדבר בישראל. הסיכום הוא הכללות לניתוחים המדויקים המופיעים בטבלאות 1-9.

צבע / תכונות	סגול	צהוב	לבן
צינור פרח	יש	אין	אין
צופנים וגישות לצוף	2	4	4
סימטריה	נסיה לביטרליות	קרובה לרדיאלית	קרובה לרדיאלית?
קוטר כותרת	גדול	קטן	קטן יותר
אורך גביע	גדול	קטן	קטן יותר
צורת גביע	דו שקי	רגיל	רגיל
נפוצים יותר באזור	מדבר	ים-תיכוני	ים-תיכוני
מואבקים בעיקר ע"י	דבורים גדולות	דבורים קטנות זביוניות, זבובים	דבורים קטנות וזבובים*

* לא נבדק מספרית

Andrena הנפוצים בתחילת האביב (פירוט Dukas & Shmida 1987). כן מבקרים פרחים אלו זבובים שונים, לפחות בחלק מהאתרים והזמנים (טבלאות 6,9). בקבוצת המצליבים הלבנים לא נעשו תצפיות מפורטות במאביקים, ויהיה מעניין לבדוק אם השוני בגודל הפרחים ביחס לפרחים הצהובים קשור למאביקים. ייתכן שחשיבותם של הזבובים בהאבקת קבוצת פרחים זו גדולה יותר. נתוני עבודה זו ועבודות אחרות מצביעים על כך שבאופן כללי אפשר לחלק את הדבורים לשתי קבוצות - דבורים גדולות ודבורים קטנות, אשר שונות זו מזו בהעדפותיהן לפרחים.

הקשר החזק בין צבע סגול, בין פרחים גדולים בעלי צינור פרח ארוך ובין נטיית פרחים אלו לביטרליות, מעיד על העדפתן של דבורים גדולות ארוכות לשון את הצבע הסגול וביטרליות, ואילו הקשר בין פרחים קטנים יותר שצבעם צהוב או לבן, בין צופם הגלוי ובין סימטריה הקרובה למעגלית, מעיד על העדפת תכונות אלו על-ידי דבורים קטנות קצרות לשון וזבובים, כפי שנמצא גם בתצפיות במאביקים (טבלאות 5-9). גם Frankia et al. (1983) מצאו באזור הטרופי שפרחים שדבורים גדולות מבקרות בהם היו בעלי סימטריה ביטרלית, ונוסף על כך גדולים ובעלי צבעים סגוניים, ואילו פרחים שדבורים קטנות מבקרות בהם היו בעלי סימטריה רדיאלית, צבע קרם או לבן, מידותיהם קטנות והצוף גלוי יחסית. Beattie (1972) הפריד בצורה מקבילה בין

טבלה 13. המספר והשפע של פרחי צוף מואבקי דבורים גדולות מהמשפחות שפתניים, זיפניים, לועניתיים, ציפוניים, שושניים, ואירוסיים באזור המדבר והים התיכון בישראל. סך כל המינים שוקלל באחוזים לפי מספר מיני הצמחים בכל אזור. השפע שוקלל לפי אחוז הכיסוי הממוצע בכל אזור (ראה שיטות).

משפחה	מספר מינים		שפע	
	מדבר	ים-התיכון	מדבר	ים-התיכון
שפתניים	10	38	28	246
זיפניים	18	30	36	294
שושניים	8	15	42	99
לועניתיים	7	15	27	51
ציפוניים	1	19	1	94
אירוסיים	1	5	1	35
סה"כ	45	122	135	819
סה"כ משוקלל	7.45	7.86	135	273

דבורים בודדות, קטנות ובינוניות (6-11 מ"מ), שהעדיפו פרחים צהובים בעלי סימטריה רדיאלית, ודבורים חברתיות - בעיקר מיני בומבוס גדולים (16-18 מ"מ) שהעדיפו פרחים סגולים וזיגומורפים. העובדה שעבודה זו ועבודתיהם של Frankia et al. (1983) ו-Beattie (1972) נעשו בשלוש אקוסיסטמות שונות באזורים גיאוגרפים שונים, מחזקת את הדגם שהוצע לעיל ומסוכס בטבלה 14.

עם זאת קיימים חריגים רבים. ישנם פרחים שדבורים גדולות מעדיפות ושצבעם צהוב, כמו למשל בסוג שלהביית, וכמה מצלבים צהובים בעלי צינור ארוך כמו טורים זיפניים ומשקפי הזקנה שדבורים גדולות מאביקות אותם.

נמצאו אף דבורים גדולות שהעדיפו דווקא פרחים צהובים (Real 1981). לעומת זאת דבורים קטנות רבות מבקרות גם בפרחים סגולים (Dukas & Shmida 1987). הבדלי הגודל בין קבוצת הפרחים הסגולים ובין הצהובים, המתבטאים הן בקוטר הכותרת והן באורך הגביע (טבלה 1), מתאימים לגודל השונה של מאביקיהם. תיאורטית צפוי שפרח המותאם למאביק גדול יספק לו משטח נחיתה גדול יותר וליתר צוף. מתאם בין כמות הצוף בפרח,

טבלה 14. ההבדלים שנצפו בין פרחי דבורים קטנות וגדולות (לפי מאמר זה; 1972 Frankia; Beatie et al. 1982).

פרחי דבורים גדולות	פרחי דבורים גדולות	
צהוב, קרם, לבן	סגול, ססגוני	צבע
רדיאלית	ביטרלית	סימטריה
קטן	גדול	גודל פרח
גלוי לחסית	חבוי בצינור פרח	מיקום צוף

גדלו וגודל מאביקו נמצא בשתי עבודות (Opler 1983, Brown et al 1978). עבודות שונות, בעיקר על מיני בומבוס מראות מתאם בין גודל הגוף ואורך הלשון של דבורים ומתאם בין אורך הלשון ואורך צינור הפרחים המבוקרים (Brian 1957, Heinrich 1976). Lundberg 1980, Pleasants 1980). בישראל נמצא מתאם מסוים בין גודל דבורים בודדות ואורך לשונן, וכן מתאם בין שני פרמטרים אלו לגודל הפרחים ואורך הצינור של מיני השפתניים (Dukas & Shmida 1987 b). הסיבות למתאמים אלו הן יעילות רבה יותר באיסוף מזון של הדבורים בפרחים המתאימים, וכן תוצאת תחרות בין הדבורים (Inouye 1978, Pleasants 1983).

בפרחים בעלי הצינור, המואבקים בעיקר על-ידי דבורים גדולות ארוכות לשון, נמצא הצוף בשני מקומות מורחבים בבסיס צינור הפרח. הרחבת מקומות אלו ודרך הגישה אליהם יצרו את צורת הגביע הדו שקיה המאפיינת את הפרחים האלו. בפרחים חסרי הצינור, שרובם צהובים ולבנים, לא נמצא בדרך כלל גביע דו שקי, אלא קיימים בהם שני זוגות של צופנים (טבלה 2). צורת הגביע הדו שקי בפרחי המצליבים מצוינת בעבודות שונות (Flora Palaestina, Zohary 1966), אך טרם ניתן לה הסבר. בעבודה זו מוצע קשר בין תכונת מבנה זו ובין דגם ההאבקה על-ידי דבורים. המיקום השונה של כל זוג צופנים הוא מקור ההבדלים בריכוז הצוף ביניהם (Eisikowitch 1981), וייתכן שזוהי התאמה נוספת במכלול תכונות הפרחים האלו, המאפשרת את האבקתם על-ידי מגוון רחב של חרקים (Corbet 1978, Eisikowitch 1981). לעומת זאת ייתכן שבפרחים שקבוצת מאביקים ספציפית - דבורים ארוכות לשון - מאבקה אותם, יש יתרון לשני צופנים בלבד, שכן בקרבם מצטבר יותר צוף. בעלית מספר הצופנים ומיקומם טרם התבררה דיה והיא דורשת תצפיות נוספות.

התפוצה הגיאוגרפית של קבוצות המצליבים השונות אינה שווה. המינים בעלי פרחים סגולים רבים יותר ונפוצים יותר במדבר - כ-50% מהמינים. הבולטים שבהם: שלח

הערכות ובין שלח מנוצה הנפוצים ביותר במדרונות המדבריים, טורפים מדבריים ושני מצליבים רב שנתיים - מוריקנדיה מבריקה וסילון קוצני.

לעומת זאת באזור היס-תיכוני כ-75% ממיני המצליבים הם צהובים או לבנים, וכל המינים הנפוצים הם צהובים: חרדל לבן, חרדל השרה, לפתית מצויה, איסטסיס מצוי, בקבוקון מקומט, חטוטרתן מצוי ועוד (טבלאות 3,4 ונספח).

התפציות מראות שיותר מיני מצליבים במדבר מותאמים להאבקה על-ידי דבורים גדולות ארוכות לשון, לעומת מרבית מיני המצליבים בחבל היס-תיכוני, המותאמים להאבקה על-ידי דבורים קטנות קצרות לשון וזבובים (טבלאות 9-5). נראה איפוא שלמיני אותה משפחה בשני האזורים ישנן אסטרטגיות האבקה שונות בחלקן. משיכת קבוצות מאביקים שונות מתבטאת במרכיבים שונים של צורת הפרח, גדלו וצבעו כפי שפורט לעיל.

מהי הסיבה לשוני באסטרטגיות ההאבקה בין מיני המצליבים בחבל היס-התיכוני ובין אלה שבמדבר בישראל? תיאורטית ישנן כמה אפשרויות להסבר:

1. פאונת המאביקים בשני האזורים שונה בצורה ניכרת, במדבר, למשל, יש יותר דבורים גדולות, ואילו בחבל היס-התיכוני יש יותר דבורים קטנות וזבובים. שוני בפאונת המאביקים הביא ליצור מערכת התאמות שונה במיני המצליבים בשני האזורים, המתבטאת בצבע, בצורת פרח ובגדלו.

2. באזור המדבר לחות האוויר נמוכה יותר והטמפרטורות גבוהות יותר מאלה שבחבל היס-התיכוני (אטלס ישראל 1986). כתוצאה מכאן יש יתרון בשמירת הצוף מפני אידוי העשוי להקשות על איסופו על-ידי דבורים. מיקומו של הצוף בתוך צינור פרח אשר מכודד אותו מהסיבה החיצונית שומר עליו מפני אידוי (Corbet 1978 a, 1978 b). הימצאות הצוף בצינור מתאימה למאביקים ארוכי לשון כמו דבורים גדולות. אם כך צפוי שיהיו בפרחים בעלי הצינור התאמות נוספות למאביקים אלו, כמו צבע, צורה וגודל פרח מתאימים. באזור היס-תיכוני בעיית אידוי הצוף קטנה יותר מאשר במדבר, ושם לא היתה סלקציה כזו ליצירת פרח בעל צינור המגן על הצוף ומותאם להאבקה דבורים גדולות, וזו הסיבה לשוני באסטרטגיות ההאבקה של המצליבים בשני האזורים.

3. קיים הבדל בהרכב הצמחים באקוסיסטמה המדברית והיס-תיכונית: בבת-הגידול באזור היס-תיכוני נפוצים צמחים רבים בעלי פרחים שדבורים גדולות מאביקות אותם, כמו למשל מיני שפתניים וזיפניים. צמחים אלו מועדפים על-ידי גילדת הדבורים הגדולות, ולכן מושכים רבים ממיני המצליבים היס-תיכוניים דבורים קטנות וזבובים לצורך האבקתם. לעומת זאת בבת-הגידול המדבריים צמחים בעלי פרחים שדבורים גדולות מאביקות אותם נפוצים פחות ובמקומם חלק ממיני המצליבים הם בעלי פרחים סגולים וצינור ארוך ומותאמים להאבקה על-ידי דבורים גדולות.

תוצאות השוואת גודל הדבורים המבקרות במדגם מיני של צמחים נפוצים בחבל היס-תיכוני ובמדבר באביב (טבלאות 10, 11) אינן תומכות בהשערה 1. השוואת הגודל הממוצע של מיני דבורים שנלכדו בצמחים שונים פרט למצליבים מראה שמוצע זה כהר

גילה גדול יותר מאשר בעין גדי. גם נתוני הממוצעים של אורך גוף ואורך לשרן המשוקללים לפי מספר הביקורים בפרחים של כל מין דבורה גדולים בהר גילה יותר מאשר בעין גדי (טבלאות 10, 11).

כאשר נכללו דבורי המצליבים, מעידה הקטנת ממוצעי גודל הדבורים בהר גילה והגדלת הממוצעים בעין גדי על כך שמאביקות המצליבים בהר גילה הן דבורים קטנות ואילו מאביקות המצליבים בעין גדי הן דבורים גדולות, כפי שמפורט בטבלאות 5-7. השערה 2 נותנת הסבר אבולוציוני לנוכחות מיני מצליבים רבים בעלי צינור פרח במדבר ולתכונות הפרח הנלוות לכך. התצפיות מראות שאין שוני מהותי באחוז מיני הצמחים בעלי פרחים פתוחים באזור המדבר ובחבל הים-התיכוני (פירוט בסעיף הבא), כך שתנאי הטמפרטורה והלחות השונים אינם גורמים, כנראה, להבדלים מהותיים במורפולוגיה של הפרחים באזור המדבר ובחבל הים-התיכוני בישראל. גם את הגורם הראשוני אשר הביא לאסטרטגיה ההאבקה השונה של המצליבים במדבר הוא תנאי סביבה אביוטים, ברור שהיה הכרח בנוכחות קבוצת מאביקים מחאימה ופנויה, שהיה אפשר לנצל להאבקת מיני מצליבים אלו.

כדי לבדוק את השערה 3 נערכה השוואה של המספר והשפע של פרחי צוף מואבקי דבורים גדולות מהמשפחות שפתניים, זיפניים, לוועניתיים, ציפורניים, שושניים ואירוסים הפורחים באביב. במשפחות אלה ישנם מינים רבים בעלי פרחים המותאמים להאבקת דבורים (Faegri & van Der Pijl 1979), והן שימשו כמדגם מייצג לפרחים מואבקי דבורים גדולות בכל אזור. אחוז המינים בעלי פרחי צוף מואבקי דבורים גדולות במשפחות שנבדקו דומה בשני האזורים (טבלה 13), אך שפע המינים גדול בהרבה בחבל הים-תיכוני, והוא 273 לעומת 135 לאחר שקלולו לפי אחוז כיסוי הצומח הממוצע בכל אזור (טבלה 13). בחבל הים-תיכוני קיימת קבוצה גדולה של מינים נפוצים המואבקים על-ידי דבורים גדולות כגון: מיני מרוה, לשון הפר, זמזומיה, עכנאי וצפרנית. מינים נפוצים כאלו מהמשפחות הנבדקות מועטים במדבר לעומת מיני המצליבים המותאמים להאבקת דבורים גדולות הנפוצים שם ושולטים בהם שלח הערבות ובן שלח מנוצה ונפוצים סילון הקוצני מוריקנדיה מבריקה וטורילים מדבריים ואף טורילים זיפניים, שהוא היוצא דופן בפרחיו הצהובים.

ייתכן אפוא שמערכת יחסי הגומלין השונה בין המצליבים ובין צמחים אחרים בעלי פרחים מואבקי דבורים גדולות בכל אזור, המתבססת על תפוצת הצמחים האלו ואולי גם על העדפתם על-ידי קבוצת הדבורים הגדולות ארוכות הלשרן, היא שהשפיעה על התאמות למאביקים שונים בפרחי המצליבים בשני האזורים בהתאם לזמינות היחסית של קבוצות המאביקים השונות.

הצעה זו הדנה במערכת יחסים ברמת האקוסיסטמה קשה הן לניתוח והן להוכחה בגלל הפרמטרים האקולוגיים-אבולוציוניים הרבים המעורבים, ולכן נותרת השערה 3 ללא אימות.

למרות הקשר החזק בין הקבוצות השונות של פרחי המצליבים ומאביקיהם ישנם בהם חריגים. הבולט הוא בן שלח מנוצה אשר בשני אזורים מדבריים שונים - עבדה ונחל

צאלים - מואבק על-ידי דבורים בגדלים שונים (טבלה 5). תצפית זו אינה מפתיעה מאחר שצפוי שוני בהרכב ובחשיבות היחסית של קבוצות מאביקים שונות בזמן ובמרחב בהתאם להרכב פאונת החרקים המקומית בזמן מסוים ובהתאם להרכב חברת הצמחים בכל מקום. שוני זה אפשרי בעיקר בצמחים שמבנה פרחיהם לא מוגבל לתחום צר של מאביקים (Feinsinger 1983) ונצפה גם בצמחים ובמקומות אחרים (Ehrenfeld, 1972) (Cruden 1979, Lindsey 1984). בבוץ שלח מנוצה צינור הפרח קצר יחסית, רק כ-4 מ"מ לעומת 11-7.5 מ"מ בממוצע בארבעת מיני המצליבים הסגולים האחרים הנפוצים במדבר. תופעה דומה של מאביקים שונים נמצאה גם לגבי צמחי לפתית במשך העונה בהר גילה ובאזורים שונים בישראל (טבלה 9).

לסיכום: בעבודה זו נמצא שקיים מתאם גבוה בין צבע הפרח, צורתו וגדלו, ושכונות פרח אלו יחד מאפיינות קבוצות פרחים שונות באותה משפחה (המצליבים) בהתאם למאביקיהם השונים. נתוני עבודה זו, הכוללת גם מידע רב על המאביקים בחבל היס-תיכוני ובאזור המדבר בארץ ישראל, מחזקים את מסקנתם של (Ostler & Harper 1978) שתכונות פרחים אינן מפורזרות באקראי במרחב. שוני בתכונות פרח צפוי לא רק ברמה של אוכלוסיות מין או מינים שהותאמו למאביקים שונים באזורים שונים (כמו למשל אקוילגיה 1981, Mifler), אלא גם ברמה של משפחות צמחים בהתאם ליחסי הגומלין בין קבוצות הצמחים בחברה ובינן לבין המאביקים בבתי-גידול ואקוסיסטמות שונים.

רשימת הספרות

- Auerbach, M. and Shmida, A. 1987. Patch formation among Israeli Crucifers: how do they get away with it? *Ann. Miss. Bot. Gard.* (In Press).
- Atlas of Israel. 1985. Department of Survey, Carta, Jerusalem.
- Baker, H. G. and P. D. Hurd, Jr. 1968. Intrafloral ecology. *Ann. Rev. Entomol.* 13:385-414.
- Beattie, A. J. 1972. The pollination ecology of *Viola* 2. Pollen loads of insect-visitors. *Watsonia.* 9:13-25.
- Brian, A. D. 1975. Differences in the flowers visited by four species of bumble-bees and their causes. *J. Anim. Ecology.* 26:71-98.

- Brown, H. J., W. A. Calder and A. Kodric-Brown. 1978. Correlates and consequences of body size in nectar feeding birds. *Am. Zool.* 18:687-700.
- Corbet, S. A. 1978. Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. and *Sinapis alba* L. *Ecolog. Entomol.* 3:25-37.
- Corbet, S. A. 1978. Bees and the nectar of *Echium vulgare*. In: *The Pollination of Flowers by Insects* (Ed. by A.J. Richards), London: Academic Press. pp. 21-30.
- Cruden, R. W. 1972. Pollination biology of *Nemophila menziesii* (Hydrophyllaceae) with comments on the evolution of oligolectic bees. *Evolution.* 26:373-389.
- Del Moral, R. and L. A. Standley. 1979. Pollination of angiosperms in contrasting coniferous forests. *Am. J. Bot.* 66:26-35.
- Dukas, R. and A. Shmida. 1987a. The difference in size of solitary bees between spring and summer and its relation to the size of bee flowers of the Labiatae. Ms.
- Dukas, R. and A. Shmida. 1987b. Foraging ecology of solitary bees in a Mediterranean plant community. Ms.
- Ehrenfeld, J. G. 1979. Pollination of three species of *Euphorbia* subgenus *Chamaesyce*, with special reference to bees. *Amer. Midl. Nat.* 101:87-98.
- Engler, H. G. A., K. A. E. Prantl 1925. *Die natuerlichen Pflanzenfamilien.* Leipzig-Berlin. 1925.
- Eisikowitch, D. 1981. Some aspects of pollination of oil-seed rape (*Brassica napus* L.). *J. Agric. Sci. Comb.* 96:321-326.
- Faegri, K. and L. van der Pijl. 1979. *The Principles of Pollination Ecology.* 3rd ed. Oxford, Pergamon Press.

Feinsinger, P. and R. K. Colwell. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Amer. zoologist*. 18:779-795.

Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. In: *Coevolution* (Ed. by D.J. Futuyma & M. Slatkin), Sinauer Associates, Mass. pp. 282-310.

Frankia, G. W., W. A. Haber and K. S. Bawa. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. In: *Handbook of Experimental Pollination Biology* (Ed by C. E. Jones and R. J. Little). Scientific Academic Editions, New York. pp. 411-447.

Heinrich, B. 1975. Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. *Evolution*. 29:325-334.

Heinrich, B. 1976. Resource partitioning Among some eusocial insects: bumblebee. *Ecology*. 57:874-889.

Hocking, B. 1968. Insect-flower associations in the high arctic with special reference to nectar. *Oikos*. 19:359-387.

Horovitz, A. and Y. Cohen. 1972. Ultraviolet reflectance characteristics in flowers of Crucifers. *Amer. J. Bot.* 59:706-713.

Inouye, D. W. 1978. Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior. *Ecology*. 59:672-678.

Inouye, D. W. 1980. The effect of proboscis and corolla tube length on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia*. 45:197-201.

Kay, Q. O. N. 1978. The role of preferential and assortative pollination in the maintenance of flower colour polymorphisms. In: *The Pollination of Flowers by Insects* (Ed. by A. J. Richards), Academic Press, London. pp. 175-190.

- Kevan, P. G. 1983. Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean. In: Handbook of Experimental Pollination Biology (Ed. by C. E. Jones, R. J. Little), Van Nostrand Reinhold, New York. pp.3-30.
- Kislev, M. 1972. Pollination ecology of desert plants. Ph. D. Dissertation. The Hebrew University of Jerusalem, Israel.
- Linsley, A. H. 1984. Reproductive biology of Apiaceae. I. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination. Amer. J. Bot. 71:375-387.
- Macior, L. W. 1978. the Pollination Ecology and endemic adaptation of *pedicularis Furbishae*. Bull. Torr. Bot. Club. 105:268-277.
- Miller, R. B. 1981. Hawkmoths and the geographic patterns of floral variation in *Aquilegia caerulea*. Evolution. 35:763-774.
- Moldenke, A. R. 1975. Niche specialization and species diversity along a California transect. Oecologia (Berl.). 21:219-242.
- Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. Oikos. 22:398-402.
- Opler, P. A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. In: The Biology of Nectaries. (Ed. by B. Bentley, T. Elias), Columbia University Press, New York. pp. 30-79.
- Ostler, W. K. and K. T. Harper. 1978. Floral ecology in relation to plant species diversity in the Wasatch mountains of Utah and Idaho. Ecology. 59:848-861.
- Pleasants, J. M. 1983. Structure of plant and pollinator communities. In: Handbook of Experimental Pollination Biology (Ed. by C. E. Jones, R. J. Little), Van Nostrand Reinhold, New York. pp. 3-30.
- Pojar, J. 1974. Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. Can. J. Bot. 52:1819-1834.

Ranta, E., H. Lundberg and I. Teras. 1981. Patterns of resource utilization in two Fennoscandian bumblebee communities. *Oikos*. 36:1-11.

Real, L. A. 1981. Uncertainty and pollinator-plant interactions: the foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers. *Ecology*. 62:20-26.

Schemske, M. F. et al. 1978. Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology*. 59:351-366.

Shmida, A. and R. Dukas. 1987a. Insects abundance along the year in a Mediterranean ecosystem. Ms.

Shmida, A. and S. Ritman. 1984. The Israel plant data-base: a unified approach to ecology, phytosociology, floristics. teaching and conservation. In: *The Role of Data in Scientific Progress*. (Ed. by P. S. Glaeser), Elsevier, North Holland.

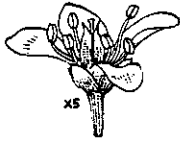
Weevers, T. 1952. Flower colors and their frequency. *Acta Botanica Neerlandica*. 1:81-92.

Zohary, M. 1973. *Geobotanical foundations of the middle east*. Gustav-Fischer Verlag, Berlin. 783 pp.

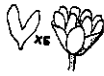
Zohary, M. and N. Feinbrun-Dothan. 1966-86. *Flora Palaestina*. Israel Academy of Sciences and Humanities.

נספח

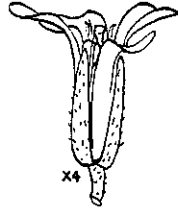
פרחי מצליבים בחבל הים-תלכוני



שחליל
שרוע
לבו



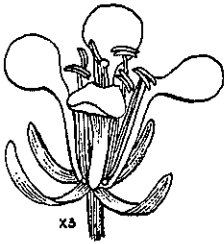
אבלילת זעירה
לבו



תודרה מזרחית
צהוב



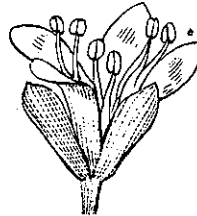
תודרה סגית
צהוב



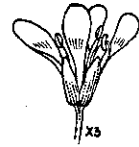
לפתית
מצויה
צהוב



חלבינה
מרושתת
לבו



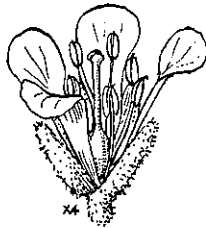
דופרית
מכורבלת
ורוד



קרדריה
מצויה
לבו



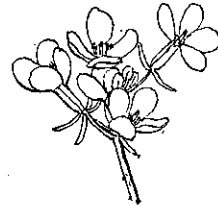
צנון פגיוני
ורוד



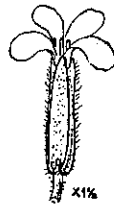
אליסון
פרסי
קרום עם
עורקים סגולים



אליסון
דמשקאי
צהוב

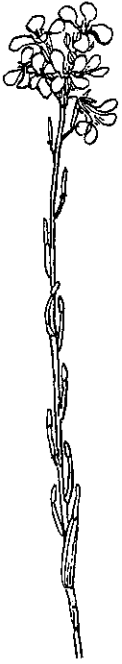


צנון
משולשל
צהוב

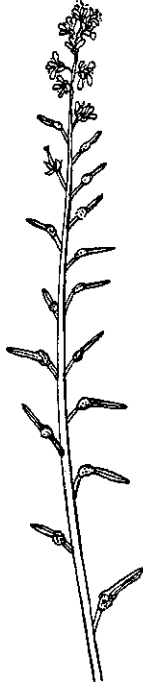


משקפי הזקנה
צהוב

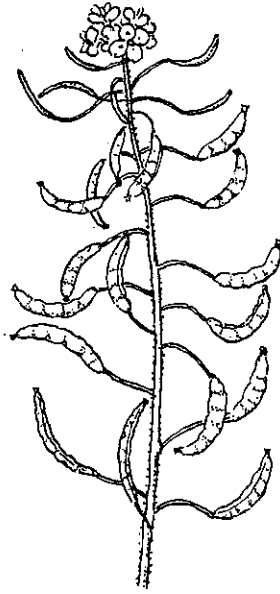
תפרחות המצלבים



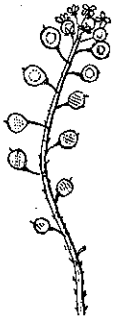
לפתית מצויה
צהוב
פורח במשך חודשים ויותר



חרטומית ערבית
צהוב



גרגיריון ערבי
צהוב



מללנית ערבית

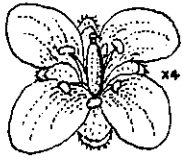


אליסון פרסי



קרדריה מצויה
תפרחת סוכך - לבנה -
קונברגנציה לסוככים
מגמה מ"אשכול" גליל לסוכך

פרחי מצליבים במדבר



גרגיריון ערבי
צהוב



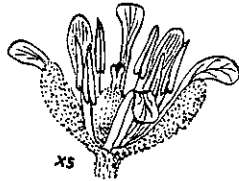
טורלים זלפנלים
צהוב



חרטומית ערבית
צהוב



תודרה מעובה
צהוב



מורטיה קטנת פרחים
לבן



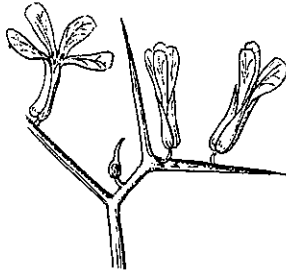
שנט המדבר
לבן



מללנית ערבית
לבן



שושנת-לריחו
לבן



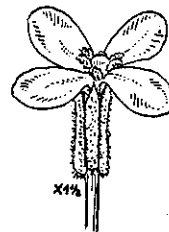
סילון קוצני
ורוד



בת-מדבר מצרית
ורוד

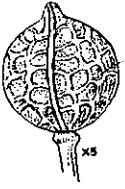


מנתור מחוספס
ורוד

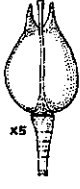


טורלים מדבריים
ורוד

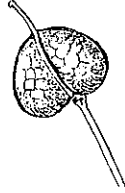
פירות המצלבים



חבלנה
מרושחח



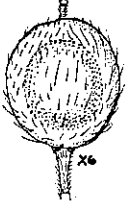
שחליל
שרוע



קרדוריה
מצויה



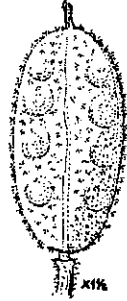
טורילים מדבריים



מללנה
ערבית



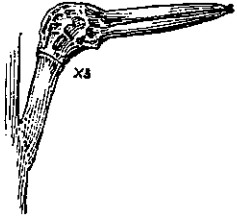
אליסון
דמשקאי



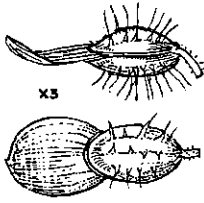
משקפי הזקנה



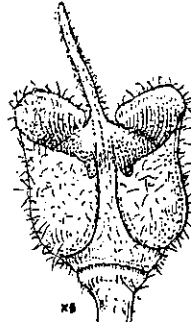
אביבת זעירה



חרטומית ערבית



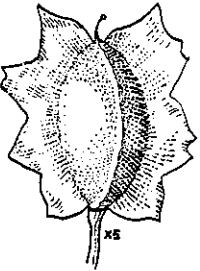
כפלות שעירות



שושנת ירחו
אמלת



סילון קוצני



דופרית מכורבלת



גרגריון
ערב



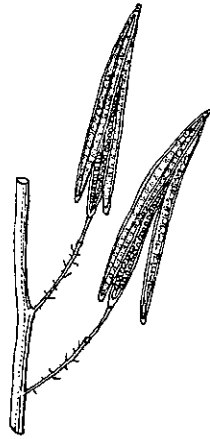
לפתית
מצויה



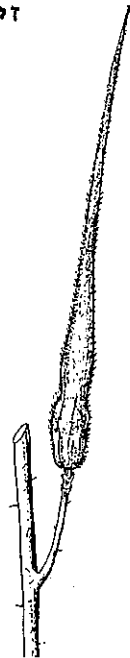
בת-מדבר
מצרית



טורלים
זלפגלים



טורלים
מדברלים



צנון
פגלונני



מנתור
מחוספס

פרסומת לעומת תגמול בפרחים

דן כהן ואבי שמידע

פרחים גדולים וצבעוניים אופייניים למינים רבים של צמחים המואבקים על-ידי בעלי חיים. לעומת זאת, פרחים של צמחים מואבקי רוח מאופיינים בצבע ירוק-קרח ובעטיפ פרח קטן או בלתי נראה לחלוטין. פרחים רבים גם מילצרים חומרי ריח מושכים, הנשאים למרחק באוויר. צבע הפרח, גודל הכותרת, ריח מושך - אלה הן תכונות של פרחים אשר נוצרו במהלך האבולוציה שלהם בקשר עם משיכת הרקים.

במאמר זה אנו רוצים לבחון את התרון האבולוציוני של השקעת משאבים רבים בעלי הכותרת שבזכותם נראים הפרחים מרחוק.

התופעה של השקעה כה רבה בפרסומת (פרחים גדולים, ריח וכד') מחייבת אותנו להניח כי בשוק האבקה שבין הצרכנים (החרקים) והמשווקים (הפרחים) יש מצב של חוסר אינפורמציה על המידה וטיב התגמול של כל פרח (בצמחים ממינים שונים). מאידך יש להניח שכאשר מלוא האינפורמציה מצוי בידי החרקים, והצמחים קבועים במרחב ובזמן - אזי פרסומת זו מיותרת.

אנו מניחים באופן פשטני כי יש מתאם בין גודל הכותרת לבין גודל ההשקעה בפרסומת. בפועל, אין הדבר תמיד כך. למשל, בפרחים בעלי צינור כותרת ואוגן - משמש הצינור הארוך גם כמכל צוף וגם כאמצעי ל"סילנון" המאבקים. בפרחים בעלי אוגן וצינור, רק אוגן הכותרת הפרוש עשוי להוות מדד ישיר יותר העומד במתאם עם גודל ה"השקעה" בפרסומת.

בפרחי השפתניים (ולמעשה בכל הפרחים בעלי כותרת דו-שפתנית) המצב מסובך יותר מבחינת התיפקוד של הכותרת: השפה התחתונה משמשת גם כאמצעי ראויה לפרסומת, אך גם כמשטח נחיתה נוח המאפשר לדבורים כבדות וגדולות לנחות בקלות על שפה רחבה ויציבה. מצד שני משמשת השפה העליונה ככובע המגן על האבקנים, בין השאר גם כנראה מפני גשם. יוצא אפוא, שקשה להפריד בין כל גורמי המותאמות הקיימים באברי הפרח או ליחס להם רק משמעות אחת.

בבדיקות שנעשו במינים רבים של צמחים נמצא שכמות החומר היבש המושקעת בעלי הכותרת התורמים לראווה של הפרח, היא בסדר גודל דומה או גדולה באופן ניכר מכמות החומר היבש המושקעת בליצור הצוף המשמש תגמול למאבקים המבקרים את הפרח.

הנחת היסוד של המאמר היא שמשאבים המושקעים בראווה ($display$) של הפרחים באים בהכרח על חשבון משאבים שהיו יכולים להיות מושקעים בליצור זרעים ופירות, או למתן

תגמול. העובדה שמשאבים מרובים מושקעים בראווה של פרחים מחייבת אותנו להניח שיש להשקעה זו יתרון אבולוציוני.

מה היא מידת ההשקעה בראווה בפרחים הצפויה בשיווי משקל אבולוציוני? אפשר להניח שבכל מין ומין של צמח ישנם גנוטיפים הנבדלים במידת ההשקעה במספר הפרחים, בגודלם ובסך כל ההשקעה בפרחים ביחס להשקעה בפירות. כמו כן, ישם גנוטיפים הנבדלים ביניהם במידת ההשקעה בראווה של הפרחים ביחס להשקעה בתגמול למאביקים. המאביקים זוכים בשני סוגי תגמול עיקריים - צוף ואבקה. במאמר זה נתיחס רק לצוף כדוגמה לתגמול, כיוון שלאבקה ישנו תפקיד נוסף ומכריע בתהליך הרבייה המינית.

אפשר אפוא לחלק את השאלה ששאלנו לשתלים:

א. מה היא מידת ההשקעה הכוללת בפרחים, ביחס למאמץ ההתרבותי הכולל של הצמח? להשקעה זו נקרא בשם אטרקטיביות ונסמנה באות A.
ב. מה היא ההשקעה היחסית בראווה (D - display) לעומת תגמול (R - reward) בפרחים בכמות משאבים נתונה המושקעת בפרחים?

נבחר את העניין בעזרת כמה שאלות נוספות:

1. מה יתרונו של פרח המשקיע יותר משאבים בראווה ובפרסום? ניסויים אחדים הראו שדבורים נמשכות יותר אל פרחים גדולים יותר, הן אל אלה הטבעיים והן אל דגמי פרחים מלאכותיים, והדבר מאשר את ההנחה שפרחים גדולים הנראים מרחוק זוכים לביקורים רבים יותר של מאביקים. באופן דומה, צמח בעל מספר פרחים גדול יותר, מהווה כתם צבע הנראה ממרחק גדול יותר המושך את עין החרק יותר מאשר כתם צבע קטן או חלש. יש יתרון בפיתוח כתם צבע גדול משום שהצלחה ההתרבותית של הצמח עולה עם עליית תדירות הביקורים, והסיבה לכך כפולה:
(1) גדלים הסיכויים להאבקה מלאה וליצור מספר הפירות המירבי שהצמח מסוגל (מותאמות נקבית).
(2) גדלים הסיכויים שהאבקה של הצמח תגיע ותפרה ביציות של צמחים אחרים מאותו מין (מותאמות זכרית).

נשאלת אפוא השאלה:

2. מדוע מבקרים בעלי חיים מאביקים בתדירות גדולה יותר בפרחים שהראווה שלהם גדולה יותר?

כלומר, כדי להסביר את התנהגות הפרחים ומידת השקעתם בפרסומם ובתגמול, עלינו להבין קודם כל גם את התנהגות המאביקים. ובאנלוגיה לצרכני מסעדות: כדי להסביר את דגמי הפרסומת וטיב האוכל במסעדות, עלינו להבין את התנהגות הצרכנים הבאים לאכול.

סביר להניח שדגמי ההתנהגות של המאבקים הם תוצאה של התאמה אבולוציונית במשך דורות רבים. גורמים אפשריים לכך הם:

א. המאבקים מקבלים ביתר קלות מידע על מיקום הפרחים הנראים ממרחק רב יותר, ולכן יש לפרח שהשקעתו בראווה גדולה יותר סיכויים רבים יותר לביקורי המאבקים בו.

ב. המאבקים מקבלים מידע על כמות התגמול שהפרח מציע ועל טיבו, ומבקרים בתדירות גבוהה יותר בפרחים גדולים יותר, מפני שיש מתאם חיובי בין ההשקעה בראווה להשקעה בתגמול.

ג. המאבקים נמשכים לפרסומת שהיא חיקוי לפרחים אחרים הנותנים תגמול, או לגורמים אחרים המושכים את המאבקים, כגון נקבות לגבי זכרים, או אתרי הטלה לנקבות.

על מנת להדגים ולהבהיר את הבעיות בשקולים אופטימליים של השקעה בפרסומת, נבחן בהשוואה מערכת אנלוגית התנהגותית-כלכלית אצל האדם: מה מידת התועלת הצפויה מהשקעה בפרסום בשלטים של מסעדות או של שירותים אחרים? בשתי המערכות ישנם פרטים המחפשים את השירות ומוכנים לשלם תמורתו. נותני השירות מרוויחים מביקורי הלקוחות, ובשתי המערכות מושקעים משאבים הן במתן השירות (התגמול) והן בפרסומת על מנת למשוך את הפרטים המעוניינים בשירות.

לגבי הפרסום של מסעדות אפשר לשאול למשל:

1. מה היתרון של המסעדה המשקיעה בשלט גדול?

הכדאיות הכלכלית של השקעה בשלט גדול נובעת מהגדלת מספר הלקוחות המבקרים במסעדה בזכותו.

2. מדוע נמשכים לקוחות אל שלט גדול?

א) הלקוחות מקבלים מידע על מיקום המסעדה.

ב) הלקוחות מקבלים מידע על זמני הפעילות, טיב השירות, מחירו וכדומה.

3. למי מיועד הפרסום? מי הם הלקוחות המבקרים בזכות השלט?

ברור שמסעדה מקומית הפועלת בזמנים קבועים עם תפריט קבוע ומשרתת רק לקוחות קבועים איננה זקוקה לשלט שיעיד על מיקומה, ויפרסם את זמני פעולתה ואת טיבה.

שלט ימשוך לקוחות (מאבקים) חדשים שחלפו על פניו ושמיקום המסעדה וטיב השירות שלה לא היה ידוע להם בטרם הבחינו בו. מסעדות (פרחים) המציעים את שירותיהם באופן לא קבוע מושכים אליהם לקוחות (מאבקים) בשעות הפעילות.

מכאן נובע שהתועלת הכלכלית של השקעה בשלט גדול עולה ככל שרמת המידע של הלקוחות הפוטנציאליים נמוכה יותר.

השוואה פשוטה של גודל השלטים של מסעדות או של תחנות דלק מראה בבירור שהשלטים

גדולים יותר, ואפילו חוזרים ומופיעים פעמים אחדות, כאשר המסעדה, המלון או תחנת הדלק נמצאים ליד כביש שרוב החולפים בו הם עוברי אורח חד-פעמיים. לעומת זאת השלטים קטנים, ולפעמים אפילו חסרים למסעדה או לתחנת הדלק הנמצאים בעיר קטנה ומשרתים אוכלוסייה קבועה.

התחרות בין המפרסמים מעלה את הכדאיות הכלכלית של השקעה גדולה בפרסומת, מפני שהלקוחות המחפשים מסעדה או תחנת דלק יראו קודם את השלט הגדול יותר ויבקרו במקום שהוא מפרסט. כלומר, ההשקעה בפרסומת תהיה גדולה יותר כאשר מסעדות רבות מתחרות על מעט לקוחות. ההשקעה בפרסומת תקטן במצב שבו מסעדות מעטות משרתות מספר רב של לקוחות.

מוכן שההשקעה בפרסומת חייבת לבוא על חשבון טיב השירות או להתבטא בעליה במחירו. ואכן מסעדות המשרתות תלירים ועוברי אורח חד-פעמיים נותנות, בדרך כלל, שירות פחות טוב וגובות מחיר יותר גבוה ממסעדות המשרתות לקוחות מקומיים קבועים. בחשבון סופי ההשקעה בפרסומת היא ברמה המביאה לרווח מקסימלי נטו למסעדה.

נחזור לפרחים ולמאביקים: מידת הקביעות והידע של כל פרט בין המאביקים שונה במינים שונים. בעלי חיים מאריכי ימים, בעלי טריטוריות קבועות וכושר טוב ללמידה וזכרון, ילמדו מהר להכיר את מיקומם, טיבם וזמני ההציע של התגמול של הפרחים הנמצאים בשטח גם במינימום של פרסומת. לכן צפוי שלגבי מיני מאביקים כאלה לא יהיה יתרון גדול לצמחים להשקיע משאבים רבים בפרסומת מינים כאלה הם למשל דבורים, וביחוד דבורת הדבש, צופיות ואולי גם חרקים אחרים. לעומתם, בעלי-חיים קצרי חיים, או שהם נודדים ממקום למקום, או שיש להם כושר מועט ללמידה ולזכרון, לא יכירו ולא יזכרו את הפרחים שהם פוגשים, ולכן צפוי שהם יימשכו אל פרחים שהפרסומת שלהם גדולה יותר. לגבי מאביקים כאלה יהיה יתרון לצמחים המשקיעים הרבה בפרסומת. מינים כאלה של בעלי חיים הם זבובים ופרפרים ויונקי דבש נודדים.

גם המאביקים הקבועים ומאריכי החיים צריכים ללמוד להכיר את הפרחים שבשטח האיסוף שלהם בשלב מוקדם בחייהם, ובשלב זה הם יימשכו קודם לפרחים בעלי הפרסומת. כמו כן, כל פעם שמין מסוים של צמח או פרט מסוים מתחיל לפרוח, נדרשת תקופת זמן של חיפוש, ניסוי ולמידה של המאביקים הבאים לבקר אותו. בתקופה זו יימשכו גם המאביקים הקבועים לפרחים בעלי פרסומת רבה. רוב מיני הצמחים פורחים באופן עונתי לתקופת זמן מוגבלת למדי, ולכן ההשקעה בפרסומת מועילה להם מאוד לפחות בתחילת עונת הפריחה.

צמחים בודדים ומיוחדים, צמחים גדולים ובולטים או צמחים בעלי עמודי תפוחת בולטים וברורים, מזוהים היטב בשטח, וקל יותר למאביקים הקבועים לזהות אותם באופן אינדיבידואלי. כתוצאה מכך יעדיפו המאביקים הקבועים בשטח לבקר בצמחים שהם מזוהים כאלה הנותנים להם יותר תגמול, ולא יימשכו לפרסומת של צמחים מזוהים הנותנים פחות תגמול. מכאן נובע שצמחים הבולטים ממילא בשטח ישקיעו יחסית פחות משאבים

בפרסומת ויותר משאבים בתגמול, לעומת צמחים קטנים יותר שאינם מזהים באופן אינדיבידואלי בשטח.

לפי השיקולים שהובאו לעיל מידת ההשקעה בפרסומת בשיווי משקל אבולוציוני תהיה גבוהה בצירוף של צמחים קטנים ולא בולטים במיוחד הגדלים במשטח רציף, שכל פרט בו פורח זמן קצר בלבד, וצמחים אשר מואבקים בעיקר על-ידי בעלי חיים בלתי קבועים או חסרי כושר למידה. לעומת זאת, מידת ההשקעה הצפויה בפרסומת תהיה נמוכה יחסית אצל צמחים המזהים באופן אינדיבידואלי והמואבקים על-ידי מאבקים קבועים ובעלי כושר למידה וזכרון.

גורם חשוב נוסף המשפיע על ההשקעה בפרסומת בשיווי משקל אבולוציוני הוא צפיפות האוכלוסייה של המאבקים ביחס לצפיפות האוכלוסייה של הצמחים המתחרים על אותם מאבקים. כאשר היחס בין צפיפות המאבקים לזו של הצמחים גבוה, קטנה התחרות בין הצמחים על ביקורי המאבקים, ופוחת היתרון של ההשקעה של מידה גדולה של משאבים בפרסומת ובתגמול. לעומת זאת, כאשר אוכלוסייה צפופה של פרחים מתחרה על ביקוריהם של מספר קטן של מאבקים, יגדל היתרון של השקעה רבה יותר של משאבים בפרסומת ותגמול על-ידי הצמחים.

האם יש יתרון למאבקים המעדיפים פרחים המשקיעים בפרסומת יותר מאשר בתגמול?

בשדה צפוף של פרחים יכול מאביק בעל חוש ראייה טוב למצוא בקלות עשרות רבות של פרחים בכל רגע ורגע. האם בתנאים כאלה יש יתרון למאביק המעדיף לבקר בפרחים בעלי פרסומת רבה? הרי ההשקעה בפרסומת באה על חשבון ההשקעה בתגמול. ולכן בכמות משאבים נתונה לפרח בפרחים בעלי תכונה גנטית יותר גדולה של פרסומת יהיה פחות תגמול. כלומר, היה אפשר לצפות למתאם שלילי בין תגמול לפרסומת באוכלוסייה. במצב כזה יהיה יתרון למאבקים המעדיפים פרחים עם פחות פרסומת.

לעומת זאת, עלינו לזכור כי ישנה שונות רבה בכמות המשאבים הכוללת בין צמחים שונים באותו המין, ובין פרחים שונים באותו הצמח. אם נניח שיחסי המשאבים המושקעים בפרסומת בכל פרח שונים, בצמחים בעלי אותו גנוטיפ מסוים יהיה יותר תגמול וגם יותר פרסומת בפרחים עם יותר משאבים. כלומר יהיה מתאם חיובי בין פרסומת לתגמול בתוך הפרטים של האוכלוסייה. בעזרת מודל מתמטי אפשר להראות שמתקיים מתאם חיובי באוכלוסייה בין הפרסומת לתגמול בפרחים אם ההבדלים בכמות המשאבים בין הפרחים גדולים דיים ביחס לשונות הגנטית באוכלוסייה של התכונה להקצאת משאבים לפרסומת.

בתנאים כאלה יהיה תמיד יתרון למאבקים המעדיפים פרחים בעלי פרסומת רבה יותר. כתוצאה מכך יהיה יתרון סלקטיבי לגנוטיפים צמחיים המשקיעים חלק גדול יותר מהמשאבים של הפרחים בפרסומת וקטן יותר בתגמול למאבקים, וההשקעה בפרסומת באותו מין תלך ותגדל לעומת ההשקעה בתגמול. תהליך זה יימשך כל זמן שלא פועלת נגדו סלקציה מספיק חזקה בכיוון ההפוך.

גורמי הסלקציה בכיוון ההפוך הם בעיקר הזיהוי האינדיבידואלי של הצמחים על ידי המאביקים, הימנעות מביקורים בצמחים מאותו המין המשקיעים הרבה בפרסומת ומעט בתגמול, והעדפת צמחים המשקיעים פחות בפרסומת ויותר בתגמול.

לצמח המשקיע יותר משאבים בתגמול בפרחים יש יתרון רק אם מתקיימים כל התנאים הבאים:

1. המאביקים שלו מבקרים שוב ושוב פרחים אחרים באותו צמח, או מבקרים פעמים אחדות אותו פרח.
2. המאביקים מזהים את הצמח המסוים וזוכרים את מקומו לשם ביקורים נוספים.
3. המאביקים זוכרים את כמות התגמול שקיבלו בביקור אחד בצמח מסוים בהשוואה לצמח אחר מאותו המין.
4. המאביקים נוטים לבקר שוב בצמחים שנותנים להם כמות גדולה של תגמול.

גורם נוסף מקנה יתרון לצמח המשקיע בתגמול: סביר להניח שמשך הביקור בפרח עולה כאשר כמות התגמול בפרח גדולה יותר. כתוצאה מכך ייתכן שיעילות ההאבקה בכל ביקור בפרח עולה כאשר כמות הגמול גדולה יותר. תלות כזאת מקנה יתרון לצמחים המשקיעים יותר בתגמול ופחות בפרסומת בפרחים.

בשיווי משקל אבולוציוני מתאזנים כוחות הסלקציה הפועלים בכיוונים ההפוכים. לכן צפויה השקעה רבה בפרסומת והשקעה מעטה בתגמול במצבים הבאים:

1. כאשר המאביקים אינם קבועים או שהם אינם מסוגלים לזהות את הצמחים האינדיבידואלים ולהבחין ברמת התגמול של כל צמח ביחס לצמחים אחרים באוכלוסייה.
2. צמחים משקיעים יותר בפרסומת ופחות בתגמול כאשר ישנה שונות רבה יותר בין הפרחים בכמות הכללית של המשאבים בכל פרח.

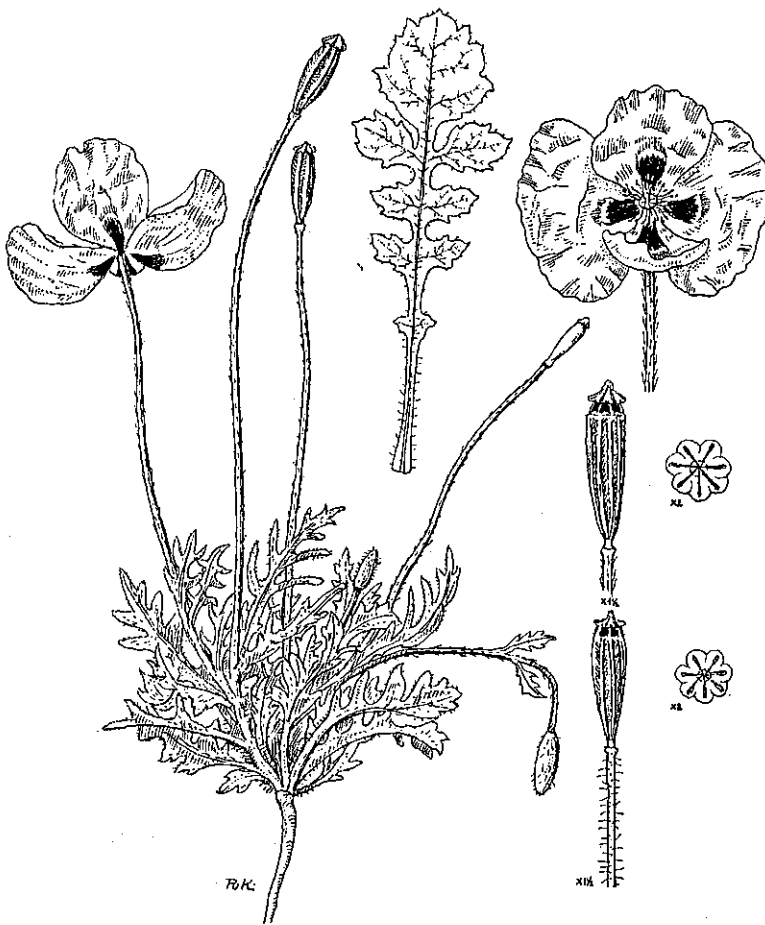
השקעה מעטה בפרסומת והשקעה רבה בתגמול צפויה כאשר המאביקים קבועים ומסוגלים לזהות היטב ולזכור את רמת התגמול של כל צמח וצמח. נוסף על כך תהיה השקעה מעטה יחסית בפרסומת כאשר השונות של כמות המשאבים בכל פרח קטנה יותר.

הסלקציה להגדלת ההשקעה בפרסומת ולהקטנת ההשקעה בתגמול יכולה להימשך ולהגיע למצב הקיצוני של חוסר מוחלט של תגמול. למרות זאת הפרחים ממשיכים למשוך אליהם מאביקים בגלל דמיון חקייני לפרחים של מינים אחרים המשקיעים בתגמול. (דוגמאות בארץ: מיני סחלב שפרחיםם מחקים פרחי זמזומית או מרווה או תלתן.)

מצב זה של שיווי משקל בין מין חקייני ובין מין מחוקה יכול להתקיים באופן יציב מבחינה אקולוגית ואבולוציונית כל זמן שהמין החקייני נדיר ביחס למין המחוקה והדמיון ביניהם גדול דיו. במצב כזה לא יהיה יתרון סלקטיבי חזק למאביקים המסוגלים להבחין בין שני המינים, והחקיינות תמשיך להתקיים.

לסיכוס, כל מערכת שבה קל לזהות את המידה והטיב של התגמול (צוף, אבקה), הפרסומת שבה תהיה מינימלית והצטמצם לאותה רמת פרסומת מינימלית המורה על המיקום או זיהוי הצמח, והיא לא תיתן מידע על הכמות והטיב של התגמולים בשיח. לפיכך הרבה פרסומת בפרחים בטבע לכולה לנבוע מכמה סיבות שונות:

1. השקעה בזיהוי (לדוגמא - מבשרי הגשם).
2. מצב של שוק קונים ותחרות הרלפה בין השוחים על חסדי החרקים.
3. מצב של חוסר אינפורמציה.



פרג סורלי. *Papaver syriacum* Boiss et Bl.

flowers group, most of them have nectar and are white or yellow, are small bees with short glossum, and flies. We discussed several possible explanations to those differences in crucifer flowers and their pollinators, in the different regions.

Display versus reward in plant's flower

Dan Cohen and Avi Shmida

1. What is the selective advantage of resources investing in the attractivity of flowers for pollinators?
2. What is the selective efficiency of floral display versus reward for pollinators?

These problems are discussed in a game theoretical context of many plants competing for the visits of many pollinators. Display conveys information about the location and the quality of the rewarding flowers.

Plants can evolve high display, low reward flowers to cheat the pollinators. Cheating is selected against if the insects can identify particular plants with low reward, or if the effectiveness of pollination increases with the amount of reward in a flower.

Large showy flowers use up resources which might be available to increase the reward for pollinators. In many cases, it seems quite clear that floral display is much larger than what is needed to allow pollinators to locate the flowers. How can we explain the evolution of expensive and showy flowers? How much the plant should invest in flower display and how much in nectar and or pollen reward?

In this paper we present a model for the evolution of floral display as a process of coevolution of the allocation of resources between display and reward in flowers and the preference of pollinators for flowers with larger displays. The evolution of display has been considered mainly as the result of optimal communication between plants and pollinators. There is no reason however to consider the evolution of floral display as truthful communication. Rather, manipulation, cheating and mimicry are the more likely contexts for the evolution of display (Dafni, 1984; Krebs & Dawkins 1978).

Morphological and color differences among Crucifer flowers and their relation to the pollinators: a comparison between the mediterranean and the desert regions in Israel

Avi Shmida and Reuven Dukas

In this work we studied the correlation between colour and shape of flowers, and the pollinators and the length of their glossum, in crucifers from a desert habitat compared to those from a mediterranean habitat. The crucifer family is one of the larger plant families in Israel, numbering a 112 species, common both in the desert and in the mediterranean regions. Several questions were put forward: 1. Is there a correlation between flowers colour, shape and size? 2. Is there a correlation between flowers shape and colour, and their habitat? 3. Which are the pollinators of flowers of different colour, shape and size traits? 4. What are the possible reasons to difference in flowers shape and in pollinators, in the different habitats? These questions were examined by analyzing flowers traits of crucifer flowers, and observations in the pollinators of 15 crucifer species. In addition, we observed the pollinators of several representative common plants of the chief research sites - Har-Gilo, and Ein-Gedi area, in order to characterize the different habitats. Certain characterizing of the floras of each habitat, in respect of possible flowers size - pollinator matching, was done.

We found a high correlation between flowers shape, colour and size: pink flowers are generally big, tubular, the calyx has a bi-sack shape, and the flower tends to bilateral symmetry. The nectar is secreted from the two inner nectaries, placed at the base of the flowers tube. Yellow flowers usually lack flower's tube, their calyx is not of bi-sack shape, and its' sepals are sidewinded. They are smaller than pink flowers and their symmetry is closer to radial.

White flowers are generally even smaller, but similar to the yellow flowers guild otherwise. The different groups of crucifer flowers are not evenly distributed in the desert and mediterranean areas in Israel: species with many pink flowers are more abundant in the desert, while white and yellow flowered species are more abundant in the mediterranean region.

Pollinators of the group of flowers with a flower's tube, which are mostly pink, are mainly large bees with long glossum. Pollinators of the open

The fact that seed setting does not occur in bagged, spontaneously self-pollinated inflorescences, clearly indicates that *A. vulgare* is self-incompatible. Abrogation of this incompatibility is accomplished by mechanical treatment of the stigma by ambulation of the visiting insects on the stigmas, or by stroking of the papillae with a delicate brush. By such treatment, self-pollen can be caused to germinate normally, so that the flowers become fertilized even without crossing. Such insect-induced self-fertilization is an effective substitute for ordinary selfing, which does not occur in *A. vulgare*.

Only a few insects were found in the inflorescences. Most of them were males and females of various mosquitoes (Nematocera : Diptera), belonging to the families of Mycetophilidae, Sciaridae, Psychodidae and Chironomidae. Insects of the first two families are known to be nourished on mushrooms and for their attraction by humidity. Insects of the last two families are also distinctly hygrophilous. Occasionally predatory flies (Empididae : Diptera) may also be detected in the chamber of *A. vulgare*.

Insects entering the inflorescence can escape very rapidly, as soon as they find the way out. Experimental results rejected the usage of the term "optical trap" in the case of *A. vulgare*.

Despite a general resemblance to *Arum*, *Arisarum* differs in many important respects, contributing an entirely different type of breeding mechanism.

Melons flowering and its pollination by honey bees in the Arava valley

Neta Or

Melon Flowers are open for one day only and the timing of the opening is temperature-dependent.

In March, when the weather is relatively cool, the flowers open 2-3 hours later than in hot September. However in both seasons, nectar secretion begins always between 2-3 hours after sunrise.

Honey-bees activity in the autumn begins early in the morning, with the collecting pollen alone when nectar is still absent in the flowers. In spring Honey-bees start visiting the flowers when nectar secretion begins and Bees gather pollen Honey and nectar as well.

Activities in Melons is not directly affected by light and temperature but by precise synchronization with the rewards offered by the flowers.

and to pay relatively fewer visits to a female flower (mean of 30% relative to a male flower) from the beginning of their activity in the morning. The time spent by honeybees in female flowers is very short relative to that spent in the male flowers. It is surmised that the bees remember the differences between the flowers which they foraged on the previous days.

In contrast, the two species of solitary bees: *Lasioglossum politum* (morawitz) (Halictidae) and *Ceratina mandibularis* Fiese (Anthophoridae) visit the female flowers with nearly equal frequencies at the beginning of each foraging day and stay for longer periods of time in these flowers. In the course of the day activity there is a decline in the relative frequency of visits to female flowers and also in the mean time spent in them.

The study shows that bees can collect reward in high efficiency from the flowers of *Ecballium elaterium* because of their partial discrimination ability and the scarcity of the mimic flowers. It is suggested that the memory pattern of some solitary bees may be different from that of *Apis mellifera*. It seems that the limited memory and discrimination ability of bees can cause high frequency of visits to the mimic flowers during a long flowering season.

Induced self fertilization in *Arisarum vulgare* with the aid of pollenless insects

Jacob Koach and Jacob Galil

Arisarum vulgare flowers in Israel throughout the winter, from October to April. The low temperatures and frequent rain during the flowering season create adverse conditions for potential pollen vectors and thereby may diminish the sexual reproduction of plants that are obligatorily dependent on insect pollination. Although, in field conditions, insects are very seldom detected in the inflorescences of *A. vulgare*, the plants produce fruits with viable seeds.

The inflorescence of this plant is homogamous. At the time of opening, some anthers are generally dehiscent and drop their pollen grains. Due to the location of the unisexual flowers on the spadix, the powdery pollen falls down from the male flowers above, spontaneously dusting the stigmas of the female flowers below.

Summaries

Pollination of red showy flowers and the behavior of their pollinators

Amots Dafni, Seffi Greenbaum and Yoram Kahane

In Israel, *Anemone coronaria*, *Papaver carmeli*, *Ranunculus asiaticus* and *Tulipa agenensis* are pollinated almost exclusively by scarabid beetles (*Amphicoma*; Scarabeidae). The flowers are bright orange-red in color, weakly scented and bear filamentous stamens. The floral phenology correlates positively with the amount of edible pollen produced by each plant species and the visiting frequency of the beetles. The beetles prefer red odorless models over models of other colors. This evidence enlarges classic concepts of beetle-pollination because it suggests a shift from scent to color as a primary attractant and the predominance of orange-red (typical "bird-flower colors") as a primary attractant.

Foraging behaviour of 3 bee species in a natural mimicry system: female flowers which mimic male flowers in *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae)

Reuven Dukas

The behavior of *Apis mellifera* and two species of solitary bees which forage in the flowers of monoecious *Ecballium elaterium* (L.) A. Rich (Cucurbitaceae) were compared. The female flowers of *E. elaterium* resemble male flowers visually but are nectarless, and their number is relatively smaller. *Apis mellifera* was found to discriminate between the two genders



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.

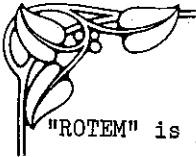
* ROTEM fosters the establishment of botanical monitoring plots at each Field Study Center.

* ROTEM actively seeks out 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, collection seeds and for reporting rare plants in danger of extinction.

Interested persons should apply to ROTEM,
HAR GILLO F.S.C. DOAR NA ZEFON JEHUDA 90907.



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

There is a possibility of an annual subscription.

Adress: Har Gillo Field Study Center, Doar Na Zefon Jehuda 90907.



Contents

	Page
Amots Dafni, Seffi Greenbaum and Yoram Kahane/Pollination of red showy flowers and the behavior of their pollinators	5
Reuven Dukas/Foraging behaviour of 3 bee species in a natural mimicry system: female flowers which mimic male flowers in <i>Ecballium elaterium</i> (Curcubitaceae)	28
Jacob Koach and Jacob Galil/Induced self fertilization in <i>Arisarum vulgare</i> with the aid of pollenless insects	46
Neta Or/Melons flowering and its pollination by honey bees in the Arava valley	60
Avi Shmida and Reuven Dukas/Morphological and color differences among Crucifer flowers and their relation to the pollinators: a comparison between the mediterranean and the desert regions in Israel	76
Dan Cohen and Avi Shmida/Display versus reward in plant's flower	107
Summaries	114

Contributors

- Dr. Amots Dafni** — Institute of Evolution, University of Haifa
Prof. Dan Cohen — Department of Botany, the Hebrew University of Jerusalem
Reuven Dukas — M. Sc., The Hebrew University of Jerusalem
Prof. Jacob Galil — Department of Botany, Tel Aviv University
Seffi Greenbaum — Kibbutz Ramat Hashofet
Yoram Kahane — High school student, Haifa
Dr. Yacob Koach — Information centers department, the Society for Protection of Nature, and Tel-Aviv University
Neta Or — Moshav Ein-Yahav and Tel Aviv University
Dr. Avi Shmida — Department of Botany, the Hebrew University of Jerusalem and ROTEM — Israel Plant Information Center

On the covers:

Front cover: *Danaus charisipus* on *Lythrum salicaria* flowers.

Photo: Itshak Movshovits

Back cover: *Proxycopa* on *Antirrhinum majus* flowers.

Photo: Noam Bar-Shai

Producer: Sabrina Korenblit

Production manager: Shlomo Melamed

ISSN 0333-9904



THE HEBREW UNIVERSITY
OF JERUSALEM
DEPARTMENT OF BOTANY

SOCIETY FOR THE PROTECTION
OF NATURE IN ISRAEL 

ROTEM

BULLETIN OF THE ISRAEL
PLANT INFORMATION CENTER

NO. 25, DECEMBER 1987

Pollination in flowers

Based on lectures of "ROTEM" symposium, December 1986

Editors: Gad Pollak and Avi Shmida

Editorial Board: Azaria Alon, Amots Dafni
Mordechay Kislev, Jacob Koach, Yedidia Kaplan