

האבקה רוח וחרקים בחצב מצוי

ראובן דוכס ואמוץ דפני

הקדמה

חצב מצוי הוא גיאופיט הנפוץ סביב הים התיכון (Polunin & Huxley, 1965) המופיע ברוב בתי הגידול בארץ פרט לתנאי מדבר קיצוניים. הצמח נושא עמוד פריחה גבוה (עד 2 מ') ופורח בסוף הקיץ (אוגוסט-ספטמבר) באוכלוסיות גדולות. כ-25 מיני גיאופיטים פורחים בעונה זו בארץ. מינים אלה מכונים "קבוצת החצב". קבוצת החצב מאופיינת באבר אגירה רב-שנתי, עמוד פריחה על-אדמתי, הפריחה מקדימה את ליצור העלים, הפצת הזרעים נעשית מיד לאחר הפריחה, הנביטה מיידית ומוצא הקבוצה פלאוטרופי (Dafni et al, 1981). עונת הפריחה מצטיינת בעוני חרקים (Herrara, 1982) ובתנאים מטאורולוגיים קשים (אטלס ישראל, 1957). מחקר זה עוסק באמצעים השונים באמצעותם מתגבר החצב על סביבת האבקה (Pollination environment) הבלתי-נוחה.

שיטות וחומרים

התצפיות השדה בוצעו בספטמבר-אוקטובר בשנים 1983 ו-1984 בחמישה אתרים: בנימינה (שדה בור ליד תחנת הרכבת), מעגן מיכאל (בית הקברות של ג'סר א-זרקא), עתלית (בתה חשופה כ-600 מ' מחוף הים), יגור (גריגה של אלון מצוי במפנה צפוני) ושכם (שדה נטוש). התצפיות כללו: מדידות למתיות של ריכוז הצוף (בשווה-ערך סוכרוז) וכמותו, טמפרטורה ולחות, וכן מעקב אחרי המבקרים בפרח ואופן התנהגותם. החרקים נלכדו והוגדרו, וכן נבדקו לגילוי נוכחות אבקה של חצב מצוי על גופם. קיומה של האבקה עצמית נבדק בצמחים שכוסו ברשת עדינה (המונעת ביקורי חרקים) לפני פתיחת הפרחים. כמות הצוף נמדדה באמצעות מיקרוקפילרות מכוילות, וריכוז הסוכר באמצעות רפרקטומטר נייד מתוצרת Bellingham & Stanley. מלכודות אבקה הוכנו מלוחות פרספקס (20X20 ס"מ) שצופו בג'לטין-גליצרין 5%. המלכודות הונחו בחצות ונאספו לפני תחילת פעילות החרקים ב-06:00. החזר אולטרה-סגול מהפרחים נבדק באמצעות צילום בפילם רגיש (plus-x-pan) ופילטר מתאים (Kodak Wratten 18A).

תוצאות

הפרח והפריחה

הפריחה מתחילה באמצע אוגוסט ומסתיימת בתחילת אוקטובר. הכולים קטנים במועדים אלו עשויים להתרחש במחוזות שונים של הארץ. הפרח נפתח בסביבות 01:00 ונסגר

למחרת בערב בסביבות 19:00. עמוד הפריחה נושא 50 עד 250 פרחים, כאשר כ-30 מהם פורחים בו-זמנית. העטיף הלבן (כ-10 מ"מ) מחזיר קרינה אולטרה-סגולית (תמונה 1 א', ב'). הצוף מופרש משלושה צופנים המצויים בדופן השחלה, בסמוך לשליש העליון. הפרשת הצוף נמשכת מאז פתיחת הפרח ועד 05:00 לערך. כמות הצוף המירבית לפרח היא 3-7 מיקרוליטר. הצוף ניגר לבסיס השחלה ומצטבר בשלוש טיפות יריות, אחת לכל צופן. תחילה הצוף דליל, ולקראת הצהריים הוא כמעט גבישי. ריכוז הצוף מושפע הן על-ידי הלחות היחסית והן על-ידי הטמפרטורה (איורים מס' 1, 2). בלילות יבשים וברוח חזקה עשויה כמות הצוף המירבית להגיע ל-1 מיקרוליטר בלבד. ברוב התצפיות ירדה כמות הצוף ל-1 מיקרוליטר כבר ב-09:00 עקב פעילות חרקים.

האבקה נחשפת מיד לאחר פתיחת הפרח. כל תנודה של עמוד התפרחת (במיוחד בתנאי יובש) גורמת לפיזור אבקה ברוח (קל להיווכח בדבר בלילה בעזרת תאורה מהצד, ואז מתקבל "אפקט טינדל", כמו קרן אור הנכנסת לחדר אפל המאירה את גרגרי האבקה). זמינות האבקה מופחתת באופן ניכר, ולקראת הצהריים האבקנים כמעט מרוקנים.

שיטות הזיווג

בצמחים שכוסו ברשת, 24.6% מהפרחים יצרו הלקטים (טבלה 1). עשרה צמחים ששהו בתנאי חדר (18°C - 20°C , ללא רוח וללא חרקים) לא יצרו ולו גם הלקט אחד. פירוש הדבר שהאבקה עצמית אפשרית, אך אינה ספונטנית ומותנית במציאותה של רוח.

טבלה מס' 1: האבקה עצמית בחצב מצוי

הצמחים כוסו ברשת עדינה (גודל החורים 1 מ"מ) שמנעה ביקורי חרקים. התצפיות בוצעו במעגן מיכאל באוקטובר-נובמבר 1983. הפרחים כוסו קודם לפריחה.

צמח מס'	מספר הפרחים	מספר ההלקטים	אחוז הפרחים שיצרו הלקטים
1	220	110	50.0
2	157	27	17.1
3	144	24	16.6
4	101	6	5.9
5	122	38	31.1
6	254	69	27.1
	166.3+58.9	45.6+37.7	24.6+15.2

השוואה בין פרחים מסורסים (בהם הוסרו האבקנים לפני פתיחת הפרח) לפרחים לא מטופלים (טבלה מס' 2) מראה שרוב ההאבקה העצמית, כתוצאה מפעולת הרוח, מתבצעת באותו הפרח. התוצאות מצביעות על קיומה של אי-סבילות עצמית חלקית (אחרת היינו מצפים ליצירה מלווה של הלקטים!).

טבלה מס' 2: גרגרי אבקה של צלקות חצב מצוי (בפרחים מכוסים ברשת) כתוצאה מהאבקת רוח

הטיפול:	מס' גרגרי האבקה לצלקת
פרחים מסורסים:	2.1+3.8 (n=53)
פרחים שלמים:	50-200 (n=50)

התוצאות הן סיכום מצטבר של שלוש חזרות מהתאריכים 6, 26 ו-28 בספטמבר 1984, ממדידות שנעשו שבוצעו במעגן מיכאל. האבקנים הוסרו לפני פתיחת הפרח. הצלקות נבדקו לנוכחות גרגרי אבקה בשעות 15:00 עד 16:00 למחרת היום.

האבקת רוח

חמש מלכודות אבקה הונחו במאונך במרחק 40-50 ס"מ מעמודי פריחה של חצב מצוי (מעגן מיכאל, 8.10.83) מחצות הלילה ועד עלות השחר. כל מלכודת הכילה בממוצע 528+469 גרגרי אבקה - עדות לתפוצת גרגרי אבקה באמצעות הרוח. ספירת גרגרי אבקה על הצלקות שנעשתה במקביל הראתה ממוצע של 202+98 גרגרים לכל צלקת. באותו לילה היו רוחות חזקות (מעל 8 מ'ש') שמנעו פעילות חרקים. איסוף הצלקות נעשה לפני תחילת פעילות חרקי היום. נספרו עשר צלקות בחמישה צמחים (n=50).

חרקים והתנהגותם

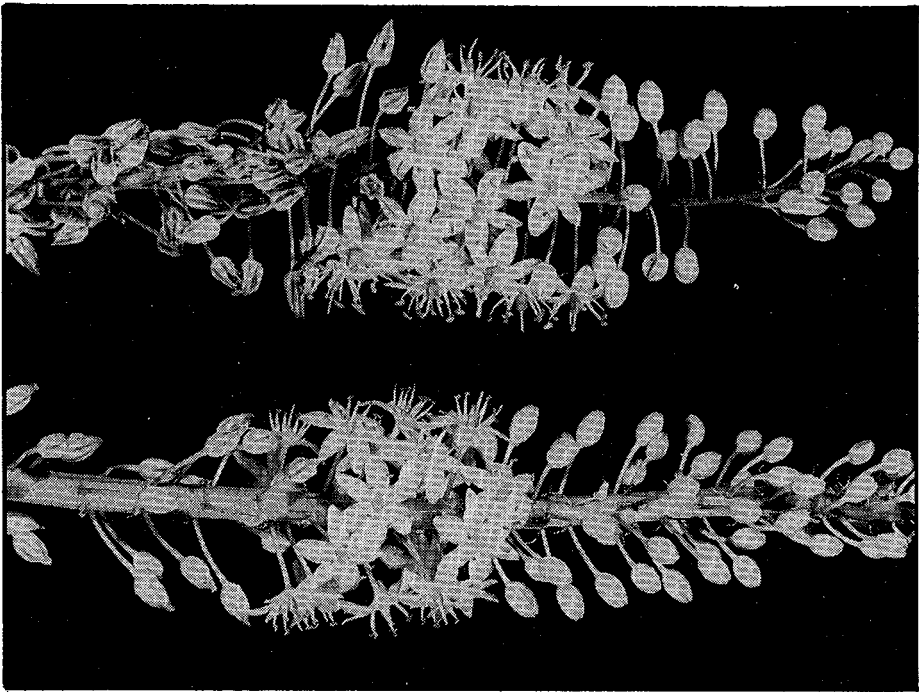
חרקים רבים מבקרים את פרחי החצב (תמונה בשער הקדמי), אך רק מעט מהם עשויים להיחשב כמאביקים בפועל.

דבורת הדבש - אוספת הן אבקה והן צוף. איסוף הצוף מוגבל עקב צמיגותו הרבה. פעילות הדבורה נמוכה בדרך-כלל למרות היותה מאביק אפשרי יעיל ביותר (טבלה 3).

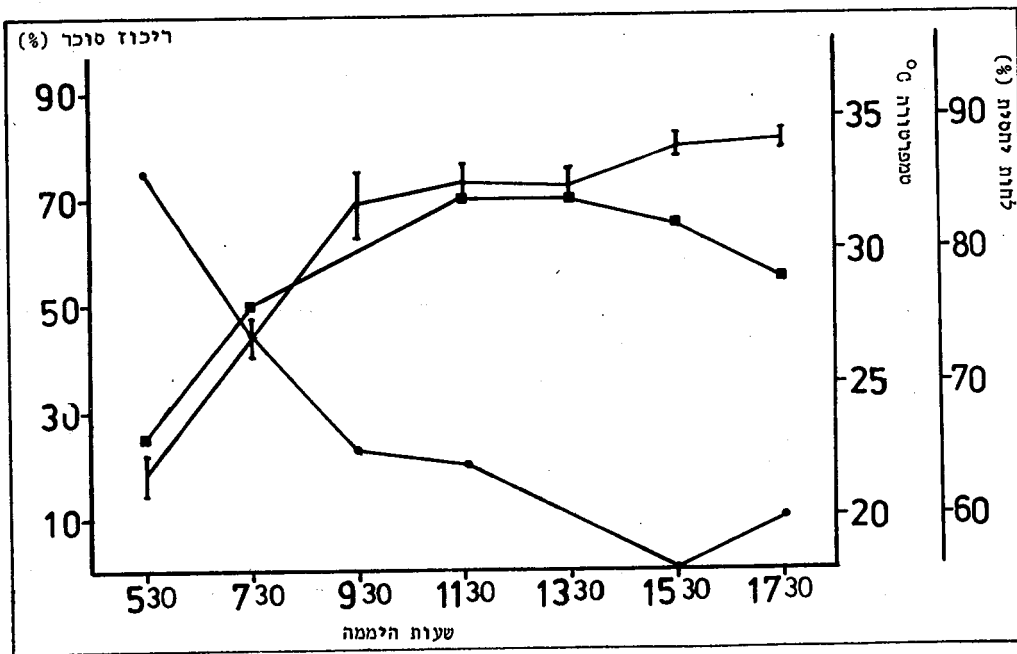
צרעה הפלך (*Polistes gallicus*) - מזינה את צאצאיה בצוף בנוסף לבשר, תופעה המצביעה על ביקוריה הרבים בפרחים (Faegri & van der Pijl, 1979: 107). גוף החרק כמעט קרח והבדיקות הראו נוכחות מעטה של גרגרי אבקה לאחר ביקור בפרחי החצב. מאחר והצרעה נפוצה ביותר, ועקב ממדיה סביר להניח שהיא עשויה להבטיח מעבר גרגרי אבקה לצלקת (טבלה 3), יש לראות בה מאביק.



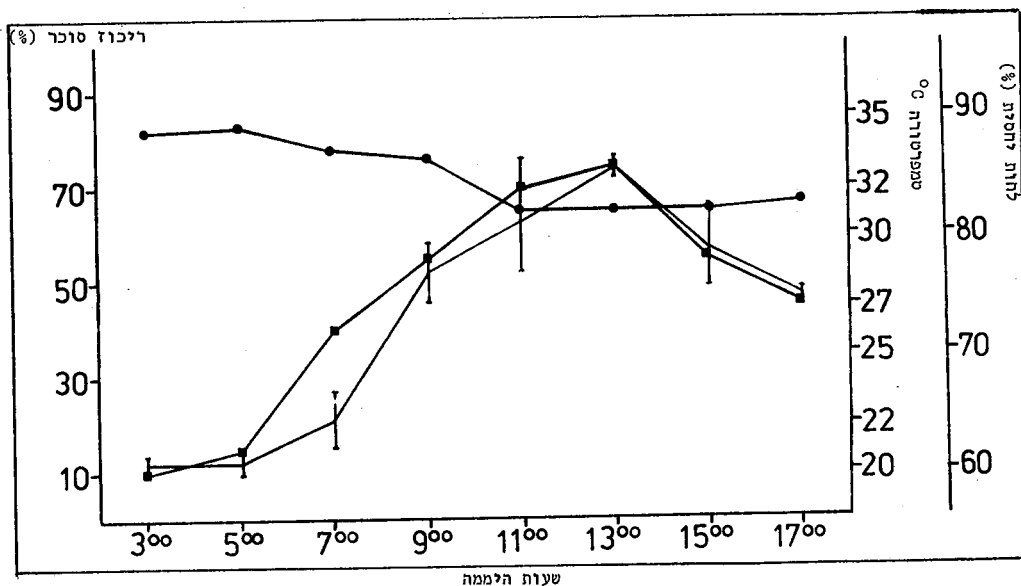
תמונה ו' ב' : החזרת קרקענה אולטר-סגולית
 פרחי חצב מצוי



תמונה ו' א' : פרחי חצב מצוי באור רגיל



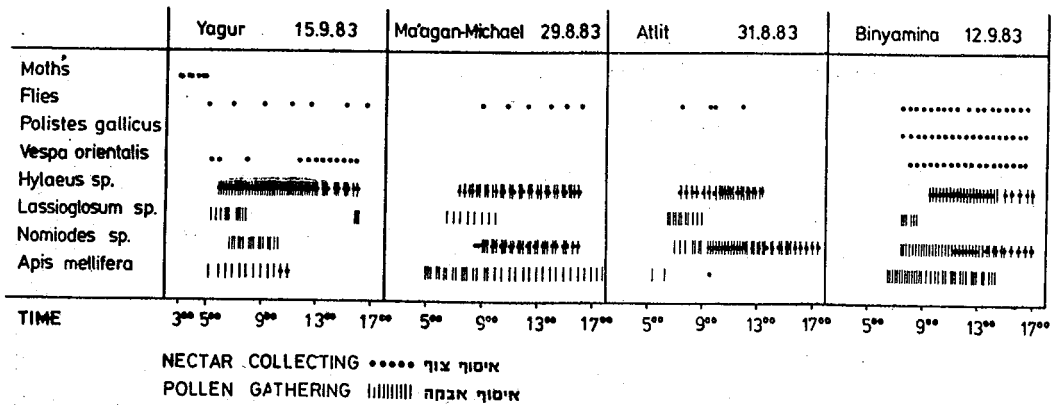
איור מס' 1. מהלך השתנות ריכוז הצוף בקשר לגורמים אקלימיים. עתלית 31.8.83



איור מס' 2. מהלך השתנות ריכוז הצוף בקשר לגורמים אקלימיים. יגור 15.9.84

צרעה מזרחית (*Vespa orientalis*) - מבקרת את הפרחים בתדירות נמוכה. עקב שעירותה הרבה היא נושאת גרגרי אבקה רבים של חצב ועשויה להיות מאביק יעיל. **תנשמיות** (Noctuidae) - עשם מסוגים שונים נמצאו על הפרחים החל ממועד פתיחת הפרח ועד השחר. העשים ביקרו פרחים מועטים, ומתוך 15 שנבדקו רק אחד נשא מעט גרגרי אבקה.

מבקרים אחרים - נמלים רבות מגיעות אל הפרחים ואוספות צוף תוך מעבר בין הצלקת והאבקנים, וייתכן שהן מעבירות גרגרי אבקה. זבובים מסוגים שונים (זבוב הבית *Musca domestica*, זבוב בשר *Sarcophaga sp.*) מבקרים בפרחים ולוגמים מהצוף. רובם קטנים מדי כדי לשמש כמאביקים. דבורים בודדות משלושה סוגים (*Nomioides sp.*, *Hylaeus sp.*, *Lasioglossum sp.*) נמצאו בכל ארבעת אתרי התצפית בכמויות גדולות. דבורים אלו הראו פעילות רבה על פרחי החצב, אך אינן עשויות להיחשב כמאביקים עקב ממדיהם (כ-5 מ"מ), בעוד הצלקת מצויה במרחק 11 מ"מ מטיפות הצוף. דבורים אלו לא ניצפו נוגעות בצלקת (טבלה 4), ולכן יש לראותן כשוודדות צוף ואבקה.



איור מס' 3. פעילות מאביקים שונים בצמחי חצב

טבלה 3: דגמי התנהגות חרקים המבקרים פרחי חצב

נתונים מצטברים ממעגן מיכאל 18.8.84, 07:00 עד 10:00, שכם 22-23.8.84, 10:00 עד 12:00, סה"כ 7 שעות תצפית.

חרק	מס' פרטים לוגמי צוף בלבד	מס' פרטים אוספלי אבקה בלבד	מס' פרטים האוספים אבקה וצוף	מס' פרטים הנוגעים בצלקת
דבורת הדבש	0	0	59	55
זבובים שונים	50	0	0	2
צרעת הפלך	59	0	0	27
צרעה מזרחית	50	0	42	0
נומיאודס	0	0	52	1
הילאוס	0	0	61	1
לזיוגלוסום	0	0	50	0

ליצור הלקטים בתנאי שדה

בסוף עונת הפריחה (נובמבר 1983) נספרו עשרה עמודי פריחה בכמה אתרים לקביעת שיעור עשית הלקטים מכלל הפרחים. התוצאות הממוצעות היו כדלהלן (הנתונים באחוזים מכלל מספר הפרחים):
מעגן מיכאל: 65+15, יגור: 78+21, בנימינה: 55+14, ועתליה: 49+19.

דיון ומסקנות

עונת הפריחה העיקרית בתנאי הים התיכון היא בין פברואר למאי (Zohary, 1962). סביר להניח שבתקופה זו מתרחשת תחרות גבוהה על המאביקים, ויש הטוענים ששינוי עונת הפריחה עשוי להפחית את שיעור התחרות (Mosquin, 1979; Heinrich, 1975; Waser, 1983). תחרות על המאביקים נחשבת כלחץ סלקטיבי אפשרי שהביא להיסט עונת הפריחה מהאביב לסתיו, כפי שמתרחש הדבר אצל מבשרי הסתיו, כולל חצב מצוי (Dafni et al, 1981).

העאלת סיכויי ההאבקה בתנאים קשים עבור המאביקים עשויה להתבצע בכמה דרכים בלתי תלויות (Herrera, 1982): חשיפה ממושכת של הפרחים, ריבוי מאביקים שונים (polyphily), האבקת רוח והאבקה עצמית. כל הדרכים הללו ניצפו בו-זמנית בחצב מצוי. חצב מצוי מציע למאביקו הן אבקה והן צוף. הצוף אינו מתחדש לאחר ניצולו או התייבשותו. התוצאה היא ריכוז סוכר נמוך בסמוך למועד ההפרשה (10%-15%) העולה בתלילות ל-75% (איור 1, 2). טווח זה של ריכוז סוכר עשוי

למשוך מאביקים שונים משך תקופת חשיפת הצוף, כפי שהוצע על-ידי Corbet (1978). במחקר הנוכחי נמצאו חרקים שונים שהיו פעילים משך כל היום ללא תלות בריכוז הסוכר (איור 3). יש להניח שהדבר נגרם עקב חוסר מקורות צוף חילופיים בעונה זו. טיפות הצוף הן ריריות ונשארות תלויות בבסיס השחלה עקב צמיגותן הרבה. ציר הפרחים נישא בכליון אופקי, ותכונה זו של הצוף מנועת טפטוף מחוץ לפרח ומאפשר לחרקים לנצלו בקלות.

דגמי עוצמת פעילות החרקים בפרחי החצב (איור 3) מראה את הסדר היורד הבא: הילאוס, נומיאוידס, דבורת הדבש, לזיוגלוסוס וזבובים שונים. מבקרים אלו היו נוכחים בכל חמשת אתרי התצפית. בכמה אתרים ניצפו מבקרים נוספים כמו צרעת הפלך בעתלית ובבנימינה וצרעה מזרחית בבנימינה וביגור.

יעילות המבקרים כמאביקים הוערכה על סמך שיעור המגע בצלקת בעת הביקור בפרח (טבלה 2). יעילות המאביקים שנצפתה לפי סדר יורד היא כדלהלן: דבורת הדבש, צרעת הפלך וצרעה מזרחית. המבקרים התדירים ביותר הראו יעילות נמוכה כמאביקים, אך מאחר והם נפוצים ביותר אין להוציא מכלל אפשרות שיעור מסוים של האבקה באמצעות חרקים אלו.

לפי תכונות הפרח: פתיחה באמצע הלילה, צבע לבן ומהלך הפרשת הצוף ניתן היה לצפות להאבקה באמצעות חרקי לילה. תצפיותינו עד כה אינן מאשרות הנחה זו, וניתכן שחרקים אחרים פעילים על החצב באזורים אחרים של תחום תפוצתו. נוסף לכך התנשמיות נחשבות כמאביקות בלתי-יעילות, עקב נטייתן לשהות זמן רב בפרח אחד (עד שעה!) כפי שצפה עברי (1983) בפרחי צלף קוצני. כן נמצא על ידינו שכמות האבקה על חרקים אלו מועטת ביותר.

גרגרי האבקה של החצב הם חלקים ובלתי-דביקים (Carpenter, 1938) והצמחים מופיעים, לעיתים קרובות, במושבות גדולות כתוצאה מרבייה וגטטיבית. שני גורמים אלו מעודדים האבקה רוח.

התוצאות מורות על שיעור של 24.6% האבקה עצמית בצמחים שהושמו תחת רשתות. יש להחשב בערך זה כרמה מזערית. הרשתות מונעות מערבולות רוח סביב הצמחים, ולתנועת רוח זו חשיבות רבה בנשיאת גרגרי אבקה (Niklas, 1983).

בניסויי האבקה מלאכותית מצא איזיקוביץ (1970) שיעור הצלחה של 57% בהאבקה עצמית לעומת 93% בהאבקה הדדית, תוצאה המצביעה על אי-סבילות עצמית חלקית.

מציאות האבקה רוח בד בכד עם האבקה חרקים לדועה בצמחים נוספים כמו *Calluna vulgaris* (Faegri & van der Pijl, 1979), כרוב הנפוס *Brassica napus var. oleifera* (Mesquida & Benard, 1982) ומיני *Thalictrum* (Kaplan & Malcahy, 1971). בדוגמא האחרונה נחשבת האבקה הרוח המשנית כהתאמה לתנאי סביבה בלתי נוחים כמו יובש ונדירות מאביקים, וכל זאת באקלים עונתי.

משיכת מאביקים מירבית בסוף הקיץ באמצעות משיכת טווח רחב של מאביקים נצפתה בחלמונית גדולה. מין זה מואבק על-ידי דבורת דבש ודבורים בודדות האוספות

אבקה מדור האבקנים הנמוך וצוף מתחתית צינור הפרח, בעוד זבובי הרחף מבקרים באוסמופורים (בלוטות מליצרות ריח) שעל העטיף החיצוני ואוספים אבקה מהדור החיצוני של האבקנים הארוכים (Dafni & Werker, 1982). חרוב מצוי הוא עץ דו-בלתי המציע הן אבקה (פרחי הזכר) והן צוף חשוף ומואבק על-ידי קשת רחבה של חרקים: דבורי דבש, צרעה מזרחית, צרעה גרמנית, צרעה הפלך וזבובי רחף שונים, בד בבד עם האבקה רוח בשיעור שבין 10 ל-40% (דפני, כתב-יד בהכנה).

בסיומם, חצב מצוי פורח בסוף הקיץ היבש בסביבת האבקה בלתי-נוחה עליה הוא מתגבר באמצעות שלוב אמצעים בו-זמני: האבקה על-ידי מאביקים שונים (גנרליסט), חשיפת פרחים הן ביום והן בלילה, האבקה רוח והאבקה עצמית. מחיר הגנרליזם מתבטא ביחס שבין המבקרים המרובים למאביקים המועטים ביחס, והתוצאה היא בזבוז הן של אבקה והן של צוף. לפחות באזור הנחקר האבקה לילה נמצאה זניחה ויש מקום לבדוק זאת באזורים אחרים. אי-סבילות עצמית חלקית מגבילה את יעילות האבקה הרוח, אך התוצאה הכללית של שלוב כל המנגנונים מצביעה על הצלחה המתבטאת בשיעור עשירית הלוקטים שבין 49 ל-78%. האבקה רוח מגבירה באופן ניכר את הצלחת ליצור הזרעים, וככל הידוע לנו זה הדיווח הראשון אודות האבקה רוח במשפחת השושניים.

רשימת הספרות

Atlas of Israel (1957). The Jewish Agency, Jerusalem.

Carpenter, D.C. (1938). Anatomy of the inflorescence of *Urginea maritima*. Pap. Mich. Acad. Sci., 23: 109-115.

Corbet, S.A. (1978). Bees and nectar of *Echium vulgare*. In "The Pollination of Flowers by Insects", Richards, A.J. (ed.), pp. 88-96.

Dafni, A., Shmida, A., Avishai, A. (1981). Leafless autumnal-flowering geophytes in the the Mediterranean region - phytogeographical, ecological and evolutionary aspects. Pl. Syst. Evol. 137: 181-193.

Dafni, A. & Werker, E. (1982). Pollination ecology of *Sternbergia clusiana* (Ker-Gawler) Spreng. (Amaryllidaceae). New Phytol. 91: 571-577.

Eisikowitch, D. (1970). The Ecology of Pollination of the Seashore Plants in Israel. Ph.D. Thesis. Department of Botany, Tel Aviv University.

- Faegri, K., & L. van der Pijl (1979). The Principles of Pollination Ecology. 3rd Ed. Pergamon Press, Oxford, 244p.
- Heinrich, B. (1975). Bee flowers: A hypothesis on flower variety and blooming time. *Evolution* 29: 325-34.
- Herrera, C. (1982). Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian disperser. *Ecology* 63: 773-775.
- Ivri, Y. (1983). Pollination in the genus *Capparis* (sect. *spinosa*) in Israel. *Rotem* 10: 45-54 (in Hebrew).
- Kaplan, M.S., Mulcahy, D.L. (1971). Mode of pollination and floral sexuality in *Thalictrum*. *Evolution* 25: 659-668.
- Mesquida, J. & M. Benard (1982). Etude de la dispersion du pollen de l'importance de la pollinisation anemophile chez le colza (*Brassica napus* L., var. *oleifera* Metzger). *Apidologie* 13: 353-366.
- Mosquin, T. (1971). Competition for pollinators as a stimulus for evolution of flowering time. *Oikos* 22: 398-402.
- Niklas, K.J. (1983). Simulated wind pollination and air flow around ovules of some early seed plants. *Science* 211 (4479): 275-277.
- Polunin, O., Huxley, A. (1965). *Flowers of the Mediterranean*. Chatto and Windus, London, 257 p.
- Waser, N.M. (1983). Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: A review of evidence. In "Handbook of Experimental Pollination Biology", Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.) pp. 277-293.
- Zohary, M. (1962). *Plant Life in Palestine*. Ronald Press, New York, 262 p.