

החורש היס-תיכוני כסביבת האבקה

אמוץ דפני

I הקדמה.

II התאמות יעירות ומנגנוני האבקה.

III החורש היס-תיכוני כסביבת האבקה.

(1) אמצעי משיכה וגמול בפרחים.

א. פרחים קטנים.

ב. פרחים לבנים.

ג. פריחת ראווה.

ד. ריח.

ה. עונתיות הפריחה ואורכה.

(2) מאביקים והתנהגותם.

(3) האבקת רוח.

IV סיכום ואחרית דבר.

V ספרות.

I הקדמה

חקר הביולוגיה של ההאבקה התפתח, רובו ככולו, עד לשני העשורים האחרונים, באירופה. הקלסיקונים במקצוע (Sprengel, Knuth, Muller, Darwin) מבססים את רוב הכללותיהם על תצפיות מהאיזור הממוזג הצפוני.

בדור האחרון הופיע יכול אדיר של פרסומים אודות האבקה באזורים הטרופיים (ראה דוגמאות בספרם של Jones and Little, 1983) ולעיתים נדמה, שבהיבטים רבים (חקר הכימיה של הצוף, דגמי איסוף הגמול ומנגנונים התנהגותיים הקשורים בכך, ופנולוגיה של הפריחה) יודעים כיום יותר על הנעשה באזורים הטרופיים, לעומת אירופה וצפון אמריקה.

עד כמה שיראה הדבר מוזר, איזור היס התיכוני, על אלפי מיני הצמחים שבו והעושר העצום של המאביקים, כמעט שלא נחקר ביחס להאבקה. החורש היס-תיכוני כסביבת האבקה, הוא בבחינת ארץ נעלמה בפני החוקרים. רסיסי המידע שבידינו חלים, לרוב, על מינים בודדים, כמעט ללא ניסיון למבט כוללני אשר יקבע מה אופייני למנגנוני האבקה בחורש ומה הרקע האבולוציוני להתפתחותם.

רשימה זו היא בבחינת "בלון חיצוני" (וכך יש להתייחס אליה) המנסה לבחון את הנושא לאור מקצת החומר הספרותי, השלכות מיער הגשם הטרופי ומקצת הניסיון שנצבר.

* הרשימה מוקדשת לזכרו של מוטי אברהמי ז"ל, אשר שאף לכסות את הארץ בעצי החורש.

אין צל של ספק, ששפע הדבורים הבודדות (כמה אלפי מינים, מהם רבים המכחים לתיאורם המדעי) המצויות בארץ והקשיים הכרוכים בהגדרתן (לכל סוג יש מומחה משלו) מכבידים ביותר על מחקר סינתטי, שיכלול מנגנוני האבקה שונים בצמחים רבים ככל האפשר.

מפתיע הדבר, שדווקא האיזור היס-תיכוני השופע פריחה כל ימות השנה (זו אינה פליטת קולמוס, אין בארץ עונה ללא פריחה, ובהשוואה לארצות רבות אחרות, במיוחד ממוזגות-צפוניות, זהו בהחלט שפע!), אשר לרוב שוררים בו תנאי מזג אוויר נוחים להאבקה (ולמחקר) – דווקא איזור זה נמצט זנוח ביותר. דברים אלה הם בבחינת התנצלות מראש על שרשימה זו היא בבחינת כניסה לטדה מוקשים לא נודע, ומכאן הזהירות הרבה שבהגשת החומר.

II התאמות יעירות ומנגנוני האבקה

רבים מעצי החורש הם ממוצא טרופי קדום יותר או קדום פחות (ראה טבלה מס' 1) ולאור העובדה, שהיער המפותח ביותר כיום מצוי באזורים הטרופיים – יש מקום להפנות מבט לייחודו של היער הטרופי כסביבת האבקה, ומתוך כך לנסות ולהקיש על אודות החורש היס-תיכוני.

מנקודת מבט של מנגנוני האבקה, לא קיים שוני מהותי בין המצוי בטרופיים לבין התופעות הידועות מן האזורים הממוזגים, אלא שהדגש מושם על מנגנונים שונים, הידועים גם מאזורים אחרים.

כך מראה Janzen (1975: 16-24) שהיער הטרופי מצטיין בתדירות גבוהה של התופעות הבאות (עיקר הדיון בסוגיה זו מבוסס על מקור זה, כל עוד לא יצוטט אחרת):

1) תדירות נמוכה של האבקה רוח – החברות שבהן שליטים מינים מואבקי רוח, אופייניות לאזורים ממוזגים (Regal, 1982). רוב המינים מואבקי הרוח המצויים בטרופיים הם דגניים וגומאיים המצויים בסוואנות, בביצות ובבתי-גידול פרוצים לרוח.

הסיבות האפשריות לנדירות האבקה רוח ביער גשם טרופי הן (Whitehead, 1983) כדלהלן: א) מגוון מינים רב, שכתוצאה ממנו רבים סיכוליו של צמח נתון להיות מוקף צמחים שאינם בני מינו, ומכאן נובעת הפחתה רבה בעיללות הרוח כגורם האבקה. ב) היעדר עונת שלכת – כיסוי עלווה מפחית את סיכוליהם של גרגרי האבקה להגיע ליעדם. ג) לחות גבוהה וגשם רב שוטפים את גרגרי האבקה כלפי מטה. ד) היעדר עונתיות העשויה לגרום לתיאום פריחה בין פרטים שונים (על כך יש עוררין!). ה) מציאותם של שפע מאביקים בכל עונות השנה.

דווקא הנימוק, הנשמע מאוד משכנע, של היעדר רוח בתוך נוף העצים, אינו מקבל חיזוק לאור העובדה שיחידות תפוצה רבות מתפזרות ברוח. בתת היער, שם עוצמת

הרוח נמוכה, מוצאים דגניים (משפחה אנמופילית [מואבקת רוח] ביסודה) בעלי צוף. כמו כן מן הראוי להזכיר את הדקלים, שהם מואבקי חרקים.

2) האבקה באמצעות חוליתנים - באזורים טרופיים מוצאים מינים רבים שעברו קו-אבולוציה עם עטלפים ועם ציפורים, המשמשים כיום כמאביקיהם. צמחים המואבקים על-ידי חוליתנים נוטים לפרוח במשך כל השנה. הדבר נחוץ לקיום בעלי-החיים (שאינן להם תקופת תרדמה) ועשוי לשמש כלחץ סלקטיבי לפיזור הפריחה בתוך אותו העץ או בין פרטים שונים או בין מינים שונים (ראה דיון מפורט בסוגיה זו אצל Bawa, 1983 ומקורות רבים המצוטטים שם). התוצאה היא, לרוב, מספר מועט של פרחים בו-זמניים (על פריחת ראוה מסיבית ראה, Frankie et al., 1983) ולרוב אין נאמנות מוחלטת של המאביק לאותו מין צמח. המין היחידי המואבק בארץ על-ידי בעלי חוליות הוא הרנוג השטים המואבק על-ידי הצופית (נהרי, 1980) ומוגבל למובלעות סודניות.

3) האבקה באמצעות דבורים חברתיות - דבורים חברתיות רבות מצויות באזורים הטרופיים. הן פעילות כל השנה וזקוקות, על כן, לאספקת מזון סדירה, בדומה לבעלי חוליות. רוב הדבורים הן מבקרות ולא מאביקות וחלקן בהאבקה עולה עם היציאה מהטרופיים אל היערות הנשירים (Janzen, 1975).

4) מרחק רב בין הפרטים בני אותו המין והאבקה הדדית בלעדית - צמחים אלו מצטיינים בפריחה שופעת ובמשיכת חרקים בלתי מתמחים, תוך השקעה עצומה בפרחים מעל היכולת האנרגטית ליצור פירות. צמחים אלו פורחים זמן קצר (ראה Bawa, 1975; Frankie et al., 1983) תוך כדי סינכרוניזציה בין הפרטים השונים. המאביקים הם לרוב דבורים בינוניות ומאביקים בלתי מתמחים אחרים. דגם שני הוא עונת פריחה ארוכה, תוך הופעה של מספר פרחים מועט באופן בו-זמני. צמחים אלו מואבקים על-ידי ציפורים, עטלפים, עשים גדולים ודבורים גדולות. מאביקים אלו מצטיינים, ככל הנראה, בזכרון המאפשר חזרה אל אותו מין צמח יום לאחר יום וכך הם מצטיינים במרחקי תעופה ארוכים (עד 23 ק"מ) (Janzen, 1975).

עיון במקורות נוספים מגלה עוד תופעות אופייניות להאבקה ביער.

1) קאוליפלוריה ופלגליפלוריה (cauliflory and flagelliflory)

קאוליפלוריה - הופעת פרחים על גבעולים וגזעים חסרי עלים. תופעה זו (Richards 1952: 90-93) אופיינית ליער גשם טרופי ומצויה במשפחות רבות. רוב המינים שייכים לקומת היער הנמוכה או לשכבת השיחים. הקאוליפלוריה נדירה ביותר באזורים אחרים, והדוגמאות הידועות ביותר מן הארץ הן כליל החורש, חרוב מצוי ושקמה.

הקשר בין האבקה לקאוליפלוריה אינו כה ברור. כבר Wallace (1878: 34-35) (לפי המצוטט אצל Richards, 1952: 92) טען, שקאוליפלוריה הוא אמצעי שבעזרתו מסוגלים שיחים ועצים נמוכים, שאינם מסוגלים להגיע אל המרחב ואל האור של הקומות העליונות, להציג את פרחיהם ולמשוך פרפרים חובבי צל. להסבר זה אין שום עדות נסיונית.

החוקר Van der Pijl (1961) מראה שקאוליפלוריה ופלאגליפלוריה (נשיאת הפרחים על עוקצים ארוכים הרחק מנוף העץ) מוגבלים לאזורים הטרופיים וקשורים בהאבקה עטלפים. הקשר לעטלפים מתבטא או בהאבקה באמצעותם או בתפוצת הפירות.

(2) סחלביים אפיפיטיים

סבך היער הטרופי מאפשר נישות גם על גבי גזעי עצים. מינים רבים המצויים שם מצטיינים בדגמי פרחים ייחודיים, שמנגנון ההאבקה של רובם אינו ידוע. פרחים אלו בולטים בממדיהם הבלתי שגרתיים, צבעוניות עזה וריחות משכרים (לא תמיד מופיעים כל המרכיבים האלו, ראה Dodson & Van der Pijl, 1966 ו-Dressler, 1981).

(3) ייצור חומרי ריח כגמול

פרחים מכמה משפחות (בעיקר סחלביים אך גם לופיים, גסנריים, סולנניים וחלבוביים) מייצרים חומרי ריח (ראה סקר ספרותי Williams 1981, 1983) הנאספים על-ידי זכרי דבורים מקבוצת ה-Euglossina, המוגבלת לטרופיים. בפרחים האלו אין צוף ואין אבקה אכילה. המשמעות המדויקת של איסוף חומרי הריח אינה ברורה (הארכת חלי הזכר, אטרקטיביות יתר של הזכר כמוקד למשיכת עוד זכרים או הפיכת החומר הנאסף להורמון מין ואז הפרט האוסף מושך יותר). לאור תפוצת הדבורים הללו בטרופיים בלבד, לא נצפתה תופעה זו באזורים אחרים. יער טרופי הוא מורכב ביותר וכולל אלפי מינים של בעלי-חיים ושל צמחים, המתקיימים תוך קיום יחסי גומלין מורכבים ביותר. בחורש היס-תיכוני משתתפים רק כמה עשרות מינים וברור שדרגת המורכבות שם נמוכה בהרבה. חלק מאפיוני החורש יתבטא, איפוא, בתופעות שלא מצויות בו ולא רק כמה שיש.

III החורש היס-תיכוני כסביבת האבקה

במונח סביבת האבקה הכוונה לכלל התנאים הא-ביוטיים (מזג האוויר, תאורה, מקומות חיות) והביוטיים (פרחים ומאביקיהם) ויחסי הגומלין ביניהם. החורש היס-תיכוני (לצורך הדיון, הכוונה לחורש צפוף וסגור) הטיפוסי, המוכר לנו, מורכב בעיקר מקומת שיחים גבוהים (עצים נמוכים כמו אלון מצוי, אלה ארץ-ישראלית וכו', בקנה-מידה עולמי, התואר "עצים" עדיין לא מגיע להם) המלווים במטפסים ובאופן יחסי במיעוט של שיחים ובני-שיח.

חורש סבוך ומוצל מצטיין בתנאים מיקרואקלימיים (ראה שילר 1976; ויינשטיין ושילר 1981) המתבטאים במיתון הטמפרטורה, בעליית הלחות ובירידה חדה בעוצמת האור לעומת שטח חשוף של בתה וגריגה.

הגורמים העיקריים המכתיבים את מגוון המאביקים ואת דגמי פעילותם יהיו, איפוא, הטמפרטורה והתאורה (לא ברור באיזו מידה מכתיבים הבדלי הלחות דגמי האבקה). העלים עוצרים 98% מהאור הנופל עליהם, וכיפת היער הצפופה מסוגלת לעצור 99% מהאור המלא, לפי גינדל (1952: 65).

לאור העובדה שאין בחורש הים-תיכוני האבקה על-ידי בעלי חוליות, מצטמצם הדיון לחרקים ולהאבקת רוח.

1) אמצעי משיכה וגמול בפרחים

א. פרחים קטנים (פחות מ-1 ס"מ) וירוקים-צהובים.

כאשר עורכים השוואה של גודל הפרחים וצבעיהם, מזדקרת העובדה הבולטת ש-33% מהמינים (טבלה מס' 1) מצטיינים בפרחים קטנים (מתחת ל-10 מ"מ) ולא בולטים (ירוק, צהוב, קרט) כמו פרחיהם של: אשחר, קיסוסית, אספרג, זית, בר-זית, אדר, אוג, אולמוס.

לעיתים הפרחים בעלי ריח אופייני כמו: חרוב מצוי, ואשחר רחב-עלים. מבנה פרח שכזה (צוף חשוף והיעדר מנגנונים ייחודיים המגבילים את מגוון המאביקים) מרמז שכל דכפין ייתני וליכול, במיוחד זבובים, זבובי רחף (וכעת מתברר יותר ויותר שרבים מהם שותי צוף; ראה Gilbert, 1981) ודבורים בודדות קטנות. חרקים אלו אינם נפוצים ביותר בחורש, ופרדוקס זה ניתן להסבר אפשרי בדרך הבאה:

פרחים אלו עברו סלקציה באיזור אחר והגיעו לכאן עם מנגנונים קיימים. מעניין לציין, שפרנקי (Frankie, 1975) השווה יער טרופי יבש ליער לח בקוסטה ריקה והראה שביער הלח 70% מהמינים מצטיינים בפרחים קטנים ולא בולטים (לא בפרחים בודדים ולא בצברים) ובמיעוט צוף. מינים אלה מואבקים על-ידי מאביקים אופורטוניסטים כמו דבורים בודדות, פרפרים, צרעות וחילושות.

כיום (Gentry, 1982) ידוע מעט מאוד על אודות ההאבקה של "הפרחים הקטנים" ביער הטרופי. אם כי לעיתים ניתן להעלות השערות בנושא זה על סמך המורפולוגיה, ג'נטרי סקר בתי-גידול נוספים והגיע למסקנה, שככל שהאיזור לח יותר כן גדל חלקם של המינים בעלי הפרחים הקטנים והלא בולטים.

מינים רבים בעלי פרחים קטנים מצטיינים בחד-מיניות: חרוב, ער, אשחר, אדר, אוג (ראה טבלה 1). תופעה זו קשורה בחלוקת המשאבים בין הזכר לנקבה. מקובל כיום (ראה כהן ושמידע, 1984) ורבים המצוטטים על ידם) שכאשר ההשקעה בפרח היא קטנה, אזי קיימת האפשרות להפרדה בין זכר לנקבה ולהיפך. כאשר הצמח משקיע בפרי גדול או באמצעי גמול ניכרים (צוף!) אז הזכר והנקבה יופיעו באותו הפרח, תוך חסכון במחצית כמות הפרחים. אין לראות תופעה זו כייחודית לחורש אלא, כתופעה כללית יותר שעניינה התאמות הקשורות בחלוקת משאבים בין פרח לפרי.

הפרחים החד-מיניים מצטיינים, כאמור, בממדים זעירים ובצבע ירוק-קרט. עצם הדרו-ביתיות כופה מגבלות על מנגנוני האבקה ועשויה להכתיב את מדיניות התגמולים. אם מצוי גמול צוף, הן בפרחי הזכר והן בפרחי הנקבה, נוצר מצב שבו הזכר מספק הן צוף והן אבקה והנקבה מספקת צוף בלבד (כפי שקורה הדבר

טבלה מס' 1: נתונים על עצי חורש ים-תיכוני

| מין הצמח | סוגא פיסטוגיאוגרפי | יטור היסטורי | צורת המיים | גודל הפרחים (ס"מ) | צבע הפרחים | נוכחות צוף | ריח מציאות | ריח האבקת ריח | מניית הפרחים | תפוצה מרחיים תר-מניניים | עונת פריחה | חבר | תחום |
|-------------------|--------------------|-------------------|------------|-------------------|--------------|------------|------------|---------------|----------------------|-------------------------|------------|---------|--|
| 1. אגס טורי | E.M | צמנני | עץ | 2.5-2 | לבן | + | + | - | דו-מניני | דו-מניני | 4-3 | נשיר | |
| 2. אדר טורי | E.M | צמנני | עץ | 0.7-0.5 | ירוק-צהוב | + | ? | - | חר או דו-מניניים | דו-מניני | 5-4 | ירוק עד | |
| 3. ארג הבורסקאים | M-IT | פלאוטרומי | שיח או עץ | 0.7-0.5 | ירוק-צהוב | ? | - | - | דו-מניניים | דו-מניניים | 6-5 | נשיר | |
| 4. אולמוס שניר | E-M.M | צמנני | עץ | 0.3-0.2 | צהוב-ירוק | - | - | - | דו-מניניים | דו-מניניים | 3-2 | נשיר | |
| 5. אורן ירושלים | M | צמנני | עץ | - | - | - | - | + | אנדרובלס תר-מניניים | דו-מניני | 4-3 | ירוק עד | |
| 6. אלח א"י | E.M | אירנו-טוראני | עץ | 0.7-0.5 | ירוק/אדום | - | - | + | דו-מניניים | דו-מניני | 4-3 | נשיר | |
| 7. אלח המסיק | M | פלאוטרומי | שיח | 0.7-0.5 | ירוק-קדם | - | - | + | דו-מניניים | דו-מניני | 4-3 | ירוק עד | |
| 8. אלון מצוי | E.M | פלאו ים-תיכוני | עץ | 0.5-0.3 | - | - | - | + | דו-מניניים | דו-מניני | 3-2 | ירוק עד | |
| 9. אלון מבור | E.M | פלאו ים-תיכוני | עץ | 0.5-0.3 | - | - | - | + | דו-מניניים | דו-מניני | נשיר | | |
| 10. אלון מולע | E.M | פלאו ים-תיכוני | עץ | 0.5-0.3 | - | - | - | + | דו-מניניים | דו-מניני | נשיר | | |
| 11. אשור א"י | E.M-IT | אירנו-טוראני | עץ | 0.3-0.2 | צהוב-ירוק | + | + | - | דו-מניניים | דו-מניני | 4-3 | נשיר | מבוקר ע"י דבורים סגורים וזבובים |
| 12. אשור רחב-עלים | M | פלאוטרומי | עץ | 0.4 | צהוב-ירוק | + | + | - | דו-מניניים | דו-מניני | 4-3 | ירוק עד | |
| 13. אשור מנוקד | E.M | צמנני | עץ | 0.2 | צהוב-ירוק | + | ? | - | דו-מניניים | דו-מניני | נשיר | | |
| 14. ברנש מצוי | M | צמנני | עץ | - | - | - | - | + | אנדרובלס תר-מניניים | דו-מניני | ירוק עד | | |
| 15. בר-זית בינוני | M | פלאוטרומי | שיח גבוה | 0.5 | לבן-ירוק | ? | ? | - | דו-מניניים | דו-מניני | 4-3 | ירוק עד | |
| 16. דולק מצוי | E.M-IT | צמנני אירופי/ביני | עץ | 0.4-0.3 | ירוקים | - | - | + | דו-מניניים | דו-מניני | 5-4 | נשיר | |
| 17. דגס מצוי | M | פלאוטרומי | שיח | 1.5 | לבן | ? | ? | + | דו-מניניים | דו-מניני | נשיר | | |
| 18. זית אירופי | M | פלאוטרומי | עץ | 0.6-0.5 | לבן-צהוב | ? | ? | + | דו-מניניים | דו-מניני | 5-4 | ירוק עד | |
| 19. חוזר חורש | E.M | צמנני | עץ | 5-3 | לבן | + | + | + | דו-מניניים | דו-מניני | 5 | נשיר | |
| 20. חרב מצוי | M | פלאוטרומי | עץ | 1 | חום-אדום | + | + | + | חר או דו-מניניים | דו-מניני | 11-9 | ירוק עד | מבוקר ע"י דבורת העץ |
| 21. כליל חורש | E.M-IT | פלאוטרומי | עץ | 2 | ורוד | + | + | - | דו-מניניים | דו-מניני | 4-1 | נשיר | מבוקר ע"י דבורת דגש, דבורים בודדות וזבובים |
| 22. לבנה רפואי | M-IT | פלאוטרומי | עץ | 3-2 | לבן | - | + | + | דו-מניניים | דו-מניני | 6-4 | נשיר | |
| 23. מורן חורש | M | צמנני | עץ | 0.9-0.6 | לבן | + | + | + | דו-מניניים | דו-מניני | 4-3 | ירוק עד | |
| 24. מילח טוריה | E.M-IT | צמנני | עץ | 0.9-0.6 | ירוקי E.M-IT | - | - | + | דו-מניניים | דו-מניני | 12-1 | נשיר | |
| 25. מלש דומי | M | צמנני | עץ | 0.9-0.6 | ירוק-צהוב | ? | - | - | אנדרובלס ודו-מניניים | דו-מניני | 4-3 | נשיר | |
| 26. עוזר קטני | E.M | צמנני | עץ | 0.7-0.5 | לבן | + | + | - | דו-מניניים | דו-מניני | 4-3 | נשיר | מבוקר ע"י דבורת דגש, דבורים בודדות וזבובים |
| 27. עוזר אדום | E.M-IT | צמנני | עץ | 1.5 | לבן | + | + | + | דו-מניניים | דו-מניני | 4-3 | נשיר | |
| 28. ער אגיל | M | פלאוטרומי | עץ | 1 | לבן-קדם | + | + | - | דו-מניניים | דו-מניני | ירוק עד | ירוק עד | מבוקר ע"י זבובים |
| 29. ער ארז | M | צמנני | עץ | - | - | - | - | + | אנדרובלס תר-מניניים | דו-מניני | ירוק עד | | |
| 30. קטלב מצוי | E.M | פלאו ים-תיכוני | עץ | 1 | לבן | + | + | + | דו-מניניים | דו-מניני | ירוק עד | | |
| 31. שזיף חרב | E.M | צמנני | עץ | 1-0.6 | לבן | - | + | + | דו-מניניים | דו-מניני | נשיר | | |
| 32. שקד מצוי | E.M-W.IT | צמנני | עץ | 3-2 | לבן | - | + | + | דו-מניניים | דו-מניני | נשיר | | |
| 33. ורד הלל | E.M.IT | צמנני | שיח | 2.5-2 | ורוד | ? | ? | + | דו-מניניים | דו-מניני | נשיר | | |

בחרוב מצוי). האבקה היא מקור מזוני מצוין לחומרים חנקניים ותרכובות רבות אחרות, הדרושות להתפתחות המאביק, בעוד הצוף הוא מקור עשיר לסוכרים (ולעיתים קרובות גם לחומצות אמינו) ונחשב כספק האנרגיה העיקרי של המאביקים (ראה Simpson & Neff, 1983; Vogel, 1982). כעת נשאלת השאלה, מדוע בכלל שיעבור מאביק מעץ הזכר אל עץ הנקבה אם עץ הזכר מציע יותר ולעיתים הוא אף בעל כוח משיכה עז יותר עקב הריח (כמו בחרוב)? אם כן, כיצד תתרחש האבקה הדדית המותנית במעבר מעץ הזכר לעץ הנקבה? לסוגיה זו שלושה פתרונות אפשריים:

(1) אם עץ הזכר מתחיל לפרוח בפרק זמן כלשהו לפני הנקבה, יש להניח שקודם לכן את הגמול המוגש בו ואחר-כך יעברו אל הנקבה, הגומלת פחות. סידור שכזה מבטיח, שמי שיגיע אל הנקבה יהיה כבר טעון אבקה וכך יוגדלו סיכויי ההאבקה (Frankie et al., 1983).

(2) אם צוף הזכר וצוף הנקבה שונים זה מזה בהרכבם הכימי, אך בכל אחד מצויים מרכיבים אחרים (חומצות אמינו הכרחיות שונות) המשלימים זה את זה – רק מעבר מעץ זכר לעץ נקבה, ולהיפך, יבטיח את התפתחות המאביק. במקרה זה אני מציע את המונח "צוף משלים".

עד כמה שידוע לי לא פורסמו עדיין נתונים מסוג זה. אמנם רמזים על הרכב אפשרי שונה של צוף, מופיעים אצל Frankie et al., 1983, אך לא בכיוון זה.

(3) לעיתים קיים מצב שבו פרח הנקבה חסר צוף אך הוא דומה לפרח הזכר. מדובר כאן בחיקוי (מימיקרי) בין הפרחים של אותו המין. מניחים (Baker, 1976. וראה גם Dafni, 1984) שהמאביקים המותנים אל הפרח הזכרי הגומל, אינם מבחינים וטועים בפרח הנקבה כאילו זכר הוא, ואם הם טעונים אבקה חזקה הריהם מאביקים את פרח הנקבה. בארץ אין לנו שום נתון בכיוון זה, ולא יפתיע הדבר אם תופעה כזאת תימצא בין המטפסים או העצים הדו-ביתיים. (במיוחד בדלעת-הנחש הסורית, טמוס מצוי, קיסוסית קוצנית ואספרג החורש, שם דומים מאוד פרחי הנקבה לפרחי הזכר). לגבי דלעת-הנחש הסורית, החשד סביר במיוחד לאור המימיקרי בבני משפחה, כמו אצל ירוקת החמור (Vogel בעל-פה). כעת נבדק נושא זה על-ידי ראובן דוכס) ובמילון (דן אייזיקוביץ בעל-פה). במקרה כזה צריך להראות, שקיים דמיון בין פרחי שני הזוויגים, שלנקבה אין גמול וכי יש מי שמתבלבל בין פרח הזכר לפרח הנקבה וכתוצאה מכך מבצע את ההאבקה.

ב. פרחים לבנים

צבע לבן הוא אמצעי בדוק להבלטה על רקע אפלול, וכמה חוקרים הראו זאת. במחקר שנעשה על אודות האבקה של פרחי אביב מקדימים, ביער נשיר בצפון אמריקה (Schemske et al., 1978) נמצא, שכמה מינים עשבוניים, המצויים

בתת-היער, הם בעלי פרחים לבנים או לבנבנים. מינים אלו מסיימים את מחזור חייהם לפני התפתחות מלוא העלווה. כאשר הטמפרטורה כבר נוחה דיה כדי להבטיח צמיחה (ופעילות חרקים) שאי הפרחה קודמים לשיא התפתחות החרקים (דבורים בוודות ודבורת דבש). צבע לבן, כך הם מדגישים, בולט במיוחד מול הרקע החום והירוק של קרקעית היער.

מקובל (Kevan, 1983) שפרחים לבנים מבוקרים על-ידי קשת מאביקים רחבה, אך ברור, שהצורה של הפרח עשויה להגביל את טיפוס המבקרים, כמו במקרה של יערה איטלקית, שם מבנה הפרח מותאם לחרקים ארוכי לשון. בפרח לבן ולא מתמחה יש לצפות לקשת מאביקים רחבה. החוקרים Baker and Hard (1968) הראו בקליפורניה, שהצבע הנפוץ בפרחי העשבוניים הוא צהוב, זאת בחורשים פתוחים ובערבות עשב, ואילו ביערות אפלים מתאפיינים הפרחים בצבעי ורוד ולבן. ההסבר לכך הוא, שבתת-הגידול הפתוחים (סמי-ארידיים) והמוארים היטב, שמורים לדבורים, בעוד פרחי היער מבוקרים על-ידי עשים וזבובים.

טבלה מס' 2: צמחי חורש לבני פרחים, שבני סוגם הגדלים בתת-גידול פתוחים בעלי פרחים צבעוניים

| מין המצוי בחורש (פרחים לבנים) | מינים המצויים בתת-גידול פתוחים וצבעיהם |
|---|--|
| דבקת סמואלסון דבקת האפונים דבקה זיפנית | רוב מיני הדבקה צהובים כמו: דם יהודה |
| צפרנית איטלקית צפרנית נפוחה צפרנית ענפה | רוב המינים בעלי צבע ורוד-סגול עז כמו: צ. מצרית |
| חספסנית הלבנון | חספסנית השדה (תכלת) |
| סחלבן החורש | באירופה יש מינים אדומים, ורודים, צהובים וירוקים |
| תלתן חריסני תלתן משולחף | רוב המינים צבעוניים (אדום, ורוד, צהוב) |
| סום שעיר סום משולש | רוב המינים צבעוניים (ורוד, סגול עז) |
| מרוות ירושלים (אוכלוסית החורש) | מרוות ירושלים (אוכלוסיות בתת וגריגה) אדום-בורדו |

(לפי א. שמידע)

סבלה מס' 3: נתונים על מספסי חורש ים-תיכוני

| הערות | הנף הירוק | עונת פליחה | תפוצת פרחים | מלניות הפרחים | האבקת רוח | מצאי ריח | נוכחות צוף | צבע הפרחים | גודל הפרחים (ס"מ) | צורת החיים | יום-תיכוני | מדינת מוצא פיסטוגיאורפי | מין הצמח |
|-----------------------------|-----------|------------|-------------|------------------|-----------|----------|------------|------------|-------------------|--------------|----------------|-------------------------|------------------------|
| מבוקר ע"י זבובים ודבורי דבש | ירוק עד | 11-9 | חי-ביתי | דו-מלני | - | - | + | ירוק-לבן | 0.3-0.2 | מספס | מלאו ים-תיכוני | M | אספוג חורש |
| | נשיר | 5-4 | - | דו-מלני | - | + | + | לבן-צהוב | | מספס | מלאו ים-תיכוני | S.M-ES-IT | יערה איטלקית |
| מבוקרת ע"י נמלים וזבובי רחף | ירוק עד | 5-3 | דו-מלני | | - | | | ירוק-צהוב | 0.5 | מספס | מלאו ים-תיכוני | E.M-IT | פואה מצויה |
| | נשיר קיץ | 10-4 | דו-ביתי | יחידות חי-מלניות | + | - | + | צהוב-ירוק | 0.7-0.5 | מספס | מלאו מדברי | E.M | שרבטן מצוי |
| | ירוקת עד | 7-4 | - | דו-מלני | - | ? | ? | לבן | 2.5-2 | מספס | צפוני | M-IT | זלזת מנוצה |
| | נשיר קיץ | 12-2 | - | דו-מלני | - | ? | ? | צהוב-ירוק | 6-4 | מספס | צפוני | M | זלזת הקרקנות |
| ממחרש כל שנה בחורף | לבס קיץ | 4-2 | חי-ביתי | חי-מלני | - | + | ? | לבן-ארגמן | 0.4-0.3 | גיאופיט מספס | ים-תיכוני | M-IT | סמוס מצוי |
| | ירוק עד | 21-10 | דו-ביתי | חי-מלני | - | ? | + | צהוב-ירוק | 0.4-0.3 | מספס | מלאו ים-תיכוני | M | קיסוסית קוצנית |
| | ירוק עד | 5-3 | חי-ביתי | חי-עלניים | - | ? | ? | צהוב | 1.5-1 | מספס | ים-תיכוני | E.M | לדעה-הנחש הסורית |
| | ירוק עד | 5-3 | דו-ביתי | חי-מלני | - | ? | ? | לבן | 0.6-0.5 | שח | ים-תיכוני | S.M-ES-IT | עצבנית החורש |
| | ירוק עד | 7-3 | - | דו-מלני | - | + | ? | צהוב-סגול | 3-2.5 | מספס | | M | סליל מספס (ס. ס. חורש) |
| | נשיר | 6-4 | - | דו-מלני | - | - | ? | לבן | 0.9-0.6 | מספס | צפוני | M.M | פסל לביד |
| | חי-שנתי | 4 | - | דו-מלניים | - | + | ? | ורוד-סגול | 3-2.5 | מספס | ים-תיכוני | E.M | אפון קפה |
| מבוקרת ע"י זבובים | ירוק עד | 11-9 | - | דו-מלני | - | + | + | ירוק | 0.4-0.3 | מספס | מדברי | ES-M | קיסוס חורש |
| | ירוק עד | 7-1 | - | דו-מלני | - | - | + | לבן | 1.5-1 | בן שיח ומספס | | M | פיסיון גדול |

מקרא לסימנים המופיעים בעמודת המוצא הפיטוגיאוגרפי

- M - ים-תיכוני
- E.M - מזרח ים-תיכוני
- N.M - צפון ים-תיכוני
- S.M - דרום ים-תיכוני
- IT - איראנו-טוראני
- ES - אירו-סיבירי

כאשר מסכמים את מחלקות הצבע בחורש, מתקבלת התמונה הבאה:

- א. פרחים קטנים צהובים-ירוקים: 16 מינים.
- ב. פרחים לבנים (מעל 1 ס"מ): 13 מינים.
- ג. פרחים צבעוניים (מעל 1 ס"מ): 5 מינים.
- ד. מואבקי רוח: 10 מינים.
- ה. אחרים: 4 מינים.
- סה"כ: 48 מינים.

מכאן מודגם היטב מיעוט הפרחים הצבעוניים בחורש, בהשוואה לבתה פתוחה או לבתי-גידול אחרים שופעי מאבקים.

במורן החורש הפרחים קטנים (6-9 מ"מ) אך מרוכזים בתפרחות צפופות (קוטר 5-8 ס"מ) דמויות מכבד או סוכך, ובאפקט התפרחת יש גם משום פיצוי על ממדיו של הפרח הבודד ולכן יש הצדקה לכלול מין זה בין הפרחים הלבנים ולא במחלקת הפרחים הקטנים.

כאן יוזכרו הוורדניים על שפעת פריחתם הלבנה (עוזרר, שזיף הדב, אגס סורי) והלבנה-ורודה (ורד הכלב). כמו כן מצטיינים בפריחתם הלבנה-צהבהבה לבנה רפואי וקסלב מצוי. למעשה, מבין העצים מואבקי החרקים וגדולי הפרחים - פרט לכליל החורש - כולט הם בעלי פרחים לבנים. מבין המטפסים, זלזלת הקנוקנות וזלזלת מנוצה מצטרפות לדגם הכללי.

צבעה הלבן-ורדרד-קרם של יערה איסלקית קשור להאבקת רפרפים (צבע בהיר, ריח עז, פריחה לילית, חוסר משטח נחיתה ועמדה אופיינית של אברי הרבייה) ובחורש שלנו זוהי דוגמה יחידה ובעייתית (בהרבה מקרים ספק אם הרפרפים מבצעים את ההאבקה ובאיזו מידה הדבר נעשה על-ידי דבורה גדולה בשם פרוקסילוקופה - אך זוהי סוגיה בפני עצמה). בעצם ניתן היה לצפות אצלה לשפע רב יותר של פרחים עתירי ניחוח - אמצעי העשוי להקל על איתורם, במיוחד בתנאי האורה לקויים (כמו בפרחי רפרפים).

סקירה של מיני עשבוניים המצויים בחורש, לעומת קרוביהם המצויים בשטחים פתוחים, מראה מגמה של הופעת פרחים לבנים (ראה טבלה 2). במיוחד בולטת התופעה בזן החורש של מרות ירושלים, המצטיין בצבע ורוד בהיר-לבן מול האדום-בורודי

של הצמחים בבתה. מיני סחלבן מצטיינים לרוב בצבעי צהוב, ורוד ואדום, ואילו המין המופיע בחורש הינו צח כשלג, אך בעל כתם צהוב היוצר ניגוד (למעשה המדובר בחיקוי אבקה).

ג. פריחה ראווה

ביער הגשם הטרופי ידועה (Bawa, 1983 ואחרים) התופעה של שפע פריחה; כל העץ מכוסה, בבת-אחת, בפרחים (לרוב גדולים) ובעלי גמול רב. בשנים האחרונות הוקדש לדגם פריחה זה דיון נרחב (Stephenson, 1982; Augspurger, 1980; Frankie et al., 1976; Gentry, 1974) ורבתה המחלוקת על אודות נקודה עיקרית אחת – אם יש גמול רב בצמח ושפע פרחים, כיצד תבוצע האבקה הדדית; הרי רוב הסיכויים הם שהמאביק לא יעבור מעץ לעץ ויספק את כל תצרוכתו בביקור בעץ אחד. בחורש הים-תיכוני בולטים בפריחה שופעת כליל החורש ומיני הוורדניים (עוזרר קוצני, שזיף הדב, חוזרר החורש, אגס סורי, ושקד מצוי).

כליל החורש הוא ממוצא טרופי ברור (מיני הסוג בוהיניה, הקרוב לו במשפחה, מואבקים על-ידי עטלפים: Ramirez et al., 1984) ומבקריו הן דבורי עץ (Xylocopa) ודבורים בודדות גדולות. לאור כמות הפירות העצומה הנוצרת, יש לשער שאיסטרטגיה זו של "כתם צבע" בנוף (וכמעט תמיד עצי הכליל מפורזים בנוף הצמחי ואינם מרוכזים בכתמים) מוכיחה את עצמה. הופעת הפרחים לפני העלווה מגבירה, כמובן, את אפקט המשיכה, ודי מפתיע שהפרחים הם חסרי ריח, למרות שפע הצוף. כאן יש מקום למחקר על אודות רמת ההאבקה מול כושר יצירת הפירות וכן על היחס בין תדירות מבקרים ושודדי צוף (כמו צופית ובלבול) לכמות מאביקיהם.

הוורדניים מציעים פרח לבן וריחני בעל שפע אבקה וצוף – לכאורה נראה הפרח כגנרליסט המציע את מדכולתו לכל דורש. מחקר שנעשה לאחרונה במיני ורדניים בחורש באנגליה (Yeboa, מידע אישי) מראה, שלמעשה, האבקה יעילה נעשית על-ידי מספר מועט של מאבקים, שאינם ייחודיים למין, אך מונים חלק קטן ביותר מכלל מבקריהם של הפרחים. כאן יש מרחב פתוח למחקר על אודות דגמי החזר אור של אורכי גל שונים (כולל אולטרא-סגול), משך הפריחה של פרח בודד וזמן חשיפת הגמול וכמותו מול פעילות החרקים. ההופעה המסיבית של כמות פריחה עצומה בזמן קצר יוצרת מוקד משיכה, העשוי לפצות על מחסור במאבקים בבת-הגידול.

אפשר לראות בין הוורדניים שני דגמי פריחה קיצוניים:

א. פריחה לפני הופעת העלים (שקד מצוי).

ב. פריחה עם העלווה (עוזרר אדום).

בעוד שאר המינים מצוילים אי-שם בעמדת ביניים (שני המינים הקיצוניים מתמידים במופע פנולוגי ברור), ראוי לציון שהשקד פורח ראשון בעונה (ט"ו בשבט, סמל האביב של הגננות, חל למעשה בעיצומו של החורף). בעונה זו טרם התבססה אוכלוסיית הדבורים (דבורי הדבש אינן נחשבות, מאחר שהובאו על-ידי האדם, אם כי קיימת בנושא זה מחלוקת מסוימת) וההופעה של פריחה מסיבית וחשיפה מירבית של הפריחה ללא עלווה, פירושם משיכה מירבית אפשרית, למעט המאבקים

הפוטנציאלים.

המינים הפורחים עם העלים מופיעים כבר בעיצומו של האביב, עונה בה מצוי שפע רב של חרקים, ועניין הבלטת הפרחים עשוי להיות פחות קריטי לגבי סיכויי ההאבקה, למרות שגדלה במקביל גם התחרות מצד צמחים פורחים אחרים. מוצא הוורדניים הוא מאיזור עונתי ברור (צפון אירופה ומרכז אסיה) וריתמוס הפריחה שלהם מתאים לתחילת עונת הפעילות שלאחר התרדמה החורפית, באותם בתי-גידול. פחות מרשימה בהופעתה היא פריחתם של הלבנה הרפואי והקטלב המצוי. הלבנה מושך דבורים רבות ונחשב על-ידי הכוורנים כפרח צוף, ואילו אצל הקטלב רב הסתום על הנגלה.

מתצפיות ראשוניות נמצא, שמאביקי הקטלב הן דבורים בודדות מסוגים שונים ודבורי דבש. מתוך הסתכלות על מאמצי ההדחקות של הצוף ומטען האבקה שעל גופם, הועלה חשד שאין הם המאביקים הלגיטימיים. מבנה הפרח (דמוי כד הפוך) שבולטים בו "חלונות אור", צוף וריח מתוק כשל תסיסה, מעלה את הספקולציה שזה פרח ספרומיופילי (פרח המואבק על-ידי זבובים, המוטעים לחפש בפרח מצע הטלה לביציהם). עד כה אין כל אישור לסברה זו, והיא בחזקת רעיון בלבד של כותב שורות אלו. בכל מקרה יוצר הקטלב מוקד של פעילות רבה סביבו, וביום חם אפשר לראות גלריה רחבה של מבקרים, המתמרנים איך להגיע אל הצוף המשחתי והמרוכז, וספק אם רובם מגיעים אליו. לפי המורפולוגיה של הפרח לא נופתע אם בכל זאת הוא יתגלה כפרח מלכודת הקשור לעניין הרמיה במצע ההטלה.

לסיכום סוגיה זו, פריחת הראווה באיזור היס-תיכוני אינה כה מרשימה כמו זו של האיזור הטרופי, אך בהחלט בולטת בעונת הפריחה. כתמי הצבע של כליל החורש ושל הוורדניים בולטים היטב בנוף, וסביר להניח שהשקעה עצומה זו נועדה למשיכת המאביקים.

ד. ריח

אנחנו מתרשמים בקלות מפרחים בעלי ריח בולט ומתעלמים, לרוב, מפרחים שריחם קלוש. יש לזכור שחוש הריח של החרקים רגיש יותר משלנו פי כמה מונים, ולעיתים הם עשויים לאתר פרחים ממרחק של עשרות ומאות מטרים (Bergeström, 1978). במקרים רבים יש קשר ברור בין צוף לבין ריח, וכך מבושמים רוב פרחי הוורדניים, ויש לראות בכך גורם פרסומת משני. מקרוב פועלים יותר הגרויים האופטיים.

לפרחים הקטנים הירוקים-צהובים (במיוחד לזכריים שבהם) יש ריח מיוחד, ולרוב קשורים לריחות אלו זבוביים, צרעות ודבורים בודדות. זוהי אמירה כללית מאוד ואיננו יודעים למשל, האם מיני האשחר נבדלים בריחותיהם ומהי חשיבות הריח כגורם בידוד אפשרי בין מינים מאותו הסוג.

כך למשל, עבורנו כליל החורש אינו בעל ריח מיוחד, אך אין להסיק מכך על אודות ריחניותו עבור המאביקים.

ניתן היה לצפות מצמחי חורש שבסבך (מטפסים וצמחי תת-יער) שיפתחו פרחים

ריחניים (היערה פתרה את הבעיה על-ידי פריחה בנוף העליון וריח עז) שאפשר יהיה לגלותם בסבך. אין בידינו די נתונים על משמעות הריח כגורם משיכה בצמחים רבים הנתפשים על ידינו כחסרים אותו (אספרג החורש, טמוס, קיסוסית). ניתן היה לצפות, שהפורחים בצל תת-היער יצטיינו בריח עז, במיוחד לעומת קרוביהם הגדלים בשטחים פתוחים, כאמצעי לאיתור פריחהם בסבך. ראוי לציין בסוגיה זו, שהצמחים המציעים חומר ריח כאמצעי משיכה וגמול לזכרי דבורים, התפתחו כולם ביערות טרופיים. גם אם אין הוכחה ברורה ללחץ סלקטיבי לקראת ייצור יותר חומרי ריח בסבך – אין ספק שמציאותו מהווה יתרון באיתור הפרחים. מעניין לציין, שהסקר המעודכן ביותר על ריחות כאמצעי משיכה בפרחים (Williams, 1983) אינו מתיחס לבתי-הגידול ולרקע האקולוגי של התפתחות חומרי ריח. הפרחים עזי הניחוח (לפי טווח פעולתם) קשורים ברמיה מינית (פסוידוקופולציה, כמו בדבורנית), בחיקוי מצעי הטלה (ספרומיפיליות, כמו ספלול החורש ומיני לוף) ובייצור חומרי ריח כגמול (ראה לעיל). לסיכום סוגיה זו, יש בידינו יותר רעיונות מפתרונות, ותצפיות מפורטות (במיוחד על משיכת זבובים וזבובי רחף) עשויות לתרום חומר על אודות חשיבות גורם הריח בחורש.

ה. עונתיות הפריחה ואורכה

ביער הגשם הטרופי אין עונתיות (Richards, 1952: 199) ולפיכך נראה לכאורה, כי אין משמעות לעונת הפריחה. מחקר מפורט שנעשה על-ידי Gentry (1974) בבני משפחת הביגנוניים, הראה את קיומם של דגמי פריחה מורכבים, הקשורים לאיסטרטגיות שונות של משיכת מאביקים, כמו למשל: פריחה שופעת וקצרה (פריחת ראווה), פריחה דלילה אך מפוזרת לאורך זמן, כמה גלי פריחה קצרים אך בעונות שונות.

באיזור הממוזג, שבו שולטות באופן ברור שתי עונות, שפע החרקים הוא בשלאו במרץ-אפריל. רוב צמחי החורש (טבלה מס' 1) פורחים בחודשים מרץ-אפריל, שהם שיא עונת הפריחה בארץ. יש לראות בעונת פריחה זו התאמה לתנאי האקלים הים-תיכוני, כאשר קיים צירוף של הטמפרטורה ומשק המים, בהקבלה לשיא פעילות המאביקים הפוטנציאליים. דווקא משום כך יש עניין מיוחד במינים המגלים ריתמוסי פריחה שונים.

פורחי סתיו – כמה ממיני המטפסים (אספרג החורש, קיסוסית קוצנית, טמוס מצוי, קיסוס החורש) הפורחים בעונה זו מצטיינים בפרחים קטנים ולא מושכים. זאת בניגוד בולט למבשרי הסתיו (דפני וחבריו, 1975) הפורחים אף הם בעונה זאת ומצטיינים בפרחים גדולים ויפים (חלמונית גדולה, כרכום נאה, סתוונית בכירה ורבים אחרים) או שופעים (חצב מצוי) הנחשבים כאמצעים להגברת המשיכה בעונה קשה זו של השנה (דוכס ודפני, 1985) אשר מצטיינת במיעוט חרקים. לעיתים קרובות מכוסה אספרג החורש בשפע פריחה ירקרקת-לבנה, ואז הפריחה בולטת לעומת הנוף הירוק-אפור. אל הפרחים נמשכים זבובים, דבורי דבש ונמלים. על-פי

התנהגות האחרונות, הנדחקות לחיק הנוצר בין בסיס האבקנים והשחלה, אפשר להסיק על מציאות הצוף. מכיוון שהן מטיילות על פני כל הפרחים, ייתכן שפה ושם יואבקו באקראי כמה פרחים. הסתכלויות על נמלים הראו נוכחות נדירה של גרגרי אבקה על גופן, וזו בהחלט סוגיה הראויה לבדיקה. התצפיות שבידינו אינן מפורטות דיין כדי להסיק על אודות דגמי ההתנהגות של הזבובים ודבורי הדבש וחלקם היחסי בהאבקה.

סקירת יבולי הפירות של מטפסים אלו מרמזת על כך, שאין הם סובלים ממחסור במאביקים, למרות הפרחים הצנועים והנחבאים אל הכלים, ויש מקום לברר מי הם המאביקים וכיצד הם נמשכים לפרחים אלו, שגם הגמול שבהם מועט ביותר. לעומתם, זלזלת הקנוקנות הפורחת בדצמבר-ינואר – שזוהי עונה קשה לפעילות החרקים עקב הטמפרטורה, הגשמים ומיעוט מקורות המזון – מצטיינת בפרחים לבנים גדולים, הנראים כבעלי כושר משיכה רב. פרחים בולטים אלו עשויים למשוך מאביקים, והעובדה שהם תלויים עשויה לשמש הגנה מפני נזקי הגשם (על כך ראה איזיקוביץ, 1979).

פורחי קיץ – הבולט מבין פורחי סוף הקיץ ותחילת הסתיו הוא החרוב המצוי; עונת פריחתו היא מסוף אוגוסט ועד תחילת נובמבר (פרט לגלי פריחה בלתי סדירים במשך החורף והאביב, שאינם מניבים פירות בשלים). החרוב מצטיין בכמה תכונות ייחודיות: הפרחים הם חד-מיניים והעצים (לרוב) דו-ביתיים; הן פרחי הזכר והן פרחי הנקבה מציעים צוף; הפרחים נישאים על גזעים ועל גבעולים חסרי עלים (קאוליפלוריה) והמאביקים הם: צרעות גדולות וקטנות, זבובי רחף ודבורי דבש, זאת בצד האבקת רוח. עונת הפריחה (בצירוף הופעת הקאוליפלוריה) מרמזת על מוצא טרופי. נוסף על כך את הממצא שנתגלה לאחרונה, עוד מין חרוב בהרי תימן, ובכך יש משום חיזוק לדעתו של זהרי, שהחרוב הגיע אלינו מיסוד טרופי עתיק, דרך הגשר האריתראו-ערבי ומשם למזרח התיכון ולשאר אגן הים התיכון. הצירוף של האבקה בלתי מתמחה בצד האבקת רוח, נחשב כפתרון לפריחה בעונת מצוקה למאביקים (דפני, בהכנה).

זלזלת מנוצה הפורחת בקיץ, מצטיינת בפרחים גדולים (ולבנים) אך עדיין קטנים לעומת בת סוגה, זלזלת הקנוקנות, ויש מקום למחקר השוואתי בנושא האקולוגיה של האבקה של שני המינים ביחס לעונת הפריחה השונה – מדוע שני מינים אלו נדחקו מעונת הפריחה הטובה לעונות גרועות יותר, האחת לחורף והאחרת לקיץ (תחרות? תלות במאביק עונתי?).

לעומת החרוגים הבולטים האלו, מצויה קבוצת ביניים של פורחי האביב המאוחר, כמו אוג הבורסקאים הפורח במאי-יוני.

כליל החורש מגלה אי-סדירות בולטת במועד תחילת הפריחה ולפעמים מופיעים גלי פריחה קטנים כחודשיים לפני עונת הפריחה העיקרית, באמצע החורף לאחר שבוע הם ובהיר או בסוף הקיץ. עדות למוצאו הטרופי של הכליל היא תגובתו לתנאי טמפרטורה גבוהים מהרגיל באיזור הים-תיכוני.

מקרה מעניין הוא פרטיון גדול: שיא עונת הפריחה הוא במרץ-אפריל אך פריחתו מפוזרת בין ינואר ליולי. ההאבקה נעשית על-ידי דבורים בודדות גדולות (כעת נחקר הנושא על-ידי רן גיל ממעגן מיכאל) ועדיין לא ברור, האם בשולי עונת הפריחה המדובר באותם מאביקים ובאותה יעילות האבקה. השוואת ריתמוס הפרשת הצוף וכמותו, מול המאביקים הפוטנציאליים בשפתניים מבתי-גידול שונים, עשויה ללמדנו באיזו מידה, אכן, מותאם הפרטיון יותר לחורש. מין זה, המופיע הן כשיח והן כמטפס (ואז עיקר הפריחה היא בנוף החיצוני) בולט היטב לעומת כל שאר בני משפחת השפתניים, קרוביו, הן בצבע הלבן והן בעונת הפריחה הארוכה והמפוזרת. בין איסטרטגיות הפריחה האופייניות לביגנוניים ביער הטרופי (Gentry, 1974) צוין דגם שכזה כאחת האפשרויות למקסימיזציה של מאביקים. בארץ פעילות הדבורים היא עונתית, וכעת נבדק נושא זה. על כל פנים, זהו חריג בולט שאפשר לראות בו יתרון בחורש, אך אין בידינו כל נתון שיאפשר שחזור התהליכים האבולוציוניים שלו.

משך הפריחה של עצי הראווה (של אותו פרט בודד) הוא קצר במרבית המקרים (שבועיים-שלושה) בעוד השיחים, המטפסים והעשבונים עשויים לפרוח במשך תקופה ארוכה יותר, וסביר לקשר זאת למאמץ המושקע בפריחה. למעשה, שקד מצוי וכליל החורש מתנהגים כמו מבשרי סתיו, והמלאי הנדרש לפריחה נלקח מרזרבות שנאגרו בשנה הקודמת. הפורחים עם העלים מיצרים חומרי תשמורת ומנצלים אותם באותה העונה.

גם כאן יש כר נרחב לבחינת הקשר בין עוצמת הפריחה, משך הופעתה ויעילות ההאבקה, זאת בשל הסינכרוניזציה בין הפרטים השונים. פרט של אגס סורי או זית אירופי, למשל, שיפרח במלוא העוצמה (על אף השוני ביניהם, לאחד פריחה בולטת ולשני פרחים קטנים) ללא תיאום עם פרטים אחרים – יבזבז את כל משאביו לשווא, עקב אי-הסבילות העצמית. מכאן שיש לברר את הקשר שבין שיטת הזיווג והצורך בהאבקה זרה, לבין ריתמוס הפריחה ועוצמתה, כרקע לחקר יעילות ההאבקה.

2. מאביקים והתנהגותם

ככלל, פרחים המואבקים על-ידי חרקים נדירים ביותר בצל כבד של יער (Beattie, 1972). לתופעה זו יש, לפחות, שני הסברים אפשריים.

א. דבורים בודדות (שהן כאמור המאביקות העיקריות בשטחים חשופים, באזורים הממוזגים, ראה Michener, 1979) מעדיפות לקנן בשטחים החשופים לאור השמש, היבשים יחסית (Batra, 1984).

חורש מוצל מגביל, איפוא, את אתרי הקינון האפשריים וכפועל יוצא את זמינות החרקים.

ב. האור והטמפרטורה כגורם בפעילות הדבורים. Beattie (1972) שחקר את האבקתם של מיני סגל (Viola) ביער סבוך, הראה, שאכן פרחים המצויים במעמקי היער מואבקים על-ידי דבורים בודדות וזבובי רחף, אך האבקה זו מותנית בחדירת

השמש מבעד לסכך. המאביקים נדדו עם כתמי האור, וכך נמצא, שפרחים ששהו בצל כבד אך במשך היום שפר מזלם והם הוארו במהלך תנועת השמש, לזמן קצר, די היה בכך כדי לאפשר ביקורי חרקים. מכאן, שלמקומו המדויק (מיקרו בית-גידול) של הפרט הבודד, יש משמעות רבה ביחס לסיכויי האבקתו; הפרחים הזוכים להארה ישירה כלשהי, במיוחד בפרצות בחופת הנוף, גדולים סיכוייהם להאבקה. מכאן ברור, שיש לעקוב אחר תנועת המאביקים במשך כל שעות היום ובאתרים שונים בתוך היער, כדי לעמוד על סיכויי ההאבקה.

יצוין כי כמה חוקרים (Perkins, 1919; Free, 1960; Linsley, 1958) הדגישו את חשיבות אור השמש, כגורם המעודד ביקורי חרקים בפרחים לעומת אלו השהים בצל, ואין בדברים אלה משום חידוש עקרוני, אלא הדגמה של תופעה ידועה.

במחקר שערכנו על אודות האבקת סחלבן החורש, נמצאו התופעות הבאות: סחלבן החורש נפוץ הן בשולי החורש והן בצל כבד, ממש מתחת לחופת הנוף של אלו (ועצים אחרים). הדבורים המבקרות (*Lasioglossum marginatum*) נמצאות פעילות בעיקר בטמפרטורות של 25°C ומעלה. כל ירידה בעוצמת האור, ולו גם צל ענן חולף, גרמה לירידה מיידית בפעילות הדבורים. צמחים שהיו בחלקות חשופות, בוקרו בתכיפות רבה יותר מאשר צמחים ששהו בצל כל היום ונמצאו במרחק מטרים ספורים מהצמחים המוארים. התוצאה התבטאה, כמובן, בשיעור עשית ההלקטים.

ביער היערנים נמצא שיעור עשית ההלקטים בחלקה חשופה 53.0 ± 10.8 (ממוצע+ סטית התקן) אחוזים ($n=30$ מספר הצמחים) ובצל 31.9 ± 14.0 . בחורשת האוניברסיטה, שם יש פרצות בחופת הנוף והצמחים זוכים למידה מסוימת של הארה, הנתונים היו 43.3 ± 7.0 בשטח פתוח ($n=48$) מול 38.7 ± 8.0 ($n=34$) כך שלמעשה אין הבדל. בצל כבד בתוך סכך נוף, אחוז עשית ההלקטים היה אפס.

מתוך השרטוטים (איורים 1 ו-2) אפשר לראות שכלל שגדל מספר הפרחים, כן קטן אחוז המופרים, ובצל ירידה זו היא חריפה במיוחד. גם משך הפריחה של פרח בודד הושפע מכך, והתוצאות מצביעות על אורך ממוצע בימים של 9.8 ± 1.6 בשמש, מול 6.8 ± 1.2 בצל.

מכאן, שלצמח המצוי בצל יש פחות סיכויים להיות מבוקר, הן משום פעילות הדבורים והן משום קיצור עונת הפריחה.

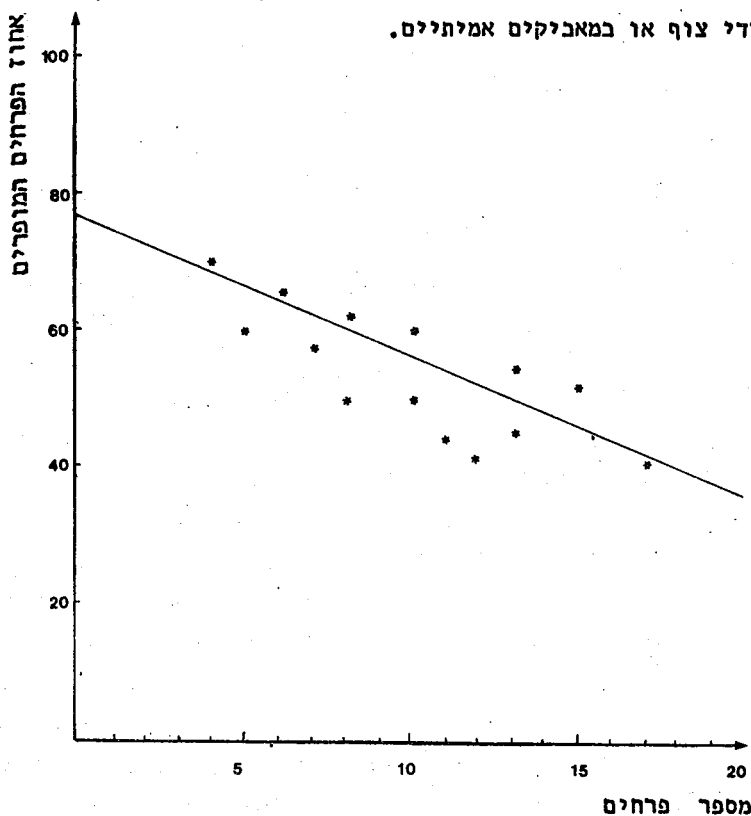
בן-חורש רחב-עלים מואבק על-ידי צרעות, הפרחים שופעים צוף גלוי ונמצאים, לעיתים קרובות, בצל כבד, ובכל זאת נצפתה רמה גבוהה של עשית הלקטים. עונת הפריחה ארוכה (מאי-אוגוסט) ונגמרת כאשר כל שאר הגיאופיטים האביבילים כבר גמרו לייצר את הלקטיהם.

לפי א. רבינוביץ-וילן (החי והצומח של א"י כרך 11 עמ' 225) מכילים פרחי הקיסוסית (זכר או נקבה?) צוף ומואבקים על-ידי צרעות. צרעות נמצאו גם כמאביקות חשובות בחורב המצוי, ולמעשה הן מצויות ופעילות כל הקיץ. לפחות שלוש תצפיות אלו (חורב, בן-חורש וקיסוסית) מרמזות על חלקן האפשרי של צרעות שונות בהאבקה בחורש, מה גם שרבות מהן מקננות על שיחים, ואין החורש מגביל

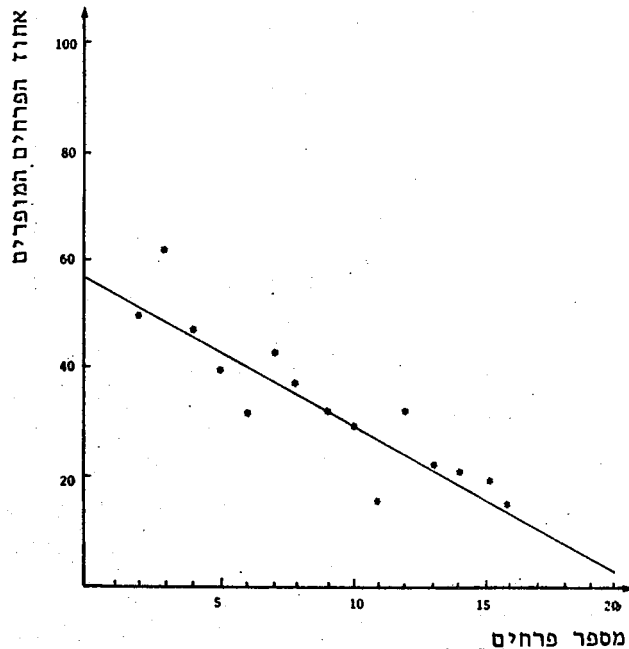
בהכרח את אחרי הקינון שלהן (Yeo & Corbet, 1983).
 זכוכי רחף פעילים בארץ במשך כל השנה (קפלן, 1975) ומהם רבים מעורבים
 בהאבקה. כיום מקובל (Gilbert, 1981) שרבים מהם אוספים לא רק אבקה, כפי
 שחשבו קודם לכן, אלא גם צוף. מכאן שיש לשים לב לחלקם בהאבקה במיוחד בחורש,
 שם פחות נפוצות הדבורים הבודדות, העשויות להיות מתחרות פוטנציאליות על
 מקורות צוף. לאחרונה מדגישים יותר ויותר (Willmer, בעל-פה) את חשיבות הצוף
 במשק המים של החרקים (ולא רק כמקור לאנרגיה) ופורחי הקיץ והאביב המאוחר
 עשויים למלא תפקיד נכבד כמקור פוטנציאלי לנוזלים.
 בנושא זה מצוי כר נרחב למחשבה – מי ממלא את מקומן של הדבורים הבודדות ואם
 אמנם הן כה נדירות בחורש.

ראויה לתשומת לב הערתו של א. דנין (החי והצומח של א"י כרך 11 עמ' 112) כי
 פואה מצויה מואבקה, בעיקר, על-ידי זבובונים ונמלים. עד כמה שידוע לי, זהו
 האיזכור הראשון של האבקה על-ידי נמלים בארץ! (תופעה נדירה אף בקנה-מידה
 עולמי).

יש מקום לבדיקה מעמיקה של הנושא גם במינים אחרים, קטני פרחים, ובאיזו מידה
 המדובר בשודדי צוף או במאביקים אמיתיים.



איור מס' 1: התלות בין מספר הפרחים לבין אחוז הפרחים המופרים
 יער היערנים – שמש



איור מס' 2: התלות בין מספר הפרחים לבין אחוז הפרחים המופרים
יער היערנים - צל

רוב הגיאופיטים מצטיינים בפרחים גדולים ובולטים ורובם ככולם מואבקים (פרט לדגניים וגומאיים) על-ידי חרקים. תופעה אופיינית לחורש היא היעלמות הגיאופיטים (נאוה, 1981 עמ' 242-243). בחורש ממוזג צפוני מוכרת התופעה של פליחת גיאופיטים ביער נשיר, בעונה הקצרה שבין סוף החורף להתכסות העצים בעלווה (Risser & Cottam, 1968). בתקופה זו קלימת הארה משמעותית בבית-הגידול. מכאן אפשר לקשור חוט ברור בין צל כבד, מיעוט חרקים והיעלמות הגיאופיטים.

גיאופיטים יפי פרחים (אדמונית החורש, סחלבן החורש, שנק החורש, בן-חצב החורש) כשם כן לא הם! אלו הם צמחים של שולי חורש, הזוכים להארה מדי פעם ולביקורי חרקים. בצל כבד כמעט ואין הלקטים והצמחים מתרבים בעיקר באופן וגטטיבי.

לסוגיה זו משמעות רבה בשמירת הטבע ובהגנה על פרחים יפים ו/או נדירים. היעלמות מיני צמחים עשבוניים עקב סגירת הנוף, נעשית למעשה (יחד עם גורמים אחרים כמו צל) גם באמצעות דחיקת המאבקים, הקטנת פעילותם וחוסר מקומות קינון מתאימים. למעשה, אין בידלנו מידע על אודות חרקי חורש אופייניים ומעורבותם בהאבקה, ונושא זה עדיין פרוץ לחלוטין. חורש שבו יש קרחות פה ושם ואינו סבוך מדי, יהיה עשיר יותר במאבקים ובפרחים גומלים, וזהו היבט נוסף בסוגיה של חורש סגור מול חורש פתוח.

3. האבקת רוח

ביער הממוזג הצפוני המינים השליטים הם מואבקי רוח (Regal, 1982) ואילו המינים המעוצים מואבקי חרקים (בעיקר ורדניים) הם בעלי תפוצה מפורזת ואינם בונים את עיקר הנוף הצמחי (א. שמידע - בעל-פה).

בארץ, לאור העובדה שאלון מצוי (או אורן ירושלים) הוא מין שולט וכל השאר הם מינים מלווים, אין מקום להכללה שכזו.

ראויה לחשומת לב העובדה שהפריחה מקדימה את הצמיחה. במינים ירוקי העד (אלון מצוי, אורן ירושלים ואלת המסטיק) אין התופעה בולטת, אך במינים הנשירים (אלה ארץ-ישראלית, אלון תבור, אולמוס שעיר, אלון תולע ומילה סורית) הדבר ניכר היטב. קל לפרש את הופעת הפרחים לפני העלווה (Whitehead, 1983) כהגדלת הסיכויים להאבקה, לעומת פריחה המופיעה בד-בבד עם קיום העלווה אשר מגבילה את ניידות גרגרי האבקה. במיני ירוקי עד (אלון מצוי ואורן ירושלים) אפשר לראות, שרוב הפרחים מצויים בשכבה החיצונית של חופת הנוף, ויש בכך משום הגדלת יעילות הפיזור ברוח.

ראוי לציון, שמיני אלון המצויים ביער טרופי במאלאיה, שם נדירה ביותר האבקה רוח, ההאבקה נעשית, כנראה, על-ידי חרקים, זאת לאור הקביעה, שפרחי הזכר ריחניים בעוד פרחי הנקבה חסרי ריח (Richards 1952: 93 אצל Corner).

גם בארץ נצפו דבורי דבש האוספות אבקה מאלון מצוי ואלת מסטיק, אך תופעה זו חסרת משמעות לגבי האבקה, שכן הדבורים אינן מגיעות אל פרחי הנקבה ולמעשה הן שודדות אבקה.

מבין 48 מרכיבי החורש שנסקרו, 12 מואבקים על-ידי הרוח, מהם 2 (זית אירופי וחורב מצוי) שהם גם מואבקי רוח וגם מואבקי חרקים. בעוד מיני אלון ואלה נפוצים ביותר, כמה ממואבקי הרוח, כמו ברוש מצוי, ערער ארזי ואולמוס שעיר, הם נדירים ביותר ולמעשה רליקטיים - מכאן שלא האבקת הרוח היא הקובעת, בלעדית, את סיכויי הצלחתו של מין מסוים בחורש היס-תיכוני.

IV סיכום ואחרית דבר

מכל האמור לעיל נראה, שהצירוף (בכוונה איני משתמש בביטוי הרכב, העשוי להעיד על יחסי תלות אפשריים) הנוכחי של טיפוס האבקה המצויים בחורש היס-תיכוני, הוא מעין צילום מצב של קובץ צמחים שעברו סלקציה (מבחינת ההתאמה למאבקים) באזורים שונים. העובדה שצמחים אלו מצויים כיום בסביבה אחת ובשפע (מי פחות ומי יותר) עשויה להעיד על כך, שאין מגבלות חמורות על ההאבקה אשר בכוחן לאיים על קיומו של מין זה או אחר. לו היינו מוצאים מינים נדירים בעלי מנגנוני האבקה ייחודיים, אפשר היה לראות בכך רמז להתאמה לסביבה אחרת ולחשוב אותם כצמחים שרידיים (רליקטים). אילו היו קיימים עוד מקרים של זני חורש (כמו מרות ירושלים) היו נתונים אלה מאפשרים להשוות את מנגנון ההאבקה של טיפוס הצבעים השונים, לעומת בעלי מנגנוני האבקה הנראים כמותאמים יותר

לתנאי החורש, ואז היה ניתן להסיק, שאנחנו מצויים בעיצומו של תהליך התפצלות אדפטיבית לקראת יצירת מיני חורש.

סביר להניח, שהגורמים העיקריים הקובעים את יכולת הקיום בתנאי חורש ים-תיכוני, קשורים למשק מים, צל, מינרלים ויחסי תחרות, וכי אין, בדרך-כלל (?) הגבלות חמורות על רביה כתוצאה ממחסור במאביקים.

כהתאמות "ים-תיכוניות" מובהקות, אפשר לראות מנגנונים המבטאים קו-אבולוציה עם דבורים בודדות. מכיוון שממילא הדבורים נדירות בחורש (האומנם?) הרי אין די נתונים לגיבוש תמונה כוללנית על "פרחי חורש טיפוסיים".

הרכב החורש הים-תיכוני הוא פסיפס של מינים, הבאים ממוצא אקולוגי וגיאוגרפי שונה, וככל הנראה חלה ההתהוות של מנגנוני ההאבקה לא באזורנו. הצמחים שהגיעו לכאן "הצליחו להסתדר" בנתונים הקיימים וללא צורך בולט בהתאמות לתנאים המקומיים; היתה להם פראדפטציה להאבקה כוללנית (גנרליסטית) וגמישות אבולוציונית רבה בסביבות האבקה שונות.

לאור הידוע עד כה, ובמיוחד לאור הבלתי ידוע, כדאי להצביע על כמה כיווני מחקר העשויים להבהיר את התמונה.

1) סקר דבורים בודדות (ומאביקים פוטנציאליים אחרים) בחורש, זמינות אתרי הקינון ומעורבותם בהאבקה.

2) בירור היחס בין גמול לבין פרסומת והאמנם פועל כאן הכלל (דני כהן, בעל-פה) שכל שרבה הפרסומת כן קטן הגמול, במיוחד בפריחת ראוה. כמו כן מן הראוי לבדוק, כמה מהפרחים מואבקים וכמה מאלו אמנם מבשלים פירות.

3) חקר מנגנוני ההאבקה בפרחים הקטנים והלא בולטים - אהידות ושוני. למרות ההכללה בנתונים המורפולוגיים, אין זה מן הנמנע שלכל אחד מהם יש מאביקים אחרים. במיוחד יש לבדוק את הקשר לזכובי רחף וצרעות, שנמצאו (בחרוב) מאביקים גם בחורש סגור למחצה.

4) חקר השוואתי של האבקת מיני הוורדניים - האם קיימים ביניהם יחסים של תחרות או של הדדיות (הגברת האפקט המשותף). האם קיים שוני במדיניות התגמולים ופיזור במרחב ובזמן.

5) המיקרו-אקלים של עץ בודד והשפעתו על תפוסת הגמול ואיכותו בתוך נוף העץ. בעץ רחב-נוף יש לצפות להבדלים בריכוז הצוף וכמותו, בפרחים החשופים לשמש לעומת פרחים המצויים בתוך נוף העץ. ולא יפתיע הדבר אם מאביקים שונים יהיו יעילים במידה שונה, באיזור המוצל מול האיזור החשוף.

6) אקולוגיה של האבקה של מינים נבחרים בהקשר של אקוסיסטמה (קשר למיני צמחים אחרים, יחסי גומלין בין המאביקים, קשר למיקרו בית-גידול וכו').

תודה לאבי שמידע, אשר הדחיפה לרשימה זו היא פרי דיון עמו, אם כי האחריות על כל המובא לעיל חלה עלי בלבד, וכך לדיני אינזיקוביץ ורייב עברי על הערותיהם לכתב היד.

הערה:

בבתי-ספר מחפשים נושאים לעבודות אקולוגיות ועבודות שנתיות. החורש הים-תיכוני מספק עשרות נושאים העשויים להבטיח תוצאות מפתיעות. כל הסתכלות בהאבקה (תיאור שלבי התפתחות הפרח, בדיקת הגמול: צוף ואבקה, תצפיות במבקרים ובמאביקים, בדיקת שיטת הזיווג, עיקוב אחר היחס בין מספר הפרחים למספר הפירות) תעלה בחתה שלל ממצאים מקוריים, ללא ציוד יקר.

ספרות

- איזיקוביץ, ד. (1979). פטנטים לפריחה בגשם. סלעית ז', 20-22.
- גינדל, י. (1952). היער ויעור הארץ. המעבדה לחקר היעור, רחובות. 342 עמ'.
- דפני, א., שמידע, א. ומ. אבישי (1975). הפריחה של "מבשרי הגשם" בצמחיית ארץ ישראל, טבע וארץ י"ז: 261-269.
- דוכס, ר. וא. דפני (1985). האבקה בפרחי חצב מצוי. רתם 17 (בדפוס).
- ויינשטיין, א. וג. שילר (1981). מיקרו-אקלים בחורש טבעי וניהולו למטרות חופש. ליערן 31: 12-17.
- נאוה, ז. (1981). אקולוגיה של אדם ונוף. גסטליט, חיפה. 287 עמ'.
- נהרי, נ. (1980). הצופית הארץ-ישראלית - התנהגות, אכילה וקשרה להרחבת תפוצתה הגיאוגרפית. עבודת M.Sc. המחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
- קפלן, מ. (1975). זבובי הרחף (Syrphidae) של ישראל. עבודת M.Sc. המחלקה לזואולוגיה, אוניברסיטת תל-אביב.
- שילר, ג. (1976). האקלים ביער אורן ירושלים. מדע כ': 291-292.
- שמידע, א. וכהן ד. (1983). זכר ונקבה ברא אותם, אבל למה. טבע וארץ כ"ו: 19-28.
- Augsburger, C.R. (1980). Mass flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollination attraction and movement. *Evolution* 34: 475-488.
- Baker, G.H. (1976). "Mistake pollination" as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. in *Tropical Trees: Variation, Breeding and Conservation*, ed. J. Barley, B.T. Styles, pp. 161-169. London: Academic.
- Baker, H.G. & P.D. Hurd (1968). Intrafloral ecology. *Ann. Rev. Entomol.* 13: 385-414.
- Bawa, S.W. (1984). Solitary bees. *Sci. An.* 250: 86-93.
- Bawa, K.S. (1983). Patterns of flowering in tropical plants. pp. 394-400. in: Jones & Little (1983).
- Beattie, A.J. (1972). Itinerant pollinators in a forest. *Madorno* 21: 120-124.

- Bergstrom, G. (1978). Role of volatile chemical in Ophrys - pollination interactions. in: G. Harborne (ed.), *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*. Academic Press, New York, pp. 207-230.
- Dafni, A. (1984). Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 259-278.
- Dressler, R.L. (1981). *The Orchids - Natural History and Classification*. Harvard University Press, Cambridge Mass., 332 p.
- Frankie, G.W., P.A. Opler and K.S. Bawa (1976). Foraging behaviour of solitary bees: implication for outcrossing of neotropical forest tree species. *J. Ecol.* 64: 1049-1057.
- Frankie, G.W. (1975). Tropical forest phenology and pollination plant coevolution. in: L.E. Gilbert and P.H. Raven (eds.), *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin, pp. 192-209.
- Free, J.B. (1960). *Insect Pollination of Crops*. Academic Press, London, 544 p.
- Gentry, A.H. (1974). Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Gentry, A.H. (1982). Patterns of Neotropical species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-80.
- Gilbert, F.S. (1981). Foraging ecology of hover-flies: morphology of mouth parts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecol. Entomol.* 6: 245-262.
- Janzen, D.H. (1971). Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.
- Janzen, D.H. (1975). *Ecology of Plants in the Tropics*. Edward Arnold, 66 p.
- Jones, C.E. and R.J. Little (1983). *Handbook of Experimental Pollination Ecology* (eds.). S & A Scientific and Academic Editions, New York. 558 p.
- Kevan, P.G. (1983). Floral colors through the insect eye: What they are and what they mean. pp. 3-30. in: Jones & Little (1983).
- Linsley, G.E. (1958). The ecology of solitary bees. *Hilgardia* 27: 543-599.
- Michener, C.D. (1979). Biogeography of the bees. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 66: 277-347.
- Perkins, R.C.L. (1919). The British species of *Andrena* and *Nomada*. *Trans. Entomol. Soc. London* 11: 218-319.
- Pijl, van der, L. (1961). Ecological aspects of flower evolution II. *Evolution* 15: 44-59.

- Pijl, van der L. and Dodson, C.H. (1986). *Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution*. Coral Gables, Fla. Univ. Miami Press. 214 p.
- Ramirez, N., C. Sobrevilla, N.X. de Enrech and T. Ruig-Zapata (1984). Floral biology and breeding system of *Bauhinia unguolata* (Leguminosae) a bat-pollination tree in Venezuelah "Uanos". *Am. J. Bot.* 71: 273-280.
- Regal, P.J. (1982). Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 497-524.
- Schemske, D.W., M.F. Wilson, M.N. Melampy, L.J. Miller, L. Verner, K.M. Schemske and L.B. Best (1978). Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology* 59: 351-366.
- Simpson, R.B. and J.L. Neff (1983). Evolution and diversity of floral rewards. in: Jones and Little (1983). pp. 142-159.
- Stephenson, A.G. (1982). When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? *Evolution* 36: 762-767.
- Vogel, S. (1982). Ecophysiology of zoophilic pollination. *Encyclopaedia of Plant Physiology* 12c: 560-611. Springer Verlag, Berlin.
- Whitehead, D.C. (1983). Wind pollination: some ecological and evolutionary prespecters. in: *Pollination Biology*, L. Real (ed.). pp. 97-107. Academic Press, Orlando, Fla.

חוג חובבי פרחים

נפתח!

פגישות החוג יתקיימו אחת לחודש, ובהן נטילל במסלול קצר,
תוך לימוד האקולוגיה של צמחים והאבקתם.

התחבורה במכוניות פרטיות.

פרטים נוספים והרשמה:

ראובן דוכס, מרכז רח"ס, כי"ס שדה הר גילה 91076.