

האבקה בסוגים **סחלב** ו**דבורנית** – אבולוציה מגמול לרמיה

אמוץ דפני

I	הסוג סחלב וקרוביו
	טקסונומיה
	תפוצה
	ספציאלציה
	אקולוגיה
II	מנגנוני האבקה – דגמים ומגמות אבולוציוניות
	שילוקלים כלליים
	רמיה מינית
	חיקוי פרחים
	חיקוי מקלט
III	הכלאות ומנגנוני בידוד
	הכלאות בתוך הסוג
	הכלאות בין הסוגים
IV	דיון ומסקנות
	לחצי סלקציה אפשריים לקראת איבוד הצוף
	רמיה שבריה מול רמיה שבראיה

מאמר זה עוסק במנגנונים האבולוציוניים האפשריים במעבר מהאבקה שבתגמול לקראת רמיה, בסוגים **סחלב**, **דבורנית** וקרוביהם שפתן ודקטילוריזה (*Dactylorhiza*).

I הסוג **סחלב**

טקסונומיה

למרות העבודות הרבות, העוסקות בעמדה הטקסונומית של הסוג **סחלב** (Soo, 1970; מחלוקת רבה סביב הבעיה, האם להכליל את מיני הדקטילוריזה (*Dactylorhiza*) בסוג **סחלב**, או להכיר בו כסוג עצמאי. הצעה הרווחת כיום (Vermeulen, 1947; Senghas, 1965, 1968) היא להכיר בסוג דקטילוריזה ולהפרידה מהסוג **סחלב**, זאת על סמך פקעות השורש המאובצעות, בניגוד לאלו הכדוריות של **סחלב**, וכן על סמך אורכם היחסי של החפים ביחס לפרחים. בדקטילוריזה החפים ארוכים יותר ומבנה התפרחת שונה מזה של **סחלב**. לאחרונה, נמצא גם בסיס כרומוזומלי להבחנה בין הסוגים (Couwet-Marc & Balayar, 1984).

בשנת 1972 הוצע (Löve & Löve) לייסד סוג חדש בשם *Vermeulen* (על-שם חוקר סחלביים דגול מהולנד, בשם Vermeulen, שנפטר ב-1981), האמור לכלול חמישה מינים מבין הסוג **סחלב** (בהם **סחלב פרפרני** ו**סחלב השקיק**). הנימוק להפרדה היה צורת השפית. מחקרים מאוחרים יותר הראו, שלהפרדה זו אין סימוכין, וזאת על סמך מספר הכרומוזומים, הזהה ככולם $2n=42$ (Sundermann & Bank, 1977).
הסוג **דקטילוריה** ידוע כקשה להגדרה במיוחד, ולפי עדות Soo (1980) בפלורה של אירופה "סוג קשה מבחינה טקסונומית, שמיניו מראים מידת השתנות רבה בין אוכלוסיות שונות, היוצר הכלאות בין-סוגיות תדירות, שלעיתים הן עקרות". נוכל להוסיף ולהעיר, שזה גם המצב בסוג **סחלב**.

תפוצה וספציאציה

המבוכה הרבה בסוגיות הגבולות בתוך ובין המינים, בסוגים **סחלב** ו**דקטילוריה**, מתבטאים היטב במספר המינים, המוכרים על-ידי מחברים שונים, שעסקו בנושא. הסוג **סחלב** כולל 25 (Sundermann, 1975) עד 32 (Soo, 1972) מינים, בעוד שבסוג **דקטילוריה**, יש המונים לפחות 40 מינים (Baumann & Künkele, 1982), 28 לפי Soo (1960), 15 לפי Nelson (1976) ורק 5 לפי Sundermann (1980).

מרכז הספציאציה של הסוג **סחלב** הוא מרכז אירופה וצפון-מרכז הים התיכון (Soo, 1982; Baumann & Künkele, 1982). רוב 18 המינים האנדמיים מצויים בשולי התפוצה של הסוג, מהם 5 מזרח-ים-תיכוניים (בהם **סחלב אנטולי**, **סחלב קדוש**, **סחלב הביצות**, **סחלב מצויר**, **סחלב הגליל**) 3 בצפון אפריקה ובאיים הקנריים ו-4 מינים מצויים בקווקז וצפון פרס.

סחלב מצויר קרוב ל**סחלב פרפרני** ומצוי רק בצפון ישראל (ואולי בדרום לבנון). שני המינים יוצרים ביניהם בני-כלאים בכמות רבה (hybrid swarm) (Dafni & Baumann, 1982) ככל הנראה, עקב הפגיעה בבית-הגידול של **סחלב מצויר** בידי האדם ושבירת מחסום הבידוד האקולוגי בין שני המינים. נראה, ש**סחלב מצויר** הוא מין צעיר, שאינו יכול לשמור על זהותו העצמאית בנוכחות רבה של **סחלב פרפרני**, עקב ההכלאות החוזרות עם המין השני.

סחלב פרפרני אופייני לבתות מוארות וחשופות, בעוד ש**סחלב מצויר** רווח בשולי חורש דליל. פגיעה בחורש גורמת לחדירת **סחלב פרפרני** לבית-גידולו של **סחלב מצויר**. המין הנפוץ יותר – **סחלב פרפרני** – מכליא עם המין הנדיר יותר – **סחלב מצויר** – והתוצאה, שבני-הכלאים הולכים ונעשים דומים, עקב אינטרוגרסיה, ל**סחלב פרפרני**, ולמעשה, בבתי-גידול מופרעים, חל איבוד מתמיד של **סחלב מצויר** לתוך אוכלוסיות של **סחלב פרפרני**.

דוגמה זו מבהירה עד כמה נחוץ ידע מעמיק על אודות שיטות הזיווג, ההכלאות, האקולוגיה של האבקה ובתי-הגידול של המינים האנדמיים, בסוג **סחלב**. הדגם המתקבל הוא של ספציאציה ניכרת בשולי איזור התפוצה של הסוג, ולא במרכזו

(כפי שהדבר גם בסוג דבורנית) והוא דורש תשומת לב מיוחדת. יש לראות בכך רמז, לאפשרות של ספציאציה אלופטרית בסוג **סחלב**, לעומת ספציאציה סימפטריית, כפי שהדבר בסוג דבורנית (Küllenberg & Bergström, 1973).

מרכז התפוצה של הסוג **דקטילוריזה** הוא מרכז אירופה, כולל שלוהה דרך מזרח הים התיכון אל קווקז (Soo, 1980; Nelson, 1976). מינים אנדמיים נמצאים בטורקיה (5 מינים) ובבלקן (2). בהשוואה לסוג **סחלב**, הסוג **דקטילוריזה** הוא, במידת מה, בעל תפוצה יותר צפונית ויותר מזרחית. נציגים של **דקטילוריזה** מצויים פחות במערב ובדרום הים התיכון, בהשוואה לסוג **סחלב**.

אקולוגיה

הסוג **סחלב** (Sundermann, 1975, 1980; Baumann & Künkele, 1982) נפוץ בעיקר ביערות פתוחים, חורשים (מקי), שיחיות ובתות, בהעדפה ברורה לתשתית גירנית (כ-20 מינים). כ-10 מינים מצויים ביערות, ורק מינים בודדים גדלים בבתי-גידול מוצפים (כמו **סחלב הביצות**).

רוב מיני **הדקטילוריזה** (Heslop-Harrison, 1968; Nelson, 1976; Soo, 1980;) מוגבלים לבתי-גידול לחים כמו ביצות, אחו לח, שולי שלוליות ומקומות מוצפים חלקים. רק מינים בודדים מצויים ביערות ובשוליהם. נראה, שהדרישות האקולוגיות השונות, בצירוף דגמים שונים של תפוצה גיאוגרפית, אחראים, במידת מה, לבידוד היחסי של שני סוגים אלו.

בבריטניה (Summerhayes (1968: 72) מציינים, שבת-גידול גירניים הם יבשים וחמים יחסית, ועוזרים לפצות את המינים הדרומיים על התנאים האקלימיים הקשים יותר – קור והצפה – האופייניים לאזורים היותר צפון-מערביים. במיוחד, מזכיר אותו מקור, בולט הדבר במיני **דבורנית וסחלב**. השקפה זו מקובלת גם לגבי תפוצת סחלבים בסקנדינביה (Nilsen, 1978: 81).

ניתוח בתי-גידול של הסחלבים בארץ (ראה חוברת זו) מראה, שרוב המינים מעדיפים תשתית גירנית. בתנאי אקלים ים-תיכוני, קשה להסביר תפוצה שכזו על סמך שקולים של פיצוי על טמפרטורה נמוכה או לחות יתר, השוררים בבית-הגידול. בתה-ים-תיכונית – בבית-גידול של תשתית גירנית – הטיפוסי לסחלבים, יש מחסור במינרלים עקב הבסיסיות הרבה. התוצאה היא מיעוט יחסי, הן של חד-שנתיים והן של גיאופיטים. המיקוריזה שבשורשי הסחלבים, מאפשרת להם לנצל טוב יותר את בית-הגידול הזה, שבו שוררת תחרות נמוכה, יחסית. באמצעות המיקוריזה הם מתגברים על המחסור במינרלים, ובכך יש, לדעתי, להסביר את הצלחת הסחלבים על תשתית גירנית. זו לא העדפה, אלא דחיקה. יכולת תחרותית נמוכה אופיינית לסחלבים יבשתיים, המוצאים מקלט בבתי-גידול מופרעים (Sanford, 1974).

סנפורד מחשיב את הסחלבים היבשתיים כ"כאלו המותאמים לשטחים מופרעים". החורש הים-תיכוני הטיפוסי והבתות, שהם כה עשירים בסחלבים, יכולים בהחלט להיחשב

כבתי-גידול מופרעים, עקב התערבותו הבלתי-פוסקת של האדם בריבוא השנים האחרונות (Küllenberg & Bergström, 1976). נוסף לכך את הופעתם של כמה מינים (דבורנית הדבורה, דבורנית דינסמור, סחלב השקיק, סחלב קדוש ושפתן מצוי) בשולי הפירות, תלים ארכיאולוגיים, פסולת מחצבות ומעזבות – כולם בתי-גידול זמניים, הידועים בתחרות הנמוכה השוררת בהם, בשנים הראשונות להתחדשות הצומח. עם גבור הצל וצפיפות הצמחים האחרים, נעלמים הסחלבים, כפי שאופייני למינים מלישבים (colonizing species).

II מנגנוני האבקה – דגמים ומגמות אבולוציוניות

שיקולים כלליים

כאשר בוחנים את הקירבה הסיסטמטית בין הסוגים הקרובים סחלב, דקטילוריזה, שפתן ודבורנית, סביר להניח, שמוצאם מצורת יסוד משותפת, מעין "Proto-Orchis" (סחלב ראשוני), שהיתה בעלת צוף. יש להניח, שצורת אב זו היתה מצוידת בדורבן ובפרחים ריחניים בעלי כושר משיכה אופטי. מצב שכזה מוצאים כיום בסחלב ריחני, סחלב קדוש ובן-סחלב צריפי.

ברגסטרם (1978) אשר חקר את מנגנוני האבקה בסוג דבורנית, באמצעות דבורים בודדות וקרוביהן, הדגיש את חשיבות התעופה החוזרת סביב אותם אתרים, במחזור החיים של אותם חרקים. דגם כזה של תעופה, ממלא צרכים חשובים במחזור החיים – צרכים הקשורים לרבייה, הזנה וקינון, ונראה שיש לכך חשיבות רבה בהתפתחות מנגנוני האבקה, בקבוצה זו של סחלבים.

רמיה מינית

שני חוקרים (Ames, 1937; Meeuse, 1973) הדגישו, בקשר לאבולוציה של הזדווגות מדומה, שהפרחים היו במקורם מציעי-גמול תמורת שירותי האבקה. רמיה על בסיס מיני, פונה יותר אל הזכרים מאשר אל הנקבות (Faegri & Van der Pijl, 1975: 75). ככל הנראה, לזכרים יש אינסטינקטים פחות מפותחים של הזנה מאשר לנקבות, ולכן הם חשופים פחות למשיכה ממקור מזון. קולנברג (Küllenberg, 1961: 282) מציע, שריח, כחומר משיכה מיני בחרקים, היה ודאי קיים בפרחים לפני איבוד הצוף ולפני שלשפית היה דגם של חרק. כמו כן הוא מציע, שישנם צמחים שונים, המליצרים חומרים המושכים חרקים באופן מיני. לפיכך, מניחים Küllenberg & Bergström (1976), שחומרי משיכה מיניים בחרקים הם עתיקים, וכי הסוג דבורנית התפתח מאוחר יותר במהלך האבולוציה. משיכה מינית נחשבת (Van der Pijl, 1966) כתכונה עתיקה במשפחת הסחלבים, היות והצורות הפריליטיביות שבמשפחה, מליצרות הן צוף והן ריח. השלב הלוגי הראשון, מצורה קדומה בעלת צוף לקראת הזדווגות מדומה, הוא תהליך, שבו מיוצרים הן חומר משיכה מיני והן צוף. זהו שלב מעבר, שכבר נמצא בסחלב

אוטרולי *Diuris penduculata*, המושך זכרים של הדבורה *Halictus languinosus* (Coleman, 1932). הזכר משתכר מהצוף ונשאר חסר-תנועה בתוך הפרחים למשך כמה שעות.

ברגסטרם (1978) הניח, שהצורות הקדומות של דבורנית בוקרו הן על-ידי זכרים והן על-ידי נקבות. במהלך האבולוציה, לקראת מצב של האבקה בלעדית באמצעות זכרים, היה שלב מעבר, שבו "ניצל" הצמח הבדלים ביולוגיים בין הזכר לנקבה ל"יתרוננו" הוא. השערה זו מתאימה למקרה של *Orchis papilionacea* (Vogel, 1972), המואבק על-ידי זכרים של הדבורה *Eucera tuberculata*, המפטרלים סביב טריטוריה – התנהגות האופיינית לזכרים בלבד. הפרח אינו מציע כל גמול, ויעילות ההאבקה (כ-50%) מצוינת דרך האבקה מוצלחת.

החוקרים פילגרי ו-ואן-דר-פיל (1979: 75) מתארים "האבקה פגישה" (rendezvous pollination) במסגרת רמיה מינית. הם מתייחסים למקרה, שבו קיימת נוכחות בו-זמנית של שני הזוויגים של המאביק, המבטיחה זיווג. האבקה פגישה תתבצע בשני מקרים: 1. ההאבקה על-ידי החרק תלויה בנוכחות הזוויג השני ואינה מתקיימת כתוצאה מפגישה מקרית עקב גורם משיכה אחר. 2. ההזדווגות מבטיחה את יעילות המאביקים.

הנקודה המכריעה במקרה של *Orchis papilionacea* באמצעות "האבקה פגישה" היא, באיזה אופן נכלל הצמח בטריטוריה של הזכרים ואלו גירויים פועלים עליהם לשם משיכה אל הפרח. סביר להניח, שהמדובר בגירוי של ריח, מאחר שחומרי ריח נדיפים מעורבים בהתנהגות המינית של דבורים וצרעות (Küllenberg & Bergström, 1976).

היה מי שהציע (Dressler, 1981: 188) כי מנגנון כזה של האבקה, עשוי להיות שלב באבולוציה של פרח בעל דורבן וחסר צוף, לקראת התפתחות ההזדווגות המדומה, בדרך שהוא קיים בסוג דבורנית.

השלב הבא בהתפתחות שכזו עשוי להיות כזה, שבו "אי-יכולת ההבחנה המינית של הזכרים, תנוצל על-ידי הצמחים לשחרור כמה משלבי ההתנהגות המינית של הזכרים" (Bergström, 1978). תופעה כזאת קיימת אצל **סחלב הגליל** (Bino et al., 1982) המואבק בלעדית על-ידי זכרי הדבורה הבודדת *Lassiglossum marginatum*, למרות נוכחות בו-זמנית של הנקבות בזמן הפריחה. הפרחים משגרים ריח כבד, הפועל כאמצעי משיכה מיני על זכרי אותה דבורה בלבד. מרגע שנמשכו הזכרים, הם מתקיפים את הנקודות הכהות שעל שפית הפרח, ותוך כדי כך מוציאים את האבקיות. רצף האירועים של התנהגות הזכרים על הפרחים, דומה לזה שתואר (Barrows, 1975) אצל זכרים של *L. zephyrum*, הנמשכים אל הנקבות בנות מינו. מכאן ההשערה, ש**סחלב הגליל** מייצר חומר משיכה מיני ספציפי, הדומה לפרומון של נקבת הדבורה *L. marginatum*.

כמה חוקרים (Ames, 1932; Van der Pijl & Dodson, 1966: 134, 140; Vogel, 1975; Jacobsen & Rasmussen, 1976) הדגישו, שהגומחה המנוצלת בהזדווגות

המדומה היא ה"פרוטאנדריה", מנקודת מבטו של החרק; זו התקופה (שבועיים-שלושה) שבו הופעת הזכרים לגיחת הנקבות. בתקופה זו קיים עודף זמני של זכרים התרים אחר נקבות. בנסיבות אלו, יורד סף הגירוי שלהם, והם מנסים להזדווג אפילו עם העצמים הרחוקים מלהידמות לנקבות. מחסור זה בנקבות מנוצל על-ידי הדבורניות (Proctor & Yeo, 1973: 243). בכל זאת, קלימות עדויות, שדבורניות מבוקרות על-ידי זכרים גם לאחר גיחת הנקבות (Küllenberg, 1950; Graff, 1977; Gölz & Reinhardt, 1977). זוהי הוכחה לכוח המשיכה החזק של ריח הדבורניות, והוכחה לכך, שגיחה מוקדמת של זכרים, אינה תנאי בל יעבור להבטחת ההזדווגות המדומה.

סחלב הגליל מושך רק זכרים, למרות שפע הנקבות המצוי בו-זמנית. בדומה לכך, העדיפו זכרי הצרעה *Lissopimpla excelasa* באוסטרליה, את פרחי הסחלב *Cryptostylis* על פני הנקבות, כאשר הוצעו שניהם בו-זמנית (Stoutamire, 1974; Erickson, 1951). מכאן ההצעה, שהצמחים מפעילים "גירוי-על" (Super stimulus) (Tinbergen, 1951: 41) המפעיל רצפטורים אחרים מאלו המופעלים על-ידי אותות הריח, המשוגרים על-ידי הנקבה. מנגנון שכזה הוצע (Bergstrom, 1978) לגבי האבולוציה של הזדווגות מדומה בדבורניות. חוקר זה הציע, שהפרחים מפעילים גירוי בעוצמה חזקה יותר מהגירוי הנורמלי, כדי למשוך ולרגש זכרים. הדבר נעשה באמצעות תרכובות נדיפות, הפועלות על תאי חוש קלימים, הקשורים בהתנהגות מינית. הפרח מליצר חומרים, אשר עשויים להיות זהים לחומרי הגירוי של הנקבה או שונים מהם. המקרה של **סחלב הגליל** מהווה ניסוי טבעי, שבו קיימת בחירה בין ריח הפרח לבין נקבה אמיתית. רק השוואה כלמית בין חומרי הריח שבפרח לאלו שבפרומון, תוכיח, האם מדובר בחיקוי של פעולת ההורמון בלבד, או גם בליצור של אותה תרכובת בדיוק.

השלב הסופי והמסובך ביותר בקו התפתחות זה, הוא תופעת ההזדווגות המדומה (pseudocopulation) כפי שהיא מצויה בסוג **דבורנית** (Correvon & Pouyanne, 1961; Ames, 1937; Kullenberg, 1961). בניגוד למנגנוני ההאבקה שתוארו עד כה, ההזדווגות המדומה בדבורנית קשורה בגירוי כלמי, חיקוי אופטי וגירוי שבמגע (Kullenberg, 1961, 1973).

קולנברג וברגסטרם (1976) הניחו, שהאבולוציה של **הדבורנית** החלה בהתפרצות (explosive evolution) והתקדמה, לאחר מכן, צעד אחר צעד, בכיוונים שונים. אם מניחים אבולוציית צעד-צעד בטיפוסים שונים של מאביקי הדבורניות, כפי שהניחו Malyshev (1968) ו-Michener (1974) אזי סביר להניח התפתחות אבולוציונית דומה גם בסוג **דבורנית** (Küllenberg & Bergström, 1976).

מניחים, שהלחצים הסלקטיביים שגרמו ליצירת המינים בסוג **דבורנית**, הם התנודות האקלימיות שבמזרח אגן הים התיכון וריבוא השנים האחרון של פעילות האדם באיזור (Küllenberg & Bergström, 1976). מאחר שהתנודות האקלימיות חריפות יותר בגבול האיזור הים-תיכוני והאירנו-טורני, הן במזרח הים התיכון

(טורקיה-ישראל) והן בצפון אפריקה, ניתן היה לצפות לשפע של צורות של דבורנית באזורים אלו. למעשה, מרכז הספציאציה של הסוג **דבורנית** הוא בתחום האקלים הים-תיכוני המתון והלח ביוון (Nelson, 1962) ובני הסוג הולכים ונעשים נדירים, ככל שהולכות ומחריפות התנודות האקלימיות. לעומת זאת, ברור שפעילות האדם יצרה בתי-גידול חדשים והפעילה לחצים סלקטיביים כבדים על הצמחיה המקומית, אך עדיין אין זה ברור אם אפשר לייחס זאת באופן יחודי לסוג **דבורנית**.

קיימת השערה (Stebbins, 1970: 320) שהמעבר להזדווגות מדומה ב**דבורנית**, באיזור הים התיכון, קשור בהתאמה לאתרים לבשים, יחסית, אשר בהם חשובה הבשלת זרעים מהירה לפני תחילת העונה היבשה. לפי מקור זה, מאחר שזכרי הדבורים בוקעים מוקדם יותר, הרי ההתאמה אליהם תתבטא בהקדמת הפריחה. לפי התצפיות הפנולוגיות במיני הדבורנית בארץ, הרי הפריחה מתחילה בסוף נובמבר (**דבורנית שחומה**) ומסתיימת בסוף מאי (**דבורנית גדולה**) כאשר כל המינים המקדימים כבר הבשילו הלקטים. ייצור ההלקטים הגבוה של **דבורנית גדולה** (20% עד 60% מכלל הפרחים) אינו תומך בהשערה דלעיל, של הקדמת פריחה כאמצעי הימלטות מפני יובש; לפי הסבר אחר, לחץ הסלקציה למועד הפריחה קשור לפנולוגיה של המאביקים (פ. פאולוס, בעל-פה).

הקשר הבלעדי מין חרק-מין **דבורנית** (לכל מין מאביק בלעדי, אך לעיתים עשויות להיגרם טעויות על-ידי ביקורים משניים, שהם בטלים בשישים) פירושו איום אבולוציוני, מאחר שגורל הצמח תלוי באופן מוחלט בשפע המאביק (Ames, 1937). המספר הנמוך, יחסית, של פרחים לצמח ב**דבורניות**, בהשוואה לסוגים קרובים, מרמז על כך, שפעילות החרקים עשויה להגביל את יצירת הפירות, יותר מאשר הגבלה של יכול הזרעים (Proctor & Yeo, 1973: 250).

דבורנית הדבורה מליצגת מקרה מיוחד, שבו האבקה עצמית היא שיטת הרבייה העיקרית, עקב מבנה הפרח (Darwin, 1888; Correvon & Pouyane, 1916; Wiefelsputz, 1964) ובכל זאת נצפתה פעילות מאביקים (Schremmer, 1959; Kullenberg, 1973). היינריך (1979: 200) מציע שתי השערות חלופיות על מנת להסביר את כשלון ההזדווגות המדומה ב**דבורנית הדבורה**: א. המאביק נכחד. ב. הדבורים למדו להימנע מהפרח שאין עמו גמול. ההצעה הראשונה נדחית, הן על סמך תצפיות בביקורים בפרח (Kullenberg, 1973) והן על סמך בדיקות אלקטרופיזיולוגיות של השפעת ריח **דבורנית הדבורה** על מאביקתה *Eucera tuberculata* (Priesner, 1973). ההשערה השנייה נדחית על סמך ההנחה, שבהזדווגות המדומה מופעלות תגובות מולדות, שאינן נחשפות ללמידה, וכתוצאה מכך אף להימנעות (Vogel, 1975). לאחרונה יש הטוענים (Paulus & Gack, 1983) שקיימת למידה אצל הדבורים, וכי הן נמנעות יותר מאוחר מביקור בפרחים. יש לצפות לעדויות ניסויות נוספות לשם הבהרת נקודה זו, שכן התוצאות ניתנות

לכמה פירושים. נימוק שני לדחילת השערתו של הלינריך הוא התפוצה הרחבה של דבורנית הדבורה גם מעבר לתחום התפוצה של המאביק. לפי פוגל (מידע אישי) יש להתיחס אל דבורנית הדבורה כאל מין מיישב. האחידות במורפולוגיה של הפרח, למרות התפוצה הגיאוגרפית הרחבה, משמשת עדות להיות מין זה צעיר, המתפשט במהירות, ללא איבוד זהותו באמצעות הכלאות.

האבקה עצמית מצויה גם במינים אחרים של דבורנית (Wolf, 1959; Dafni, 1981; Summerhayes, 1968). במקרה של דבורנית צהובת-שוליים, נצפה אחוז גבוה של האבקה עצמית סדירה (עד 17% מכלל הפרחים). היות וזוהי אוכלוסיה מבודדת, ניתן לשער, שאולי קיים מחסור במאביקים. עדות נוספת לבעיות אפשריות בהאבקה, היא מציאותה של רביה וגטטיבית סדירה במין זה – תופעה הנדירה בדבורניות. גם בדבורנית גדולה נצפתה, הן האבקה עצמית והן רביה וגטטיבית (נאמן, 1968) ולעיתים קיים מחסור במאביקים בשנים מסוימות. בדבורנית דינסמור קיימת הופעה קבועה של האבקה עצמית בשלעור נמוך (עד 7%) בצד רמה גבוהה של האבקה, ויש לראות בכך מנגנון לשעת חירום של מין מיישב!

חיקוי פרחים

במנגנון זה "מנצלים" הפרחים את יצר ההזנה של המאביקים, כשם שהדבר מתרחש ברוב מיני הפרחים המציעים גמול, אך במקרה זה ללא תמורה אנרגטית למאביק. רק שני מינים בסוג סחלב הם בעלי צוף – סחלב ריחני (Eberle, 1974) וסחלב קדוש (Dafni & Ivri, 1979). סחלב ריחני מושך קשת רחבה של מאביקים, בהם: דבורים בודדות מסוגים שונים, דבורת דבש, צרעות, דבורי עץ ואפילו פרפרים (Dafni & Ivri, 1979; Peisl & Forster, 1975; Vöth, 1975). רוב המאביקים מבקרים כמה פרחים באותו הצמח וגורמים בכך להאבקה שכנים, שמשמעותה הגנטית היא כשל האבקה עצמית לכל דבר.

סחלב השקיק, מין חסר צוף, לעיתים גדל בו-זמנית עם סחלב ריחני ומושך ממנו מאביקים. יעילות האבקה גבוהה למדי (30%) ומאחר שהמאביקים מבקרים רק פרח אחד או שניים באותו עמוד תפוחת, הרי שרוב האבקה המתבצעת, היא האבקה זרה. כעדות לטעויות של המאביק, נמצאו בחורשת טל בני-כלאים בין סחלב ריחני וסחלב השקיק (Dafni & Ivri, 1979). שפרנגל (Sprengel, 1793: 277) היה הראשון, שהבחין בדורבנים הריקים של מיני סחלב, וכינה את הפרחים בשם "פרחים בעלי צופן מדומה". דרווין (1890: 28) וקנוט (1909: 396) הניחו, שהחרק המבקר, מנקב את דפנות הדורבן ומוצץ את מוהל התא. ואן-דר-פיל ודודסון (1966: 79) שיערו, שהמאביקים יגלו עד מהרה, שאין מזון בחלל התא של דקטילוריזה (חסרת צוף). למעשה, הוכח (Daumann, 1941, 1970) שאין צוף זמין או נוזל מזין אחר בחלל התא, וכי המדובר בדורבנים ריקים, המשמשים כצופנים מדומים. הביקור בפרחים אלו הוא חסוף, אך די בו כדי להבטיח האבקה.

לאור זאת, הונח (Dafni & Ivri, 1979) שהאבקת המינים חסרי הצוף בסוג **סחלב**, עשויה להיות מבוססת על חיקוי (מימיקרי) אופטי ו/או ריחני (אולפקטורי) של פרחים גומלים. ההשערה היתה, שמיני **סחלב** מרמים מאבקים המחפשים צוף. מגנון פחות משוכלל, הקשור לחיקוי פרחים, הוא חיקוי כללי של דגם החיפוש (search image) של פרחי צוף, ללא קשר למודל מסוים. טיפוס זה של רמיה כונה על-ידי Little (1983) בשם "מימיקרי המבוסס על נאיביות". למעשה, כל דוגמאות המימיקרי מבוססות על מידה מסוימת של נאיביות, כמו חיקוי פרחי זכר על-ידי פרחי נקבה (Baker, 1978), חיקוי פרח-פרח (מימיקרי בייטסי, ראה להלן) ודוגמאות אחרות. לפיכך, מינוח זה אינו מוצלח, ומוצע להחליפו במונח "מימיקרי ללא מודל". כבר צוין (Little, 1983) שקיימת בעיה בנסיון לכלול תופעה זו במכלול של מימיקרי, מאחר שלא קיים מודל מתאים, והוא מציע שהמודל (אם אפשר לקרוא לו כך) הוא האינסטינקט של המאביק התר אחרי דגם "חיפוש".

מקרה שכזה נמצא ב-*Dactylorhiza sambucina*, על-ידי Nilsson (1981, 1980) בשוודיה. מין זה מואבק באופן בלעדי על-ידי מלכות בלתי מנוסות של הסוג **בומבוס** (*Bobmus lapidarius*, *B. sylvarum*), בטרם הותנו למקורות המזון שלהן. לאחר כשבוע, כאשר המלכות כבר בנו קנים והן עפות באופן סדיר אל מקורות המזון, יורד באופן תלול מספר הביקורים ב**דקטילוריזה**.

מקרה דומה נצפה ב**סחלב הביצות** (ע. תמיר וא. דפני, בהכנה), המואבק על-ידי **דבורה ארוכת-מחוש** (*Eucera* sp.). ככל שמתקדמת עונת הפריחה, כן יורדת תדירות הביקורים בפרחים. על סמך גרגרי אבקה שנלכדו בצלקת, הובהר, שמקורות המזון של הדבורה הם בעיקר קטניות (**ביקיה צרפתית**) ומורכבים (**גדילן וברקן**). מין זה מופיע, לעיתים, באוכלוסיות גדולות, ואחוז יצירת ההלקטים עשוי להיות תלוי בכמות הדבורים הבלתי מנוסות. מבין הפרחים שהופיעו בשבוע הראשון לפריחה, 70% יצרו הלקטים, בעוד שאלו שפרחו בשבוע האחרון, יצרו רק 10% מן ההלקטים. מנגנון דומה תואר אצל שני מינים נוספים בסוג **סחלב** (Dafni & Woodell, 1986; Nilsson, 1983).

סינדרום יחודי של שלוב רמיה וגמול נמצא (Dafni & Woodell, 1986) במין *Dactylorhiza fuchsii* באנגליה. פועלות של **בומבוס** (*Bombus terrestris*, *B. lapidarius*) נמצאו מרומות, בעוד ש**דבורת הדבש** אוספת גמול. משך הביקור של פועלות ה**בומבוס** הוא קצר (3-6 שניות), ולרוב הן מבקרות רק פרח אחד בעמוד התפרחת. מספר האבקיות הממוצע לדבורה הוא שניים, לערך. **דבורת הדבש** מבקרת כמה פרחים בכל צמח, משך שהותה הממוצע בפרח הוא 5-30 שניות וממוצע מספר האבקיות לכל דבורה הוא בסביבות 4 (עד 122). דגם הביקור של דבורי ה**בומבוס** אופייני לביקור בפרחים חסרי גמול, בעוד שהדגם של **דבורת הדבש** מתאים לאיסוף גמול. **דבורת הדבש** נצפתה כשהיא מלקקת מנוזל הצלקת, אשר נמצא עשיר בגלוקוז (עד 10%) וכמותו עשויה להגיע לכדי 1.5 מיקרוליטר לפרח. הועלתה סברה, על כן, שנוזל זה

הוא הגמול שמקבלת הדבורה. הצירוף של מנגנון הרמיה בצירוף האבקה גומלת, מתבטא בשיעור הגבוה של עשית ההלקטים במין זה (70%-80%). ההלקטים מפוזרים לכל אורך עמוד התפרחת, בעוד שב-*Dactylorhiza sambucina* חסרת הגמול, ההלקטים נוצרים בעיקר בחלק הבסיסי של התפרחת (Nilsson, 1981).

סחלב פרפרני (Dafni, 1983) אינו מציע כל גמול ומושך דבורי בר מסוגים שונים (*Eucera clypeata*, *E. nigrifacies*, *Melecta mediterranea*, *Anthophora* sp.) שהן המאביקות הרגילות של מינים גומלים אחרים: עירית גדולה, זמזומית מצויה ומרווה משולשת. סחלב פרפרני פועל בדרך רמיה, ככל הנראה, תוך ניצול יכולת ההבחנה הנמוכה של המאביקים ואי-יכולתם להבדיל, באופן עקבי, בין הפרחים השונים. כך, מדי פעם, הם מגיעים, הן לאחד מהפרחים הגומלים והן לסחלב הפרפרני. מנגנון רמיה בלתי יחודי שכזה, מאפשר לסחלב פרפרני גמישות אקולוגית רבה על מנת לקיים אוכלוסיות גדולות, יחסית, בלתי-גידול שונים ובחברות צומח שונות.

מנגנון משוכלל של רמיה נמצא בסחלב מצויר, המחקר כמודל זמזומית מצויה (Dafni & Ivri, 1981). במקרה זה, המדובר במלימיקרי ביטטי (ראה Dafni, 1984). הסחלב מחקה את דגם הצבעים של הזמזומית, פורח באותה עונה ובאותם בתי-גידול ו"שואל" ממאביקי הזמזומית (דבורה בודדת וזכוב פרחים). המאביק מבקר, בדרך-כלל, רק פרח אחד לצמח, והתוצאה היא, אחוז גבוה של האבקה הדדית. כאשר סחלב מצויר מופיע ללא זמזומית, יורד באופן ניכר שיעור עשית ההלקטים, וזו עדות בלתי ישירה ליתרון הסלקטיבי שבדרך האבקה זו. יחסי ניצול חד-סטריים דומים, נמצאו בין הסחלב *Orchis pallens* לטופח *Lathyrus vernus* (Vöth, 1982). החיקוי קיים הן בצבעים והן בצורת הדורבן בסחלב, המהווה חיקוי לגביע של הטופח. המאביקים הם מינים שונים של בומבוס.

חיקוי מקלט

זכרים של מיני דבורים בודדות ישנים בחורים באדמה אם הם זמינים (Bluthgen, 1972; Thomas & Porter, 1923) או בתוך פרחים (Cazier & Linsley, 1963). כבר Vogel (1972) העיר, שרק פרחים בודדים ניצלו את התנהגות חיפוש המקלט והגנה בפני קור. זכרים רבים ישנים בפרחים, אך ללא קשרי הדדיות. גודפרי (1931) הציע, שפרחי שפתן מציעים מקלט לדבורים. הוא צפה בדבורים המוציאות אבקיות מפרחי השפתן *Serapia cordigera* והעיר, שנראה כי הם מחפשים מקלט ללילה. חוקרים נוספים קיבלו הסבר זה (Küllenberg, 1950; Vogel, 1975; Gumprecht, 1977) אף שהעדויות סופקו מאוחר יותר (Dafni et al., 1981; Vöth, 1980). זכרים של דבורים בודדות נמצאו ישנים באופן סדיר בפרחי שפתן. החרקים "חיפשו" באיזה פרח לישון, ותוך כדי כך ביצעו את ההאבקה. כלומר, עיקר הוצאת האבקיות נעשתה לפנות ערב או במזג אוויר סגרירי. לבסוף בוחרת הדבורה פרח כלשהו וישנה

בו עד הבוקר. בבוקר מתחמם הפרח על-ידי קרינת השמש, עד 3°C מעל טמפרטורת הסביבה. דבורה אשר לנה בפרח, מתחממת מהר יותר מזו החשופה לתנאים החיצוניים, ולכן יש לראות בכך סוג מסוים של גמול חימום (Baker & Kevan, 1983). לפיכך, הוצע, שהפרח מחקה חורי שינה של דבורים (Vöth, 1980; Dafni et al., 1981).

III הכלאות ומנגנוני בידוד

הכלאות בתוך הסוג

הסוגים **סחלב**, **דבורנית**, **דקטילוריזה** ו**שפתן** "ידועים לשמצה" בריבוי ההכלאות הבין-מיניות שבהם, הכלאות הגורמות קשיים אדירים במיון סוגים אלו. בסוג **סחלב** ידועים כ-50 בני-כלאים (Willing & Willing, 1977, 1984; Sundermann, 1975, 1980; Baumann & Künkele, 1982). בדיקה של כל הצירופים מראה, ש-14 מינים בסוג **סחלב** מבודדים היטב ואינם יוצרים כל בני-כלאים, מהם 13 אנדמיים צרים, ורק מין אחד רחב-תפוצה *O. lactea*. מאחר שאופן האבקתו אינו ידוע, אי-אפשר לדעת כיצד שומר מין זה על זהותו, למרות תפוצתו הרחבה. לעיתים, אפילו אנדמים, המוגבלים בתפוצתם, מראים שבירה של מחסומי הבידוד, בעיקר כתוצאה מהפרעות בבית-הגידול, הנגרמות בידי האדם. כך, למשל, **סחלב מצויר** אופייני לחורש דליל, בעוד **סחלב פרפרני** אופייני לבתה. פגיעה בחורש גרמה לפגישה מסוימת בין אוכלוסיות של שני המינים ול"נחיל הכלאות" (hybrid swarm) (ראה מאמרו של ד. אייזנבוך בחוברת זו).

אפשר להבחין במיני **סחלב** היוצרים בני-כלאים עם מינים רבים (הסחלב *O. mascula* יוצר 9 בני-כלאים שונים, ואילו **סחלב שלש-שיניים** - 6). כל המינים היוצרים מספר צירופים של בני-כלאים עם מינים שונים, הם בעלי צבע אדמדם-ארגמני-סגול, רחבי תפוצה ובעלי דורבן באורך בינוני. תכונות משותפות אלו מספקות את מירב הסיכויים להכלאה עם מיני **סחלב** אחרים, הדומים להם בצבע ובמבנה. רק 7 מיני **סחלב** הם צהובים, ומהם רק **סחלב הגליל** ו**סחלב מנוקד** נמצאו מבודדים (למרות שנמצא בן-כלאים אחד; ראה רשימת הסחלביים בחוברת זו) - עדות בלתי ישירה לכך, שהצבע בלבד, אין די בו כדי להבטיח את קיומו של מחסום בידוד בין המינים. **סחלב הגליל** מבודד עקב מנגנון ההאבקה המיוחד (ככל הנראה, **לסחלב מנוקד**, הקרוב לו ביותר סיסטמטית, יש מנגנון דומה).

אנליזה של אורך הדורבן, בכל 50 המינים של הסוג **סחלב**, היוצרים בני-כלאים, מצביעה על מגמה לקראת הכלאה בין מינים בעלי אורך דורבן דומה. הכללה זו (שאינה ניתנת לביטוי מתימטי, עקב החסר בנתוני שדה ומידע אודות הווריאביליות בתוך המין) מתאימה להשקפה (Summerhayes, 1968: 111) שהכלאות בסוג **סחלב** מתרחשות בין מינים בעלי ממדים דומים, ואפשרות זו נעשית רחוקה יותר, ככל שהמיון בין השותפים הולך ופוחת.

אם השערה זו נכונה, יש בכך משום הכרה בחשיבות אורך הדורבן כמחסום בידוד אפשרי בין מינים, באמצעות התנהגות החרק.

עקב שפע הביקורים אצל מין גומל, ניתן היה לצפות, שהמינים בעלי הצוף יהיו יותר מעורבים בהכלאות. הדבר נכון לגבי **סחלב ריחני** (6 בני-כלאים) אך לא מתאים ל**סחלב קדוש**. בגלל פריחתו המאוחרת, יש לאחרון פחות סיכויים לפגוש במינים בני סוגו, ומכאן הנדירות של בני-כלאים.

כל מקרה של הכלאה בסוג **סחלב** (וכך גם **דבורנית**, **דקטילוריזה** ו**שפתן**) פירושו בן-כלאים פורה ואלפי זרעים חיוניים. לפיכך, מתמיה מדוע בני-הכלאים נדירים, יחסית. הנדירות היחסית של בני-הכלאים, עשויה לרמוז שהגנוטיפים החדשים הם בעלי נחיתות, אם כתוצאה מאי-יכולתם למשוך מאביקים, או כתוצאה מאי-התאמה כלשהי לבית-הגידול (יכולת תחרות נמוכה? כושר צמיחה לקוי?). כאשר המדובר ברמיה ללא מודל מסוים, לא ייפלא אם כמה מיני **סחלב** עשויים להיכלל במעגל המאביקים והמואבקים, ויש לצפות להיווצרות בני-כלאים. כך גם הדבר בחיקוי דגם כללי של פרח צוף.

בסוג **סחלב** נראה, שלבני-הכלאים אין דרישות יחודיות לבית-גידול מסוים, והם מתחלקים באותם המשאבים כמו הוריהם. בסחלבים טרופיים אפיליטיים (Van der Pijl & Dodson, 1966: 155-6) יש למינים השונים התמחות צרה ביותר לגומחות אקולוגיות מסוימות, תופעה המעודדת ספציאלציה באמצעות הכלאות. עקב השיתוף בבית-הגידול של מיני ההורים בסוג **סחלב** ושל בן-הכלאים, התוצאה האפשרית היא היעלמות הדרגתית של בן-הכלאים, באמצעות הכלאה חוזרת לאחד ההורים ואינטרוגרסיה. כך קורה, שבני-הכלאים בין **סחלב מצויר** ו**סחלב פרפרני** קרובים יותר להורה השני במראם ומצויים באותו בית-גידול (Dafni & Baumann, 1982).

בסוג **דבורנית** ידועים בני-כלאים רבים (Nelson, 1962; Danesch & Danesch, 1972). מאחר שהטקסונומיה של סוג זה מצויה בחילוקי דעות מרחיקי לכת, אי-אפשר להעריך כמה בני-כלאים בין-מיניים קיימים. טקסון מסוים נחשב כזן על-ידי חוקר אחד, לתת-מין על-ידי השני ולמין, על-ידי השלישי. לפי Baumann & Künkele (1982), הסוג **דבורנית** כולל 50 מינים וכ-100 בני-כלאים. מצויים מינים המעורבים יותר בהכלאות, כמו: *Ophrys sphegodes* (20 הכלאות), *O. bertolonii* (14) ו-*O. bombyliflora* (13). כל המינים הללו הם רחבי תפוצה. רק 7 מיני **דבורנית** מבודדים, מהם חמישה אנדמים צרי תפוצה (כמו **דבורנית צהובה-שוליים**, האנדמית לקפריסין ולישראל).

כאשר עורכים את יחסי הקירבה בין מיני הדבורניות, על סמך זהות המאביקים (Kullenberg & Bergström, 1973, 1976), הדמיון בתרכובות הכימיות (Kullenberg & Bergström, 1976) והקירבה הסיסטמטית (Nelson, 1962) לעומת הקירבה על סמך הכלאות, אין מוצאים התאמה. מינים הרחוקים על סמך קריטריון אחד, עשויים להימצא כקרובים על סמך קריטריון אחר, ולהיפך.

לעיתים, מצויים בני-כלאים בין מיני דבורניות, המצויים בסקציות אחרות, ובין מינים המייצרים חומרים שונים לחלוטין ומואבקים, כל אחד, על-ידי מאביק שונה. מכאן החשיבות העצומה שבבידוד, כתנאי להבטחת הספציאציה בסוג דבורנית (Sundermann, 1977).

למרות מציאותם של בני-כלאים רבים בסוג דבורנית, ההאבקה היא בכל זאת ספציפית במידה רבה (Kullenberg, 1961; Kullenberg & Bergström, 1973; Bergström, 1973; Paulus & Gack, 1983, 1984) הודות ליצירת תערובת חומרים יחודית למין דבורנית (Kullenberg & Bergström, 1975). אי לכך, יש לראות בבני-הכלאים טעויות מקריות שבמערכת, אשר עדיין לא התייצבה. למינים העתיקים יותר יש מאביק יחודי אחד, בעוד שלמינים הצעירים יותר יש עדיין כמה מאביקים (Kullenberg & Bergström, 1976). לדעת Paulus (בעל-פה) לכל מין יש מאביק יחודי, וכל השאר מבקרים בטעות.

בסוג שפתן, ידועים בני-כלאים רבים (Nelson, 1968; Sundermann, 1980; Moore, 1980; Baumann & Künkele, 1982). עקב ההאבקה הבלתי יחודית (ראה לעיל) הרי מנגנון שכזה "מזמין" היווצרות בני-כלאים, אם שני מינים סימפטריים ופורחלים בו-זמנית. רמה מסוימת של בידוד מושגת באמצעות ממדי הפרח, גורם המכתיב את ממדי החרק, המחפש מקלט בפרח, ומהווה, על כן, מאביק פוטנציאלי (Dafni et al., 1981).

בכל הסוגים שנסקרו (סחלב, דקטילוריזה, דבורנית ושפתן) מוצאים בני-כלאים רבים. התופעה נמצאת מעודדת - בהיעדר מחסומים גנטיים בין-מיניים ועקב שבירת מחסומי בידוד אקולוגיים - ככל הנראה, על-ידי האדם (Heslop-Harrison, 1968; Kullenberg & Bergström, 1973). מחסום הבידוד העיקרי בסוגים אלו, השומר על זהות המינים, הוא המחסום ההתנהגותי המופעל על-ידי המאביק (Heslop-Harrison, 1968).

הכלאות בין סוגים

תדירותן הרבה של הכלאות בין סוגים בסחלב וקרוביו, הביאה לרעיון, שלעיתים, מינים המצויים בסוגים שונים, קרובים זה לזה יותר משניתן לשער לפי שזיכותם הסיסטמטית (Summerhayes, 1968: 116). בדיקה של כל צירופי הכלאות בתת-שבט *Orchidinae*, מגלה ריבוי ניכר של הכלאות בין סוגים (Dressler, 1981: pp. 182-3) אותן ניתן לשייך לשתי קבוצות: קבוצת הסוג סחלב, הכוללת את הסוגים *Aceras*, *Nigritella*, *Gymnadenia*, *Coeloglossum*, *Pseudorchis* ומירוננית. בני-כלאים בין סוגים הנמנים עם קבוצת שונות, נדירים ביותר ופוריים פחות. סקירה של כל בני-הכלאים, הידועים בין הסוגים שבהם עוסקת עבודה זו, (Potucek, 1968; Willing & Willing, 1977, 1984; Sundermann, 1980; Baumann)

(Künkele, 1982) מצביעה על כך, שבשלושה סוגים נפוצים במיוחד בני-כלאיים שאלה: **סחלב**, **דקטילוריזה** ו**גימנדניה**. סוגים המכליאים לעיתים נדירות עם אחרים, אם בכלל, הם: **דבורנית**, **רצועית**, **Chamorchis**, **Barlia**, **Traunsteinera**. הסוג **גימנדניה** כולל כ-10 מינים בעלי צוף (Nilsson, 1979) המואבקים על-ידי פרפרים ורפרפים (Van der Pijl & Dodson, 1966: 84). המין **G. conopsea**, נמצא מעורב בהכלאות עם לפחות 7 סוגים שונים, ביניהם **בן-סחלב**, **דקטילוריזה** ו**רצועית**. מין זה הוא רחב תפוצה ומצוי ברוב מדלנות אירופה, עד אירן (Baumann & Künkele, 1982). לעיתים קרובות הוא מצוי בבתי-גידול מופרעים (Nilsson, 1979: 80), ואולי זוהי הסיבה לפגישה והכלאות עם סוגים אחרים.

הסוג **סחלב** מכליא הן עם סוגים בעלי צוף (**גימנדניה** ו**בן-סחלב**) והן עם כאלו החסרים אותו (**שפתן** ו-**Aceras**). בדרך-כלל, בני-הכליאים אינם תדירים. הסוג **דקטילוריזה** מראה דגם אחר של הכלאות עם הסוגים **גימנדניה**, **Coeloglossum**, **Nigritella** ו-**Pseudorchis**. בספרות קיימת מחלוקת בשאלה, באיזו מידה מצויים בני-כלאיים בין **סחלב** ל**דקטילוריזה**. לפי (Vermeulen, 1947), בני-כלאיים כאלו נדירים, אם הם קיימים בכלל. ואכן, אצל (Baumann & Künkele, 1982) לא מצוין ולו גם **בן-כלאיים** אחד שכזה, בעוד ש-(Potucek, 1968) מציין 28-30 בני-כלאיים, בין שני הסוגים הללו.

הסוג **שפתן** מכליא עם הסוג **סחלב** בלבד, וידועים כ-15 מקרים כאלו (Baumann & Künkele, 1982). **דבורים** בודדות רבות, המאבקות מיני **סחלב** בארץ, נמצאו ישנות בפרחי **שפתן** (Dafni et al., 1981). מנגנון הבידוד העיקרי הוא עמדתה המרחבית של הצלקת המוארכת בסוג **שפתן**, וכמעט מאונכת בסוג **סחלב**, ולפיכך אבקיות של סוג אחד, המצויות על החרק, אינן מצויות, לרוב, בעמדה מתאימה לקליטה על-ידי הצלקת של הסוג השני. בארץ נמצאו כמה פרטים של הכלאה בין **סחלב** ו**ריחני** לשפתן **מצוי** בחורשת טל, למרות שמאות פרטים משני הסוגים פורחים יחדיו.

הסוג **דבורנית** נחשב כקרוב ביותר ל**סחלב** ול**שפתן** (Kullenberg, 1961: 281). השקפה זו נתמכת (Greilhuber & Ehrendorfer, 1975) בבדיקות כרומוזומליות, המראות מספר יסוד שווה ($X=17$) בין **סחלב**, **שפתן**, **בן-סחלב**, **רצועית** ו**דבורנית**. חוקרים אלו הניחו, שהסוג **שפתן** מצוי בעמדת ביניים בין **סחלב** (כיסוד עתיק) לבין **דבורנית**. למרות שמאבקים של **דבורנית** מבקרים הן במיני **סחלב** והן במיני **שפתן** (דפני, לא פורסם), לא נמצאו כל בני-כלאיים.

נלסון (1962: 31, 132) מציין **בן-כלאיים** בין **דבורנית** ל**שפתן** בסימן-שאלה, שהושמט בפרסום מאוחר יותר (Nelson, 1968: 45). לפי הפלורה האירופית (Moore, 1980) "כל המינים [של **שפתן**] מכליאים בקלות עם מיני **דבורנית**". הצהרה זו דורשת עדויות נוספות.

הסוג **דבורנית** הוא סוג מבודד (Vermeulen, 1974: 59) למרות שהוא נחשב צעיר מבחינה אבולוציונית (Kullenberg & Bergström, 1973; Sundermann, 1977).

נראה, שהסיבה העיקרית לבידודו היא, התרכובות היחודיות המיוצרות על-ידי מיני הדבורנית (Kullenberg & Bergström, 1973; Bergström, 1978). גירויי הריח הם יחודיים דיים כדי למנוע הכלאות בין-סוגיות, אך, במקרים רבים, קרובים דיים כדי יצירת הכלאות בין-מיניות, והתוצאה היא בני-כלאים מרובים בין המינים השונים. אות (סיגנל) הריח הוא גורם מרכזי בבידודם של סחלביים טרופיים רבים (Dodson et al., 1969; Williams & Dodson, 1972; Hills et al., 1972) ולפיכך, אין הסוג דבורנית יוצא דופן במשפחתו. נראה, איפוא, שרמיה המבוססת על גירוי ריח, גורמת לבידוד יעיל יותר, הן ברמת הסוג והן ברמת המין (כמו במקרה של סחלב הגליל) מאשר רמיה אופטית, בשתי הרמות.

IV דיון ומסקנות

לחצי סלקציה אפשריים לקראת איבוד הצוף בסוג סחלב וקרוביו

ממבט ראשון נראה, שהחסכון באי-יצור צוף, עשוי להביא לרווח אנרגטי (Gentry, 1979; Brown & Kodric-Brown, 1980; Boyden, 1980; Heinrich, 1979: 168; 1974). רעיון זה הועמד בסימן שאלה על-ידי Dressler (1981: 126-127) המציע כמה השערות חלופיות. חוקר זה מנסה להסביר האבקה ללא גמול, על סמך שיפור מכניזמי הבידוד, הגדלת הנאמנות לפרחים והגדלת הסיכויים להאבקה הדדית. שיפור מכניזמי הבידוד: כל שינוי קל במורפולוגיה או בריח, אצל טיפוס פרח חדש, עשוי לגרום לבידוד ניכר במערכת של פסידוקופולציה (הזדווגות מדומה), בעוד שברמיית גמול מזון, אין לשינוי שכזה השפעה ניכרת (Dressler, 1981: 126). שינוי שבצורה בדבורנית, אינו עשוי להשפיע על התנהגות המבקר, אלא אם כן הוא מלווה בשינוי מקביל בהרכב הריח, מאחר שהגירוי האופטי מופעל רק לאחר פעולת גירוי הריח (Yeo, 1972; Kullenberg & Bergström, 1973; Dressler, 1981: 107) דן בחשיבותם של ריחות ספציפיים בספציאציה סימפטריית, ומצייין, שהסלקציה הטבעית מעודדת הבדלים שבריח בין מינים קרובים. תמיכה ברעיון זה מצויה בספרות זה מכבר (Dodson, 1962; Hills et al., 1972). מיני דבורנית התפתחו באופן סימפטרי (Kullenberg & Bergström, 1977) בעוד שנראה, שבסוג סחלב הספציאציה היא אלופטריית. מפתח הדבר ליחס את שני הדגמים השונים הללו לחשיבות היחסית של הוואריאציה בריח, מול זו של המורפולוגיה, בשני הסוגים. בסוג דבורנית מפותח ייצור הריח במיוחד, בעוד שלגורם המורפולוגי יש חשיבות משנית (ראה לעיל). בסוג סחלב במובן הרחב (דהיינו, כולל דקטילוריה) הווריאביליות המורפולוגית רבה ביותר (Soo, 1980) בעוד שייצור חומרי הריח מורכב פחות (Nilsson, 1980) לעומת הסוג דבורנית (להוציא סחלב הגליל).

נאמנות גדולה יותר: דרסלר (1981: 126) מביא את ההזדווגות המדומה כדוגמה לנאמנות (fidelity). סביר להניח, שליצור חומר משיכה יחודי, הפועל על התנהגות שמלידה, תביא לידי קביעות ביקורו של אותו החרק, יותר מאשר הצעת מזון. אם הצמח מחקה צורך חיוני של המאביק (במקרה זה – סיכוי להזדווגות) לבטיח הדבר יתר סיכויי נאמנות לעומת הצעת גמול, המצויה בפרחים שכנים אחרים. לפי (Heinrich & Raven, 1972), הצעת גמול מזון עשויה לשפר את הנאמנות רק אם הפרח נפוץ דיו והביקורים שווים את ההשקעה האנרגטית של המאביק. בכל מקרה, קיים עדיין פער גדול בין רעיון זה לבין הפסד צוף כחלופה (אלטרנטיבה) לרכישת נאמנות לפרח. נראה, שהמצב ההפוך הוא סביר יותר – כמה ממנגנוני הרמיה מבוססים על אי-נאמנות של התנהגות החרק, כמו מימיקרי בין פרחים וחיכוי חורי שינה. רק במקרה של רמיה מינית מובטחת נאמנות, וזאת כאשר אין למידה ובעקבותיה הימנעות אפשרית מהפרחים, אצל החרק.

הגדלת הסיכויים להאבקה הדדית: הועלתה הטענה (Dressler, 1981: 127) שבמערכות האבקה ללא גמול קיים סיכוי נמוך של האבקה, אך ברמה גבוהה יותר של האבקה הדדית, לעומת פרחים גומלים. בפרחים בעלי צוף, המאביק לעבור מפרח לפרח ויבצע כמות רבה של האבקת שכנים, בעוד שברמיה, אין סיכוי שהמאביק יישאר זמן רב באותו הצמח. רעיון זה עומד בסתירה מה לכמה מההשקפות הרווחות בנושא האנרגטיקה של האבקה, הצעת הגמול, פנולוגיה ושיעור האבקה ההדדית. הלינריך (1979: 164) מעיר, שברוב הצמחים, האבקה הדדית מושגת רק אם הגמול שבפרח עומד בשיווי-משקל עם דרישות האנרגיה של המאביק. הגמול חייב להיות נמוך דיו כדי להבטיח, שהמבקר לא יגביל את עצמו לביקורים בפרחים של אותו הצמח (Heinrich & Raven, 1972). בדרך-כלל, אין כל הפרחים פתוחים בו-זמנית, ועונת פריחה ממושכת, תוך חשיפת מספר פרחים מועט בזמן נתון, עשויה לעודד האבקה הדדית, במיוחד אם כמות הצוף בפרח בודד היא מועטת (Gentry, 1974; Heinrich, 1975). לפי נתונים שלנו (Dafni & Ivri, 1979) בסחלב ריחני, שהוא עתיר הצוף, רבה האבקת שכנים, בעוד שבסחלב השקיק, החסר צוף, רוב האבקה היא הדדית.

רמיה שבריח מול רמיה שבראיה

מנגנוני הרמיה שתוארו עד כה מראים שני דגמים עיקריים:

- א. רמיה אולפקטורית (שבריח) המבוססת על ליצור תרכובות, המשפיעות על הפעילות האלנסטינקטיבית של המאביק, בעוד שגירוי הראיה הוא משני (רמיה מינית).
- ב. רמיה ויזואלית, המבוססת בעיקר על גירויים אופטיים (רמיית מזון או חיכוי מקלט).

רמיה מינית: התנהגות הזיווג של דבורים בודדות מונחה, במידה רבה, על-ידי ליצור חומרי ריח יחודיים למין (species-specific) המווסתים שחרור דגמי התנהגות מלידה, ורק במידה משנית – על-ידי גירויים ויזואליים (Barrows,

1975; Alcock et al., 1978; Eickwort & Ginsberg, 1980; Kullenberg & Bergström, 1973; Bergström, 1973). לפיכך, אין זה מפתיע שגירוי הריח נמצא כגירוי העיקרי ברמיה מינית בסוג **דבורנית** (Kullenberg & Bergström, 1976) וב**סחלב הגליל** (Bino et al., 1982). החומרים הכימיים הנדלפים, משחררים דגמי התנהגות נוקשים, שאינם חשופים לנסיונו של הפרט וללמידה (Yeo, 1972; Vogel, 1975) וראה גם דעה נוגדת של (Paulus & Gack, 1983).

כתוצאה מכך, המאביק המרומה אינו לומד להימנע מהפרחים הלא גומלים, וצמחים אלו עשויים להופיע באוכלוסיות גדולות, ללא הפחתת הסיכוי להאבקה (Dafni, 1984, 1986). קיימת אפשרות (Bergström, 1978) שכתמים צפופים של **דבורנית** מושכים יותר חרקים, באמצעות הגברת הסיגנל, ללא תחרות על מאביקים. פאולוס (מידע אישי) טוען, שהדבר נכון כל עוד לא למדו הזכרים להימנע, והדבר תלוי, כמובן, גם בצפיפות המאביקים.

הווריאביליות שבריח מאפשרת קיום רמה גבוהה של ורלאביליות מורפולוגית, מאחר שהלחצים הסלקטיביים לאחידות שבצורה ובצבע, כאמצעי לשיפור זיהוי הפרח, רפו במידה רבה. כאשר הריחות הם אמצעי המשיכה העיקרי, הם עשויים לשמש כאמצעי יעיל לבידוד בין מינים קרובים (Williams & Dressler, 1976). כל שינוי קל בהרכב הכימי עשוי להגביל את המשיכה למין אחד של מאביק (Williams & Dodson, 1972). לכן, כאשר מצויה רמיה מינית, יש לצפות למונופיליות (האבקה על-ידי מין מאביק אחד - Van der Pijl & Dodson, 1966: 31). תופעה זו משקפת את העובדה, שדבורים מגיבות לריח יותר מאשר לגירויים אופטיים (Grant, 1963: 465; Yeo, 1972). הממצאים עד כה מאשרים מגמה זו, ובכל המקרים של רמיה מינית נרשמה מונופיליות או אוליגופיליות (מספר מצומצם של מאביקים) אך בשום מקרה לא פוליליות (ריבוי מאביקים).

רמיית מזון: במקרה זה, הגירויים האופטיים הם מכריעים ויעילותם תלויה, במידה רבה, בדמיון למודל, בעוד שגירוי הריח הוא משני.

נראה, שלפרח מחקה (mimic) יש לתרון בקיום ואריאציה בצבע. הדבר יפחית את הסיכויים ללמידה על-ידי המאביק ויקטין את סיכויי ההימנעות עקב כך (Heinrich, 1975). מאחר שקיימת למידה, יש להתחשב בשני גורמים הקובעים את יעילות ההאבקה: א. נסיון קודם של המאביקים. ב. תדירות המחקה ביחס לתדירות המודל. כבר Delpino (1874) העלה את הרעיון, שדבורים לא מנוסות מאביקות **סחלב ודקטילוריה**, ולאחרונה סופקו העדויות המתאימות (Dafni, 1980, 1983; Nilsson, 1986 Woodell, & Woodell) המאפשרות הנחות שהועלו בעבודות הדנות בסוגים אחרים, אשר בהם מצויה רמיה ממין זה (Stoutamire, 1971; Gentry, 1974; Lock & Profita, 1979, 1981; Ackerman, 1975; Brown & Kodric-Brown, 1979, 1981).

תדירות נמוכה של המחקה ביחס למודל, היא בבחינת דרישה מוקדמת לעצם קיום המערכת וידועה היטב מבעל-חיים (Wickler, 1968: 96; Grant, 1963: 111); וכך גם הדבר בחיקוי פרחים (Williamson & Sheppard, 1958: 156; Turner, 1977).

Black, 1981; Dafni, 1984, 1986; Macior, 1971; Vogel, 1975; Brown & Kodric-Brown, 1979.

המעבר מחיקוי מודל כללי של פרח צוף (כפי שקורה בסחלב פרפרני ובסחלב השקיף) לרמיה המבוססת על חיקוי של מין מסוים (כמו סחלב מצויר) מלווה, הן בצמצום ניכר של הוריאביליות המורפולוגית של המין הנדון, והן במעבר מריבוי מאביקים שונים, למיעוטם. בסחלב ריחני, מוצאים מאביקים רבים ושונים, הבאים לארות מן הצוף; לסחלב פרפרני פחות מאביקים ולסחלב מצויר רק שניים. תוך כדי איבוד הצוף וההידמות למודל יחודי (זמזומית מצויה) הופחתה מידת בזבז האבקה. מאביקי סחלב ריחני וסחלב פרפרני, עשויים לבקר מיני פרחים רבים ובכך לאבד חלק מהאבקות (למרות היצמדותן לחרק). השערה זו, שחיקוי ספציפי מגדיל את יעילות ההאבקה, טעונה אישור ניסויי.

הסיכויים למשיכה אופטית אל פרחים רמאיים, גדלים ככל שהפרחים בולטים יותר ממרחק. בבתי-גידול סגורים (חורשים, יערות) לצמחים המצויים על פני הקרקעית, יש פחות סיכויים להיות מבוקרים, ובמיוחד אם הם רמאיים. ליתכן שזה אחד מהלחצים הסלקטיביים, המגבילים את רוב מיני הסחלב, דקטילוריזה ושפתן, לבתי-גידול פתוחים.

לסיכום, נראה שמצויים שני קווי התפתחות עיקריים באבולוציה של מנגנוני האבקה בסוג סחלב וקרוביו: האחד – מעבר מפרח בעל צוף לרמיה מינית, ואז יש חשיבות מכרעת ליצור הומרי ריח כגורם בספציאציה, בשני קיים מעבר מפרח גומל לרמית מזון (חיקוי פרחים) וחיקוי חורי שינה, ואז יש לגירויים האופטיים חשיבות רבה.

סקירה של בעיות טקסונומיות בשילוב עם הרקע האקולוגי, הכלאות ובידוד, מראה קשר הדוק בין גורמים אלו לבין דרך ההאבקה והאבולוציה מגמול לרמיה.

הערה: עקב אורכה של רשימת הספרות, מופנה כל המתעניין אל המחבר לקבלת פרטים נוספים.