

משמעות שינויי צבע בפרחי נר-הלילה החופי דן איזיקוביץ וציפי לזר

צבעי הפרחים ידועים כבר כמאתיים שנה כבעלי חשיבות במשיכת מאביקים פוטנציאלים לפרחים (Sprenzel 1793). כיום אין חולק על העובדה כי הצבע, לצד גורמים רבים אחרים כמו ריח, צורת עלי הכותרת וכו', משמש סמן חשוב למאביקים הבאים לאסוף מזון מן הצמח, ואשר אגב ביקורם מתחוללת האבקה המביאה, בסופו של דבר, להשלמת מחזור חייו של הצמח ביצירת הזרעים.

כאשר בבית-הגידול קיים מספר רב של מאביקים, המתחרים ביניהם על מספר מצומצם של פרחים, סיכוינו של כל פרח להיות מבוקר הם גדולים והעדר האבקה אינו מהווה בדרך-כלל גורם מגביל בבית-גידול כזה, אולם כאשר המצב הפוך, דהיינו בית-הגידול הוא בעל מספר רב של פרחים המתחרים על מספר מצומצם של מאביקים, קיים סיכון מסוים שחלק מן הפרחים לא יואבקו. במקרה כזה מתחזק "האינטרס" של כל צמח בבית-גידול כזה לעשות כל "מאמץ אפשרי" ולהתחרות על כל מאביק, ובדרך זו יגדל פוטנציאל יצירת הזרעים בצמח.

נתאר מצב שבו צמחים גדלים בבית-גידול עני במאביקים, לכל צמח מספר פרחים הפורחים בו בזמן, חלק מן הפרחים בוקר על-ידי מאביק כלשהו וחלקם עדיין לא בוקר. מול צמחים אלה מופיע מאביק לזמן מוגבל המבקר בשטח. הצמח יכול להעמיד בפני המאביק, שתי אסטרטגיות של משיכה, האחת: כל הפרחים, בין שהואבקו ובין שלא הואבקו, יקלימו יכולת משיכה אחידה ויבוקרו ללא אבחנה, התוצאה תהיה, שפרחים אשר נוצלו בעבר עשויים לקבל ביקור נוסף, ואילו פרחים שלא בוקרו כלל עלולים להישאר בלתי מבוקרים. מכיוון שביקור שני בפרח ריק מתגמול – כלומר, חסר צוף או אבקה – מהווה מבחינת המבקר ביקור שווא ובזבוז אנרגיה, הרי ביקורים מסוג זה יכולים להתבטא בסופו של דבר ב"החלטת" המאביק לעזוב כליל את השטח ולחפש מקורות מזון בטוחים יותר. בסיכומו של דבר אסטרטגיה מסוג זה יכולה להביא לידי מצב שבו פרחים מסוימים יבוקרו יותר מפעם אחת בצד פרחים שלא יבוקרו כלל.

אסטרטגיית משיכה אחרת יכולה להתבטא בתכונת הצמח "להודיע" למאביק על עובדת קיומו של פרח אשר כבר בוקר בתוך כלל הפרחים החשופים לביקור, ולהוציא פרח זה מכלל המתחרים על המאביק הפוטנציאלי. אסטרטגיה זו מאפשרת למאביק לבקר אך ורק בפרחים בעלי תגמול, ואילו לצמח היא מבטיחה את מירב הביקורים בפרחים שלא הואבקו, ומגדילה בכך את הפוטנציאל של יצירת הזרעים, בהשוואה לאסטרטגיה הראשונה. סקירת הספרות ותצפיות מדוקדקות על התנהגות פרחים, מגלה כי במהלך חייהם של פרחים רבים חלים שינויים בצורת עלה הכותרת, צבע, עמדה וכו', אך לא תמיד ברורה משמעות שינויים אלה, כלומר האם הם בבחינת תהליך קבוע של הזדקנות וביטוי לגיל הפרח או שהם קשורים במערכת יחסי הגומלין שבין הפרח למאביקו. (Kevan 1983, Gori 1983).

במאמר זה נדון באחד הצמחים הנפוצים בארץ ואשר מתצפיות על ביקורי המאביקים בו, ניתן אולי לענות על כמה שאלות המתעוררות בנושא הנידון.

ביולוגיה של פרחי נר הלילה

נר הלילה החופי *Oenothera drummondii* הוא שיח נמוך הנפוץ מאוד לאורך חוף הים התיכון בארץ והוכנס לכאן כנראה במאה ה-19 (Dinsmore, 1912). מוצאו מצפון-אמריקה, טכסס וצפון-מזרח מקסיקו. ראוי לציין כי צמח זה בולט בפרחיו הצהובים חלמוניים, הנפתחים בשעות הערב (גליל 1952). מבחינת המבנה, הצבע ושעות פתיחה, זהו פרח רפרפים טיפוסי (Faegri and van der Pijl, 1979). משך הפריחה של כל פרח יכול להגיע עד ל-36 שעות, ולאחר מכן הוא מתחיל לשנות את צורתו וצבעו (ראה להלן).

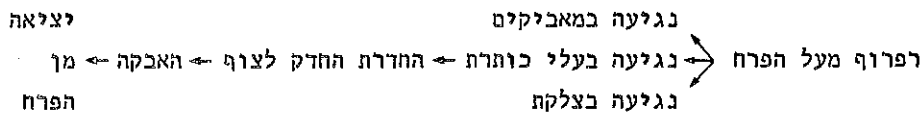
רפרפים נודדים גדולים מבקרים את הפרחים בשעות הערב וכן ודבורי דבש מנצלות את האבקה בעיקר בחודשי הקיץ ואורבות לפרחים בשעת הפתיחה. (איזיקוביץ 1970).



נר-הלילה החופי
Oenothera drummondii Hook.

תצפיות ביחסים הגומליניים בין הרפרפים לפרחי נר הלילה החופי

תצפיות מדוקדקות שנערכו בפרחי נר הלילה בטבע מראות, כי מהלך הביקורים של הרפרפים בפרחים מתנהל במסלול הבא:



תופעה בולטת לעין היתה העובדה שרפרפים מחדירים את החדק אך ורק לפרחים צהובים פתוחים לרווחה וחלקים לגמרי, ואילו פרחים מקומטים כתומים, או אדומים, נזנחים על-ידי הרפרפים ואין הם מחדירים אליהם את החדקם. (תצפית דומה נעשתה על-ידי ראובן דוכס שאישר תופעה זו.)

מהי הסיבה להיווצרות הפרחים הזנוחים? מדוע הם נעזבים על-ידי הרפרפים. לבירור שאלות אלה ביצענו שורה של ניסויים בצמחים אשר גודלו בתנאי חממה, במטרה לחקות את פעילות הרפרפים בטבע ולעמוד על השפעת כל שלב בפעולתו של המאביק על הפרח. כביקורת שימשו פרחים בני אותו גיל, שבהם לא נגענו ואשר גדלו באותם תנאי ניסוי. תוצאות הניסויים הראו כי כל מגע פיסי בעלי הכותרת, במאבקים, (ללא קבלת אבקה) בצלקת או בעלי הכותרת, לא השפיע על חילי הפרח – הוא נשאר פתוח במשך 36 שעות ורק לאחר מכן התחיל בתהליך של הזדקנות: תחילה התקמטו עלי הכותרת, ותוך כדי כך קיבל גוון אדום-כתום, עד נבילה מוחלטת של הפרח. תהליך זה היה זהה לתהליך שאירע לפרחי הביקורת. את השתנות עלי הכותרת והצבע ניתן היה לחלק ל-4 דרגות עיקריות:

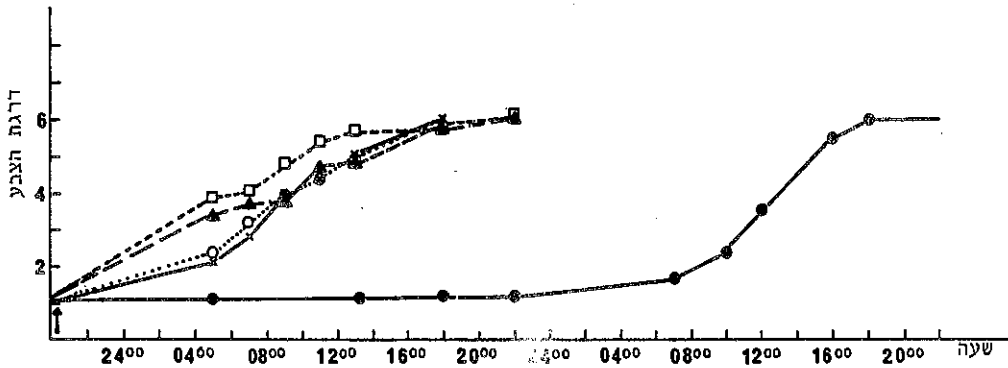
1. עלי כותרת פתוחים באופן מירבי – צבעם צהוב.
 2. עלי כותרת פתוחים אך קצותיהם מתקפלים פנימה, הקצוות המקופלים בצבע כתום.
 3. עלי הכותרת מקופלים פנימה – צבעם צהוב-כתום.
 4. עלי הכותרת סגורים – צבעם אדום-כתום.
- את צבעם המדויק של עלי הכותרת ניתן לאמוד גם באמצעות מדידת אורך הגל החוזר מהם (ראה בפרוטרוט אצל לזר 1985).

השלב הבא היה החדרת צינורית דקיקה, העשויה טפלון, לתוך צינור הפרח ושאיבת הצוף במטרה לחקות את פעילות החדק השואב צוף מן הפרח. גם כאן שימשו כביקורת פרחים שלא נגענו בהם כלל.

תוצאות ניסוי זה היו מפתיעות. בעוד שפרחי הביקורת התחילו לשנות את צבעם 36 שעות לאחר שנפתחו וכעבור 48 הגיעו לדרגה 4, הרי בפרחים שמהם נשאבה כמות קטנה של צוף החל תהליך זה כבר 14 שעות לאחר איסוף הצוף; דהיינו, בעוד שלקראת הערב הבא פרחי הביקורת היו עדיין גורם משיכה עבור רפרפים, הרי הפרחים שמהם נאסף הצוף היו כבר בדרגה 4 ולא שימשו עוד מטרה לביקורי רפרפים.

ניסוי נוסף בהאבקה זרה ועצמית של הפרחים, נתן בדיוק אותן תוצאות כפי שנתקבלו בניסויי שאיבת הצוף. כל פרח, בין אם הואבקה בהאבקה עצמית או האבקה זרה, שינה את צורתו וצבעו במהירות, כאילו היה פרח זקן בן 48 שעות (איור 1).

על סמך תוצאות הניסויים ניתן להניח כי הרפרפים בבואם אל הפרחים שואבים מהם את הצוף ובדרך-כלל מאבקים אותם. כל אחת מן הפעולות הללו, הן שאיבת הצוף והן ההאבקה, גורמת לכך שהפרח ישנה את צבעו ואת צורתו בקצב מהיר, בהשוואה לפרחים אשר לא בוקרו כלל, ובכך יוציא עצמו ממעגל הפרחים מושכי הרפרפים. יצוין כי בפרחים מזדקנים נפסקת הפרשת הצוף לחלוטין.



א האבקה זרה. ▲ פרחים שנאסף מהם צוף ללא האבקה. ● פרחי ביקורת.
 ○ האבקה עצמית. □ פרחים שנאסף מהם צוף והואבקו האבקה זרה.

איור 1. השתנות דרגות הצבע בפרחי נר-הלילה החופי בהחאם לסוג הפעילות.

דיון

מבט שני על מהלך פעילותם של רפרפים על הפרחים ותוצאות הניסויים, מראים כי גורם היצוני המפעיל את שינויי הצבע וצורת הפרח - פרט לגיל הצמח - נובע מפעולתו הבלעדית של המאביק, בין אם הוא אוסף צוף, בין אם הוא מאביק ובין אם הוא עושה שתי פעולות אלו גם יחד (וזוה בדרך-כלל המצב בטבע). כלומר, יש כאן שלוש פעולות המביאות לתוצאה אחידה; ננסה איפוא לנתח את שלוש הפעולות הללו ואת משמעותן בטבע.

תהליך ההזדקנות קורה בסוף חיי הפרח ומלווה, בדרך-כלל, בהדלדלות משאבי הפרח מצוף. קרוב לוודאי כי השתנות צורת הפרח וצבעו, שהם שלב מסוים בחיי הפרח, משמשים למבקרים הפוטנציאליים אות (Signal) המסמל: "אני ריק מתגמול", מבקרים המסוגלים ללמוד ל"קרוא" אותות מסוג זה, חוסכים את הזמן והאנרגיה הנצרכת ולא מתקרבים לפרחים המצויים בשלבי נבילה.

כאשר פרח צעיר מרוקן מצוף על-ידי המאביק, הוא בדרך-כלל, מואבק וסיים למעשה את תפקידו כמשאב למאביק, שכן איבד את "האינטרס" להיות מואבק שנית. לפרח חשוב ל"דווח" למאביק על מצבו החדש, שכן האבקה נוספת לא רק שאינה נחוצה אלא גם עלולה

לפגוע בגרגרי האבקה הנדבטים על הצלקת (Gori 1983). מכיוון שהפרח מאורגן כך שהצלקת והאבקנים, הניצבים מול הכניסה אל הצוף, מאלצים את המאביק האוסף צוף גם להאביק אותם, יש יתרון ברור לצמח המשתנה באופן מידי והיכול ל"דווח" למאביק על היותו ריק מתגמול. ואילו המאביק הלומד (הן באופן "אישי" או בדרך סלקציונית) להכיר את האות הנשלח אליו, נמנע מביקורי פרחים מואבקים וריקים ומעדיף פרחים שלא בוקרו עדיין.

את התפתחותה של מערכת כזו ניתן אולי להסביר בדרך הבאה:
תהליך הזדקנותם של הפרחים, מעצם הגדרתו, הוא תהליך של ירידה בפעילות הכללית של הפרח והוא מלווה, בין היתר, גם בירידה בגמול המוצע למאביקו. לצמח המצליח לאותת למאביקו על תחילת הזדקנות הפרחים, יש יתרון בכך שהוא מטה מאביקים לפרחים צעירים יותר בעלי פוטנציאל ריבוי טוב יותר. מאביק "הקורא" ביעילות איתות זה מצליח להשיג גמול רב יותר וזוכה ליתרון על פני מאביקים שאינם קוראים איתות זה. תהליך משולב כזה, בו יש יתרון הן לצמח והן למאביק, זכה ללא ספק ליתרון, ומכאן לסלקציה מהירה יחסית; ומאחר שתהליך הזדקנותם של הפרחים הוא תהליך עתיק ביותר, אין כל הפתעה בקיומה של אסוציאציה בין פרח מזדקן, מעוט תגמול, לבין התנהגות מתאימה של המאביק. מה קורה בפרחים צעירים אשר נלקח מהם הצוף ואשר הואבוקו? הם אמנם לא הגיעו מבחינה כרונולוגית לגיל זיקנה, אבל מבחינה פונקציונלית היה להם "אינטרט מיוחד" לדווח על מצבם החדש למבקרים הפוטנציאליים. ואכן, אותם צמחים אשר להם פרחים שיכלו לחקות מצב של הזדקנות, זכו ליתרון על פני פרחים שלא יכלו לחקות מצב זה, שכן שולחי "איתות החיקוי" ניצלו את "ידיעתם" של המאביקים לקרוא את האיתות הזה ("ידע" זה הוא תכונה נלמדת או נרכשת). תוך כדי סלקציה הדדית סוננו ושרדו פרחים בעלי יכולת חיקוי טובה יותר למצב של הזדקנות מחד, ואותם מאביקים היכולים "לקרוא" סימני זיקנה מאידך. מאחר ששני תהליכי סלקציה אלה משלימים היטב אחד את השני, הרי שכלולו של האחד הגביר את שכלולו של השני עד כדי תיאום מירבי. זהו איפוא ההסבר האקולוגי המוצע על ידינו לשינויי הצבע והצורה בפרחי נר הלילה החופי כתוצאה מביקורי מאביקים.
יש לציין כי במאמר זה לא הובאו כל הסברים פיזיולוגיים לתהליך, אלא רק נסיון להצביע על הדרך שבה נעשתה האבולוציה.

ספרות

1. איזיקוביץ, ד. 1970. האקולוגיה של ההאבקה בצומח החוף בישראל (עבודת דוקטור אוניברסיטת תל-אביב).
2. גליל, י. 1952. ההפריה בפרחים. הוצאת הקיבוץ המאוחד.
3. לזר, צ. 1985. הגובת פרחי נר הלילה החופי *Oenothera drummondii* לביקור מאביקים ומשמעותה האפשרית. עבודת מוסמך. אוניברסיטת תל-אביב.

4. Dinsmore, J.E. 1912. The Jerusalem Catalogue of Palestine Plants, 3rd Edition. Jerusalem.
5. Faegri, K. and L. Van der Pijl, 1979. The principles of Pollination Ecology, 3rd Edition. Pergamon Press, Oxford.
6. Gori, D.F. 1983. Post pollination phenomena and adaptive floral changes. In: Jones, C.E. and R.J. Little (eds.) Handbook of Experimental Pollination Biology. Scientific and Academic Edition. New York.
7. Kevan, P.K. 1983. Floral colors through the insect eye: What they are and what they mean. In: Jones, C.E. and R.J. Little (eds.) Handbook of Experimental Pollination Biology, Scientific and Academic Edition. New York.
8. Sprengel, C.K. 1773. Das entdeckte Geheimniss der Nature in Bau und in der Befruchtung der Blumen. F. Vieweg aelt. Berlin.