

הסוג צפרני-חתול בארץ ובעולם (הדגמה למחקר סיסטמטי-אבולוציוני)

קלרה חן

הקדמה (או: למה דווקא צפרני-חתול?)

צמחים של צפרני-חתול משכו את לבנו לראשונה בתחילת שנות השבעים, בגלל תופעת ההטרורפיה⁽¹⁾ שכולטת בקרקפותיהם. קיומם של פירות משני טיפוסים אינו נדיר בקרקפות של צמחים ממשפחת המורכבים (אלה שיכילים צפרני-חתול), אך אין כמעט אחר ורע למיגוון הפירות שאפשר למצוא בקרקפת יחידה ברוב המינים של סוג זה (איורים מס' 1-10). סברנו כי זהו חומר אידיאלי למחקר - השילוב בין מורפולוגיית הפרי, הפצתו, נבילת הזרע והתבססות הנבט, כלומר אסטרטגיות משולבות שונות לרבייה במין יחיד.

מחקר שנערך בכיוון זה עלה על שרטון תוך זמן קצר ביותר, בגלל הקושי להגדיר צורות של פירות ולקבל פרטים זהים בעלי אותם טיפוסים פירות במדויק. כאשר נבדקו אוכלוסיות של צפרני-חתול ברחבי הארץ, התברר לנו, שאין בידנו מושגים ברורים אודות המעמד של היחידות הטקסונומיות⁽²⁾ הקיימות וכן התגלחה שונות גדולה מאוד בין פרטים באוכלוסיות - לא רק בפירותיהם, אלא גם בתכונות של האברים הווגטיביים (גודל, צורה שעירות, וכד') ובמיוחד בגודל, בצורה ובצבע של הקרקפות (ראה בתמונת השער הקדמי). בדיקת פלורות⁽³⁾ ופרסומים אחרים הדנים בסוג זה, לא עזרו לנו בהבנתו, וההבדל בטיפול בסוג *Galendula* בפרסומים השונים הוכיח לנו שעל-מנת לספק את סקרנותנו עלינו לפתור את הבעיות בכוחות עצמנו.

מנקודה זו יצאתי לדרך בתחילת שנות השבעים. מאז התעניינתי בנושאים רבים אחרים, אך חזרתי שוב ושוב לעסוק בסוג צפרני-חתול וניגשתי אליו מכיוונים שונים, תוך העלאת שאלות שונות. הידע שלנו כיום הוא פרי מאמץ משותף של חברים ותלמידים שלי בארץ וכן משתקף בו הקשר ההדוק עם כמה עמיתים מארצות שונות. רוב תוצאות המחקרים כלולות בכמה פרסומים: יואל (1978), שניר (1984), Heyn, Dagan & Nachman (1974), Heyn & Joel (1983), Heyn & Snir (1986). כמו כן ניתנו הרצאות על היבטים שונים

-
- (1) הטרורפיה (שונות הפירות): קיום של פירות בעלי צורות שונות בצמח יחיד.
 - (2) יחידה טקסונומית (או טקסון): קבוצה אליה משתייך פרט. יחידות אלה קיימות ברמות שונות: זן, תת-מין, מין, סוג וכו'.
 - (3) פלורה - צמחיה: אך כמושג מושאל מתייחס לחיבורים המסכמים את הצמחיה באזור גיאוגרפי מסוים.

בסוג זה, הן בארץ והן במוסדות וכינוסים בחו"ל. רק לפני כמה חודשים הוחל שוב במחקר על אסטרטגיות ההפצה של הפירות השונים של **צפרני-חתול**, בהשתתפותי, באחד ממוסדות המחקר בארץ.

בחרנו כאן בסיפורו של הסוג **צפרני-חתול** לא רק כפשוטו אלא גם כאמצעי להסברת המהות של המחקר הסיסטמטי⁽⁴⁾ על כל השלכותיו. בהעדר מידע, מצטייר מחקר זה לעתים, בעיניו של החובב או אף החוקר בתחומים אחרים, כפעולת מיון בלבד, המוצאת את בלטויה ב"הזזת" שמות של מינים, קביעת שמות חדשים או "העלמת" ישנים. ברצוננו להציג כאן לא רק את תוצאות המחקרים שערכנו (שכתופעת לוואי עלולות לגרום לכל "הצרות" הרשומות לעיל), אלא גם את דרך חשיבתו של הסיסטמטיקאי ואת פעולתו המדעית המורכבת. שכן הסיסטמטיקאי, חוקר מתוך מחויבות היסטורית, אך עליו להשתמש בשיטות מחקר רבות ושונות לשם הבנת הקשרים האבולוציוניים, הקימים בתוך היחידה הנחקרת.

א. הרקע

(1א) מקום הסוג במשפחה

צפרני-חתול (*Calendula*)⁽⁵⁾ שייכים לשבט ה-*Calendulae* - מן השבטים הקטנים ביותר במשפחת המורכבים. בשבט ידועים רק 8 סוגים, רובם מעוטי מינים. רוב המינים נפוצים באופן בלעדי באפריקה, דרומית לסהרה, ו-Norlindh, שחקר את הסוג מאז שנות הארבעים (Norlindh 1943, 1977, לדוגמה) מביא סימוכים לכך, שהסרגציה לסוגים אירעה באפריקה לאחר התקופה השלישנית. **צפרני-חתול** הוא הסוג היחיד בשבט, שכולו נפוץ באפריקה צפונית לסהרה, ובאגן הים התיכון, ואף חודר לאזורים נוספים מחוץ לים התיכון (מפה 1). בארץ, מלבד **צפרני-חתול**, מיוצג שבט ה-*Calendulae* גם על-ידי מין יחיד של הסוג שלש-כנפות (*Tripteris*).

בכל הסוגים השייכים לשבט קיימים פרחים לשוניים וצינוריים. ניתן להבחין בשתי מגמות אבולוציוניות בקרקפות הפרחים אשר בשבט:

א. הפרדה בתפקיד המיני בין פרחים לשוניים וצינוריים. רוב הלשוניים הם

נקבילים בלבד ופוריים ואילו הצינוריים הם דו-מיניים. במקרים מעטים בלבד

יוצרים הפרחים הצינוריים פירות, לרוב הם זכריים או מתפקדים כזכריים.

ב. ניכרת מגמה התפתחותית ממצב של פירות זהים בכל הקרקפת (למשל בשלש-כנפות

מדבריות), למצב של שני טיפוסים פירות (כמו אצל *Dimorphotheca* - סוג נפוץ

(4) המחקר הסיסטמטי עוסק בקשרים בין אורגניזמים ועל כן מאחד בתוכו מספר גדול של שטחי מחקר אחרים (כמו אקולוגיה, מורפולוגיה, פליאונטולוגיה, ציטולוגיה, גנטיקה וכו'). בספרות של צפון אמריקה נהוג להשתמש ב"טקסונומיה" כמושג מחלף ל"סיסטמטיקה". מיון (קלסיפיקציה) הוא אחד הביטויים של המחקר הסיסטמטי.

(5) השם *Calendula* מקורו במלה הלטינית *calendae* (היום הראשון בכל חודש) ומרמז על הקביעות של סגירת הקרקפות בכל ערב ופתיחתן מחדש בבוקר שלמחרת.

כיותר בדרום אפריקה ומצוי גם בארץ כצמח נול בגינות) ועד למגוון הרחב של פירות בצורות שונות בקרקפת, כמו צפרני-חתול.

לסוג צפרני-חתול מילנים חד-שנתיים ורב-שנתיים, בארץ כמו במזרח אזור התפוצה של הסוג כולו, מופיעים מילנים חד-שנתיים בלבד (מפה 1).

הקרקפת מורכבת, כאמור, משני סוגי פרחים:

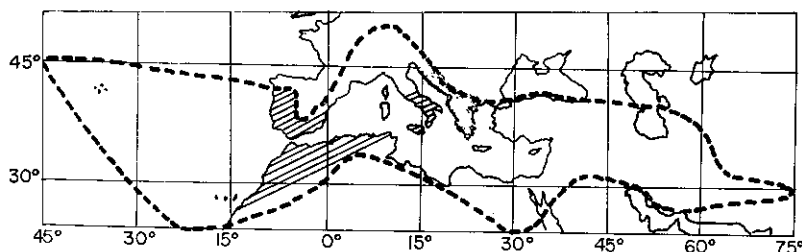
פרחים לשוניים: נקבים בלבד, פורלים, צבעם צהוב עד כתום. כל הפירות בקרקפת - דהיינו, הזרעונים - נוצרים רק בפרחים אלה.

פרחים צינוריים: דו-מילנים, אך אינם יוצרי פירות. הצלקת שונה בצורתה מזו של

הפרחים הלשוניים ואינה פונקציונלית; (שניר Heyn & Snir, 1984

1986), צבעם צהוב, כתום עד אדום-חום. כתוצאה מכך, הקרקפות

יכולות להיות חד-גוניות או דו-גוניות (תמונות השער הקדמי).



מפה מס' 1: התפוצה הגיאוגרפית של הסוג צפרני-חתול (*Calendula*) בעקבות Norlin (1946) ונתונים שלנו. אזור התפוצה של המילנים הרב-שנתיים מקווקו.

(2א) ההיסטוריה של הסוג צפרני-חתול

במהדורה הראשונה של ספרו Species Plantarum⁶, מונה לינאוס 5 מילנים בסוג *Calendula*, שמהם רק אחד (*C. officinalis* - צפרני-חתול תרבותיות) נחשב כיום כשייך לסוג זה. במהדורה השניה (1763, Linnaeus) מספר המילנים בסוג הוא 8, שמהם הועברו, מאוחר יותר, 5 מילנים לסוג *Dimorphotheca*. בסוג צפרני-חתול נשארו בספרות הבוטנית 3 מילנים משל לינאוס:

- C. officinalis* (צפרני-חתול תרבותיות)
- C. arvensis* (צפרני-חתול מצויות)
- C. sancta* (בתרגום: צפרני-חתול קדושות)

(6) המהדורה הראשונה (1753, Linnaeus) של ספר זה, ששמו בתרגום "מילני הצמחים", נקבע כנקודה מוצא לשמות של מילנים (ותת-מילנים), כלומר, שמות שפורסמו בו, יש להם זכות קדימה, לעומת שמות אחרים שפורסמו לפניו או אחריו עבור אותן יחידות טקסונומיות.

זהותו של מין אחרון זה לא היתה ידועה עד לעת האחרונה. כל שהיה ידוע הוא עובדת היותו חד-שנתי ונאסף בארץ הקודש (terra sancta) ומכאן שמו. לאחר תקופתו של לינאוס תוארו עשרות רבות של מינים נוספים של צפרני-חתול באזורים שונים בעולם. התיאורים מבוססים בדרך-כלל על תכונה בולטת של אחד מטיפוסי הפירות בקרקפת, בצירוף תכונה נוספת של קרקפת הפרחים, כגון גודל, וצבע וכו'. רק כעבור כ-150 שנה, ניסה הכוטנאי האיטלקי לאנצה (Lanza, 1919) לעבד את הסוג כולו במונוגרפיה⁽⁷⁾.

לפי לאנצה נחשב הסוג *Calendula* כמורכב מ-10 מינים בלבד - 7 מתוכם רב-שנתיים ו-3 חד-שנתיים, ואת כל שאר המינים שתוארו קודם לכן, כלל בתוך עשרת המינים שאימץ. אל השמות הרבים שפורסמו, התליחס כאל סינונימים⁽⁸⁾ של מינים אלה. כאן נדון רק בחד-שנתיים, בהיותם חלק מהצמחיה של אזורים, ואלה הם לפי לאנצה:

C. arvensis L. (צפרני-חתול מצויות)

C. aegyptiaca Desf. (צפרני-חתול מצריות)

C. bicolor Raf. (בתרגום: צפרני-חתול דו-גוניות)

בנוסף על הבדלים וגטיביים מעטים - כמותיים בעיקר - מפריד לאנצה בין צפרני-חתול מצויות לצפרני-חתול מצריות, לפי הקרקפת הגדולה יותר והחד-גונית של המין הראשון. המין השלישי - *C. bicolor*, (מיוון, סיציליה, צרפת וצפון אפריקה), תואר כבעל קרקפת גדולה מזו של צפרני-חתול מצויות, אך דו-גונית, כזו של צפרני-חתול מצריות.

אולם אף לאנצה התקשה, כנראה, "לעכל" את כל שפע הצורות של הפירות שמצא אצל הפרטים השונים, בצירופים שונים עם תכונות אחרות. הפתרון שהוצע על-ידו הוא, לחלק הן את צפרני-חתול המצויות והן את צפרני-חתול המצריות לשש יחידות תוך-מיניות (*forma carpica*) לפי הפירות הקיצוניים ביותר בקרקפת. בגלל העניין שיש בכך, מובאים כאן שמות היחידות התוך-מיניות בתרגום: 1. לא מכונפים ובעלי מקור 2. לא מכונפים ובעלי מקור ארוך 3. לא מכונפים וללא מקור 4. מכונפים ובעלי מקור 5. מכונפים ובעלי מקור ארוך 6. מכונפים וללא מקור. לצורה אחרונה זו, של "מכונפים ללא מקור" בצפרני-חתול מצריות ייחס לאנצה מעמד עצמאי של תת-מין בשם *ssp. tripterocarpa* (תואר כמין על-ידי Ruprecht). אצל צפרני-חתול מצויות, הוא הבחין בתת-מין *ssp. hydruntina*, המאופיין בשעירות חזקה, עליים צרים וצבע כתום חזק של הפרחים הלשוניים.

כדאי להדגיש, ש-*G. sancta* (שתואר, כאמור, מהארץ) אינו מוזכר במונוגרפיה של לאנצה, אף לא כשם נרדף למין אחר. כמו כן התקשה לאנצה "למצוא מקום" לשפע של

(7) מונוגרפיה: בסיסטמטיקה משתמשים בשם זה לתיאור חיבור העוסק בקבוצת מינים (סוג או חלק מסוג) לא על בסיס גיאוגרפי, אלא כלל-עולמי.

(8) סינונימים (synonym): שם נרדף, לרוב שם שניתן לצמח לאחר שכבר קודם לכן ניתן שם לטקסון שבו הוא נכלל.

צמחים שמצא בעשביות שונות ולכן יצר קטגוריה של "בין צפרני-חתול מצויות לצפרני-חתול מצויות" ובה כלל פרטים רבים - הוכחה למבוכתו בכל הנוגע להבחנה בין שני המינים הללו.

גם חלקם של המינים הרב-שנתיים לא שפר יותר, וברור כי בעקבות פרסום המונוגרפיה של לאנצה התקשו בוטנאים עוד יותר לטפל בסוג *Calendula*. עד לתחילת עבודתנו על הסוג, היה מקובל לכלול את שפע הצורות בארץ בתוך 4 מינים (איג, זהרי ופינברון 1948):

C. arvensis L. - צפרני-חתול מצויות

C. aegyptiaca Desf. - צפרני-חתול מצויות

C. palaestina Boiss. - צפרני-חתול ארץ-ישראל - שתואר ב-1849 על-ידי בואסיה⁽⁹⁾ משני אזורים בארץ: "בין ירושלים ליריחו" ו-"הכרמל"

C. pachysperma Zoh. - צפרני-חתול עבות - שתואר ב-1941 על-ידי מ. זהרי, ממדבר יהודה.

בדיקת התיאורים של צפרני-חתול מצויות וצפרני-חתול מצויות במגדיר, מגלה מיד את הקשלים בתיחום בין מינים אלה (סיכום - ראה בטבלה מס' 1); אפילו הסתכלות שטחית באוכלוסיה המצולמת בתמונת השער, חושפת נוכחותן של תכונות מבדילות, כביכול, בצירופים שונים באוכלוסיה.

טבלה מס' 1. סיכום התכונות המבדילות בין צפרני-חתול מצויות (*C. arvensis*) וצפרני-חתול מצויות (*C. aegyptiaca*), לפי המגדיר לצמחי ארץ ישראל (איג, זהרי, פינברון, 1948).

צפרני-חתול מצויות*	צפרני-חתול מצויות	תכונה
בערבות	בכל האזורים	תפוצה בארץ
כ-1 ס"מ או יותר	כ-1.5 ס"מ או יותר	קוטר קרקפת הפרחים
לא ארוכים מעלי המעטפת או ארוכים במקצת	ארוכים כמעט פי שניים מעלי המעטפת	פרחים לשוניים
צבעם ארגמן כהה	צבעם צהוב לעתים רחוקות ארגמן או חום	פרחים צינוריים
עפ"ר דמויי סרגל או איזמל	מוארכים ודמויי איזמל	עלים

* בספרות הבוטנית, איפיון צפרני-חתול מצויות נעשה בדרך-כלל על-פי נוכחות של כמה זרעונים בעלי מקור דק וזקוף בקרקפת הפירות - תכונה שאינה מוזכרת במגדיר. זהרי (1976) תיאר את הפירות בצפרני-חתול מצויות "כל הפירות, או רובם הגדול, הם כדוריים או נפוחים או מכונפלים" - תיאור והפשה שאינם קילמים בספרות ומתאימים לצורה *saneta* של צפרני-חתול מצויות (ראה טבלה מס' 2).

(9) בואסיה - Edmond Boissier (1810-1885): בוטנאי שוויצרי, שלצירתו המונומנטלית *Flora Orientalis*, אשר פורסמה בשישה כרכים בין 1879 ל-1888, היא הבסיס להכרת צמחי המזרח. הוא ערך אוספים בכל המזרח הקרוב ובשנים 1842 ו-1846 היה גם בארץ ישראל.

ב. לקראת המחקר

בשלב זה עמד בפנינו סבך של שאלות, שחלקן פשוטות לכאורה, כמו: לאן נעלם המין *C. sancta*, שתואר מן הארץ? או: מהו הגבול בין *צפרני-חתול מצויות* לבין *צפרני-חתול מצויות*? שאלות אחרות נראו מסובכות יותר, כגון: האם אפשר לתחום בין הצורות הרבות והשונות בסוג זה? האם אפשר להבין את הקשרים בין הצורות השונות בסוג? האם אפשר להבין את היווצרות מגוון הפירות בסוג?

(ב1) שיתוף פעולה במחקר הסיסטמטי

בטרם נציג את הדרך אשר בה ניגשנו לפתרון השאלות הללו, כדאי לומר דבר-מה על שיתוף הפעולה בין סיסטמטיקאים בארצות שונות. יותר מאשר במקצועות רבים אחרים, נזקקים הסיסטמטיקאים לבדיקת החומר המקורי, שתואר על-ידי חוקרים שקדמו להם. כדי לדעת את מהותו של מין שתואר בספרות, צריך לעשות טיפופקציה¹⁰, ויש צורך להעזר בעמיתים למקצוע לשם גילוי מקומו של חומר עשביה מקורי ותיאורו. למזלנו, כשהתחלנו להתעניין בסוג *צפרני-חתול* התברר, שעבודה דוקטור על המינים הרב-שנתיים נעשתה באותו הזמן במזרח גרמניה על-ידי H. Ohle, בהדרכתו של הכוטנאי הידוע H. Meusel. לאחר מכן התחיל R.D. Meikle מעשביית Kew, המחבר של הפלורה של קפריסין (Meikle 1977, 1985), להכין את הסוג עבור ה-*Flora Europaea*. פגישה בינינו, שיחות והתכתבות ממושכת, הבהירו לכולנו בעיות רבות ואיפשרו הבנה טובה יותר של הסוג. כדוגמה פשוטה יחסית, אביא כאן את הזיהוי של *C. sancta* של לינאוס, שהוזכר לעיל: בשיחותינו תהינו על היעלמות מין זה מן הספרות הבוטנית. מיקל מצא בעשביית לינאוס בלונדון גליון עשביה המסומן בשם זה. צמח דומה לו, שנאסף במדבר יהודה, נמצא בעשביית Kew. צורה זו, המאופיינת בקרקפות דו-גוניות ובזרעוני היקף (כולם או חלקם) נפוחים, גדולים מאוד ובעלי פתח צר ביותר, היתה ידועה לנו בארץ כצורה אנדמית לנגב ולמדבר יהודה (ראה להלן, טבלה מס' 2 ואיור מס' 5). מכאן גם התברר לנו כיצד נעלם "מין" זה מעיני החוקרים בגלל אזור התפוצה המצומצם שלו.

(ב2) משהו על שיטות המחקר הסיסטמטי

כאשר המידע המורפולוגי אודות קבוצת צמחים מסוימת, אין בו די כדי לאפשר את חלוקת הקבוצה ליחידות טקסונומיות, נהוג להשתמש במידע מתחומים אחרים לצורך זה. מגוון האפשרויות וכיווני המחקר הם רחבים מאוד ויכולים להיות, בין השאר, מתחום האנטומיה, הכימיה, הציטולוגיה, הגנטיקה וכד'. מידת התחכום שבכל תחום גם הוא שונה, לדוגמה, בדיקות אנטומיות יכולות להתבצע במיקרוסקופ אור או במיקרוסקופ אלקטרוני, הבדיקות הכימיות יכולות לכלול בדיקת חומרים או ביוגנזה של חומרים והחומרים עצמם יכולים להיות מפלבונואידים ועד ל-DNA.

10) טיפופקציה: שמו של מין (או טקסון תוך-מיני) מבוסס על פרט מסוים ששימש בתיאור המין ושומר בעשביה (טיפוס - type). כיום פרסומו של מין חדש אינו תקף אם לא נכתב בו מהו הטיפוס ומקום שמירתו.

להלן תודגם שלטה פשוטה, יחסית, של שלמוש בכרומוזומים (במיוזיס או במיוזיס¹¹) כאמצעי עזר לחלוקה סיסטמטית, שבה נבדקים מספרי הכרומוזומים וצורתם בצמחים שונים ומושזים בניהם. מאחר שבסוג צרנני-חתול קיימים קשים בבדיקת צורתם של הכרומוזומים, הסתמכנו בעיקר על מספרי הכרומוזומים. עלינו להדגיש, שצמחים בעלי מספרי כרומוזומים שונים, יש לראותם כשייכים לחידות טקסונומיות שונות, בעוד שצמחים בעלי מספרי כרומוזומים שונים, אינם בהכרח שייכים לאותה חידה.

ג. חלוקת המין צרנני-חתול בארץ לחידות סיסטמטיות באמצעות בדיקות כרומוזומליות

(1ג) ספרות

Meusel & Ohle (1966) פורסמו בדיקות כרומוזומים בצרנני-חתול חד-שנתיים ורב-שנתיים (מיוזיס ומיוזיס). מאוחר יותר מצאו הם עצמם - ואף אנו - טעויות בהגדרת הצמחים שנבדקו על-ידם. למרות עובדה זו, צריכות בדיקותהם להיחשב כבסיס לגישה כרומוזומלית לסוג. כל מספרי הכרומוזומים שפורסמו לפניו, לא התייחסו לסוג כולו, וכמו כן לא הפקידו המחברים גליונות עדות¹² ולכן לא ניתן לאמת את בדיקותיהם.

Meusel & Ohle חילקו את החומר שלהם ל-6 "קבוצות", הנקראות על שם מין אחד בולט בתוך כל קבוצה. מבין הרב-שנתיים נמצאו 2 קבוצות עם $2n=32$, ואחת עם $2n=18$ כרומוזומים. בקבוצות החד-שנתיות, היו הנתונים שלהם כדלהלן:

1. קבוצת *G. algerienensis* (בתרגום: צרנני-חתול אלג'יריים), החומר הנבדק ממרוקו וממקומות לא מפורטים מגנים בוטניים; מספרי הכרומוזומים שנמצאו: $2n=14$ (נבדקו 8 דגימות) ו- $2n=44$ (נבדקו 5 דגימות).
2. קבוצת *G. aegyptiaca* (צרנני-חתול מצריות) $2n=30$ (נבדקו 9 דגימות מעירק ומרוקו).
3. קבוצת *G. arvensis* (צרנני-חתול מצויות) $2n=44$ (נבדקו 14 דגימות ממערב הים התיכון).

(11) קיימות שלטות מהירות לבדיקות של כרומוזומים (מספרם וצורתם), מהן הנפוצות ביותר: (1) בדיקות מיוזיס בקצות השורשים: נהוג להשתמש בחומרם הורסי כלשור לפני צביעה ומיעוך בתמיסות המכילות ריאגנטים לחומצות גרעין. (2) בדיקות מיוזיס (חלוקת הפחתה) בתאי אם של גרגרי האבקה במאבק: צביעה ומיעוך בחומרם דומים.

מספרי הכרומוזומים במיוזיס הם דיפלואידיים ($2n$) ובמיוזיס הם הפלואידיים (n); נהוג לסמן את המספר הבסיסי כ- x .

(12) גליונות עדות (voucher specimens): גליונות עשביה של החומר הצמחי, ששימש בבדיקות המפורטות בפרסום, מופקד בעשביה ומסומן בהתאם. חשיבותן באפשרות לאמת את הבדיקות.

(2ג) בדיקות הכרומוזומים

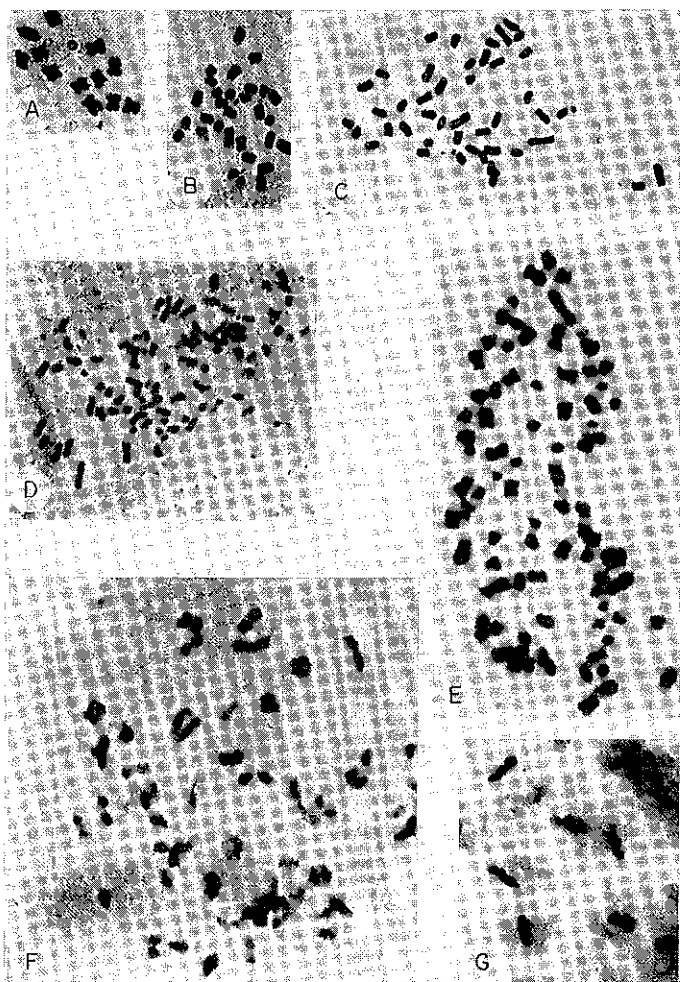
צעדנו הבא היה: (א) לבדוק את מספרי הכרומוזומים בחומר מן הארץ ו-(ב) לבדוק את ההגדרה של החומר, שברקו Meusel & Ohle, אשר באדיבותם העבירו אלי חלקים מהדגימות שלהם. בשלב ראשון נבדקו כ-40 דגימות של צמחים שנאספו בשדה. השתדלנו לבדוק צמחים בעלי מגוון רחב ככל האפשר של צורות מורפולוגיות. מבחינת מספרי הכרומוזומים (ראה תמונה מס' 1) נחלק החומר מן הארץ לשלוש קבוצות:

1. קבוצת $2n=30$: בשלב ראשון נתגלו 4 דגימות בלבד, מן הנגב המרכזי והדרומי ומן הערבה. הצמחים שנבדקו, וצפרני-חתול מן האזורים הנ"ל בכלל, הם אחידים מאוד: הקרקפות חד-גוניות, הפירות בקרפת בדרך-כלל רק משלושה טיפוסים, בליניהם ההיקפיים ביותר תמיד תלת-כנפיים (איור מס' 1) צורה זאת תוארה ב-1856 מ"מסופוטמיה" כ-*C. tripterocarpa* על-ידי Ruprecht (והטיפוס שנחגלה בלנינגרד נבדק על-ידי R.D. Meikle). כזכור, נחשבה צורה זאת כתת-מין של צפרני-חתול מצריות אצל לאנצה. הדגימות של Meusel & Ohle, בעלי $2n=30$ כרומוזומים, שהוגדרו על-ידם כצפרני-חתול מצריות, התאימו גם הן ל-*C. tripterocarpa*. בעבודתנו (Heyn et al., 1974), פורסמו הנימוקים הנזכרים לעיל לתפישת *C. tripterocarpa* כמין עצמאי, הנפוץ בצפון אפריקה, חצי האי ערב, במזרח אגן הים התיכון ובמזרח התיכון⁽¹³⁾.

2. קבוצת $2n+85$, זוהי הפוליפלואאידה⁽¹⁴⁾ הגבוהה ביותר שנמצאה בכלל בסוג צפרני-חתול והובחנה בשלב ראשון ב-8 דגימות מן הארץ. כאן לא הצלחנו (אף בהרבה נסיונות מאוחרים יותר) לעמוד על המספר המדויק של כרומוזומים, וכמו-כן התברר לנו בשלב מאוחר יותר שמספר זה נע, כנראה, בתחום מסוים בין פרטים שונים. מספר כרומוזומים זה נמצא בשני המינים: *C. palaestina* Boiss. (צפרני-חתול עבות - איור מס' 9). מספר הכרומוזומים הגבוה, מסייע לנו להבין את התפוצה הרחבה למדי של צורות הביניים השכיחות בין שני מינים אלה, כפי שהדבר ידוע לגבי פוליפלואאידים גבוהים אחרים, המעמידים בני-כלאים פוריים. מאידך, ניתן לקבוע הבחנה באמצעות מספר הכרומוזומים, במקרים של ספק בזיהוי בין צפרני-חתול ארץ-ישראליות לצורות

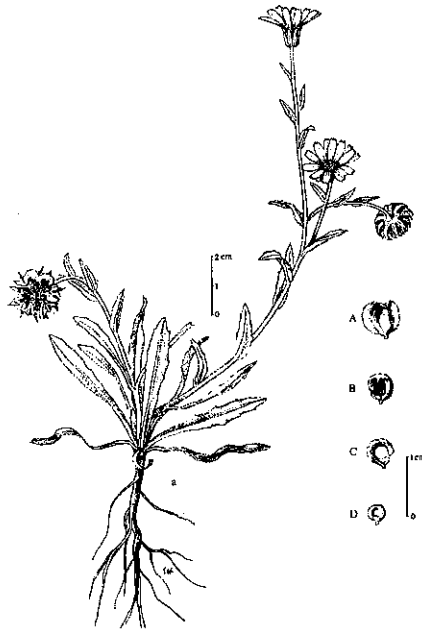
(13) הפרסום הנ"ל, באנגלית, לא התייחס, מדרך הטבע, לשמו העברי של מין זה. לצערי ניתנו בעברית שני שמות למין: במגדיר החדש (זהרי 1976) - צ"ח התלת-כנפיות ובאיורים ל-*Flora Palaestina*, כרך 3 (Feinbrun-Dothan 1978) - צ"ח שלש-הכנפיים - בעבודה זאת נשתמש בשם האחרון.

(14) פוליפלואאידה: קיום של יותר מ- $2x$ (ראה הערה 11) בגנום, תופעה אופיינית במיוחד לצמחים. יש פוליפלואאידים הנוצרים מהכפלת גנום של מין קיים (אוטו-פוליפלואאידים) ויש הנוצרים לאחר הכלאה בין שני גנומים שונים (אלופוליפלואאידים). במקרה הראשון קיימות לרוב הפרעות בחלוקת ההפחטה, בגלל קשים בזיווג בין כרומוזומים הומולוגיים שמספרם עולה על שניים.



תמונה מס' 1: כרומוזומים במינים החד-שנתיים של צפרני-חתול.

- A - E: מיטוזיס בקצות שורשים (פיזור כרומוזמים בפראדיכלורובנזן; מיעור באצטו-קרמין 4%) G - F: מיזיס בתאי-אם של גרגרי אבקה (מיעור כנ"ל).
- A: *C. stellata* (ממרוקו: מרקש) $2n=14$
- B: צפרני-חתול שלש-הכנפלים (ערבה, ואדי פירן) $2n=30$
- C: צפרני-חתול מצויות (צפונית לבאר-שבע) $2n=44$
- D: צפרני-חתול עבות (שרון, נחשונים) $2n+85$
- E: צפרני-חתול ארץ-ישראליות (כרמל, נשר) $2n+85$
- F: צפרני-חתול ארץ-ישראליות (מעלה הגלבוע): דיאקינזיס בלתי מופרע.
- G: צפרני-חתול ארץ-ישראליות (מעלה הגלבוע): מטפזה, חלוקה שניה, דיאקינזיס בלתי מופרע. הגדלות בקירוב: A - D: 1000 X; E, F: 2000 X; G: 1000 X.



איור מס' 1: צפרני-חתול שלש-הכנפיים (נגב דרומי), A: זרעון תלת-כנפי, B: דמוי סירה, C, D: טבעתי.

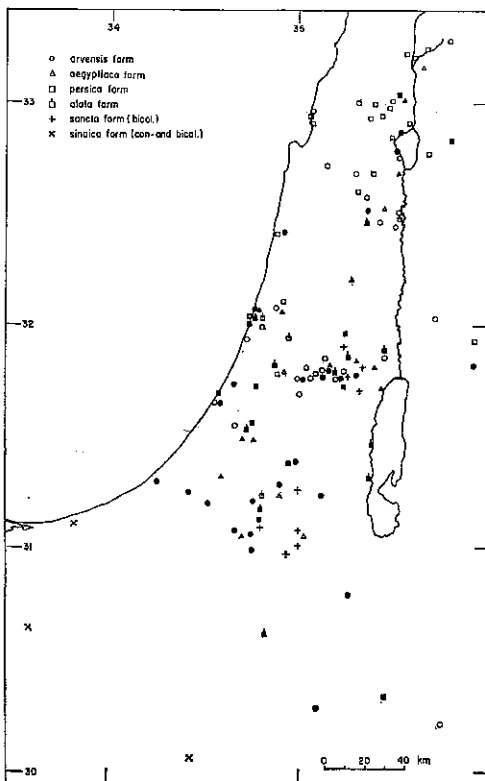
מסוימות של צפרני-חתול מצויות (ראה להלן), שלהם מספר כרומוזומים קטן יותר (אין הכרח לבדוק כאן מספר כרומוזומים, שכן קיימת אפשרות להבדיל בין שני המינים לפי גודל גרגרי האבקה - ראה יואל, 1978).

3. קבוצת $2n=44$. נמצאה בשלב הראשון ב-25 דגימות (Heyn et al., 1974), אך הובחנה בעשרות דגימות נוספות, בשלבים מאוחרים יותר של העבודה. כל הצורות של צפרני-חתול בארץ, על כל גוניהם, חוץ מאלו הנזכרות בקבוצות 1 ו-2 כלולות בקבוצה זאת. היא כוללת את כל מה שהוגדר כצפרני-חתול מצויות וכצפרני-חתול מצריות. השאלה היא, האם לפנינו מין יחיד פולימורפי (מרובה צורות) או יותר ממין אחד בעל $2n=44$ כרומוזומים. צריך להעיר כאן, שהצמחים ממרוקו, שהוגדרו על-ידי Meusel & Ohle כ-*G. algeriensis* בעל $2n=44$ כרומוזומים (ראה ע' 11) נמצאו בבדיקה מחודשת שלהם כ-*G. arvensis* (צפרני-חתול מצויות); החלק הנותר, בעל $2n=14$ כרומוזומים, צריך להיקרא (מסויבות טקסונומיות) *G. stellata* Cav. (צפרני-חתול "כוכבי") ולא *G. algeriensis*.

(3ג) ניתוח הקבוצה בעלת $2n=44$ כרומוזומים

ניסינו לחלק ליחידות את הצמחים בעל $2n=44$ כרומוזומים שאספנו בארץ, לפי צירופי התכונות הבולטות שלהם (ראה טבלה מס' 2). בדרך זו יכולנו להבחין בשש "צורות"

עיקריות, עם מקרים לא מעטים של צורות בלניים. בו-בזמן חיפשנו "צורות" אלה גם בעשביות שונות, ובעיקר נלסינו לבדוק, האם תוארו צירופי תכונות כפי שמצאנו, כחידות טקסונומיות (מילים או יחידות תוך-מילניות) בספרות. אם מצאנו "מילים" כאלה, השתדלנו לבדוק את "הטיפוסים" (ראה הערה 10) שלהם ולאמת את זהותם. מתוך בדיקות אלה הגענו למסקנה, שצורות בעלות $2n=44$ כרומוזומים בצרפני-חתול שלזכות למין מורכב אחד, שבו לחלק מן הצורות ניתנו שמות בספרות הבוטנית.



מפה מס' 2: תפוצה של הצורות של צרפני-חתול מצויות בישראל, לפי מדגם מקרי מתוך העשביה. צורות בלניים לא נכללו. סימנים מלאים מילצגים קרקפות דו-גוניות; סימנים ללא מילוי מילצגים קרקפות חד-גוניות (השווה עם טבלה מס' 2).

מסקנתנו הראשונית, שכאן לפנינו מין אחד, נבעה מעובדת עצם קיומו של מגוון צירופי תכונות; מסקנה זו אושרה במהלך מחקרים נוספים, על-ידי תוצרי הכלאה פוריים בין רוב הצורות שנבדקו (ראה להלן). לפי חוקי הנומנקלטורה¹⁵, שמו של המין המורכב הזה צריך להיות *C. arvensis* - צרפני-חתול מצויות.

15) חוקי נומנקלטורה: חוקים המסדירים את השימוש בשמות צמחים. ספר חוקים מוצא אחת לחמש שנים, לאחר תיקונים ותוספות, על-ידי האיירגון העולמי של הסיסטמטיקאים של צמחים (IAPT).

טבלה מס' 2. צרופי תכונות נפוצים בקומפלקס של צפרני-חתול בעלי 2n=44
 כרומוסומים (דרגות בסדר עולה: +, -, ++)

"סלנגל" — 7	"מכונפות" — 6	"קרושה" C. sancta L. 5	"פרסיות" C. persica Mey. 4	"מצריות" C. aegyptiaca 3	"מצולות" במובן הצר C. arvensis 2	כלינז לצורה תואר כמין בשם: איור מס':
						תכונה:
++	++	+	+	++	+	גבעול: עד 15 ס"מ
-	+	++	+	+	++	מעל 15 ס"מ
+	+	+	++	++	+	עלים: צרים
-	+	+	+	+	++	רחבים
+	++	+	++	++	+	קרקפות: קוטר עד 1.5 ס"מ
-	+	++	-+	-	+	קוטר מעל 1.5 ס"מ
-+	+	-	++	-+	++	חד-גוני
+	++	++	+	++	+	דו-גוני
-+	-	-	-	+	מאפלין	זרעונים: בעלי מקור, ללא כנפלים
-	-	-+	-	מאפלין	+	כפופים
-	+	-+	-	+	+	ישרים
-	-	מאפלין	-	-	-	דמויי סירה
מאפלין	-	-	-	-	-	פתוחה
-	מאפלין	-+	-	-	-	כמעט סגורה
+	+	+	מאפלין	+	+	גדולים
						קטנים
						מכונפים
						טבעתיים
-	+	-	+	-+	+	עוקץ הקרקפת עם שערות
+	++	+	+	++	-+	פשוטות
-	-+	-+	-+	-+	-+	בלוטיות
						פשוטות ובלוטיות

דוגמה לתפוצת שש הצורות העיקריות בארץ, ניתנת כמפה מס' 2. אפשר להבחין במפה בעובדות הבאות:

א. מלבד צורות "קדושה" ו"סינלי" הקשורות לאזורים מוגדרים בלבד, כל הצורות נפוצות בכל הארץ.

ב. בולטת תפוצה רחבה יותר של צמחים בעלי קרקפות חד-גוניות בצפון הארץ, לעומת דו-גוניות באזורים דרומיים יותר.

המחקרים שהעניקו גושפנקה סופית למסקנה שכל הצורות הנ"ל הן חלק ממין אחד, עסקו ביחסים ההתרבותיים הקיימים בין הצורות בעלות $2n=44$ הכרומוזומים ובסוג צפוני-חתול בכלל. מחקרים אלה מפורטים בפרק הבא במאמר.

ד. יחסים התרבותיים (reproductive relationships) בצפוני-חתול

מחקרים אלה, שנמשכו שנים מספר, נערכו בעיקר על-ידי עלמה לואל, והלבטים נוספים של ההאבקה בטבע נבדקו על-ידי סמדר שניר במסגרת עבודות מוסמך (לואל 1978, שניר 1984). העבודות פורסמו בהרחבה (Heyn & Joel 1983; Heyn & Snir 1986). להלן יובאו סיכום והדגמה של השיטות והתוצאות.

(1) יצירת פירות בתנאים של בידוד מחקים:

נבדקו 12 דגימות של מינים חד-שנתיים ו-12 של רב-שנתיים - למעשה, נבדקו דגימות של כל המינים להוציא צפוני-חתול תרבותיות - *C. officinalis* (השווה עם רשמת המינים הסופית בטבלה מס' 4). כאן נתגלה הבדל בין המינים החד-שנתיים לרב-שנתיים: בדגימות החד-שנתיים היתה יצירת הפירות בבידוד מחקים זהה לזו שבתנאי האבקה פתוחה (לוצאים מכלל זה *C. stellata* מצפון אפריקה, שבו נוצרו פחות פירות בבידוד). בדגימות הרב-שנתיים, בבית רשת, בבידוד מחקים, צמחים משש דגימות לא יצרו פירות כלל ואלו ששת הנותרים יצרו פירות במידה פחותה מאשר בהאבקה פתוחה. מעניין לציון, שאי-יצירת פירות (לפחות ברוב הרב-שנתיים¹⁶) בבידוד ממאביקים, אינה נגרמת כתוצאה מאי-התאם עצמי גנטי¹⁷, אלא בשל קצב שונה של הבשלת הפרחים הנקבילים (הלשוניים) והזכריים (הצינוריים): בחד-שנתיים, מיד עם פתיחת הפרחים הלשוניים, נוגעים ענפי עמוד העלי, נושאי האזור הצלקתי (העומדים בכיוון אל מרכז הקרקפת) בגושי האבקה של הפרחים הצינוריים הקיצוניים ביותר, שנפתחו כמעט בו-בזמן. כך, האבקה בין פרחים שכנים של אותה קרקפת היא כמעט בלתי נמנעת (ראה

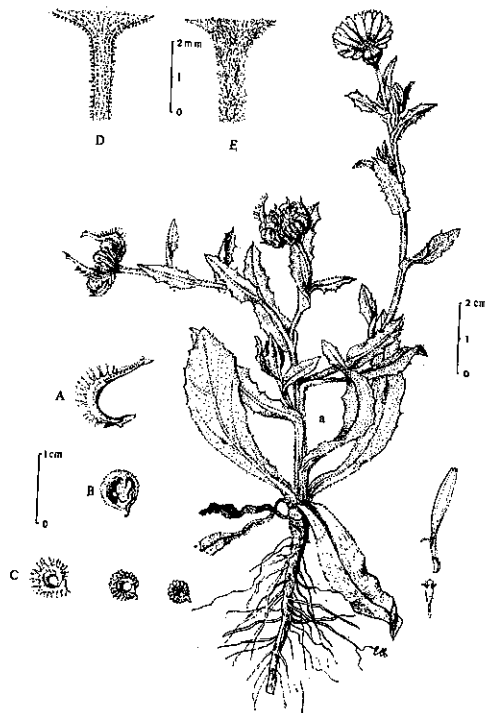
16) צמחים של *C. incana ssp. incana* ממדגם יחיד מספרד, שלא יצרו פירות בבידוד מחקים הוצאו אל מחוץ לחממה באוניברסיטה העברית, ומאז התפשט המין בגינות של גבעת רם.

17) אי-התאם עצמי (או: אי-סבילות עצמית) - תכונה גנטית, המעכבת את תהליך ההפריה של הביציות על-ידי גרגרי האבקה של פרחי אותו הפרט (או מונעת הפריה בין פרטים בעלי זהות גנטית).

פרטים בשניר 1984, בצפרני-חתול מצויות). ברב-שנתיים, חולף זמן מסוים בין פתיחת הפרחים הלשוניים לצינוריים. הן כחד-שנתיים והן בר-שנתיים משמשים החרקים בעיקר כמעבירי אבקה בתוך הקרקפות. לפיכך ניתן לסכם:

- המינים החד-שנתיים של צפרני-חתול הם כולם בעלי התאם עצמי, וכנראה גם רוב המינים הרב-שנתיים.

- האבקת שכנים (כלומר, האבקה בין פרחים של אותה קרקפת, אשר מבחינה גנטית היא זהה להאבקה עצמית), היא צורת ההאבקה הנפוצה ביותר כתוצאה ממבנה הקרקפת ופנולוגיית הפריחה. יותר מאוחר (שניר 1984; Heyn & Snir 1986) הוכח, לפחות לגבי צפרני-חתול מצויות, שגם הזבובים המאבקים (Usia ו-Empis) גורמים בעיקר להאבקת שכנים.



איור מס' 2: צפרני-חתול מצויות - צורה "מצויות" (ירושלים), A: זרעון בעל מקור, B: דמוי סירה, C: טפוסים שונים של זרעונים טבעתיים.

(2ד) יצירת פירות בהאבקה מלאכותית

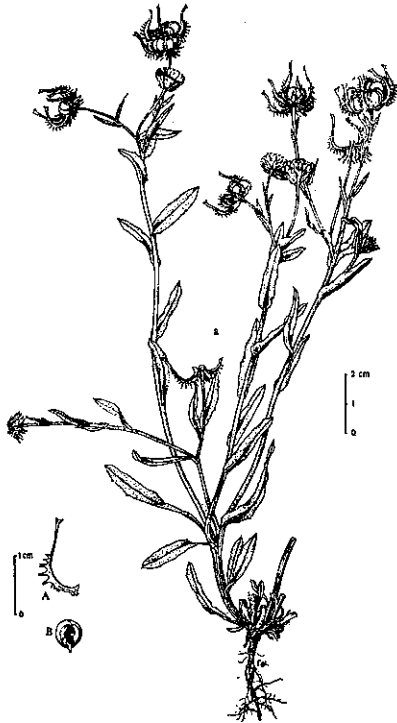
הטכניקה של האבקה מלאכותית קלה מאוד לביצוע בקרקפות של צפרני-חתול: על-ידי הוצאת הפרחים הצינוריים מן הקרקפות הסגורות עדיין, נמנעת האבקת שכנים. עם פתיחת הקרקפת מועברת אבקה זרה על פני הצלקות של הפרחים הלשוניים. ההכלאות נערכו בצירופים שונים של 8 דגימות - 5-10 קרקפות מכל דגימה בכל צירוף (סה"כ 469 קרקפות).

טבלה מס' 3. הזדמנות של הכלאות ותוצאותיהן ביני דוגמאות של צפרני-חמול
 לפני טבלאות הפולטיות אצל לואל (1978)

זוגיות פולטיות	F2			F1			הכלאה	
	אבקה פולטית %	Zn	מס' פולטים	אבקה פולטית %	Zn	מס' פולטים	♂	♀
-	-	-	-	20	22	5	צ"ח שלש-הכנפיים (2n=30)	צ"ח כוכביות (2n=14)
-	-	-	+	30-17	22	6	צ"ח כוכביות (2n=14)	צ"ח שלש-הכנפיים (2n=30)
-+	70-5	38 פולט אחת	8	100-70	37	10	צ"ח מעוצות - צורה "מעוצות/מעוצות" (2n=44)	
++	95	42,39,38	4	92	37	9	צ"ח מעוצות - צורה "קדושות/מעוצות" (2n=44)	
-	-	-	++	95-35	37	3	צ"ח מעוצות - צורה "מעוצות" (2n=44)	
-	-	-	-	-	29	נבטים	צ"ח כוכביות (2n=14)	צ"ח מעוצות - צורה: "מעוצות" (2n=44)
-	15	41	8	57-38	37	6	צ"ח שלש-כנפיים (2n=30)	
+++	88-60	נבט	8	99	44	10	צ"ח מעוצות - צורה "קדושות/מעוצות" (2n=44)	
-	64-35	נבט	8	50-15	70-62	5	צ"ח א"י (2n+85)	
-	-	-	-	-	-	נבטים	צ"ח כוכביות (2n=14)	צ"ח א"י (2n+85)
-	60	נבט	5	96-57	72-67	4	צ"ח מעוצות - צורה "מעוצות" (2n=44)	
-	-	-	+	55	נבט	6	צ"ח מעוצות - צורה "מעוצות" מאלג'ר (2n=44)	
+++	96	נבט	5	92	נבט	11	צ"ח עבות (2n+85)	
+++	90	נבט	5	98	נבט	10	צ"ח א"י (2n+85)	צ"ח עבות (2n+85)

הערות: המין *Staphylococcus* מורגם בטבלה כצפרני-חמול כוכביות
 הזדמנים נאספו בארץ, אלא אם כן עוזין אחרת
 המולריות מבוססות על ל-ל-ידים כמות הזדמנונים מ-0 (הערך) עד +++ (פולטיות מלאה)

טבלה 3 מדגימה צירופי ההכלאות ואת תוצאותיהן. העובדה הבולטת בניסויים שערכנו היא, שבניגוד למצופה, נוצרו פירות בכל הצירופים האפשריים בין המינים החד-שנתיים, גם אם מספרי הכרומוזומים היו שונים בין המשתתפים בהכלאות. יתר על כן, להוציא מקרים של צירופים עם *C. stellata*, היו הזרעים, שנוצרו כתוצאה מן ההכלאות, חיוניים. אולם, לא מכל זרעי הכלאים היה אפשר לגדל דור F_1 ועוד פחות מזה לקבל דור $F_2^{(18)}$. דור F_2 בעל יצירת פירות בכמויות נורמליות בקרקפת, נוצר רק בצירופים בין בעלי מספרי כרומוזומים זהים, כגון, צורות שונות עם $2n=44$ כרומוזומים וצירוף בין צפרני-חתול ארץ-ישראליות לצפרני-חתול עבות. אך עצם יצירת פירות ב- F_2 , בהכלאות בין מינים שונים, מעוררת עניין. באיורים 11-13 (מבחר מתוך דוגמאות רבות שבעבודתה של יואל 1978) ניתן לראות את הפירות של הורים וצאצאיהם, בצירופים בעלי מספרי כרומוזומים שווים ושונים.

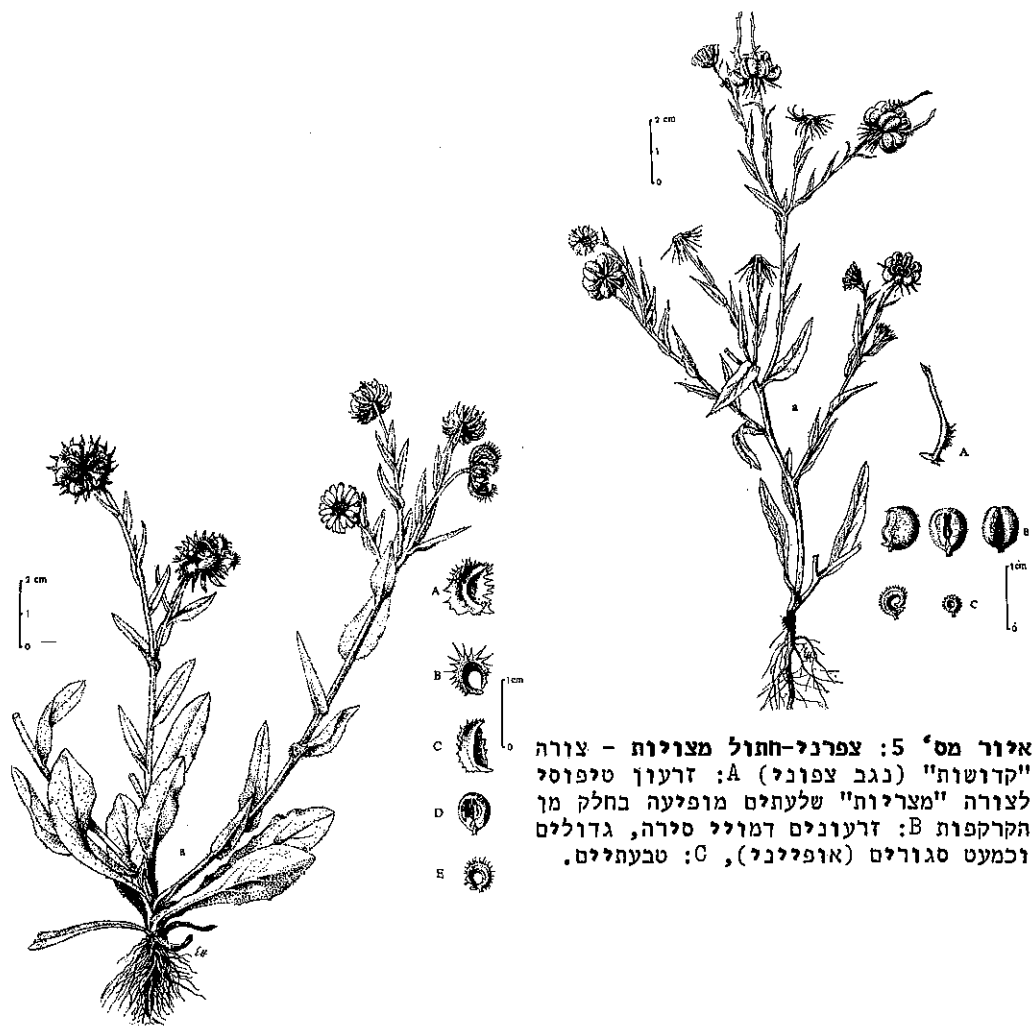


איור מס' 3: צפרני-חתול מצויות - צורה "מצויות" (מדבר יהודה), A: זרעון בעל מקור זקוף (אופלינל לצורה), B: דמוי סירה



איור מס' 4: צפרני-חתול מצויות - צורה "פרסלות", a: לרושלים, עליו-כרם; b: מזרחית לירושלים; A ו-B: זרעונים טבעתיים (אופלינל).

F_1 (18): צמח שצמח מזרע, אשר נוצר על-ידי הכלאה.
 F_2 : צמח שצמח מזרע, אשר נוצר בצמח F_1 .



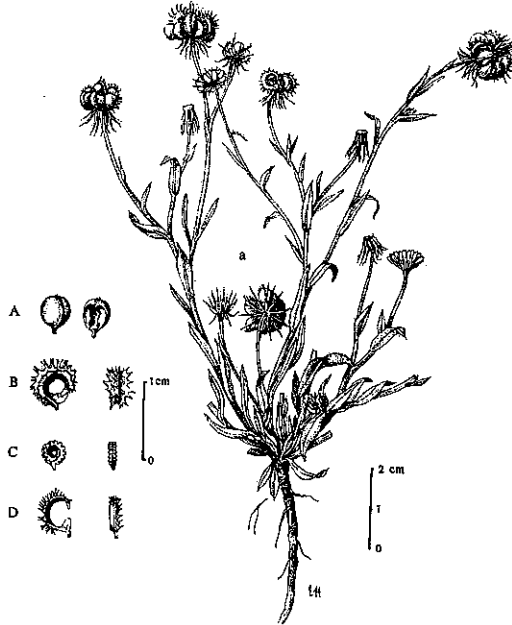
איור מס' 5: צפרני-חתול מצויות - צורה "קרושות" (נגב צפוני) A: זרעון טיפוס לציורה "מצויות" שלעתים מופיעה בחלק מן הקרקפות B: זרעונים דמויי סירה, גדולים וכמעט סגורים (אופילני), C: טבעתלים.

איור מס' 6: צפרני-חתול מצויות - צורה "מכונפות" (מדבר יהודה). A ו-C: זרעונים מכונפים (אופילני), B: זרעון כפוף, D: דמוי סירה, E: טבעתלי.

לתוצאות שהתקבלו מהפריה מלאכותית בתוך הסוג צפרני-חתול, יש השלכות רבות להבנת האבולוציה בסוג, כפי שיפורט בפרק הבא. בפרק זה נדון במשמעות התוצאות לגבי הבנת מעמדן של הצורות השונות בעלות $2n=44$ כרומוזומים. מתוצאת ההכלאות אנו למדים את הדברים הבאים: (1) בצירופים שונים של הכלאות בין צורות בעלות $2n=44$ כרומוזומים נוצרים צאצאים (נבדקו עד F_2) בעלי פוריות מלאה. (2) זרעוני F_1 ו- F_2 , דומים בחלקם לאלה של כל אחד מן ההורים ובחלקם הם שונים בצורתם משני ההורים. לעתים הם

בעלי גודל בולט במיוחד. (3) יש יחס של דומיננטיות מנדלית של קרקפות דו-גוניות על קרקפות חד-גוניות.

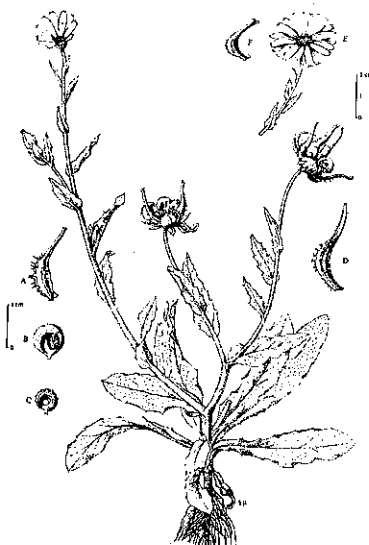
אם נוסיף לנתונים אלה גם את קיומן של צורות הבלניים הרבות הקלימות בטבע בין טפוסים $2n=44$ השונים, הרי ברור לנו, שיש להתייחס לכל צמחי $2n=44$ בסוג, כאל מין יחיד (צפרני-חתול מצויות, כפי שהוסבר לעיל). לפיכך, יש להתייחס אל שמות מינים שפורסמו בקומפלקס זה, כמו צפרני-חתול מצויות (*C. aegyptiaca*), *C. sancta*, *C. persica* (ראה טבלה מס' 2) כסינונימים בלבד.



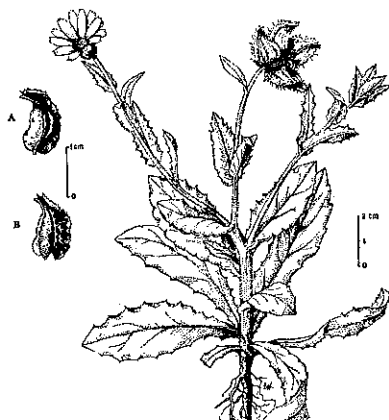
איור מס' 7: צפרני-חתול מצויות - צורה "סינני" (סינני, ביר גפגפה). A: זרעון דמוי סירה קטנה כמעט סגורה (אופילני), B, C זרעים טבעתלים שונים.

מענין לציון, שתפישה זו של המינים החד-שנתיים בסוג, כפי שהוצעה על-ידינו, (ומתבטאת בעיקר בקבלת צפרני-חתול שלש-הכנפיים כמין עצמאי וביטול צפרני-חתול מצויות) התקבלה ברוב הפרסומים הבוטניים החדשים. יוצאים מכלל זה באורח מוזר, דווקא זהרי (1976) ו-Mouterde (1980) בפלורה של לבנון וסוריה. במגדיר החדש התקשה זהרי "להיפרד" מצפרני-חתול מצויות, אם כי היה מודע היטב לקושי הקיים בהפרדה בינו לבין צפרני-חתול מצויות (ראה גם הערה בטבלה 1), כפי שהוא משתקף במפתח ובשיחות אישיות. אשר למוטרד, הכרך השלישי של הפלורה שלו יצא לאחר מותו, ואני התבקשתי על-ידי העורכים לערוך את הסוג *Calendula* על-סמך כתב ידו, יחד עם בדיקת עשבייתו. מאחר שנראה לי כלא הוגן לשנות את תפישתו של המחבר, הסתפקתי בהוספת המין *C. tripterocarpa* ולא הוצאתי מינים נוספים (כמו *C. aegyptiaca* ואחרים) מתוך כתב היד.

איור מס' 8: צפרנדי-חתול ארץ-ישראליות
 - a וזרעונים A - C: מדבר יהודה;
 זרעון D: הרי יהודה; E, F: כרמל.

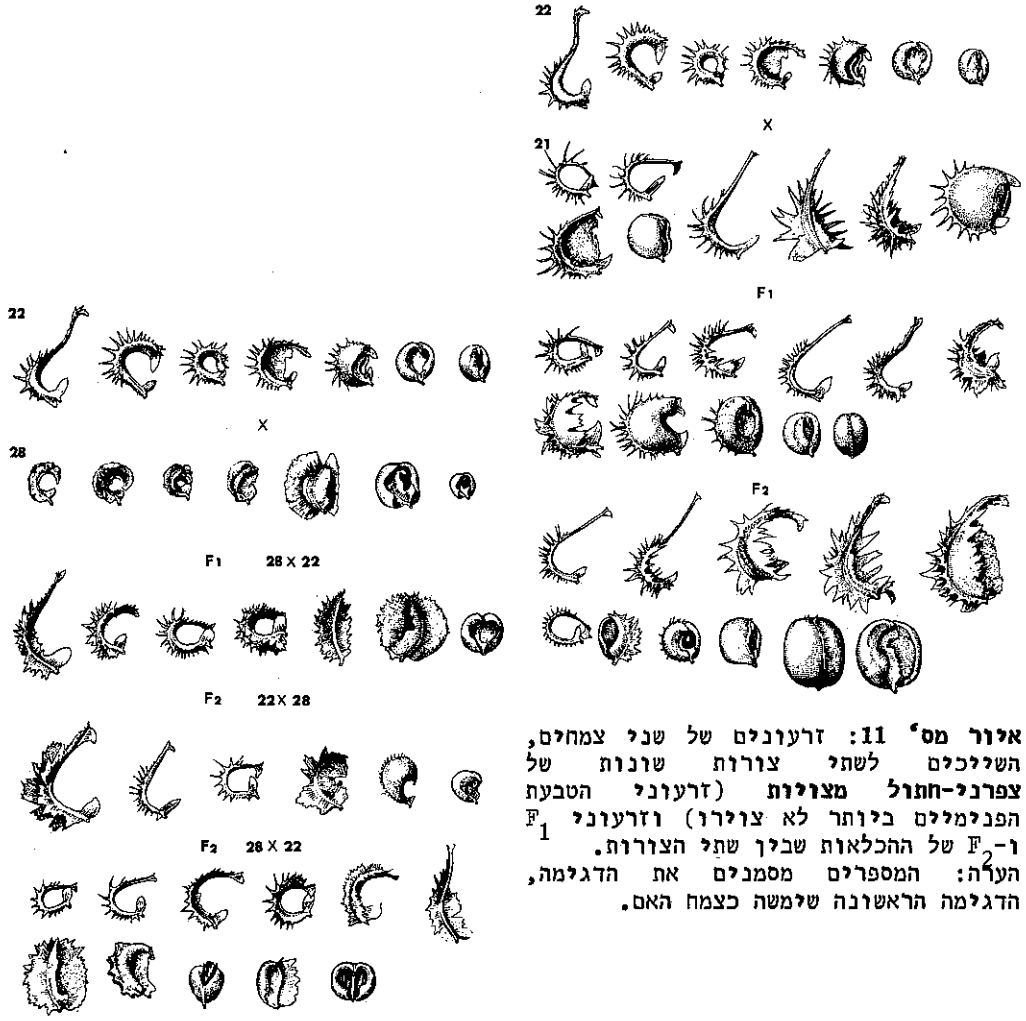


איור מס' 9: צפרנדי-חתול
 עבות (שומרון, סרטבה)



איור מס' 10: צפרנדי-חתול "כוכביות"
 - A₁, b, C: *stellata*; F: אלג'יר;
 - F₁: מרוקו.

בהסתמך על המחקרים שנזכרו לעיל, וכן על המחקרים שנערכו בצפרני-חתול הרב-שנתיות על-ידי Ohle (1974, 1975, a, b), יש לראות את הסוג צפרני-חתול כמורכב מ-6 (או 5) - אם נתייחס, כפי שאולי צריך, לצפרני-חתול ארץ-ישראל וצפרני-חתול עבות כמין יחיד בשל ריבוי צורות הבליניים והקרבה הגנטית בלניהם - ראה טבלה מס' 3) מלינים חד-שנתיים ו-3 קבוצות של מלינים רב-שנתיים. Ohle הגדיר בכל קבוצה מין אחד עד כמה מלינים הקרובים אלו לאלו בתכונותיהם המורפולוגיות והאקולוגיות ובמספר הכרומוזומים שלהם; בקבוצת *C. maroccana* נכלל אפילו מין חד-שנתי. בטבלה 4 מוגש הסיוכום עם כמה נתונים נוספים, שנדון בהם בפרק הבא, בהקשר לאבולוציה בסוג.



איור מס' 11: זרעונים של שני צמחים, השליכים לשתי צורות שונות של צפרני-חתול מצויות (זרעוני הטבעת הפנימית ביותר לא צוירו) וזרעוני F₁ ו-F₂ של ההכלאות שבין שתי הצורות. הערה: המספרים מסמנים את הדגימה, הדגימה הראשונה שדמשה כצמח האם.

איור מס' 12: זרעונים של צמח צפרני-חתול ושל צפרני-חתול שלש-הכנפיים (מלבד הזרעונים הטבעתיים) וזרעוני F₁, ו-F₂ (בשני צירופים שונים). ראה הערה לאיור מס' 11.

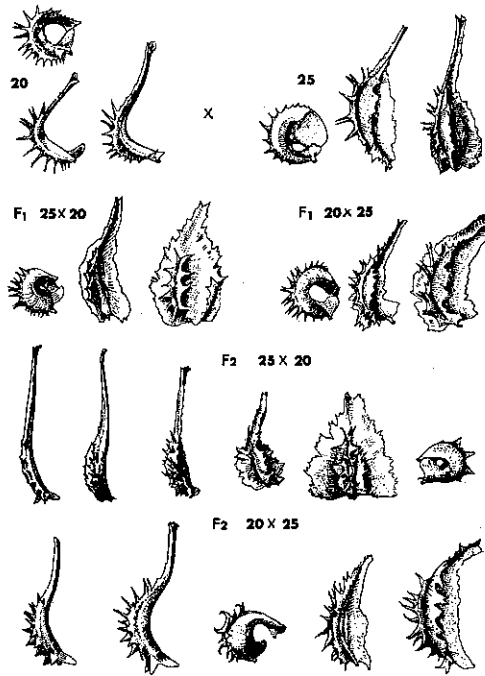
טבלה מס' 4. המינים בסוג עפרני החורל (Gastrophysalis) וכמה מאפיינים שלהם.

מין או קבוצת מינים	מס' כרומזום-זומים	צורת חלים	קרקפת חר או דו-גבנית	גבית-גידול	תוצנה	גודל כר בארץ
מין או קבוצת מינים	מס' כרומזום-זומים	צורת חלים	קרקפת חר או דו-גבנית	גבית-גידול	תוצנה	גודל כר בארץ
1) C. stellata Gw. (10 ילד)	7	ח"ש	לד-גבנית	שדות ומעובות	מרוקן ואלג'יר (סוציאלית)	-
2) C. macrogama קבוצת	9	ח"ש, ח"ש	חר-דו-גבנית	מישורים, גבעות וחרים ערבות, בתות-ספר, ומרבות	צפון-אפריקה, תצ-האז ערב, מזרח אגן חים המיכון עד עירק	-
3) C. incana קבוצת	15	ח"ש	חר-גבנית	חרף חים וחרים	ספרד ומזרח אגן חים המיכון: מרוקן	-
4) C. suffruticosa קבוצת	16	ח"ש	חר-גבנית	חרף חים וחרים	ספרד, פורטוגל, אלג'יר, טוניס, סוציאלית, ממקור לא ברור	-
C. officinalis קבוצת חרית	16	ח"ש(ח"ש)	חר-דו-גבנית	גידול חרבות	ממקור לא ברור	-
C. arvensis L. (אילדים 7-2)	22	ח"ש	חר-דו-גבנית	בת-גידול	אגן חים המיכון, מרכז אירופה, תצ-האז ערב	+
C. palaestina קבוצת חרית	42	ח"ש	חר-גבנית	בתות וחרות-ספר	מרכז ילדום-ספר אסיה	+
C. pachysperma Zsh. צ"ח עברת	"	ח"ש	חר-גבנית	בתות וחרות-ספר	אירופה למזרח אגן חים המיכון	+

* בתוניס המינים הח-שנתיים מיוססים על עבודות שלינו, בתוניס-המינים חר-שנתיים מיוססים על פילוסופים של פולס (ראו ברישומם הספרות).

- ח"ש = חר-שנתי
- ח"ש = ד-שנתי
- ח"ש = רכ-שנתי

שמות המינים שאינם גרלים בארץ, בתרגום לעברית:
 1) עפרני-חורל כוכביות 2) עפרני-חורל מרוקאיות 3) עפרני-חורל אפורות
 4) עפרני-חורל שחרותית

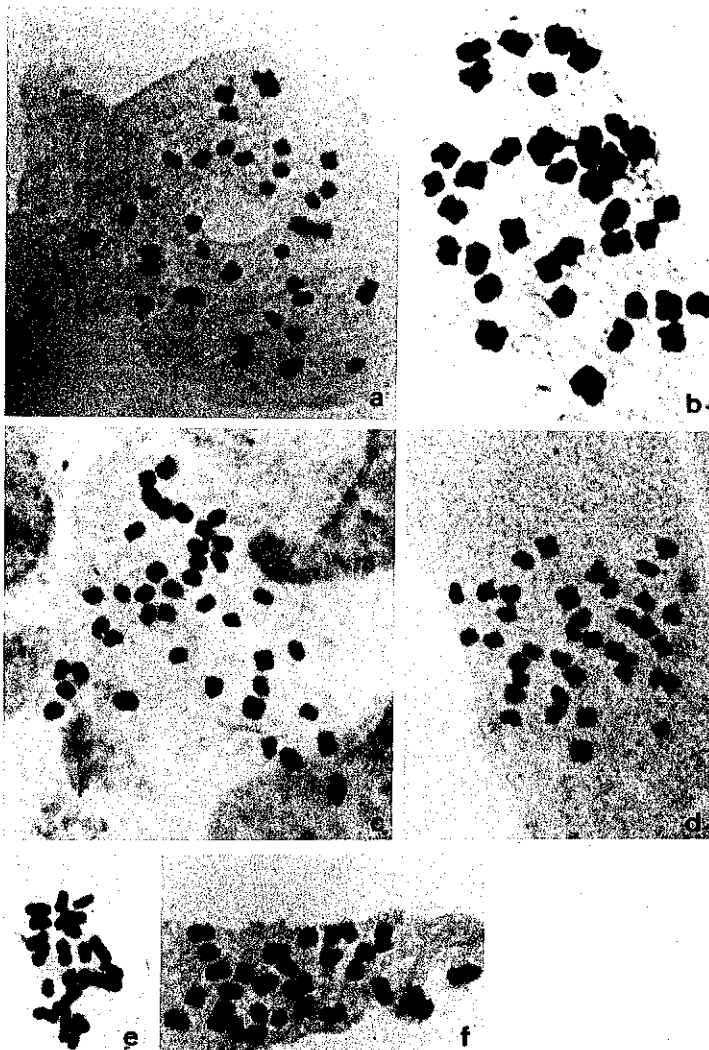


איור מס' 13: זרעונים של צמה צפרני-חתול א"י (20) ושל צפרני-חתול עבות (25) וזרעוני F_1 ו- F_2 , שניהם בשני צירופים שונים.

ה. אבולוציה משוערת בסוג צפרני-חתול

האם מכל מה שנלמד עד כה אפשר להסיק מסקנות לגבי המהלך האבולוציוני בתוך הסוג? ניסיון כזה כדאי, במיוחד בסוג קטן יחסית. לשם כך נלכד את כל המידע שלנו על הסוג. הוספנו כאן נתונים שלא התייחסנו אליהם בגוף המאמר. הם לקוחים בעיקר מלואל (1978) וסומנו ב*.

- (1) בצפרני-חתול יש מינים חד-שנתיים ורב-שנתיים.
- (2) המינים הרב-שנתיים נפוצים במערב אגן הים התיכון בלבד, והם צמחים של בתי-גידול ראשוניים.
- (3) המינים החד-שנתיים נפוצים בכל אגן הים התיכון ומחוצה לו, והם סינאנתרופים (מלווי האדם) במובהק.
- (4) מספרי הכרומוזומים (n) של המינים בסוג הם: 7, 9, 15, 16, 22, 42 ±. לפי הספרות, מספר הכרומוזומים הבסיסי, הנפוץ ביותר במשפחת המורכבים, הוא $9=X$ (Solbrig, 1977), (ראה הערה 11).
- (5) במערב הים התיכון גדלים המינים בעלי מספר הכרומוזומים הנמוך ביותר, ובמזרח הים התיכון מופיעים המינים, שהם הפוליפלואידים הגבוהים ביותר.

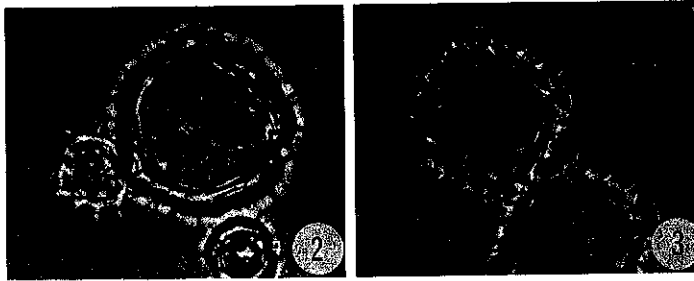


תמונה מס' 2: כרומוזומים בתוצרי הכלאה בין-מינים חד-שנתלים של צפרני-חתול.

- a: F_1 של הכלאה בין צפרני-חתול מצויות X צפרני-חתול שלש-הכנפיים: $2n=37$.
 b: F_1 של הכלאה בין צפרני-חתול שלש-הכנפיים X צפרני-חתול מצויות: $2n=37$.
 c: F_2 של הכלאה שב- a: $2n=41$.
 d: F_2 של הכלאה שב- b: $2n=38$.
 e: F_1 של הכלאה בין *C. stellata* X צפרני-חתול שלש-הכנפיים: $2n=22$.
 f: F_1 של הכלאה בין צפרני-חתול מצויות X *C. stellata*: $2n=29$.

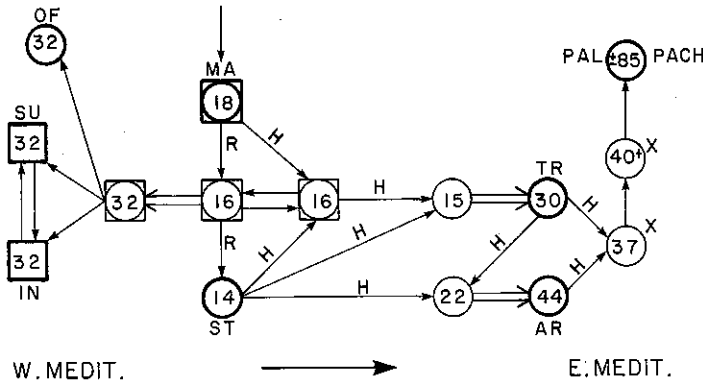
כל ההגדלות X2000 בקרוב; צמח האם רשום כראשון בכל הכלאה.

- (6) בקרב הרב-שנתיים אין מספר הכרומוזומים עולה על $n=16$; החד-שנתיים ובמיוחד האנדמיים של מזרח הים התיכון מגיעים לפוליפלואידיה גבוהה מאוד ($n+42$), אך המיוזיס מתרחש בהם ללא הפרעות* (תמונה מס' 1, G, F).
- (7) אין אי-התאם גנטי במינים של הסוג (כלומר אפשרית הפריה עצמית בפרחים והפריה בין פרחי קרקפת אחת).
- (8) במינים שונים (חד-שנתיים ורב-שנתיים) ניתן למצוא גרגרי אבקה בעלי יותר מ-3 פתחים ואבקה בגדלים שונים*, ואלה מעידים על בני כלאים בטבע (תמונה מס' 3).
- (9) הכלאות בין מינים בעלי מספרי כרומוזומים שונים, ניתנות לביצוע באופן מלאכותי (הוכח לגבי כל החד-שנתיים). הצאצאים פוריים, לפחות חלקית, ברוב הצירופים, עד לדור F_2 . פוריות זו וכן אחוז לא מבוטל של אבקה פוריה, מעידים על מיוזיס בלתי מופרע (טבלה מס' 3).
- (10) ראויה לתשומת לב העובדה, שבני כלאים בעלי מספרי כרומוזומים שונים הם בעלי מספר המצורף משני המספרים של ההורים; לדוגמה $2n=30 \times 2n=44 \rightarrow 2n=37$. בדור הבא (F_2) הצמחים החיוניים, הנוצרים מצירופים כאלה, הם לרוב בעלי מספרים המתקרבים לאלה של ההורה בעל מספר הכרומוזומים הגבוה יותר (בדוגמה הנ"ל $2n=40, 41$). ראה תמונה מס' 2.



- תמונה מס' 3: תופעות חריגות בהיווצרות גרגרי אבקה, המעידות על אפשרות של קיום בני-כלאים (באוכלוסיות שונות של צפרני-חתול מצויות). מתוך יואל (1978).
- 2 - גרגר רגיל ולידו גרגרים קטנים.
3 - גרגרים עם ארבעה פתחי נביטה.
- (11) הזרעונים של בני הכלאים דומים בחלקם לאלה של ההורים, אך מופיעות צורות חדשות רבות ושונות וכן זרעוני ענק מעטים (חשד, לא בדוק, לפוליפלואידיה ספונטנית) (איורים 11-13).
- (12) יש משמעות לעובדה, שרק הפירות הראשונים (הקיצוניים ביותר) בכל קרקפת יכולים להיות תוצרת של האבקה זרה. אלה הם גם הפירות בעלי אמצעי הפצה למרחק וכן בעלי העוברים הגדולים ביותר*. כלומר לפירות שהם תוצרת האבקה זרה, יש הסיכוי הרב ביותר להיות מופצים ולהיקלט בבית-גידול חדש.

על סמך כל הנתונים האלה, נלסינו להציע סכמה כללית לאבולוציה בסוג צפרני-חתול. האפשרות, שדגם הספציאציה (היווצרות המינים) בצפרני-חתול קשורה בהכלאה בין מינים בעלי מספרי כרומוזומים שונים והכפלת הגנום הנוצר, הועלתה על-ידי Ohle לגבי כמה מינים רב-שנתיים. אנחנו הוכחנו, שהכלאות פוריות כאלה אפשריות. לפיכך ביססנו את דגם האבולוציה באיור 14 על תופעה זו בסוג כולו, ולקחנו בחשבון את דגם התפוצה, צורת חיים וכו'.



איור מס' 14: דגם מוצע של יצירת מינים בסוג צפרני-חתול: ריבועים מילצגים קבוצות מינים רב-שנתיים, עיגולים-חד-שנתיים; מינים קלימים מצוירים בקווים עבים; צורות שהורכבו על-ידינו במעבדה, מסומנים ב-X. **קשרים בין המינים:** חיצים המסומנים ב-R (רדוקציה) מורים על הקטנת מספר הכרומוזומים; המסומנים ב-H (Hybridization) מורים על הכלאה; חיצים כפולים מורים על הכפלת מספר הכרומוזומים. שמות המינים רשומים לפי התחלת שם הלוואי המדעי של המין:

AR: *C. arvensis* - צפרני-חתול מצויות, IN: *C. incana* - קבוצת צפרני-חתול "אפורות", MA: *C. maroccana* - קבוצת צפרני-חתול "מרוקאיות", OF: *C. officinalis* - צפרני-חתול תרבותיות, PACH: *C. pachysperma* - צפרני-חתול עבות. PAL: *C. palaestina* - צפרני-חתול א"י, ST: *C. stellata* - צפרני-חתול "כוכביות", SU: *C. suffruticosa* - קבוצת צפרני-חתול "שיחיות", TR: *tripterocarpa* - צפרני-חתול שלש-הכנפיים.

אין לנו ספק, שמוצא הסוג בצפון אפריקה: שבט ה-*Calendulae* הוא אפריקאי, המינים הרב-שנתיים מרוכזים שם כולם וכן גם המינים החד-שנתיים, ובמיוחד המין בעל מספר הכרומוזומים הקטן ביותר ($2n=14$). בדגם האבולוציה שבאיור 14 יש להתחיל מקבוצת *C. maroccana*, הכוללת צמחים רב-שנתיים וחד-שנתיים. מספר הכרומוזומים שבה ($2n=18$) מתאים ביותר למספר הנפוץ ביותר במשפחה כולה (Solbrig 1977). אנחנו מניחים קיום של מין רב-שנתי (ואולי גם חד-שנתי), שעל-ידי צמצום מספר הכרומוזומים בקבוצת *C. maroccana* הפך לבעל $2n=16$. אמנם כיום אין מין כזה, אך קיומו של מין בעל $2n=14$ (צמצום נוסף) וכן של שתי קבוצות מינים רב-שנתיים בעלי $2n=32$ (הכפלה) במערב היס התיכון, מתירים לנו הנחה כזאת.

כיצד ניתן להסביר את היווצרות שני המינים החד-שנתיים, הכלל ים-תיכוניים צפרני-חתול שלש-הכנפיים וצפרני-חתול מצויות? אם נשתמש בעקרון של הכלאות בין בעלי מספרי כרומוזומים שונים והכפלת התוצאה, נוכל לראות בצפרני-חתול שלש-הכנפיים תוצר של *C. stellata* ($2n=14$) X והמין ההיפופטי ($2n=16$). באותו האופן, הכלאות בין צפרני-חתול שלש-הכנפיים *X* ($2n=30$) ו-*C. stellata* לתנו צורת ביניים של $2n=22$ ולאחר הכפלה - את צפרני-חתול מצויות עם $2n=44$ כרומוזומים. עתה נותרת השאלה של היווצרות הפוליפלואידים הגבוהים (צפרני-חתול א"י וצפרני-חתול עבות). אין אלה כנראה מלנים אוטופוליפלואידים, כלוון שהמיוזיס בהם בלתי מופרע לחלוטין (תמונה F2, G1). על כן עלינו להניח השתתפות של יותר ממין יחיד בהיווצרותם; אולי הכלאה בין צפרני-חתול מצויות וצפרני-חתול שלש הכנפיים ועליה במספר הכרומוזומים בפרטים מסוימים (ראה טבלה 3) ולאחר זאת הכפלה, יכולים לתת את התשובה.

ובכן, אנו רואים בסוג צפרני-חתול סוג קטן יחסית, שמוצאו בצפון אפריקה ושעל-ידי הכלאות בין כמה מלנים ראשוניים, יצר מלנים חדשים באמצעות תהליכים חוזרים של הכלאות והכפלות של כרומוזומים. כתוצאה מכך, נוצר מגוון כמעט אינסופי של צורות של פירות במינים השונים, חלקם זהים בכולם וחלקם יחודיים. היפותיזה של צורת היווצרות כזאת, יכולה להסביר את קלות ההכלאה בין המינים הודות לגנומים המשותפים לכולם. סיכוייהם המוגברים להפצה של פירות שהם תוצרת האבקה זרה, אסטרטגיות מגוונות להפצת פירות וסינאנתרופיה - הבטיחו את התפוצה הרחבה של המינים החד-שנתיים.

האם ניתן לאמת השערות אלה? באופן חלקי, ודאי שכן: הכלאות נוספות, הכפלות מלאכותיות של תוצרי הכלאה, בדיקות כימיות השוואתיות, השואת DNA - האפשרויות הן אינסופיות. וזהו אולי המאפיין לטובה ולרעה את המחקר הסיסטמטי (להבדיל מן המיון). זוהי למעשה סינתזה אינסופית, כפי שנאמר על-ידי L. Constance - אחד הבוטנאים המובילים של זמננו. ובכן, מה שהבאתי כאן בפניכם זוהי תחנה במחקר, ואולי התוצאות משקפות את מצב המחקר בזמן נתון מסוים בלבד.

תודות והערות

תודות רבות מגיעות לכל אלה שהשתתפו בשלב זה או אחר בחקר צפרני-חתול. התמונות והאיורים המופיעים כאן הודפסו בעבודה הגמר של עלמה יואל (1978) או באחד הפרסומים בהשתתפותי המופיעים בבילבליוגרפיה. מסיבה זאת סימוניהם אינם אחידים. הצילומים המקוריים נעשו על-ידי יעקב גמבורג, האיורים על-ידי אסתר הובר, המפות על-ידי רבקה פרנקל. הצילום הצבעוני (תמונת השער הקדמי) הוא מעשה ידיו של יעקב מתתיה. גליונות עדות לכל שלבי העבודה מצויים בעשביית המחלקה לבוטניקה בירושלים.

רשימת ספרות

- איג, א. מ. זהרי ונ. פלינברון. 1948. מגדיר לצמחי ארץ-ישראל.
ספרות פועלים, תל-אביב.
- זהרי, מ. 1976. מגדיר חדש לצמחי ארץ-ישראל. עם עובד, תל-אביב.
- יואל, ע. 1978. קשרים בין מיני צפרני-חתול חד-שנתיים.
עבודת מוסמך, האוניברסיטה העברית, ירושלים.
- שניר, ס. 1984. כמות האבקה המיוצרת על-ידי הפרח ויעדיה במינים צפרני-חתול
מצויות וסכיון אבילי. עבודת מוסמך, האוניברסיטה העברית, ירושלים.

- Feinbrun - Dothan, N. 1978. Flora Palaestina 3, The Israel Academy of
Sciences and Humanities, Jerusalem.
- Heyn, C. C., O. Dagan & B. Nachman, 1974. The annual *Calendula* species:
Taxonomy and relationships. *Isr. J. Bot.* 23: 169-201.
- Heyn, C.C. & A. Joel. 1983. Reproductive relationships between annual
species of *Calendula* (Compositae). *Plant Systematics and Evolution*
143:311 - 329.
- Heyn, C.C. & S. Snir. 1986. Selfing and pollen allocation in some
Asteraceae. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, 89B: 181-192.
- Lanza, D. 1919. Monografia del Genere *Calendula* L. Palermo.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum*, ed. 1 Stockholm.
- Linnaeus, C. 1763. *Species Plantarum*, ed. 2 Stockholm.
- Meikle, R.D. 1976. *Calendula* - in: Tutin, T.G. et al. (eds.), *Flora
Europaea*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Meikle, R.D. 1977, 1985. *Flora of Cyprus*, Vols. 1,2. Royal Botanic Gardens,
Kew.
- Meusel, H & H. Ohle 1966. Zur Taxonomie und Cytologie der Gattung *Calendula*
Oest. Bot. Z. 113: 191-210.
- Mouterde, P. 1980. *Calendula* in *Nouvelle Flore de Liban et de la Syrie* 3 (3)
(Charpin, A. & M. Dittrich eds.), pp 432-435, Beyrouth.
- Norlindh, T. 1943. *Studies in the Calendulae*. I. Monograph of the genera
Dimorphotheca etc., Gleerup, Lund.
- 1977. *Calendulae* - Systematic review - in: Heywood, V. H. et al. (eds.)
The Biology and Chemistry of the Compositae, pp. 961-987, Academic
Press, London.
- Ohle, H. 1974. Beitrage zur Taxonomie der Gattung *Calendula* II. *Feddes
Repert.* 85: 245-283.

- 1975a. Beitræge zur Taxonomie der Gattung *Calendula* III., Feddes Repert. 86: 1-17
 - 1975b. Beitræge zur Taxonomie der Gattung *Calendula* IV., Feddes Repert. 86:525-541.
- Solbrig, O.T. 1977. Chromosomal cytology and evolution in the family Compositae - in: Heywood, V.H. et al. (eds.) The Biology and Chemistry of the Compositae, pp. 267-281, Academic Press, London.