

השריית הפריה עצמית בלופית מצויה על-ידי חרקים נקיים מאבקה

יעקב כח ויעקב גליל

מבוא

מבנה התפרחת של לופית מצויה (תמונות א', ב') משך את תשומת לבם של הבוטנאים כבר בסוף המאה הקודמת (11,10). בראשית המאה תוארה תפרחת הצמח בהרחבה רבה (9). ההסברים אשר נלחנו למהלך ההאבקה לא התבססו על תצפיות שלטולות וניסויים מבוקרים, ולכן היו המסקנות בלתי שלמות ולעתים מוטעות. המבנה הכללי של התפרחת, הדומה לתפרחות לוף, והעובדה שהמתחל מפוספס ברצועות בהירות, הביאו חוקרים רבים למסקנה כי תפרחת לופית מצויה היא מלכודת אור שממנה מתקשים החרקים להשתחרר בגלל תכונת הפוטוטאכסיות שלהם, אשר מושכת אותם אל הפסים הבהירים (4,10,12).

פוגל (18) מונה את הלופית המצויה עם הצמחים מחקי הפטריות. לדעת החוקר, חומרי הרח הנידפים מהתפרחת בזמן הפריחה מושכים לתושי פטריות ממשפחות ה-Scliaridae וה-Mycetophilidae. בתפרחת לא נמצא חלק המחקה באופן ויזואלי מבנה פטרייתי. אין כאן גם נטיה גיאטרופית האופיינית למרבית הפרחים מחקי הפטריות. מבחינה אקולוגית תפוצת הצמח בישראל אינה תואמת בת-גידול עשירים ברקוביות ומשופעים בפטריות. הצמח נפוץ למדי בפרדסים מעובדים בשרון ובפלשת. בבתי-גידול אלה הופעת לתושי פטריות נדירה ולמרות זאת חנטת הפירות ויצירת הזרעים תקינה. הסתירות בספרות באשר למהלך ההאבקה, והעובדה כי הצמח פורה בישראל בעונת החורף הקרה והגשומה, תקופה בלתי נוחה לפריחה והאבקה, מעוררות עניין רב באקולוגיה של פריחת צמח זה והאבקתו.

חומרים ושיטות

המחקר נעשה בישראל בשנים 1980-1985. פקעות של לופית מצויה נשתלו ישירות בקרקע, בחלקה מוצלת, בגן הבוטני שבאוניברסיטת תל-אביב (נ.צ. 13211692). התפרחות שהגיחו שימשו לצרכי המחקר. כמו כן נעשו ניסויים בשדה (פרטים נוספים בטבלה 2). חרקים, שנאספו לצורך הגדרה או בדיקת גרגרי אבקה, הומתו עוד בהיותם בתוך התפרחות בעזרת פחמן טטה-כלורי או כלורופורם, חרקים זעירים נשמרו בכוהל 70%, החרקים הגדולים נשמרו בקופסאות איסוף. חרקים חיים נאספו בעזרת אספירטור פה, הרדמתם לצורך הניסויים השונים נעשתה בעזרת פחמן דו-חמצני. חדירת חרקים לתפרחות הניסוי נמנעה על ידי כיסוי בשקיות עשויות אורגנדי. האבקה הועברה בעזרת פיפטת פאסטר שאליה נשאבן גרגרי האבקה. האבקה פוזרה בתוך חדרי

התפרחות על-ידי החדרת קצה הפיטה מבעד לפתח ולחיצת הגומיה שבקצה האחר. בהאבקה עצמית ספונטנית בוצעו אותן פעולות עם פיטות נקיות מאבקה. הלחות היחסית בתפרחות ובסביבתן נקבעה בטכניקה מיוחדת, המאפשרת מדידת לחות יחסית בחללים קטנים (17).

תפוצה ובית הגידול

לופית מצויה נפוצה בכל אזור הים התיכון (13). בישראל נמצא הצמח בעיקר בחבל הים התיכוני ובשוליו. בדרום הארץ הוא מגיע עד גבול המדבר (6). בדרך כלל גדל הצמח במקומות לחים ומוצלים, אך לעתים הוא נמצא במקומות חשופים לשמש. בשרון, בפלשת ובעמקים יש אוכלוסיות גדולות וצפופות: בצל עצים, בשדרות, בגינות, במטעים, בפרדסים ובחורשות.

הצמח והתפרחת

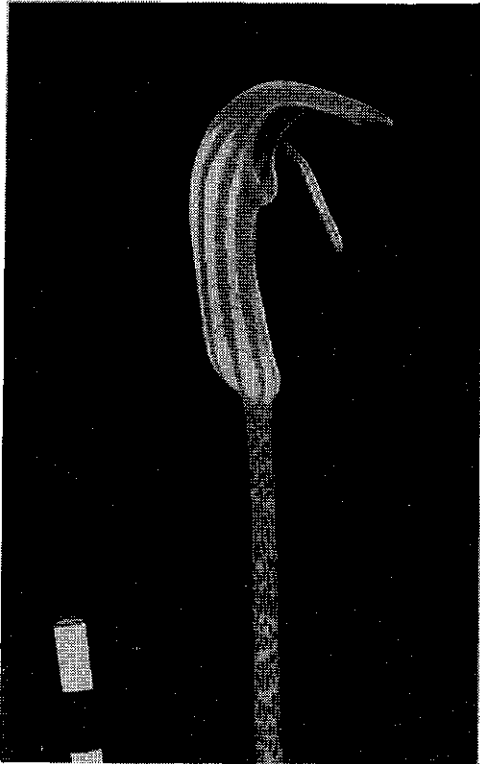
קיימים הבדלים ניכרים בין הסוג *Arisarum Mill.* ויתר הלופיים של ישראל. סוג זה נכלל בתת-שבט נפרד, ה-*Arisarinae*, ואילו כל הסוגים האחרים נכללים בתת-שבט ה-*Arinae* (3).

הצמח רב שנתי, בעל שתי צורות של אברים תת-קרקעיים (5). העלים מגיחים בתחילת החורף, ובמקומות מושקים הם צצים כבר בספטמבר. אפשר להבדילם בנקל מיתר עלי הלופיים בישראל לפי הטרפים דמויי החץ או דמויי הלב, שבסיסי פטוטותיהם מנוקדים בארגמן. תפרחות מוצאים בעיקר בחורף, בחודשים דצמבר-פברואר. במקומות לחים הפרליחה מתמשכת לעתים מאוקטובר עד אפריל. התפרחת נישאת כ-10 סנטימטרים מעל הקרקע, בראש עמוד (*scape*) שאורכו שווה פחות או יותר לזה של פטוטות העלים. בנצר תקין מתפתחות לרוב שתי תפרחות.

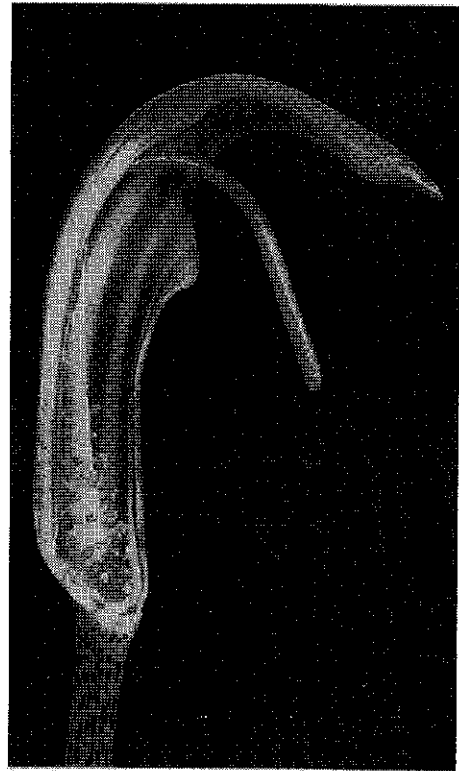
שולי המתחל מאוחים בחלקם התחתון ויוצרים מבנה סגור דמוי גליל (10x45 מ"מ) שאינו מוצר בחלק העליון. צבע המתחל ירוק ולאורכו כעשר רצועות בהירות-חלביות המודגשות לעתים בשוליהן בצבע חום-ארגמני. הקצה העליון של המתחל חופשי ומקומר כגג הסוכך מלמעלה על פתח החדר. מהפתח בולט הקצה הכפוף של השזרה (תמונה א).

בסיס השזרה מעורה בגבו למתחל. מצדו המנוגד, מצד הפתח, שקועים בדרך כלל 3 עד 6 ולעתים עד 13 פרחים עליניים. צבעם ירוק והם עשויים עלה שחלה יחיד המסתלים בעמוד עלי ניכר שבקצהו צלקת כדורית. השחלה חד-מגורתית ובבסיסה כ-15 ביציות ישרות הנישאות על עוקצים. הצלקת עשויה מכ-60 תאים מוארכים דמויי בקבוק. אין עליה הצטברות של נוזל, ולכן היא נמנית עם הטפוס היבש (8). גבוה יותר על השזרה, ללא קטע מפריד, מפוזרים בדלילות כ-32 פרחים אבקניים. כל פרח אבקני עשוי זיר יחיד שבראשו מאבק. גרגרי האבקה מוארכים, חסרי זיזים, קצה השזרה אינו נושא פרחים. הוא כפוף, צבעו ירוק ולעתים הוא מעובה יותר בקצהו (תמונה ב).

תמונה א'. תפרחת לופית מצויה (X1)
צילום: עמיקם שוב



תמונה ב'. חתך בתפרחת לופית מצויה (X2)
צילום: עמיקם שוב



האנתזיס

הסדק בקצה העליון של כפתור התפרחת נפתח לאטו במשך כל שעות היממה. בתחילת האנתזיס צמודה האלה לקצה המתחל הסוכך על הפתח. בהמשך האנתזיס מתארכת האלה ונוטה מטה. כבר בראשית תהליך הפריחה נמצאים בתפרחות מאבקים פתוחים שמהם

מתפזרים גרגרי אבקה. במקרים נדירים מאחרים המאבקים להיפתח באופן שמתקבלת פרוטוגיניה חלשה. בשל המיקום הטופוגרפי של הפרחים האבקניים והאבקה הפירורית, חל איבוד ספונטני של הצלקות. הפריחה נמשכת ימים רבים. תפרחות אחדות, שהואבקו באופן מבוקר, חנטו פירות גם אם הואבקו כעבור חודש ממועד פתיחתן. ריח התפרחות אינו חזק, אך ניכר היטב כאשר קבוצת תפרחות מכונסות במקום סגור. שזרות ומתחילים מנותקים מפיצים את הריח הספציפי גם בהיותם נפרדים. הריח קשה לאפיון, הוא אינו מתקתק אך גם אינו דוחה כריחם של מרבית הלופיים בישראל.

המאבקים

למרות הפריחה הממושכת של תפרחות לופית מצויה רק לעתים רחוקות מוצאים חרקים בחדריהן ואף אלה במספרים קטנים. במהלך המחקר נמצאו בתפרחות חרקים מטכסונים שונים אשר מוינו ב-4 קבוצות.

יתושים (Nematocera, Diptera)

מרבית החרקים שנאספו בתפרחות הם זכרים ונקבות של יתושים זעירים מ-4 משפחות: Chironomidae, Mycetophilidae, Sciariidae ו-Psychodidae. היתושים נמצאו בתפרחות הן בשעות היום והן בשעות הלילה. לכל היותר נמצאו שני פרטים בתפרחת. זחלים של מינים הנמנים עם שתי המשפחות האחרונות ידועים כשוכני בת-גידול מימיים. ייתכן כי הבוגרים שלהם נמשכים לתפרחות בגלל הלחות היחסית הגבוהה השוררת בהן. בבדיקת לחות יחסית, שנערכה בחלקת הניסוי בתל-אביב, נמצאו בתוך חדרי התפרחות ערכים גבוהים מ-97%, באותה העת הלחות היחסית בסביבת התפרחות ירדה לעתים עד 50%. גם היתושים משתי המשפחות הראשונות, יתושים הידועים כיתושי פטריות, נמשכים ללחות(18). ייתכן כי אולי המים המתנדפים מתפרחת לופית מצויה הם גורם במשיכת חרקים מאבקים.

זבובים טורפים

בשעות היום בלבד מבחינים על העלים ולעתים רחוקות בתוך התפרחות בחנועה מהירה של זבובים טורפים ממשפחת ה-Empididae (Diptera). זבובים ממשפחה זאת ידועים כמבקרים פרחים לשם מציצת צוף או שאיבת נוזלים מרקמות רכות(14). בחודש ינואר 1982 נאספו בשיפולי הכרמל (נ.צ. 15662390), על צמחי לופית מצויה, 40 זבובים ממשפחה זאת. בהתבוננות בסטריאוסקופ נמצא כי לגופם של 8 פרטים, זכרים ונקבות כאחד, היו צמודים גרגרי אבקה של הצמח. בדיקה חוזרת באותו אתר בחודש ינואר 1983, העלתה כי 6 זבובים, מתוך מדגם של 60 פרטים, נשאו על גופם גרגרי אבקה.

הזבובים חודרים לתפרחות ומגיחים מהן במהירות וללא קושי. התנהגותם בתפרחות לופית מצויה דומה לזאת שנצפתה בתפרחות אחילוף צר-עלים ואחילוף הגליל. בתפרחות אלה נמצא כי החרקים חודרים פנימה כדי לצוד חרקים המשמשים להם כטרף. לא מן הנמנע

הוא כי גם בלופית מצויה מטרת החדירה לתפרחת היא ציד חרקים. אין בתפרחות הצטברות של נוזל שממנו יכולים החרקים למצוץ. גיחתם המהירה החוצה מפחיתה מהסבירות כי הם מחדירים את גפי הפה לרקמות ושואבים נוזלים בתוך חדר התפרחת.

חרקים חוסים

המבנה המיוחד של התפרחת עם חלק המתחל הסוכך על פתח החדר עשוי לשמש מסתור לחרקים בתנאי מזג אוויר בלתי נוחים. בימים ובלילות גשומים נמצאו לעתים בתפרחת של צמחים הגדלים בפרדסי השרון, ציקדות ירוקות (*Cicadidae, Homoptera*), שלגופם גרגרי האבקה אינם נצמדים, וספק אם הם מסייעים בתהליך ההאבקה הזרה.

חרקים שזחליהם ניזונים בתפרחות

ברשימת החרקים שנאספו מתפרחות לופית מצויה מופיעים זחלים ובוגרים של חרקים המוצאים בתפרחות הצמח מקום לגידול הצאצאים. עם אלה נמנו כנימות עלה (*Aphididae, Homoptera*), טריפסים (*Thysanoptera*) וקפזנביים (*Collembola*). ניידותם של חרקים אלה, בעיקר בשלבי הזחל, מוגבלת. ספק אם הם מסייעים בתהליך ההאבקה הזרה.

התפרחת כמלכודת

מהלך הפריחה של לופית מצויה שונה מזה שנצפה בלופיים האחרים בישראל. התפרחת הומוגמית. יוצא אפוא כי חרק החודר לתפרחת מתכסה מיד בגרגרי אבקה. אין יתרון בשהייה נוספת שלו בתפרחת. העובדה כי האנתזיס נמשך לעתים חודש ימים ויותר, מוציאה מכלל אפשרות כלואה ממושכת של חרקים. השהייה בתפרחת היתה מביאה לתמותת החרקים העדינים בתוכה. העובדה כי רק לעתים רחוקות מוצאים חרקים בתוך חדרי התפרחות של לופית מצויה מרמזת על כך שהם מיטיבים להשתחרר מתוכם. זבובי תסיטה (*Drosophila melanogaster* Meig.) ויתושי חול (*Psychoda cinerea* Banks) המוחדרים לתפרחות, מגיחים בדרך כלל במהירות וללא קושי. בצאתם מתוך החדר הם שוהים לעתים באזור הפתח ואינם מחליקים פנימה. הם אינם מועדים גם בהליכתם על תקרת קצה המתחל הכפוף מעל החדר. בבדיקה מיקרוסקופית של שטח פני המתחל באזור הפתח מבחינים בבליטות חרוטיות צפופות. אין להניח כי מקום מחוספס זה הוא משטח החלקה לחרקים המגיעים לתפרחת.

מקובל בספרות שגיחת החרקים החודרים לתפרחות לופית מצויה מתעכבת בגלל הפסים מעבירי האור הערוכים לאורך החדר. ההנחה היא שחרקים בעלי התנהגות פוטוטאקסית חיובית יימשכו לאזורים המוארים ולא ימצאו את פתח היציאה (4,10,12). לבדיקת ההנחה כי האור מעכב את גיחת החרקים מהתפרחות, נעשה ניסוי שבו הושוותה מהירות גיחת החרקים מתפרחות מוארות לגיחתם מתפרחות מוחשכות.

תפרחות טריות של לופית מצויה הועמדו במצב זקוף בתוך מבחנות (5x45 מ"מ), כאשר עמודי התפרחת טבולים במים. לכל תפרחת הוחדרו 10 יתושי חול מהמין

Psychoda cinerea Banks שהורדמו בפחמן דו-חמצני. היתושים היו זכרים שנאספו מתוך תפרחות של לוף ירוק. חרקים אלה נבחרו לניסוי מאחר שהם נמצאו בעבר בתוך תפרחות לופית מצויה. כמו-כן ידועה משיכתם החזקה לאור. שתי תפרחות הוצבו במקביל בכל חזרה. הניסוי בוצע באור יום מלא במקום מוצל. התפרחות כוסו בנפרד בכוס כלימית שקופה (250ml). הודות לכך היה אפשר למנות את החרקים בהגיהם מתוך התפרחות. נוסף על כך כוסתה אחת התפרחות ברלי (10L) שחור, אטום לאור. התפרחת בטיפול זה היתה באפלה. כאשר הגיחו מחצית מהחרקים מהתפרחת המוארת, הוסר הדלי מהתפרחת המוחשכת ונמנו החרקים שהספיקו להגיה באותה העת מאותה תפרחת.

ב-4 חזרות הקדימו לצאת מחצית מיתושי החול מהתפרחות המוארות. במספר חזרות זהה הקדימו לצאת החרקים מהתפרחות המוחשכות. בשתי חזרות הגיחו מחצית מיתושי החול מהתפרחת המוארת ומהתפרחת המוחשכת באותו פרק זמן. תוצאות דומות התקבלו כאשר נבדקה באותו האופן גיחתם של זכובי תסיסה (*Drosophila melanogaster* Meig., wild type) מתפרחות לופית מצויה. זכובים אלה אינם נמנים עם החרקים המבוקרים בתפרחות.

תוצאות הניסויים אינן מאשרות את ההנחה המקובלת כי תפרחת לופית מצויה היא מלכודת אור המעכבת את יציאת החרקים. העובדה כי לעתים, בתוך שניות, החרקים מגיחים מתפרחות שאליהן הם מוכנסים, מאשרת את קביעתו של מילר (11) כי תפרחת לופית מצויה אינה כולאת בתוכה את החרקים המבוקרים. בניגוד למקובל עשויים הפסים הבהירים לאורך המתחל דווקא להקל על החרקים את מציאת הדרך אל מחוץ לתפרחת. מיקומם לאורך החדר גורם לחרקים בעלי פוטוטאכסיות חיובית לנוע לאורכם, ומקרבם בדרך זו לעבר פתח היציאה. משטחים בהירים אופייניים לפרחים המואבקים על-ידי יתושי פטריות (18), יתכן כי עשרת הפסים החלביים לאורך המתחל הם בעלי משמעות ויזואלית במשיכת יתושי פטריות אל התפרחת.

מערכת הזיווג

האבקות מבוקרות בחלקת הניסוי

330 תפרחות אותרו בחלקת הניסוי שבגן הבוטני. התפרחות טופלו באופנים שונים (טבלה 1).

טבלה 1. חנטת לופית מצויה בהאבקה מבוקרת.

הטיפול	מספר תפרחות	אחוז חנטה
האבקה עצמית ספונטנית	115	0.9
האבקה זרה	135	23.7
האבקה שכנים	7	0.0
ביקורת (תפרחות חשופות)	73	21.9

מ-115 תפרחות מכולסות, שחדירת חרקים לתוכן נמנעה, חנטה רק תפרחת אחת (0.9%).
ב-135 תפרחות מכולסות הועברה אבקה בעזרת פלפס פאסטר מתפרחות של צמחים אחרים
(האבקה זרה). 32 מהן (23.7%), חנטו פירות ויצרו זרעים. שיעור חנטה דומה (21.9%)
התקבל ב-73 תפרחות שנתרו בלתי מטופלות בחלקת הניסוי. ב-7 תפרחות מכולסות,
שאליהם הועברה אבקה באותן שיטות מתפרחת אחרת באותו צמח (האבקה שכנים), לא
התקבלה חנטת פירות.

האבקות בשדה

רק לעתים רחוקות נמצאו חרקים בתפרחות שנבדקו בשדה. בכמה מקרים נבדקו מאות
תפרחות ואף אחת מהן לא הכלילה חרקים. החרקים המועטים שנמצאו בתפרחות השתייכו
לעתים לקבוצות טכסונומיות (סדרות) שונות. נוצרה אי בהירות באשר ליעילות האבקה
החרקים בשדה, והתעורר הצורך לקבוע את שיעורה. בחמישה אתרים שונים סומנו תפרחות,
וכעבור זמן נבדקה בהן חנטת הפירות. בכל אתר חולקו התפרחות לשתי קבוצות, כמחצית
מהתפרחות נותרו בלתי מטופלות, פוריות התפרחות בקבוצה זו תלויה בפעילותם של
החרקים המאבקים. כאומדן לפוריות המרבית של התפרחות הוחדרה למחצית מהפרטים
המסומנים גם אבקה מצמחים אחרים. תוספת האבקה הזרה נעשתה בעזרת פלפס פאסטר.

האבקה הזרה נאספה בחלקה מפרטים אחרים באתר הניסוי (תוספת האבקה זרה מחומר
מקומי). יתרת הצמחים הואבקה באותה שיטה באבקה שנאספה מצמחים הגדלים במרחק של
כ-20 ק"מ מהמקום שבו נעשה הניסוי (תוספת האבקה זרה מחומר מרוחק). איסוף אבקה
ממקור רחוק נעשה בהנחה שהצמחים הנמצאים באתר הניסוי עשויים להיות כולם או חלקם
מושבה אחידה מבחינה גנטית (Clone), והאבקותם תהיה בלתי פוריה אם קיים בצמח
מנגנון אי-התאמה עצמית.

לעריכת הניסויים נבחרו מקומות שהגישה אליהם נוחה. כל האתרים הם בשרון על
קרקע חול-חמרה, ברום 10-40 מטרים מעל פני הים. האתרים קרובים לים התיכון ומרחקם
מקו החוף הוא 2-6 ק"מ. אין להניח כי קלימים הבדלים אקלימיים ניכרים
בין האתרים המרוחקים זה מזה 35 ק"מ לכל היותר. בשני אתרים נעשתה בדיקה חוזרת
כעבור שנה (טבלה 2). כל ההאבקות נעשו בשעות אחר-צהריים.

חרף העובדה שחרקים נמצאו בתפרחות, רק לעתים רחוקות לא נמצא הבדל מובהק בחנטה של
שלוש הקבוצות ($F_{[2,12]} = 1.63ns$). יש לדחות את ההנחה כי תוספת אבקה זרה באופן
מלאכותי משפרת את חנטת הפירות.

הבדלים ניכרים בחנטה התקבלו בין האתרים ($F_{[6,12]} = 23.54$). שיעור חנטה גבוה
במיוחד התקבל בשתי שנות המעקב באתר נתניה, 69.7% בממוצע. באתר חדרה שבו הצמחים
גדלים בצל העצים חנטו פירות בממוצע רק 44.9% מהתפרחות. הבדלים בשיעור החנטה
בלטו מאוד באזור נוה-שרת. בשולי הפרדס, כתנאי הצלה חלקיים, חנטו בממוצע 61.5%
מהתפרחות המסומנות. בתוך הפרדס בצל ההדרים, ממוצע החנטה בשנת 1981 היה 17.5%.
כעבור שנה הוא הגיע רק ל-10%. באתר צהלה החשוף לשמש לא היתה כלל
חנטה של תפרחות מסומנות.

טבלה 2. חנטת לופית מצויה בבת-גידול שונים, בהאבקה טבעית ובתוספת מלאכותית של אבקה זרה.

חשיפה לקרינת השמש	כית-הגידול	נקודת ציון	אתר	תוספת האבקה זרה מחומר מרוחק		תוספת האבקה זרה מחומר מקומי		ללא טיפול		מועד הביטוי
				מספר התפרחות	אחוז חנטה	מספר התפרחות	אחוז חנטה	מספר התפרחות	אחוז חנטה	
חלקית	חורשת אקליפטוסים	14022045	חררה	51,9	27	52,0	25	38,2	55	19.2.1981
חלקית	שולי חורשת אקליפטוסים	13801942	נתניה	86,4	22	62,5	24	66,7	45	19.2.1981
חלקית	שולי חורשת אקליפטוסים	13801942	נתניה	56,0	25	60,9	23	73,2	56	16.12.1981
חלקית	שולי פרדס הדריס	13581698	נוה שרה	94,4	18	60,0	20	47,5	40	22.2.1981
מועטה	פרדס הדריס	13551698	II נוה שרה	31,3	16	22,2	18	13,8	29	18.2.1981
מועטה	פרדס הדריס	13551698	II נוה שרה	6,3	17	15,4	13	10,0	30	16.12.1981
מרוכה	גבעה הולית	13361698	צהלה	0,0	17	0,0	18	0,0	35	18.2.1981

הנתונים נבחנו סטטיסטית לאחר טרנספורמציה למעלות ($\arcsin \sqrt{P}$)

$F_{[2.12]}^{**} = 23.54$ בין חזרות $F_{[6.12]}$, $F_{ns} = 1.63$ בין טיפולים $F_{[2.12]}$

גם במקומות אחרים החשופים לשמש החנטה מועטה והתפריות נדירות. חשיפת הצמחים לשמש ומאידך הצלה כבדה גורעים מחיוניות הצמחים ומפוריותם. בצל כבד מאוד הצמחים אינם גדלים כלל(5).

ניסויים עם חרקים ללא אבקה

העובדה שהחרקים היו נדירים בתוך תפרחות לופית מצויה עמדה לכאורה בסתירה לתוצאות האבקות בחלקת הניסוי ובשדה. בשדה, שיעור החנטה של התפרחות אשר לחדריהן הוספה אבקה באופן מלאכותי לא היה שונה באופן מובהק משיעור חנטת התפרחות אשר היו נתונות לחסדי החרקים בלבד (טבלה 2). בחלקת הניסוי היו שיעור חנטת התפרחות שהואקו מלאכותית (23.7%), ושיעור החנטה של התפרחות שנתרו חשופות לפעילות החרקים (21.9%), דומים מאוד ($t_g = 0.346ns$).

במטרה לבדוק את תפקוד התפרחת כמלכודת, הוכנסו במהלך המחקר לתוך חדרי תפרחות זבובי תסיסה שגודלו במעבדה. התקבל הרושם כי בתפרחות אלה גברה החנטה. הועלתה האפשרות כי השהייה של החרקים בתוך התפרחות ללא קשר עם נשיאת אבקה גורמת בדרך כלשהי לפוריות. לבדיקת השערה זאת נעשו כמה טיפולים (ראה טבלה 3).

לתוך 39 תפרחות מכוילות הוכנסו קבוצות שמנו 5 זבובי תסיסה מהמין *Drosophila melanogaster* Meig., wild type. זבובי התסיסה גודלו במעבדה בתוך צנצנות זכוכית סגורות וכך לא יכלו גרגרי אבקה להימצא על גופם. קבוצה נוספת של חרקים אשר שימשה לבחינת השפעת שהיית החרקים בתפרחות על החנטה היתה של יתושי חול מהמין *Psychoda cinerea* Banks. חרק זה נבחר לבדיקה מאחר שנמצא בעבר בתוך תפרחות ולכן נחשב כמאביק לגטימי של לופית מצויה. ל-16 תפרחות מכוילות הוכנסו קבוצות שמנו 10 יתושי חול. היתושים נאספו באספירטור פה מקירות חדרי מדרגות בקריית ביאליק.

בקרבת מקום לאתר האיסוף אין צמחי לופית מצויה ואפשר להניח כי החרקים אינם מזוהמים בגרגרי אבקה של הצמח. לחלופין, כחיקוי אפשרי לפעולת החרקים, הוברשו במכחול שיער עדין 14 תפרחות מכויסות. הפעולה בוצעה לאחר חיתוך קטע מדופן החדר באזור שמול הפרחים הנקבים. לפתח זה הוחדר קצה המכחול. שערות המכחול הועברו בעדינות הלוך ושוב על פני הצלקות. הוקפד להשתמש במכחול נקי מגרגרי אבקה.

טבלה 3. חנטת לופית מצויה בהשפעת חרקים נקיים מאבקה זרה

הטיפול	מספר תפרחות	אחוז חנטה
5 זבובי תסיסה	39	84.6
10 יתושי חול	16	87.5
הברשת הצלקות במכחול	14	71.4
ביקורת (תפרחות מכויסות)	34	0.0

עיון בטבלה 3 מלמד כי שיעור החנטה ב-39 התפרחות שאליהן הוחדרו זבובי תסיסה היה 84.6%. שיעור חנטה דומה (87.5%) התקבל ב-16 התפרחות שאליהן הוחדרו יתושי חול. גם פעולת ההברשה ב-14 התפרחות גרמה לחנטה גדולה (71.4%). ב-34 תפרחות הביקורת, תפרחות שנותרו במועד הניסוי ללא הברשת הצלקות או החדרת חרקים, לא היתה חנטת פירות.

ב-24 תפריות שהתקבלו לאחר החדרת החרקים נמנו 21.9 ± 9.61 זרעים לתפריה. שיעור זה אינו שונה באופן מובהק ($t_g = 1.32$ ns) משיעור הפוריות (16.8 ± 7.34) שהתקבל ב-8 תפרחות שבהן בוצעה האבקה זרה בעזרת פלפטת פאסטר. הזרעים שהתקבלו בהאבקה מושרית, ללא הבדל בגורם המשרה, היו חיוניים ונבטו היטב (64% - 88%).

נוסף על בדיקת שיעור החנטה, מספר הזרעים לתפריה ונבילת הזרעים, הוכנו מתקנים מצלקות שקיבלו טיפולי האבקה שונים, לשם בדיקתן במיקרוסקופ אור. החומר לבדיקה נלקח מניסויים אשר בוצעו בחלקת הניסוי בתל-אביב. חרקים או לחלופין אבקה זרה הוחדרו לתפרחות מכויסות בשיטות שתוארו לעיל. בתום כשלוש יממות מתחילת הניסוי הוסרו התפרחות מהצמחים, וקטע השזרה הנושא את הפרחים הנקבים הוכנס עד למועד בדיקתו לתוך תמיסת F.A.A. לפני הבדיקה נתלשו בעזרת מלקטת דקה עמודי העלי עם הצלקות שבראשם והוטבלו בתמיסת Cotton Blue, לשם צביעת הנחשונים.

בתהליך הכנת מתקנים של צלקות שמהן נמנעה פעילות חרקים וחדירת אבקה מבחוץ, נשטפו כמעט כל גרגרי האבקה מהצלקות והתפזרו בנוזל. עובדה זאת מוכיחה כי לא נוצר קשר הדוק בין גרגרי האבקה והפטמות של הצלקת. בבדיקת 69 צלקות מ-12 תפרחות לא נמצאה נבילת של גרגרי אבקה. לעומת זאת ב-69 צלקות אשר נלקחו מ-15 תפרחות שאליהן הוחדרו חרקים, היתה נבילת מרובה של גרגרי אבקה. על מנת להבחין בנחשונים היה

צורך לפנות בסיכת מתקן חלק מגרגרי האבקה הרכים שנצמדו לצלקות. יש להדגיש כי גם בטפול זה היתה האבקה עצמית בלבד.

מהצלקות, שנלקחו מהתפרחות שאליהן הוחדרה אבקה זרה בעזרת פלסט פאסטר, נשטפו גרגרי אבקה רבים והתפזרו בנוזל. על הצלקות נותרו בדרך כלל כ-30 גרגרים. עובדה זאת מוכיחה כי נוצר קשר בין גרגרי האבקה והפטמות הצלקתיות. במתקנים נראו רק מעט מאוד גרגרי אבקה בכביטה. ב-75 צלקות שנלקחו מ-16 תפרחות נמצאו נחשונים מועטים. רק ב-31 צלקות נראו נחשונים. ב-18 מהם נמצא נחשון יחיד. ביתר נמנו שניים או שלושה נחשונים בצלקת. אין סתירה בין העובדה כי על הצלקות נראו רק נחשונים בודדים ואילו תפרחות שהאבקו באותה שיטה היו פוריחות ויצרו במוצע 16.8 זרעים, שכן במתקנים המיקרוסקופיים אין מבחינים בכל הנחשונים.

נביטת האבקה העצמית בתפרחות שאליהן הוחדרו חרקים, או לחלופין בתפרחות שבהן הצלקות הוברשו במכחול שיער עדין, התאפשרה כתוצאה מפעולה מיכנית אשר פגעה כנראה בקרוםית (Pellicle) העוטפת את הפטמות הצלקתיות. דיון בנושא ניתן בפרק הבא.

סיכום ודיון

פריחה חורפית

לופית מצויה פורחת בישראל בעונה הגשומה והקרה. קלימת סכנה כי הגשם יפגע בגרגרי האבקה וישטוף את הצלקות. בשל מזג האוויר הקר והגשום פוחתת גם פעילות החרקים בתקופה זאת של השנה, וכתוצאה מכך עלולה פוריחות הצמחים התלויים בחרקים לצורך האבקתם להצטמצם למידה מזערית שיש בה סכנת הכחדה לצמח. ללופית מצויה יש כמה וכמה תכונות המאפשרות לה לפרוח בחורף.

התפרחת הזקופה המתנשאת מעל פני הקרקע והמבנה הגלילי הסגור של המתחל, אשר חלקו העליון כפוף וסוכך על פתח החדר (תמונה א), מגינים מפני חדירת מי גשמים לתוך התפרחה. מבנה מורפולוגי זה מונע הרטבת גרגרי האבקה ושטיפת הצלקות. גם מעלות החום הנמוכות בחורף אינן מעכבות את הנביטה, וב-12°C גרגרי האבקה נובטים היטב. בעזרת פעילותם המועטה של חרקים מאביקים נפתרה בדרכים שונות ומגוונות. עונת הפריחה הנמשכת כל חודשי החורף, ובמקומות לחים אף יותר מזה, וכן האנתזיס הממושך, לעתים יוחר מחודש ימים, מגדילים את הסיכויים לביקור חרקים בתפרחות במועדים הנוחים לפעילותם. פריחה לסירוגין של תפרחות אחדות בצמח מגדילה אף היא את סיכויו של הצמח היחיד לחנוט פירות. בלופית מצויה מתפתחות לרוב שתי תפרחות מפקעת תקינה. פריחתן המשותפת יכולה להימשך עד חודשלים.

בתנאי מזג אוויר בלתי יציבים אשר אינם נוחים לפעילות חרקים יש יתרון לצמח פוליפילי (Polyphilic plant) המנצל מינים רבים של חרקים מאביקים. בהעדר חלק מהמאביקים מובטחת האבקתו על-ידי המינים האחרים. בישראל, פאונת החרקים בעונה הלחה והקרה עשירה יחסית בליתושים המנצלים בת-גידול רטובים להטלה ולהתפתחות הזחלים. עם קבוצה זאת נמנים חרקים שונים המשתתפים בתהליך האבקת הצמח. גם

בקוריהם של זבובים טורפים ממשפחת ה-Empididae החודרים לתפרחות, כנראה לצורך ציד, עשויים לגרום לחנטת פירות וליצירת זרעים. תנאי מזג אוויר בלתי יציבים מצמצמים את האפשרות לקיום האבקה זרה. בתנאים אלה מרובים המקרים שבהם צמחים מסתגלים לפוריות בהאבקה עצמית(16). גם בלופית מצויה מתרחשת בתנאים מסוימים הפריה עצמית המאפשרת לצמח לייצר זרעים במקרים שבהם האבקה זרה אינה מתרחשת.

מערכת הזיווג

מערכת יחסי הגומלין בין גרגרי האבקה והצלקות לא נבדקה לפרטיה בלופית מצויה. עם זאת, על סמך התצפיות והניסויים, אפשר להסיק מסקנות אחדות ולהעלות רעיונות כאשר לטיבה.

על אף העובדה שלופית מצויה היא הומוגמית, וכבר עם פריחת התפרחת הצלקות מואבקות עצמית, אבקה זאת אינה נצמדת לפטמות הצלקת, גרגרי האבקה אינם נובטים ואין יצירת פירות וזרעים.

ניסויים בהנבטת אבקה של לופית מצויה מראים כי היא מלטיבה לנבוט כאשר היא מפוזרת על חומר אינרטי דוגמת זכוכית, אם היא נמצאת באווירה לחה הקרובה לנקודת הרוויה. נביטת האבקה מתאפשרת, כמו בצמחים רבים אחרים, כאשר נוצרים תנאים פיזיקליים המתאימים למיומם של גרגרי האבקה(1). החדרת רצועות פלסטיק קשיחות (5x30 מ"מ) לתוך חדרי תפרחות בשדה, גרמו לנביטת גרגרי אבקה אשר נשרו מהמאבקים על הרצועות. באותה העת לא נמצאה נביטת אבקה על הצלקות. יוצא איפוא כי על הצלקות נמצאים גורמים המונעים את הנביטה של אבקה עצמית.

אבקה זרה המוחדרת לתוך חדר התפרחת בעזרת פיפטת פאסטר נצמדת היטב אל הפטמות הצלקתיות, נובטת וגורמת ליצירתם של זרעים חיוניים. על סמך עובדות אלה יש להניח כי בהאבקה עצמית לא מתרחש הקשר הנחוץ בין גרגרי האבקה והצלקות, ונמנעים התהליכים המביאים לנביטה.

החדרת חרקים לתפרחות או, לחלופין, הכרשת הצלקות במכחול שיער עדין, משבשת את מנגנון מניעת נביטת האבקה העצמית. חרקים שהוחדרו לתפרחות או חרקים החודרים לשם באופן טבעי, מסירים בדרך פיסיקלית את המחסום המונע נביטה של אבקה עצמית. תופעה זאת נמצאה בעבר בצמחים אחרים. בכרוב הניצנים *Brassica oleracea L. var. gemmifera (DC.) Schulz*, גירוד הצלקת בעזרת מברשת פלדה גרם לפוריות בהאבקה עצמית ואיפשר קבלת זרעים בצמחים שבהם קלימת אי-התאמה עצמית(15). ב-*Lotus weilleri Maire* ו-*L. suaveolens Pers.*, גירוד הצלקות בנייר זכוכית גרם ליצירת שפע של זרעים בהאבקה עצמית, על אף העובדה שמינים אלה הם בעלי אי-התאמה עצמית(2).

יצירתה של הלופית

הפריחה החורפית ומנגנון אי-ההתאמה העצמית הם שהטביעו חותמם על דרך הפעולה המיוחדת של מנגנון הרבייה בלופית מצויה. בצמחים שבהם תהליך ההאבקה תלוי בחרקים, עשויים תנאי אקלים בלתי יציבים לשבש את פעילות החרקים ולמנוע התרחשותה של האבקה. Hagerup (7), אשר בדק את האבקה הצמחים באילי פארו הגשומים והקרים, מצא כי רוב הצמחים עושים זרעים גם בהעדר חרקים. כמה מינים בלבשת אירופה, הזקוקים כרגיל לחרקים לשם האבקה, הסתגלו באילי פארו לעשות זרעים בהאבקה עצמית. ההפריה העצמית מגבירה את ההומוזיגוטיות. תכונה זאת מפחיתה מחילוניות הצמחים ומקטינה את הווריאביליות של האוכלוסיה. מקובל כי מבחינת תוצאותיה יש להפריה זרה יתרון על פני הפריה עצמית. בנסיבות הקלימות, בשל הפריחה החורפית, אין האבקה זרה מובטחת ללופית מצויה. עדיפה על כן יצירת זרעים בהפריה עצמית מאי יצירתם כלל.

הצלקות מואבקות ספונטנית מיד עם פתיחת התפרחת. נביטת האבקה העצמית נדחית עד למועד חדירת חרקים לתפרחת. למנגנון זה יש משמעות רבה לגבי שמירה על רמת הטרוזיגוטיות גבוהה כתוצאה מהעדפת הפריה זרה. אם האבקה העצמית היתה נובטת מיד עם איבוק הצלקות כבר בראשית האנתזיס, היו נתפסות כל הביציות על ידי גמטות שמקורן בגרגרי אבקה עצמית. במקרה זה לא היה כמעט סיכוי להתרחשותה של הפריה זרה. בזכות השהיית הנביטה עד לחדירת החרקים מתרחשת בו בזמן נביטה של אבקה עצמית המונחת כבר על הצלקות ושל אבקה זרה שהגיעה עם החרקים. מקובל כי בתנאים כאלה יש לאבקה הזרה יתרון בהפריית הביציות על פני האבקה העצמית(2). באופן זה, על אף מיעוט גרגרי האבקה הזרים המגיעים לצלקת, יחסית למספרם הרב של גרגרי האבקה העצמית הנושרים על הצלקת, מתרחשת גם הפריה זרה. החרקים החודרים לתפרחות לופית מצויה אינם משמשים רק כמעבירי אבקה במובן המקובל (Pollen vectors), אלא משרים פוריות (Fertility inducers). תכונה זאת מעלה את ערכם של החרקים בגרימת יצירת זרעים כאשר הסיכויים להעברת אבקה מתפרחות אחרות קטנים ביותר.

הבעת תורה

מחקר זה מומן חלקית על-ידי הקרן למענקי מחקר בבוטניקה ע"ש צבי מרזמינסקי ז"ל ואחותו סוניה מרזמינסקי ז"ל.

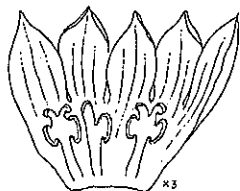
זיהוי החרקים והגדרתם נעשה בסיועם של ד"ר אמנון פרידברג ופיני קפלן מהמחלקה לאנטומולוגיה באוניברסיטת תל-אביב. את זבובי התסיסה נתנה אביבה תמרקין מהמחלקה לגנטיקה באוניברסיטת תל-אביב. על כך נתונה להם תודתנו.

רשימת הספרות

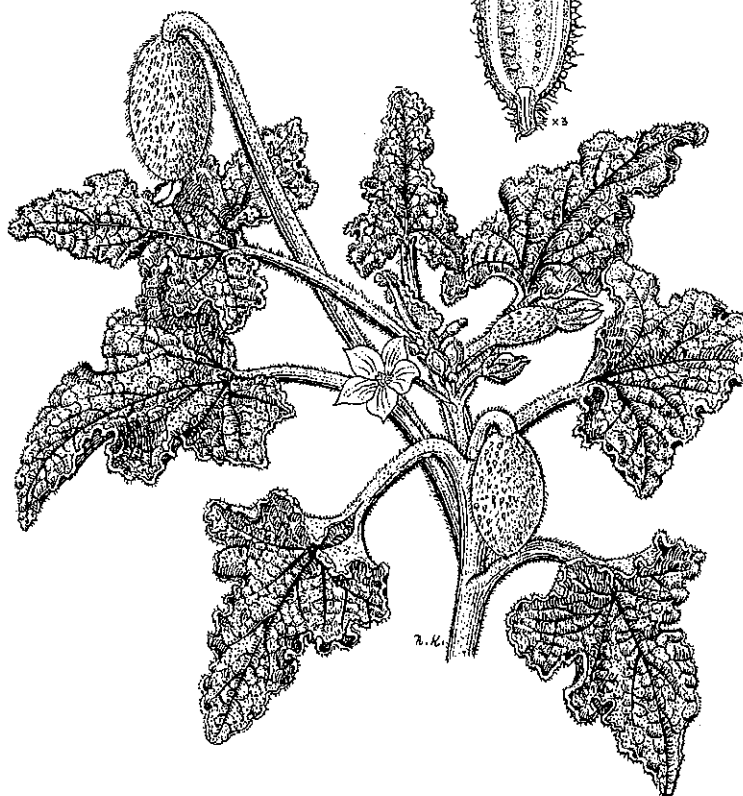
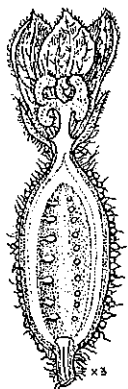
1. Bar-Shalom, D. & O. Mattsson, 1977. Mode of hydration, an important factor in the germination of trinucleate pollen grains. Bot. Tidsskrift, 71:245-272.
2. Bubar, J. S., 1958. An association between variability in ovule development within ovaries and self-incompatibility in *Lotus* (Leguminosae). Can. J. Bot., 36:65-72.
3. Engler, A., 1920. Araceae-Aroideae. In Das Pflanzenreich, Heft 23, (IV.23.F); Neudruck, 1957. Engelmann, Weinheim.
4. Faegri, K. & L. van der Pijl, 1979. The Principles of Pollination Ecology. 3rd ed. Pergamon Press, Oxford. 244 pp.
5. Galil, J., 1978. Morpho-ecological studies on *Arisarum vulgare* Targ.-Tozz. Isr. J. Bot., 27:77-89.
6. Gruenberg-Fertig, I., 1966. List of Palestine plants. Ph. D. Thesis. The Hebrew Univ. Jerusalem, Israel (In Hebrew with English summary).
7. Hagerup, O., 1951. Pollination in the Faroes in spite of rain and poverty of insects. K. Danske Vidensk. Selsk. Skr. Biol. Meddel., København, 18:1-48.
8. Heslop-Harrison, Y. & K. R. Shivanna, 1977. The receptive surface of the Angiosperm Stigma. Ann. Bot., 41:1233-1258.
9. Kirchner, O., 1911. Blumen und Insekten. Teubner, Leipzig & Berlin, 436 pp.
10. Knuth, P., 1899. Familie Araceae Juss., Handbuch der Blütenbiologie, Leipzig. Bd. II, T2, pp. 416-427.
11. Müller, H., 1883. The Fertilisation of Flowers. Trans. D'Arcy & W. Thompson. Macmillan, London, 661 pp.
12. Pijl, L. van der, 1953. On the flower biology of some plants from Java. Ann. Bogor., 1:77-99.
13. Prime, C. T. 1980. *Arisarum* Miller. In; Tutin et al., (Eds.), Flora Europaea. Cambridge Univ. Press, Vol. 5:271-272.
14. Proctor, M. C. F. & P. Yeo, 1973. The pollination of flowers, Collins, London, 418 pp.
15. Roggen, H. P. J. R. & A. J. van der Dijk, 1972. Breaking incompatibility of *Brassica oleracea* L. by steel-brush pollination. Euphytica, 21:424-425.

16. Stebbins, G. L., 1957. Self-fertilization and Population variability in the higher plants. Amer. Nat., 91:337-354.
17. Unvin, D. M., 1980. Microclimate Measurements for Ecologists. Academic Press, 97 pp.
18. Vogel, St., 1978. Pilzmückenblumen als Pilzmimeten. I., II., Flora, 167:329-398.

כותרת פרושה של פרח זכרי



חתך אורך בפרח נקבי



Ecballium elaterium (L.) A. Rich. לרוק החמור