

תצפיות בהאבקת פרחי ראוה אדומים ובהתנהגות מאביקיהם

אמוץ דפני, ספי גרינבוים ויורם כהנא

מכוא

פרחי חלפושיות מוגדרים כפרחים המותאמים במיוחד להאבקת חלפושיות, והמצוידים בתכונות המתאימות לתפילה החושית של החלפושיות, להתנהגותן בפרחים, לצרכיהן המזוניים ובעיקר להתמודדות עם הסכנה האורבת לפרחים מגפי הפה הנושכים-לועסים של החלפושיות. פרחי חלפושיות נפוצים בחבלים הטרופליים, שם מאפשרים התנאים הלציביים והנוחים של האקוסיסטמה השתמרות של תכונות פרימיטיביות (Faegri and van der Pijl, 1979).

פרחי חלפושיות אינם מהווים קבוצה סיסטמטית אחת, אלא שילכים למספר רב של סוגים ומשפחות. כאשר אנו מזהים מין מסוים כפרח חלפושיות, אין להסיק מכך לגבי שאר בני הסוג ובוודאי שלא לגבי כלל המשפחה.

העבודה הנוכחית תעסוק בפרחי ראוה אדומים, הנפוצים בצמחיה הים-תיכונית ומן הכולטים בפרחתה, שהם מוקד משיכה להאבקת חלפושיות.

חלפושיות הפרחים מבקרות באופן סדיר בפרחים לשם אכילת אבקה, לגימת צוף (לא בארץ), או אכילת חלקים לא רבייתיים כעלי כותרת, גופי מזון או סטימינודים. יש להן תכונות המאפשרות להן לגרום להאבקת הפרח, תוך כדי ניצול המזון שבו. החלפושיות מגושמות באופן יחסי ומתקשות באיתור ובנחיתה בפרחים. האבקה עשויה להיצמד לכל מקום בגופן בלי שתיאסף לאיברם מיוחדים לכך כאצל הדבורניים. חלפושיות אלו עשויות להיחשב כמאביקות, הן משום שבפרחים יש התאמות בשבילן והן משום שבהשוואה לחלפושיות אחרות התפתחו אצלן במשך הזמן מנגנונים המאפשרים ניצול פרחים כמקור מזון.

חשילותן של החלפושיות כמאביקות קטנה באזורים צפוניים וקרים (Hagerup, 1951), בהרים רמים (Arroyo et al., 1982; עברי, 1985) וכן במדבריות (כסלו, 1972). על-פי גרנט (Grant, 1950) חלפושיות חשובות כמאביקות באזורים חצי מדבריים כאירן, דרום אפריקה וקליפורניה, יותר מאשר באזורים לחים. העבודה הנוכחית תעסוק בסוג **אמפיקומה** שנמצאה כמאביקה עיקרית של פרחי ראוה האדומים, הנחשבים לפרחי חלפושיות מובהקים.

האבולוציה של פרחי חלפושיות

הנחה מקובלת היא שחלפושיות היו קבוצת המאביקים הראשונה וכל הפרחים של מכוסי הזרע הראשונים רכשו את התאמותיהם הראשונות להאבקה על-ידי חלפושיות. מתברר מכך

כי לפרחים המואבקים על-ידי חלפושיות יש תכונות פרזיטיביות, או ש"אין פרחי חלפושיות" משום שמאבקים מפותחים יותר תפסו את מקומן של החלפושיות והאבקה חלפושיות היא שרידית (Faegri and van der Pijl, 1979; Grant 1950).

בתקופות קדומות היו החלפושיות דומיננטיות והטביעו חותמן על ההתאמות בפרחים. במהלך האבולוציה יורדות חשיבותן כמאבקות וחשיבות ההתאמות בפרחים בשבילן, אולם האבקה על-ידי חלפושיות חוזרת ומופיעה פעמים רבות במהלך האבולוציה במשפחות שונות. תופעה זו מצויה גם במשפחות מתקדמות יחסית כמורכבים, שלהביים, שושניים וסחלביים כתוצאה מלחץ של תחרות על מאבקים (Grant, 1959). תכונות פרחי החלפושיות שהתפתחו במהלך האבולוציה סוכמו על-ידי Faegri and van der Pijl (1979) ובמקביל להן הם התאימו גם את התכונות המקבילות של חלפושיות הפרחים.

חלפושיות הפרחים

בעלות כושר תעופה נמוך, מתקשות באיתור הפרחים ובנחיתה מדויקת בהם.

מעדיפות פרחים שטוחים, אינן מעמיקות לחדור לפרחים, בעלות גפי פה קצרים.

החלפושיות אוכלות חלקי פרח נוספים מלבד אבקה.

מחפשות מזון גלוי, אברז מציעה פחות מצויים.

החלפושיות נעות בפרח תוך כדי אכילה.

שוהות זמן רב בפרחים.

לחלפושיות חוש ריח מפותח בדרך כלל.

חוש הראייה בלתי מפותח בהשוואה לקבוצות מאבקים אחרות.

פרחי החלפושיות

1. פרחים יחידים וגדולים או תפרחות צפופות.

2. חסרי צורה מיוחדת, בדרך כלל בעלי פרחים דומים לצלחת או קערה לא עמוקים.

3. בעלי אבקנים מרובים בדרך כלל. בעלי תוספות כגופי מזון סטמינודים, לעתים קרובות הביציות מוגנות.

4. המזון בפרח גלוי.

5. אברז רבילה חשופים שקל לבוא במגע עמם.

6. בפרחים קלימת פרוטוגיניה בדרך כלל.

7. בעלי ריחות חזקים בדרך כלל.

8. מעט אמצעי משיכה ויזואליים, חסרי נתיב צוף.

טבלה 1: מאפני פרחי הראווה האדומים בארץ

תצמח	משמחה	עלי עטיף	צבע	ריח	אבקנים	שחלה	צנף	משך חילי הפרח	תודשי פריחה	תפוצה	צורת חיים	סביבת קצמית
כלנית מצויה	גולותיים	6-13 עלי עטיף קוטר 8-4 ס"מ	ברזים צבעם אדום בלבן. בצפון הארץ אדום וצבעוני	-	הריה אבקנים מעט אבק בן הזמן. צבע: שחור-סגול	שחלה מפורדים	-	עד 21 ימים (12-5) פרוטוגינים משצפת האבקה 8-4 נמלים	זנבא-טרץ	אזור הים התיכון	גאופיט	קצמית
גולותיים	גולותיים	2 עלי עטיף גביע קרוקים-תוחים ולעיתים נדירות צהובים	ברז כלל אדומים	-	הריה אבקנים בלבן בזמן. צבע: חום כהה	הריה עליל שחלה מפורדים	35	6-12 ימים חשופים האבקה 6-3 נמלים פרוטים פרוטוגינים	פכודא-טאץ	בכל אזורי הים-התיכון והבלים מערבליים של האזור האירני-טורני	גאופיט	?
צבעוניים מחלים	שופינים	6 עלי עטיף אדומים 6-3 ס"מ	אדום-כתום בעל מרכז כהה וסוללים צמודים	-	ששה אבקנים - הריה אבק	שלישה עליל שחלה מפורדים	30	4-6 ימים חשופים אבקה 2-1 נמלים פרוטים פרוטוגינים	מרץ-אפריל	הרי יזורה, שומרון, בלמל גלבוע, גליל עליון וגליל תחתון	גאופיט	קצמית
פרג הכרמל	פרגים	4 עלי עטיף אדומים 2 עלי עטיף צהובים	אדומים בעלי אדום כהה וחסוד	חזק אבקנים ואבק	הריה אבקנים חזק אבק	שחלה אחת	60	4 שעות איר דילומה	אפריל-מאי	בכל אזור הים-התיכון	תד-שנתי	קצמית

* תודתנו ל"ר א. הורוויץ על המידע על אודות הכלנית.
 ** גם דמומה ארם-צובא נמנית עם פרחי הראווה האדומים, אך משום נדירותה בשטח
 התצמית לא נכללה בעבודה זו.

רבות מן התכונות הללו מצויות בפרחי ראוה אדומים, הנפוצים בצמחייה היס-תיכונות ומן הבולטות בפרחייתה. שמידע (1981), שאפיון את התופעה, הבחין בהתכנסותה בקרב מינים מסוגים שונים באזור היס-התיכון. למינים אלו, מלבד היותם אדומים, יש פרח גדול דמוי צלחת ועשיר באבקה. בטבלה 1 מופיע סיכום של התכונות המאפיינות את צמחי הראוה האדומים החשובים בארץ.

במרבית בתי-הגידול היס-תיכונים בארץ קיים סדר קבוע בפרחייה פרחי הראוה האדומים, כאשר מין מסוים מפרחי הראוה האדומים מחליף מין אחר באותו בית-גידול (היסט הנישה). פרחי הראוה האדומים מושכים אליהם זיבליות פרחים גדולות, הבאות לאכול מהמלאי העשיר של האבקה בפרחים. לכן הנלה שמידע (1981) שהצבע האדום קשור בהאבקה זיבליות אלו והיסט הנישה של פרחי הראוה קשור בהתמחות בניצול המשאב המשותף של המאביקים בתקופות שונות של עונת הפרחה.

עברי (1985), שערך תצפיות בהתנהגות הזיבליות בפרחי ראוה אדומים ובדק את העדפת הזיבליות לפרחים בעלי צבע מסוים, הבחין שזיבליות הפרחים מאתרות את הפרחים בראייה, ואילו חוש הריח אינו ממלא תפקיד חשוב במשיכתן אל הפרחים. זיבליות אלה מבחינות בצבע האדום, והן מעדיפות צבע זה על פני צבעים אחרים.

לאור העבודות של שמידע (1981) ועברי (1985) מצאנו לנכון לבדוק את התכונות האופטיות של הפרחים האדומים השונים ולברר אם צירוף הצבעים אדום-שחור עדיף על פני אדום בלבד. כן נערכה חזרה על ניסויי העדפת הצבע בחיפושיות מסוג אמפיקומה.

כן חיפשנו קשר בין הפרחים בחלקה ובין זיבליות הפרחים, ובדקנו באיזו מידה נהנה כל מין צמח בתורו מהמשאב המשותף של המאביקים בתקופות שונות של עונת הפרחה.

נבדקו גם ההיבטים הבאים: האם קיימת העדפה של אחד ממיני הצמחים על-לדי מאביקים אלו ואחרים? מהו סדר הפרחה ומהו משך החיים של כל פרח? האם היסט הנישה קיים רק בין פרחי הראוה האדומים או גם בין זיבליות הפרחים? האם לכל מין בעל פרחים אדומים מין זיבליות משלו? האם מדובר בבקיעה אחת של זיבליות או בבקיעות רצופות? האם ישנם מאביקים חשובים נוספים שטרם זכו להשומת-הלב הראויה והמנצלים את הפרח ללינת-לילה או כמקלט זמני?

שיטות וחומרים

בעונת הפרחה של 1985-6 בחודשים ינואר - מאי, נערכו תצפיות בהאבקה פרחי ראוה אדומים בחורשת האורנים ליד קיבוץ עין-השופט, בחורשת הארבעים שבכרמל ובחורשת טל.

התצפיות שהתרכזו בכושר המשיכה של דגמי הפרחים נעשו בשלושת האתרים ב-1986 והתצפיות שהתרכזו בפנולוגיה ובהתנהגות המאביקים נעשו בעין השופט ב-1985.

א. הדמיון האופטי בין פרחי הראוה האדומים

הרכב האור החוזר מהפרחים (Reflectance) נקבע באמצעות ספקטרופוטומטר מדגם Spectronic 20 (מתוצרת Bausch and Lomb) שהוצמד לו התקן מיוחד המודד את האור החוזר.

עקרון פעולת המכשיר מבוסס על הקרנת האובייקט באורך גל מסוים (הנלתי לשנינו והנקבע על-ידי הניסוי) ומדידת כמות האור החוזרת באחוזים מכלל אותו אורך הגל. על-ידי בדיקה בסדרה של אורכי גל שונים מקבלים את ספקטרום ההחזרה של האובייקט.

אורכי גל שבהם קלימת החזרה רבה הם הקובעים את הצבע הנראה בעינינו. החזר נמוך פירושו שאורך גל זה אינו מרכיב של הצבע הנראה לעינינו, שהוא סכום של האור מאורכי הגל השונים.

ב. כושר המשכה של דגמי פרחי ראוזה בעלי צבעים שונים לגבי החיפושיות מהסוג אמפיקומה

עשרים וארבעה דגמי פרחים העשויים בתבנית פרחי האדומים (פרחי צלחת) פוזרו באקראי בין אוכלוסיות האדומים, בין השעות 10:00 ו-14:00 (שעות שבהן פעילות החיפושיות היא בשלילה).

כל חזרה כללה ארבעה דגמים מכל אחד מששת הצבעים: אדום, כחול, ירוק, צהוב, לבן וחום, למשך 4 שעות. המודלים הוכנו מכוסיות פלסטיק קטנות (קוטר 3.5 ס"מ, גובה 5 ס"מ) שנעטפו בנייר קרפ בששת הצבעים השונים, והוצבו על-גבי קסמי עץ בגובה פרחי הראוזה האדומים.

בניסוי מקדים הובהר שחיפושיות כמעט שאינן מבקרות בדגמים גבוהים מדי או נמוכים מדי.

ג. גורם המשכה של הצירוף אדום-שחור בפרחי הראוזה האדומים

בכל אחת מששת נקודות תצפית שונות בשולי שדה פרחי הראוזה (באמצע השדה כושר משכת החיפושיות ירוד, כנראה, עקב תחרות בין הפרחים) הוצבו 3 צלחות פטרי אדומות בעלות מרכז שונה:

1. מרכז שחור (קוטר 1.5 ס"מ)

2. חיפושית מסוג אמפיקומה המודבקה במרכז.

3. מרכז אדום (ללא שלנוי משאר חלקה הצלחת).

כל הדגמים הונחו על פני האדמה בשולי השדה או בקרחות.

כל חזרה נמשכה ארבע שעות וכללה שלוש צלחות שונות צמודות זו לזו, אשר יחדיו היו חזרה אחת מתוך שש.

כל אחת מצלחות הפטרי מולאה במים עם דטרגנט על מנת ללכוד את החיפושיות, כדי שיהיה אפשר לספור אותן לאחר מכן וכן על מנת לנטרל את גורם הריח (החיפושיות נאספו מדי פעם כדי למנוע שלנוי בתנאי הניסוי).

ד. כושר המשכה של פרחי האדומים השונים

כדי לבדוק את מידת ההעדפה של הפרחים האדומים השונים על-ידי המאביקים השונים נבדקה תדירות המבקרים בכל מין פרח. התצפית נערכה ב-1985 בעין השופט. נבדקה תדירות המגיעים בצלקת בפרקי זמן של 20 דקות בקבוצות של 20 פרחים מכל מין הפורחים בו בזמן (מלבד פרג הפורח מאוחר יותר).

ה. מהלך התצפיות

במשך העונה (1985, בעין השופט), זכה המקום לביקור אחת לשלושה ימים. בכל ביקור כזה, שארך 3-5 שעות תצפית, נספרו פרחי הראווה האדומים לפי מינים בארבעה קווי אורך (100 מטר כל אחד), שהיו מדגם מליצג מכלל פרחי הראווה האדומים בחלקה.

הספירה נערכה בשעות החמות של היום, כדי שבזמן הספירה יהיו כל הפרחים פתוחים ויאפשרו ספירה נאותה.

תצפיות בביקורי המאביקים ובהתנהגותם בפרחים נעשו בשעות הפעילות ביום, ובשעות אחר-הצהריים, לאחר סיום הפעילות של חלק מהמאביקים והתחלת הפעילות של המאביקים המתכנסים ללילת לילה. בדיקות מספריות של מאביקים בפרחים נעשו על-ידי ספירת נגיעות המאביקים בצלקת ב-20 פרחים מכל מין בפרק זמן של 20 דקות. הבדיקות נעשו בשעות שבהן מגיעה פעילות המאביקים לשאה. משום כך לא נערכו בדיקות מספריות של אויצרות, ששעות פעילותם בפרחי הראווה האדומים הן אחר-הצהריים ושונות משעות הפעילות של שאר המאביקים.

התצפיות נעשו במספר פרחים זהה מכל מין ואפשרו בדיקת העדפת לפי משיכת הפרחים ולא לפי מספרם בחלקה. נוסף על תצפיות ישירות בהתנהגות המאביקים בשטח, נאספו בשעות אחר-הצהריים (שעות שבהן פעילות האמפליקומות יורדת וקל לתופסן) כל האמפליקומות בחלקה לפי סוגי פרחי הראווה האדומים שבהם נמצאו, וסומנו בתוויות ממוספרות. באותו יום, בזמן מספור האמפליקומות, נערכה ספירה וכן תצפיות באמפליקומות שסומנו בעבר וששהו באותו זמן בחלקה. למחרת שוחררו האמפליקומות בחלקה בשעות שבהן מגיעה פעילותן לשאה, כך שלא ייווצר מצב שבו מספר רב של אמפליקומות יהיה חשוף לסכנת טרף עקב ריכוזן במקום אחד ופעילותן האיטית.

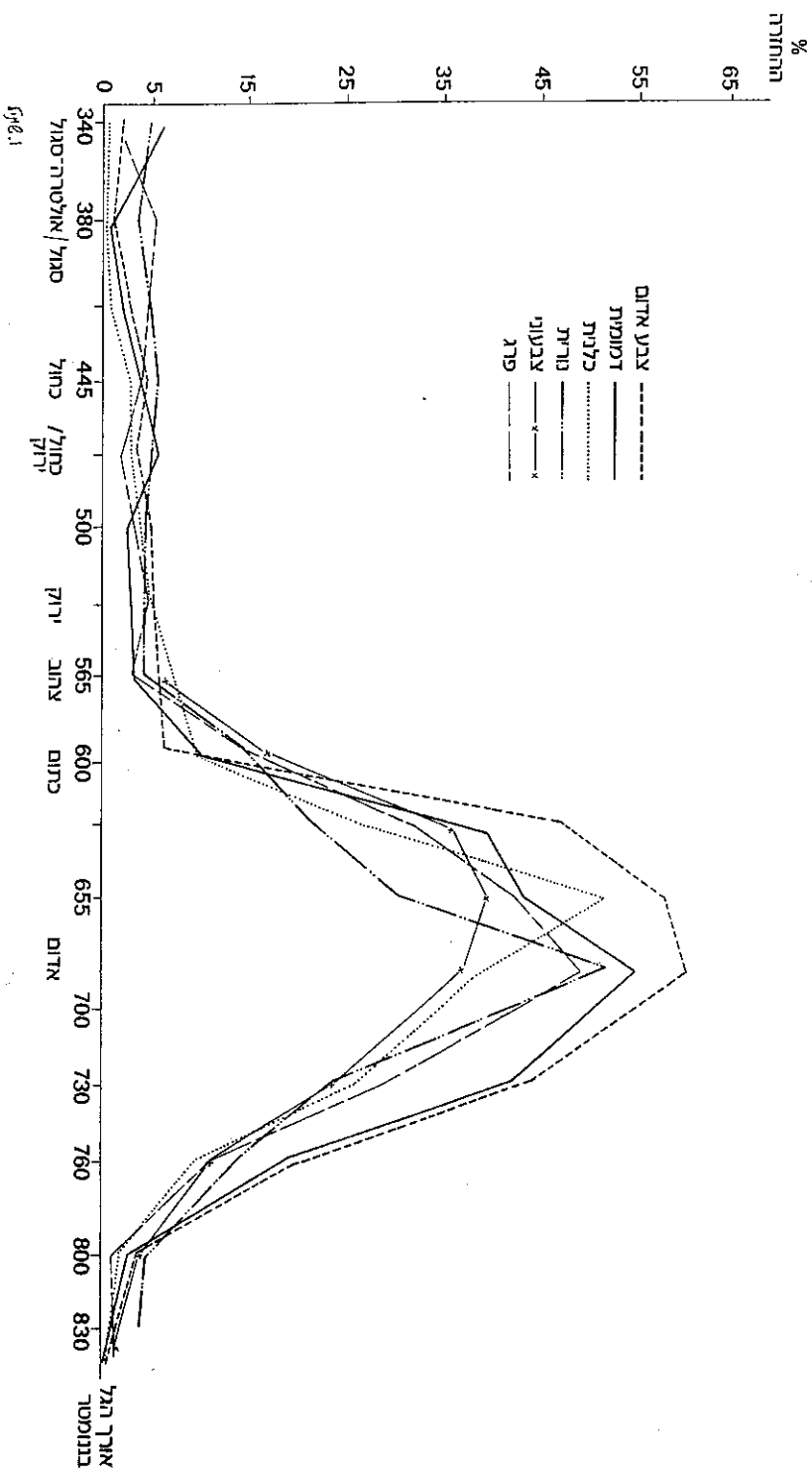
עם תחילת פריחת הפרגים והופעת האמפליקומות בפרג נספרו האמפליקומות בפרג לפי מינים (ללא סימון אישי) כשכל מין מופרד לזכרים ולנקבות.

תוצאות

הדמיון האופטי בין פרחי הראווה האדומים:

הרכב האור החוזר באורכי הגל השונים מהפרחים האדומים מוצג באיור מס' 1. במדידת הרכב האור החוזר מהפרחים נמצא שכמות האור החוזרת באורכי הגל 340-560 ננומטר נמוכה מאוד בכל הפרטים שנבדקו ואינה עולה על 5%.

בין אורכי הגל 600-760 ננומטר בתחום הכתום-אדום כמות האור המוחזרת רבה מאוד ודומה מאוד בין כל האדומים (45% עד 55%). הצבע (Paint) האדום (ששליש בסיס להשוואה בין צבעי הפרחים) בעל ההרכב האדום (Colour) הוא הנקי ביותר ולכן החזיר את כמות האור הרבה ביותר באורך הגל האדום. הצבעוני, שהוא בעל צבע אדום-כתום מבין שאר האדומים, החזיר את כמות האור הנמוכה ביותר באורך הגל האדום.



איור 1: חמצניות בהחוד האור בין פרחי הראווה האדומים.

לאחר התחום האדום, מאורך גל 830 ננומטר חלה לרידה גדולה בכמות האור המוחזרת בכל הפרטים, וכמות האור המוחזרת היתה כמעט אפסית.

כושר המשכה של דגמי פרחי ראווה בעלי צבעים שונים לחיפושיות מהסוג אמפיקומה תוצאות הניסוי הבודק את העדפת הצבע של החיפושיות מוצג בטבלה מס' 2. בחמש תצפיות שונות מצאנו שדגמי פרחי הראווה בצבע האדום היו מועדפים על-ידי החיפושיות על פני דגמי פרחי ראווה בצבעים כחול לרוק, צהוב, לבן וחום.

מצאנו שקלים הבדל גדול במספר החיפושיות אשר ביקרו בדגמים האדומים לעומת אלה שביקרו בדגמים בצבעים האחרים. הוכחה לכך היא העובדה שמספר החיפושיות שביקרו בדגמים האדומים הוא 87% מכלל הביקורים בכל הדגמים יחדיו.

טבלה 2: כושר המשכה של דגמי פרחי הראווה בעלי צבעים שונים לגבי החיפושיות מהסוג אמפיקומה. (המספרים מציינים מספר ביקורי חיפושיות בדגמי הפרחים)

סוג פרח הראווה	המקום ותאריך	טמפ' ב-°C	לחות %	אדום	כחול	לרוק	צהוב	לבן	חום	סה"כ חיפושיות
נורית	עין השופט 8.3.86	20.1	62.3	33	0	1	1	2	0	37
נורית	חלפה 15.3.86	19.7	61.6	19	1	0	1	1	1	23
נורית	חלפה 16.3.86	19.1	64.8	26	1	1	1	1	1	31
נורית	חורשת טל 17.3.86	23	47.3	24	1	0	0	0	1	26
צבעוני	חורשת טל 18.3.86	22.1	51.1	26	1	0	0	2	0	29
סה"כ				128	4	2	3	6	3	146

גורם המשכה של הצירוף אדום-שחור בפרחי הראווה האדומים תוצאות ברירת כושר המשכה של הדגמים האדומים, האדומים בעלי מרכז שחור והאדומים עם חיפושיות מהסוג אמפיקומה במרכזן, מוצגת בטבלה מס' 3.

מטבלה מס' 3 אפשר להבחין בברור שמידת המשכה של הדגמים בעלי מרכז שחור רבה יותר מזו של האדומים אדומים בלבד. כמו כן מידת המשכה של הדגמים האדומים שבמרכזן נמצאת חיפושית, קטנה מזו של הדגמים האדומים בעלי המרכז השחור אך רבה יותר מזו של הדגמים האדומים.

במרבית המקרים מספר הזכרים שנמשכו לדגמים בעלי המרכז השחור ולדגמים שבמרכזן

טבלה 3: גורם המשככה של הצרוף אדום-שחור כפרחי הראווה האדומים (המספרים מציינים מספר בלקורי החיפושיות בדגמי הפרחים)

היחס בין זכרים לנקבות	מילני האמפיקומה שנמצאו בדגמים	צלחה אדומה + כחם כהה		צלחה אדומה + נקבה		צלחה אדומה		לחות ב-%	טמפ' ב-°C	המקום ותאריך
		♀	♂	♀	♂	♀	♂			
(1.7:1) 39/ /22	A. libanensis A. hyrax A. aleppensis A. syriaca	20	9	15	7	4	6	64.3	19.3	חיפה 14.3.86
(3.7:1) 26/ /26	A. libanensis A. hyrax A. aleppensis A. syriaca	13	2	6	3	7	2	63.2	21	עין השופט 15.3.86
(2.07:1) 54/ /26	A. libanensis A. hyrax A. aleppensis A. syriaca	20	13	16	11	18	2	67	18.6	חיפה 16.3.86
(2.1:1) 26/ /12	A. aleppensis A. genei A. syriaca	14	8	9	4	3	0	46.7	24.2	חורשת טל 21.3.86
(2.1:1) 145/ /67		99		71		42				סה"כ

* הגדרת החיפושיות נעשתה על-ידי L. Losito מאוקספורד.

טבלה 4: העדפת הפרחים האדומים על-ידי המאביקים השונים על-פי מספר הנגיעות בצלקת בפרקי זמן קצובים של 20 דקות בקבוצה של 20 פרחים (הנתונים מבטאים ממוצע ± סטילת התקן).

המאביק	כלנית n = 15 (6.3-17.3)	צבעוני n = 20 (15.3-28.3)	נורית n = 18 (29.3-17.3)	פרג n = 27 (19.4-10.4)
אמפיקומת הכלנית	4.8 ± 0.8	5.2 ± 1.0	9.0 ± 1.1	--
אמפיקומה סורית	--	--	--	9.4 ± 4.4
אמפיקומה קרחת	--	--	--	8.1 ± 6.5
אמפיקומת הפרג	--	--	--	0.9 ± 0.19
אמפיקומה עגולה	--	--	--	0.5 ± 0.17
לזיוגלוטום מרג' ינטום	4.2 ± 0.6	6.6 ± 0.8	11.4 ± 0.8	9.1 ± 2.0
*דבורת דבש	3.6 ± 2.1	--	--	--
סלנהלונה	--	--	--	2.7 ± 3.1
סה"כ חיפושיות	4.8	5.2	9.0	18.9
סה"כ מאביקים	12.6	11.8	20.4	30.7

* חלקת התצפית היתה סמוכה לכונרת דבורים.

חלפושיות היה רב יותר ממספר הנקבות. יצוין שהנקבות שוהות זמן רב בפרחים ואוכלות אבקה בעוד הזכרים מבלים זמן רב בתנועות בין הפרחים בחיפוש אחר זיווג והם הפעילים יותר.

כושר המשכה של פרחי האדומים השונים

בטבלה מס' 4 מוצגים הנתונים על אודות העדפת פרחי האדומים על-ידי המאביקים השונים.

סיכום הנתונים מראה בבירור (בהתעלם מדבורת הדבש שאינו גורם טבעי במערכת) שסדר ההעדפה (לפי תדירות החרקים המבקרים) הוא כלנית < צבעוני > נורית > פרג. לגבי חלפושיות בלבד בולט במיוחד ההבדל בין כלנית וצבעוני לבין נורית ופרג. יש להזכיר שהכלנית מצויה כבר לאחר שלא פריחה כאשר מצויה אמפיקומת הכלנית בכמויות בה בעת עם פריחת נורית וצבעוני.

פעילות המאביקים ואפיון דגמי ההתנהגות בפרחים השונים

אמפיקומת הכלנית *Amphicoma vulpes*

מופיעה לראשונה כשבועיים לאחר תחילת פריחת הכלניות (ראה איור 2). בתחילת עונת הפריחה הן מעטות ורמת פעילותן נמוכה. עם התמשכות העונה ועליית הטמפרטורה עולה מספרן וכן רמת פעילותן. סמוך לסוף חודש פברואר נרשמה ירידה במספרן, במקביל לסיום עונת הכלניות. בתחילת חודש מרץ נצפתה במספרן עליה המקבילה לפריחת הצבעוני והנורית (משמע שני שאים). בתקופה זו נמצאות החלפושיות בשאי פעילות ונעות במהירות בין הפרחים ועוברות ממין אדום אחד למין אדום שני, זאת ללא הבחנה ביניהם ובמסלול הקצר ביותר אליהם כשהן חולפות ליד פרחים לא אדומים בלי לבקר בהם. החלפושיות נמצאו בפרחים אדומים בלבד, כאשר עיקר פעילותן אכילה אבקה או הזדווגות; לעתים הן שוהות ללא תנועה בפרחים. כתוצאה מהחלפושים בפרחים מצויה בדרך כלל אבקה בכמות רבה על שערות גופן.

לפי תדירות נגיעות האמפיקומת בצלקת, ביחידת הזמן (בתקופה שבה פורחים כלנית, צבעוני ונורית בו בזמן) רואים (טבלה מס' 4) העדפה ברורה של הנוריות (9.0 ± 1.1) על הצבעוני (5.2 ± 1.0) והכלנית (4.8 ± 0.8) (הנתונים משקפים תדירות נגיעות בצלקת ליחידה של 20 דקות) במין זה שנעלם לפני הופעת הפרג.

לאחר ביקור החלפושית בפרחים נראים עלי הכותרת של הפרח מרופטים ומושחתים. עיקר האבקה שלהן נעשית, ככל הנראה, על-ידי הזכרים העפים במהירות מפרח לפרח, בחפשמ אחר נקבות להזדווגות.

לעומתם נראו הנקבות שוהות זמן ממושך בפרחים, כשהן עוסקות באיסוף ובאכילת אבקה מהאבקנים ומחלקי הפרח השונים שעליהם נאספה אבקה. על היחס בין זכרים ובין נקבות של אמפיקומת הכלנית במשך העונה - ראה טבלה 5.

טבלה 5: היחס בין הזכרים לנקבות של אמפיקומת הכלנית ששהו בחלקה במשך העונה

ס'יה	זכרים						נקבות					
	מס' הזדווגות ממוצע	מס' שעות ממוצעת	מס' הזדווגות ממוצעת	מס' הזדווגות ממוצעת	מס' הזדווגות ממוצעת	מס' הזדווגות ממוצעת	מס' הזדווגות ממוצעת	מס' הזדווגות ממוצעת	מס' הזדווגות ממוצעת	מס' הזדווגות ממוצעת	מס' הזדווגות ממוצעת	מס' הזדווגות ממוצעת
3	-	1 ± 0 $n = 1$	0	33	1	1	-	3.5 ± 3.5 $n = 2$	50	66	2	1
32	1.5 ± 1 $n = 12$	18.8 ± 11.1 $n = 12$	75	50	16	2	0.92 ± 0.82 $n = 14$	8.8 ± 4.9 $n = 19$	87	50	16	2
23	1 ± 1.4 $n = 7$	14.9 ± 10.6 $n = 7$	63	48	11	3	0.55 ± 0.52 $n = 9$	7.3 ± 5.1 $n = 9$	75	52	12	3
57	0.81 ± 0.75 $n = 16$	10.7 ± 5.5 $n = 16$	66	42	24	4	0.75 ± 0.62 $n = 11$	6.6 ± 2.3 $n = 11$	33	58	33	4
99	0.63 ± 0.72 $n = 22$	6.4 ± 4.6 $n = 22$	47	47	46	5	0.77 ± 0.73 $n = 18$	2.8 ± 3.1 $n = 18$	34	53	53	5
196	0.39 ± 0.6 $n = 33$	6.5 ± 3.2 $n = 33$	32	53	103	6	0.42 ± 0.78 $n = 7$	6.7 ± 3.0 $n = 7$	75	47	93	6
322	0.4 ± 0.6 $n = 37$	5.1 ± 3.7 $n = 37$	22	52	168	7	0.6 ± 0.5 $n = 25$	4.2 ± 3.1 $n = 25$	16.2	48	154	7
408	0.52 ± 0.7 $n = 18$	6.2 ± 4.6 $n = 18$	8.1	54	221	8	0.5 ± 0.5 $n = 6$	4.0 ± 1.5 $n = 6$	3.2	46	187	8
13	0.2 ± 0.4 $n = 5$	4.8 ± 2.1 $n = 5$	33	62	8	9	0.3 ± 0.4 $n = 2$	2 ± 1.4 $n = 2$	0	38	5	9

בתחילת חודש אפריל, סמוך לסיום פריחת הצבעוני והנורית ותחילת פריחת הפרג, נרשמה ירידה במספרן. הן נעלמות בהדרגה ואת מקומן תופסות אמפיקומות הפרג (ראה איור מס' 2).

אמפיקומה סורית *Amphicoma syriaca*

מופיעה לראשונה עם תחילת פריחת הפרג בחלקה (ראה איור מס' 2). מספרן עולה מיום ליום, ושבוע לאחר הופעתן מגיע מספרן לשואו. בתקופה זו הן נמצאות בשיא פעילותן, נעות במהירות בין הפרחים ועוברות מן הפרגים לנוריות ללא הבחנה ביניהם. בבוקר עם עליית הטמפרטורה עולה מספרן בחלקה וכן רמת פעילותן. עיקר האבקה שלהן נעשית, ככל הנראה, על-ידי הזכרים העפים במהירות בין הפרחים האדומים, בחפשם אחר הנקבות להזדווגות. לעומתם נראו הנקבות שוהות זמן ממושך בתוך הפרחים, כשהן עוסקות באיסוף אבקה ובאכילתה מהאבקנים ומעלי הכותרת. לאחר ביקורים אחדים בפרגים נושרים עלי הכותרת של הפרח, האבקנים נובלים ונשארת רק הצלקת. בשעה זו מתמעט מספרן בפרגים, פעילותן יורדת והן עוברות לפרחים כחרצית, מקור החסידה וברקן ושוהות בהם ללא תנועה במשך הלילה. באמצע חודש אפריל נרשמת ירידה במספרן ורמת פעילותן יורדת (את מקומן בחלקה תופסות האמפיקומות הקרחות) עד העלמם בתחילת חודש מאי (ראה איור מס' 2).

אמפיקומה קרחת *Amphicoma genei*

לאחר שבועיים של פריחת הפרג הן מופיעות לראשונה בחלקה (ראה איור מס' 2). בתחילה מספרן מועט, אך עולה בהדרגה מתצפית לתצפית. באמצע חודש אפריל, עם ירידת מספר הכלניות, הן תופסות את מקומן. מספרן בחלקה מגיע לשואו והן נמצאות בשיא פעילותן. נעות במהירות בין פרחי הפרג, כשהן עוסקות בהזדווגות ובאכילת אבקה, הנמצאת בדרך כלל בכמות רבה על שערות גופן, ולפעמים אף מכסה את כל גופן באבקה, כתוצאה מהתפלשות בפרחים. עיקר האבקתן נעשית, ככל הנראה, על-ידי הזכרים העפים במהירות בין הפרחים בחפשם אחר נקבות להזדווגות. בשעות הצהריים לאחר ביקורים אחדים בפרגים נושרים עלי הכותרת והאבקנים, מספר הפרגים בחלקה יורד ובמקביל מתמעט מספרן בפרגים. בשעה זו הן עוברות לפרחים לא אדומים ושוהות בהם ללא תנועה במשך הלילה. בסוף חודש אפריל מספרן בחלקה מתמעט מתצפית לתצפית ופעילותן יורדת. באמצע חודש מאי, כשבועיים לפני סיום עונת פריחת הפרגים, הן נעלמות (ראה איור מס' 2).

אמפיקומת הפרג *Amphicoma papaverense*

שלושה ימים לאחר הופעת הפרג הן הופיעו לראשונה בחלקה (ראה איור מס' 2). אמפיקומות אלו מעטות והן אף לא נראו בכל התצפיות. בפעמים שהן נמצאו בחלקה הן היו מעטות ורמת פעילותן היתה נמוכה.

אמפיקומות אלו גדולות משאר האמפיקומות שנמצאו בפרחי הראווה האדומים. מעופן בין הפרגים ופעילותן בתוכם מסורבלים. הן נראו שוהות זמן ממושך באותו פרח, כשהן עוסקות באיסוף אבקה ובאכילתה וכן בפעילות הזדווגות. הפרגים שבהם ביקרו נמצאו לאחר מכן מרופטים ולעתים אף חסרי עלי כותרת ואבקנים. בשעות הצהריים הן נעלמות, ופעילותן בפרגים מסתיימת במקביל לירידה במספר הפרגים בחלקה. בשעה זו הן עוברות אל פרחים לא אדומים ושוהות בהם ללא תנועה במשך הלילה.

בתאריך 27.4 מסתיימת פעילותן בפרגים והן נעלמות.

אמפיקומה עגולה *Amphicoma hyrax*

ב-13.4, שלושה שבועות לאחר הופעת הפרג, הן מופיעות לראשונה. האמפיקומות מעטות והן אף לא נראו בכל החצפיות. בפעמים שהן נמצאו בחלקה, הן היו מעטות אך פעילות מאוד. נעו במהירות בין הפרחים ותוך כדי כך האביקו פרגים רבים. הן נראו שוהות בפרגים כשהן עוסקות בפעילות הזדווגות ואכילת אבקה, הנמצאת בדרך כלל בכמות רבה על שערות גופן ולעתים אף מכסה את כל גופן כתוצאה מההתפלשות בפרחים. בשעות הצהריים יורדת פעילותן במקביל לירידת מספר הפרגים בחלקה, הן עוברות לפרחים לא אדומים ושוהות בפרחים ללא תנועה במשך הלילה. כשבוועיים לפני סיום פריחת הפרגים מסתיימת פעילותן והן נעלמות (ראה איור מס' 2).

מאבקים שאינם חיפושיות

Lasioglossum (Evyllaenus) marginatum (Br.) לינגלוסום מרג'ינטום

באמצע חודש פברואר, כאשר פריחת הכלניות בשאיה, הן מופיעות לראשונה. בשעות הבוקר המוקדמות הן אינן נראות בפרחי הראווה האדומים, אך במשך היום, כשהטמפרטורה עולה, עולה מספרן בחלקה וכן רמת פעילותן. דבורים בודדות אלו, למרות היותן קטנות, פעילות מאוד ונמרצות. במשך כל היום הן עוסקות באיסוף אבקה מהאבקנים ומחלקי הפרח השונים שעליהם נאספה אבקה. את האבקה הן אוספות על בטנן ועל רגליהן האחוריות. לפי תדירות נגיעות בצלקת היא מעדיפה יותר מכל (על פי טבלה מס' 4) את הנודית (6.6 ± 0.8), ופחות מכל את הכלנית (4.2 ± 0.6). אפשר להבחין כי פרט לפרג סדר העדיפה דומה לזה של אמפיקומת הכלנית. אחר-הצהריים, ככל שיורדת הטמפרטורה מתמעטים פעילותן ומספרן, עד שהן נעלמות מהחלקה. לעתים רחוקות נמצאו דבורים אלו ישנות בפרחי הראווה האדומים, בעיקר לאחר שירד גשם. במשך הזמן הן נראו מבקרות את כל פרחי הראווה האדומים בחלקה, ולקראת סיום פריחת הפרגים הן נעלמו.

סינהלוניה *Synhalonia* sp.

דבורה בודדת גדולה המופיעה לראשונה עם הופעת הפרגים ופעילה רק בהם. פעילותה מתחילה בשעות הבוקרת המוקדמות, שעה שהטמפרטורה נמוכה ומזג האוויר קריר. הן מגיעות לחלקה, מסתובבות מסביב לפרגים הלוך וחזור, ולאחר כמה שניות נכנסות לתוכם במהירות ומתחילות בפעולת ההתפלשות. לאחר שניות אחדות הן עוזבות את הפרח ובוחרות בפרח אחר. לאחר כמה התפלשויות, כאשר כל גופן מכוסה באבקה, הן נעמדות באוויר או על עלה של צמח, ותוך כדי כך מעבירות את האבקה שהצטברה על גופן כתוצאה מההתפלשות אל הרגליים האחוריות, שם נאספת כל האבקה. כשהטמפרטורה עולה ונעשה חם בחוץ יורדת פעילותן עד שהן נעלמות. לקראת סוף חודש אפריל הן מסיימות את פעילותן במקביל לירידה במספר הפרגים.

אויצרה (גדולה) *Eucera* sp. (מ"מ 15-11)

באמצע חודש מרץ, עם סיום פריחת הכלניות ובעיצומה של פריחת הצבעוני והנורית, הופיעו לראשונה זכרים של אויצרות גדולות בחלקה. בבוקר, עם עליית הטמפרטורה, הם מתחילים את פעילותם בעיריונים, בעיריות ובתלתנים. אחר-הצהריים, כשהטמפרטורה יורדת ונעשה קריר יותר, יורדת פעילותם בפרחים, והם מתחילים לחפש מקום ללינת לילה בפרחי הראווה האדומים. לאחר נסיונות אחדים יבחרו בקפידה בפרחים המתאימים ביותר ללינת לילה, ובהם יאספו בקבוצות בנות 4-6 פרטים, כשהם מסודרים מסביב לאבקנים והצלוקת זה ליד זה, ולפעמים בצברים זה על גבי זה. הפרחים שבהם נמצאו האויצרות היו בדרך כלל זקנים, או צעירים שבהם טרם הופיעה בהם אבקה. פעמים רבות נמצאו גם אויצרות קטנות באותם פרחים. בתחילת חודש אפריל יורד מספרם בפרחי הראווה האדומים, במקביל לסיום עונת הצבעוני והנוריות ובזמן פריחת הפרג.

אויצרה (קטנה) *Eucera* sp. * (מ"מ 9-7)

בתחילת חודש מרץ, כאשר מספר הכלניות בחלקה החל לרדת והחלו לפרוח צבעונים ונוריות, הופיעו לראשונה זכרים של אויצרות קטנות. בשעות הבוקר המוקדמות הם מתחילים לעלות על פרחי הראווה האדומים ונחשפים לשמש. עם עליית הטמפרטורה הם מתחילים את פעילותם בעיריות, בתלתנים ובפשתה שעירה. אחר-הצהריים, כשהטמפרטורה יורדת ונעשה קריר, יורדת פעילותם בפרחים, והם מתחילים לחפש מקום ללינת לילה בפרחי הראווה האדומים. תוך כדי חיפוש הם עוברים עד עשרה פרחים, ולבסוף בוחרים בפרחים המתאימים ביותר ללינת לילה, שבהם יתמקמו במשך הזמן בקבוצות בנות (10-20) פרטים, כשהם מסודרים בתוך הפרח מסביב לאבקנים והצלוקת, וכן

* מילני האויצרה נמסרו להגדרה באוקספורד וטרם נתקבלה תשובה.

מחוץ לפרח בין הגביע והכותרת בנוריות, זה ליד זה, ולפעמים בצברים זה על גבי זה. פעמים רבות הצטרפו אליהם אויצרות גדולות. בתחילת חודש אפריל יורד מספרם בפרחי הראווה האדומים, במקביל לסיום פריחת הצבעוני והנורית ותחילת פריחת הפרג.

דיון ומסקנות

ההתכנסות לצבע האדום

לעומת הריח הממלא תפקיד עיקרי במשיכת החיפושיות בחבלים הטרופיים, הצבע הוא גורם משני, כנראה בשל יכולתם הוויזואלית הנמוכה של החיפושיות (Crowson 1981). לרבים מפרחי החיפושיות יש אמנם צבעים דלים ואחידים כלבן, ירקרק, קרם או צהוב חיוור, והם חסרי נתיבי צוף ואמצעי הנחיה (Faegri and van der Pijl, 1979).

אולם תפיסה זו עלולה להיות מוטעית לגבי פרחי החיפושיות בבת-גידול פתוחים מחוץ לחבלים הטרופיים ולגבי חיפושיות הפרחים באזורים הללו. לחיפושיות אלו כושר הבחנה צבעים גבוה למדי ואצל אחדות מהן אף נמצאה מערכת ראייה טריכרומטית בדומה לזו של דבורי דבש. ייתכן שבבת-גידול פתוחים עולה חשיבותו של הצבע כגורם משיכה על זו של גורם הריח, שחשיבותו כאן יורדת (עברי, כת"י).

אורה הוורוויץ (בעל פה) מדיגשה שההתכנסות (קונברגנציה) לצבע האדום היא תופעה של מזרח הים התיכון ולא של כלל הים התיכון, כפי שסבור שמידע (1981). נתון זה מתאים לעובדה שהסוג אמפיקומה, הכולל כ-40-50 מינים, אף הוא ממזרח הים התיכון (Ch. O'Toole בעל-פה).

הצבע האדום כפי שהוא נראה בעין האדם אינו מלמד על הכמות היחסית של אורכי הגל השונים, ואילו בדיקת האור החוזר (Reflectance) מליצגת במידה רבה את הפרח כפי שהוא נחשף לעין החרק.

מצאנו (ראה אזור מס' 1) שאחוז האור המוחזר בעיקר בתחום כתום-אדום בכל הפרחים שנבדקו הוא כמעט זהה. לפיכך הסקנו שקיימת התכנסות בין פרחי הראווה האדומים לצבע האדום. לאור תוצאה זו אפשר להבין ולהסביר את התופעה שנצפתה על-ידי עברי (1985) ועל ידינו, כלומר את מעברן של הזיבליות ממין אדום אחד למין אדום אחר ללא הבחנה ביניהם.

העדפת הצבע האדום על-ידי החיפושיות מהסוג אמפיקומה

עברי (1985) הראה שהחיפושיות מעדיפות צבע אדום. הנלסווי שלנו בדגמי פרחי הראווה (ראה טבלה מס' 2) מאשר את ממצאיו של עברי (1985), ומבהיר את התצפיות שבהן נראה שהחיפושיות אינן מבדילות בין הפרחים האדומים השונים וכי הריח אינו מהווה גירוי של משיכה. העובדה שהחיפושיות נמשכו לדגמי פרחים העשויים מכוסות פלסטיק ולצלחות הפטרי (ראה

טבלאות מס' 2,3) רומזת על כך שלצבע האדום יש חשיבות רבה יותר מאשר למבנה הפרח, וזו טיבה אפשרית לכושר הבחנה נמוך בין מיני הפרחים השונים זה מזה במבנם. לפחות פעם אחת נמצא שהחיפושיות עברו כקבוצה מפרחים אדומים לדרדר כחול, אך זה התרחש רק בסוף תקופת פריחת הנוריות, כאשר לא נותרה עוד אבקה וכשלא היו פרגים באזור.

הצירוף אדום-שחור בפרחי הראווה האדומים

התצפיות הראו שפרחי הראווה האדומים הם מקור מזון עיקרי לחיפושיות היו בסלס להשערת העבודה שלכתמים השחורים של פרחי הפרג והצבעוני, למרכז השחור-סגול בכלנית ובנורית והשחור-חום בדמומת יש חשיבות רבה בהיותם נלגוד המגביל את משלכת החיפושיות.

הכתמים הכהים עשויים לעזור וליזאלת לחיפושיות בזמן מעופן לאיתור פרחים, בשל הנלגוד הבולט ביום ובין עלל הכותרת האדומים.

בפרחי הראווה האדומים ובפרחים מלאכותיים שהצבנו, נראו פעמים רבות צברי חיפושיות ששוו בפרחים זמן קצר ולעתים אף תקופה ממושכת.

רעיון נוסף הוא שממעוף החיפושיות נראים הכתמים הכהים כצבר חיפושיות, העשוי להעיד על שפע האבקה. הכתמים עשויים להיות גם חיקוי של נקבה או צבר נקבות הנמצאות כבר בפרח וכך להיות גורם משיכה לזכרים. עדות לכך היא העובדה שזכרים נוחתים בנורית ובכלנית, במהירות רבה על הכתם השחור (או על גוש האבקנים במקרה שזוהי נורית) ואם אינם מוצאים שם חיפושית נקבה, הם עורכים ביקור קצר ומהיר על אבקני הפרח בלבד ונעלמים כעבור שניה אחת או שתיים (עברי, בע"פ).

התוצאות המורות שהחיפושיות מעדיפות באופן ברור (ראה טבלה מס' 3) את הדגמים האדומים בעלי הכתמים השחורים על פני אלה עם החיפושית והאדומים בלבד, מחזקות את ההנחה שלצירוף אדום-שחור כושר משיכה רב יותר מאשר לאדום בלבד. אך מאחר שהשתמשנו רק בחיפושית אחת על רקע אדום אין בתוצאות אלו כדי להצביע על כושר המשיכה האפשרי של צבר חיפושיות, אם כל בשל העובדה שלחיפושית אחת על צלחת פטרי אדומה יש כושר משיכה רב יותר מאשר לצלחת אדומה בלבד, סביר להניח שלצבר חיפושיות תהיה משיכה רבה עוד יותר.

מאחר שמצאנו שמיני החיפושיות מהסוג אמפיקומה, שהופיעו בדגמים האדומים בעלי מרכז שחור, בדגמים אדומים שבמרכזן חיפושית ובדגמים אדומים בלבד, היו זהים (ראה טבלה מס' 3), הסקנו שקלימת התכנסות בדגמי ההתנהגות של החיפושיות השונות.

גלי הפרחה

לפי שמדיע (1981), סדר הפרחה של פרחי הראווה האדומים הוא כדלהלן: הראשון לפרחה המתחילה באמצע ינואר הוא צבעוני ההרים הגדל בתפוצה בודדת בהרים, אף כל יש מקומות שבהם שולט הצבעוני באלפי פרטים צפופים. בחודש מרץ מחליפה אותו

באזור ההר הכלנית המצויה, אחריה באה נורית אסיה, ששיא פריחתה באפריל, ואילו הפרג האגסני מסיים את עונת פריחת האדומים בסוף אפריל ובתחילת מאי. עברי (1985) מצא בתצפיות בחורשת טל את סדר הפריחה הבא: בתחילה, באמצע חודש ינואר, מופיעה הכלנית המצויה, שאותה מחליפה בחודש מרץ נורית אסיה, ואילו הפרג האגסני תופס את מקומה בחודש אפריל. בעבודה הנוכחית קיבלנו סדר דומה הכולל גם את צבעוני ההרים. ראשונה פורחת הכלנית המצויה באמצע ינואר. מחליפים אותה צבעוני ההרים ונורית אסיה כמעט בלחד בסוף חודש פברואר, ואילו פרג הכרמל תופס את מקומם בסוף חודש מרץ עד סוף מאי (ראה איור מס' 2). פרט לממצאו של שמידע שהצבעוני מקדים את הכלנית, הרי כל הנתונים מצביעים על אותה מגמה. יש להניח שתאריכי הפריחה לסטו בהתאם להעדפות המינים השונים, בהתאם לבתי-הגידול וכן בהתאם לשנת התצפיות.

אפיון החיפושיות המאביקות

לפי בודנהימר (1961:445), זחלי החיפושיות המתכיות (Cetoniidae), (שעמם נמנית האמפיקומה) מתפתחות בזבל טרי. גריןפלד (Grinfeld, 1975) מדגיש שהזיבליות (Scarabaeidae) שהוחמו לאכילת אבקה כמו *Amphicoma* ו-*Oxthyrea* (הגורמת נזק רב לפרחים ואינה ספציפית לפרחי הראווה האדומים. למעשה באביב היא נפוצה בכל הפרחים עתירי האבקה) ו-*Epicometis* (נתפסה על כלנית בכרמל), מוצאן מחיפושיות צמחוניות, ואילו חיפושיות אוכלות אבקה ממשפחות אחרות מקורן בחיפושיות טורפות, שאינן מיוצגות בין חיפושיות הפרחים בארץ.

לפי Crowson (1981:602) במשפחות של חיפושיות הנלזונות מפרחים, יש שעירות רבה של הפרטים. שעירות זו מסייעת (עמ' 606) לאיסוף גרגרי אבקה ויש לשער שהם מאביקים יעילים. בזכרי אמפיקומה נראה ששעירות זו מסייעת לחיפושיות עצמן באכילת אבקה. השערות הארוכות המצויות במיני סוג זה, מנוצות פחות או יותר, בדומה לשערות בדבורים בודדות (Fuchs, 1974). אצל הזכרים אפשר להבחין ברגל הקדמית במסרק, שנראה כהתאמה לאיסוף אבקה.

ברוב החיפושיות הרגל הקדמית משמשת לניקוי החזה הקדמי. ברור שמעבר אינטנסיובי של חרק גדול כזה ושעיר עשוי להגדיל את סיכויי האבקה (Crowson, 1981).

מהנתונים שלנו עולה כי ישנה בקיעה רצופה של פרטים בודדים, וכי לפחות לגבי אמפיקומת הכלנית נראה בבירור שאין מדובר בבקיעה אחת ובאותם פרטים, אלא ברצף של בקיעה וכפרטים שונים. עדות לכך היא העובדה כי האמפיקומות המסומנות נעלמו, אך לא נמצאו בחלקות שונות (כלומר, האמפיקומות החדשות אינן תוצאה של הגירה).

המידע על הביולוגיה של מיני האמפיקומה מקוטע ביותר. אבידב (1961:226) מצוין שככל הנראה, מקימות אמפיקומות אלו דור אחד בשנה והזחלים מתפתחים בקרקע של שיירי צמחים נרקבים.

לפי כהן (1984:34-5) עונת חליהן הגלויים של חיפושיות הפרג קצרה ונמשכת שבועות מספר. אך חליהן הסמויים נמשכים חודשים רבים. לפני מותן הן מטילות ביצים על צמחי בר שונים, ומהן מתפתחים זחלים הניזונים, ככל הנראה, משורשי צמחים ומצמחים נבולים בקרקע במשך חודשים רבים.

כמו כן נראו האמפיקומות טריות ורעננות ולא בנות חודשיים-שלושה, ולא נראה שהמהגרים היו, אם בכלל, זקנים יותר. מן הנתונים אפשר להבחין כי עונת פריחת הפרחים האדומים ארוכה יותר ממשך נוכחות האמפיקומות הקצר יותר, ונראה לכן שבזכות בקיעה ממושכת וקיומם של כמה גללי בקיעה מנצלות החיפושיות את כל עונת הפריחה. עדות מסידעת היא כי יש הזדווגויות כבר מתחילת פריחת הכלניות ועד סוף פריחת הנוריות.

לנוכח כושר הניידות הנמוך של החיפושיות ולאור המעקב שלנו בחלקות שכנות, יש לשער שמשך השהות בחלקה משקף, ולו במידת מה, את משך חי האמפיקומות. כלומר, יש חילוף של פרטים במשך העונה. חילוף זה, האיטי בתחילה, הולך ונעשה מהיר לקראת עונת הפריחה של הנוריות (טבלה מס' 4).

לפיכך יש לשקול גם את קיומה של תחרות בין הפרטים של אמפיקומות הכלניות. בשל חלוקת העונה בין מיני האמפיקומה השונים, סביר להניח שהחל בהופעת הפרג קלימת תחרות בתוך הסוג אמפיקומה.

אמפיקומות הכלניות, הבדלים בין זכרים לנקבות

הזכרים מופיעים לראשונה שבוע לאחר הופעת הנקבות. בתחילת העונה שהותם הממוצעת בחלקה (על פי טבלה מס' 5) ארוכה בהרבה מזו של הנקבות, ומספר ההזדווגויות הממוצע של הזכרים גדול מזה של הנקבות.

לקראת אמצע עונת הפריחה, סמוך לעונת פריחת הצבעונים, משתווה פעילות הזכרים והנקבות. נראה כי ישנה התאמה בין משך השהות הממוצע ובין מספר ההזדווגויות הממוצע של כל פרט. פרט ששהה זמן רב יותר בשטח נצפה מזדוג מספר רב יותר של פעמים. כן נמצא כי פרט בודד מזדוג בממוצע 1-3 פעמים במשך שהותו בחלקה. ההזדווגויות נעשות על גבי פרחי ראווה אדומים ממלנים שונים וכן עם פרטים שונים מאותו מין (הזוגות אינם קבועים).

בתחילת העונה, בזמן פריחת הכלניות, שהותם של האמפיקומות בפרחים ממושכת. לעתים הם נשארים יום שלם באותו פרח בשל מזג האוויר שאינו מאפשר פעילות. עם פריחת הצבעונים והנוריות אפשר להבחין בברור בעליה בפעילות האמפיקומות. הזכרים שוהים פחות בתוך הפרחים ומרבים לעוף ביניהם. אפשר לפרש זאת כהתנהגות חיפוש אחר נקבות להזדווגות. הזכרים נכנסים במהירות לפרחים, עושים סיבוב אחד או שניים מסביב לאבקנים והצלקת, ולאחר מכן, משלא מצאו נקבות, עוברים לפרח הבא.

לעומתם שוהות הנקבות זמן ממושך בפרחים, נעות באיטיות בתוך הפרחים, תוך כדי אכילה ואיסוף אבקה מהאבקנים ומחלקי הפרח השונים שעליהם נאספה האבקה.

אפשר להבחין גם בהבדלים ברורים בשעירות גופם של הזכרים והנקבות, ההבדל אינו ניכר בכל חלקי הגוף, אלא רק באזור הבטן. אצל הזכר אפשר להבחין בשערות מעטות יחסית לעומת הנקבה. יש לשער, שיותר אבקה תיאסף על שערות אלו, ולכן למרות מספר ביקוריה המועט מזה של הזכר בפרחים, תהיה יעילותה גדולה יותר בעת המעבר בין הפרחים.

כושר המשיכה של האדומים השונים

הכלנית פורחת ראשונה בעונה גרועה מבחינת המאביקים (אמצע החורף). באותו זמן פעילותם של שני המאביקים העיקריים שלה, אמפיקומת הכלנית והלזיוגוסום, מעטה, בעיקר בשל מזג האוויר.

ישנם ימים שהכלניות נפתחות לשעות מעטות ולעתים אינן נפתחות כלל. כמות האבקה הזמינה נמוכה ויש לשער שהפיצוי לכן מתבטא בפריחה ממושכת, הן של פרח בודד (ראה טבלה מס' 1), והן של כלל האוכלוסיה, וכך מגיעה עונת פריחת הכלניות קרוב יותר לשיא הפעילות של אמפיקומת הכלנית, החל לאחר שיא פריחת הכלניות.

יתכן שפריחתה הממושכת של הכלנית היא פיצוי לרגישותם הרבה של גרגרי האבקה הצפויים לנזק מהגשם. ברוב המקרים גרגרי האבקה תופחים מיד עם הירטבם ומתפוצצים, ואז לא יצלחו עוד לנביטה על צלקות הפרחים (איזזיקוביץ, 1979). לוצא, אפוא, כי צמחים החיים רק יום אחד, שבו הם עלולים להירטב, עלולים גם לאבד את יכולתם לגרום להאבקה וליצירת זרעים. בכלנית נמנעת הרטבת גרגרי האבקה על-ידי סגירת העטיף בלמי גשם, חשיפתה הממושכת (4-8 ימים) של האבקה, מקטינה אף היא את סיכויי השחתתה.

פיצוי אפשרי נוסף לאטרקטיביות הנמוכה של פרח בודד הוא הגדלת האוכלוסיה, ובמקרה שלנו היא הגבוהה מבין המינים האדומים. מספר הפרחים הרב מאפשר מעבר מהיר יותר בין הפרחים וכן זיהוי מהיר יותר של הפרחים. עברי בדק ומצא (1985) שהמין הנפוץ בשמורת הסחלבים ליד חורשת טל היה דווקא הבורית, ויש להניח שהדבר משקף את העדפת המינים השונים בתי-גידול שונים וכן הבדלים בין שנת ההצפייה ושנים אחרות. מבין המינים האדומים הכלנית היא היחידה שנעזרת בהאבקת רוח (אורה הורוויץ, בע"פ). לקראת סיום פריחתה מואבקת הכלנית בשעות אחר-הצהריים, שבהן יורדת פעילות המאביקים העיקריים בגלל אויזרות קטנות, המחפשות מקום ללינת לילה בפרחים.

נתונים אלו, נוסף על תדירות נגיעות המאביקים בצלקת לעומת מינים אחרים (ראה טבלה מס' 4), תומכים בהנחה כי הכלנית נדחקה לראשית עונת הפריחה, שעה שיש אמפיקומת ועדיין אין נזירות.

הצבעוני פורח כשבוע לאחר שיא פריחת הכלניות (ראה איור מס' 2), ומגיע במהירות לשיא פריחתו. כמות האבקה הזמינה בו היא הרבה ביותר וחשיפתה קצרה (1-2 ימים) (ראה טבלה מס' 1). בזמן פריחתו מגיעה כמות אמפיקומת הכלנית לשיאה, פעילותה וכן פעילות הלזיוגוסום גוברות. בשעות אחר-הצהריים, שבהן יורדת פעילות המאביקים העיקריים, נצפו אויזרות גדולות וקטנות, המאביקות את הפרחים תוך כדי חיפוש מקום ללינת לילה.

גורם נוסף העשוי להעלות את יעילות ההאבקה בצבעוני הוא צמיחה בריכוזים גדולים של 20-30 פרחים, המאפשרת מעבר מהיר בין הפרחים והספק האבקה גדול יותר למאבקה. הצפיפות מקלה גם על איתור הפרחים.

הנורית היא אטרקטיבית לעומת הצבעוני והכלנית (טבלה 4), פריחתה קצרה והיא מגיעה במהירות רבה לשאה. כמות האבקה בלנונית וחשיפתה ממושכת (3-7 ימים) (טבלה מס' 2). בפריחתה מגיעים שני המאבקים העיקריים שלה לשאי פעילותם. אמפיקומת הכלנית נעלמת סמוך לסוף פריחת הנוריות (איור מס' 2). כסלו (1972) מציין כי דבורניים מבקרים את הפרחים ומבנה הפרח הסגור משמש להם אכסניית לילה.

יתכן שזו היא שיטה נוספת להאבקה זרה. מבנה הפרח מקשה על האבקה עצמית. בעבודה זו גם נמצא כי בשעות אחר-הצהריים, שבהן יורדת פעילות המאבקים העיקריים, מואבקה הנורית על-ידי אויזרות המתכנסות ללילת לילה בפרחים.

הפרג הוא ללא ספק האטרקטיביל מבין כל פרחי הראווה האדומים, מושך מגוון רחב של מאבקים - כ-4 מיני אמפיקומות ולפחות שני מיני דבורים (טבלה מס' 4). פריחתו ממושכת ובעלת שאי פריחה רבים הנמשכים כל עונת פריחתו (ראה איור מס' 2). פריחתו של פרח בודד נמשכת 4 שעות, וחשיפת האבקה קצרה עוד יותר. על העטיף נושרים מדי יום בשעות אחר-הצהריים (ראה איור מס' 2).

מספר הפרחים בחלקה מועט, אך כאמור מושך מאבקים רבים. הופעתם של שני מיני האמפיקומה העיקריים מתחלקת במשך העונה (על פי שרטוט מס' 2). שאי של הופעתו של האחד בתחילת העונה ושל השני באמצע העונה. מכאן שלפרגים ולאמפיקומות המופיעים בתחילת העונה לתרון על פני הפרגים והאמפיקומות המסיימים את העונה.

בסמוך לסוף פריחת פרג הכרמל נעלמים רוב המאבקים, ונשארים בעיקר פרגים נחותים (שהיו מיעוט באוכלוסייה במשך כל העונה, לא יותר מ-10% מכלל אוכלוסיית הפרגים). פריחתו ממושכת אולי בשל היותו היחיד שאינו גאופיט (שמידע, 1981), ומועד פריחתו עשוי להיות תלוי בנביטה ממושכת בסתיו.

נתונים אלו בצרף הנתונים על גלגל הפריחה וכן שמידע (1981) ועברי (1985) מעידים שאמנם קלימת אטרקטיביות שונה של מיני האדומים. בעקבות התצפיות בגלגל הפריחה של האדומים ובמקביל לגלגל החלפושות הנחננו שהפחות אטרקטיבילים בתחרות על המאבקים נדחקים לעונה קשה יותר, שבה פעילות המאבקים מעטה, והיותו אטרקטיבילים ובעלי הגמול הרב יותר בתחרות, פורחים בשאי עונת המאבקים.

הפרג שהוא המושך ביותר פורח בשאי עונת האמפיקומות ומספר מיני האמפיקומה הנמצאות בפרחיו (4) (טבלה 4) גדול בהרבה מאלה הנמצאים בשאר האדומים (1). עברי (1985) מצא העדפה דומה לפרג על פני פרחי ראווה אדומים אחרים.

יתכן שגורמי העדפה לפרג הם שפע האבקה המוצע בו ומשך הפריחה הקצר (4 שעות) וכן חשיפת האבקה הקצרה (8-12 בבוקר), טיב האבקה ואולי גורמים חזותיים.

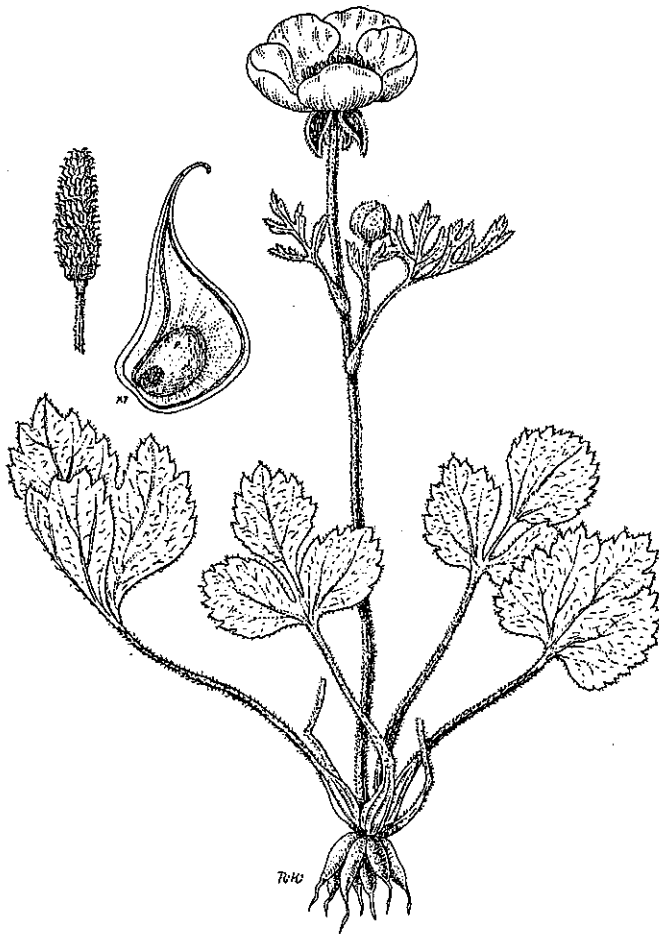
כך למשל מצאו Daumer (מתוך עברי, 1985) ופסטרנק (1968) שפני הכותרת בפרג מחזירים אור אולטרה סגול. יתכן כי להחזרת אור אולטרה סגול יש תפקיד במשלכת מאבקים, במיוחד דבורי דבש, וכנראה גם דבורים אחרות (Meeuse, 1961:21), שאינן

מבחנות בצבע האדום (Daumer, 1958 Von Frisch, 1914) דבורים אלה עשויות לאתר פרחי ראוה אדומים על-פי צבע אברי הרבייה השונה מצבע הכותרת, או על-פי ריח הפרחים (פסטרנק, 1968).
רעיון זה טרם נבדק וטעון בדיקה מעשית.

רשימת הספרות

1. אבידב, צ. (1961). מזיקי צמחים בישראל. מאגנס, האוניברסיטה העברית, ירושלים.
2. אייזיקוביץ, ד. (1979). "פטנטים" לפרחה בגשם. סלעית ז: 20-22.
3. בודנהילמר, ש. (1961). אנטומולוגיה כללית, קריח ספר, ירושלים.
4. כהן, א. (1984). חרקים. ש. זק ושות', ירושלים.
5. כסלו, מ. (1972). אקולוגיה של ההאבקה בצמחי מדבר. חיבור לשם קבלת תואר דוקטור לפילוסופיה, המחלקה לבוטניקה, האוניברסיטה העברית. ירושלים.
6. עברי, י. (1985). תצפיות בהאבקה פרחי ראוה אדומים. רתם 14: 5-13.
7. פסטרנק, י. (1985). הבילוגיה של ההאבקה במינים של פרג מן הסקציה Orthorhoeades בישראל. עבודת M.Sc המחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
8. שמידע, א. (1981) פרחי ראוה אדומים בצמחיה הים תיכונית בישראל. טבע וארץ כ"ג: 118-126.
9. Arroyo, M.T.K., R. Primack., and J. Armesto (1982) Ecology in the high temperate Andes of Chile. Amer. J. Bot. 69:82-97
10. Crowson, R.A. (1981). **The Biology of the Coleoptera**, Academic Press, London.
11. Daumer, K. (1958) Blumenfarben, wie sie Bienen sehen, Z. Vergl. Physiol. 41, 49-110 (1985, מתוך עברי)
12. Faegri, K. and L. van der Pijl (1979) **The Principles of Pollination Ecology**. 2nd. Edition. Pergamon Press.
13. Fuchs, G.V (1975) Die Gewinnung Von Pollen und Nektar Bei Kafern. Nat. Mus. 104: 45:54
14. Grant, V. (1950) The pollination of **Calycanthus occidentalis**. Amer. J. Bot. 37:294-297
15. Grinfeld, E.K. (1975) Anthophily in beetles (Coleoptera) and a critical evaluation on the cantharophilous hypothesis Entomol. Rev., 54:507-514.

16. Hagerup, O. (1951) Pollination in the Faroes in spite of rain and poverty in insects. K.dan Vidensk. Selsk. Bid. medd. 18,15,78 pp.
17. Meesue, B.J.D (1961) **The Story of Pollination** Ronald Press, New York
18. Von Frisch, K. (1914) Der Farbensinn und Firmensinn der Biene. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. 40:1-186



Ranunculus asiaticus L. נורית אסיה