

אקולוגיה של האבקה בחלמונית גדולה

Sternbergia clusiana

אמוץ דפני* ואלה ורקר**

מ ב ו א

החלמונית הגדולה היא אחת מבין כעשרים וחמישה מיני צמחים הקרויים "מבשרי הסתיו" והבולטים בפריחתם בחודשים ספטמבר-נובמבר (Dafni, Shmida, Avishai 1981). מין זה נפוץ באסיה הקטנה, צפון עיראק, סוריה, לבנון וישראל (Wendelboe, 1970). בארץ נפוצה החלמונית בעיקר ממזרח לפרשת המים באזור ההררי, מהחרמון ועד לרכס ירוחם. מאמר זה עוסק בדרכי האבקה בחלמונית הפורחת בעונה בלתי שגרתית שבה מצויים תנאים אקלימיים בלתי נוחים ועונים בחרקים (Herrara, 1982).

שיטות וחומרים

התצפיות בוצעו בנחל מחניים ובנחל ראש פינה, שם מצויים מאות פרטים, הסתכלויות משלימות נעשו ליד תקוע וליד עין ביידאן (בשומרון). משך שבע עונות (1976-1982) נסקרו הדינמיקה של הפריחה והתנהגות המאביקים. עשרים צמחים כוסו ברשת עדינה לבדיקת האפשרות של קיום האבקה עצמית. בדיקות אנטומיות נעשו בפרחים שנאספו בהרי יהודה.

מיקרוסקופית אור - בדיקות היסטוכימיות נעשו בחלקי העטיף: זיהוי ליפידים באמצעות סודן IV, רותניום-אדום לבדיקת רב-סוכרים (Jensen, 1962), קומסי-כחול לבדיקת חלבונים (Fairbanks et al, 1971) וראגנט פהלינג לזיהוי סוכרים מחזרים (Mclean & Ivimey Cook, 1952).

מיקרוסקופיה אלקטרונית - קצוות העטיף קובעו בתמיסת פורמלין - חומצת חומץ - כהל, הועברו בסדרת תמיסות אתנול לדהידרציה ולבסוף יובשו בפחמן דו-חמצני נוזלי. החומר צופה בשכבה דקה של זהב ונבדק במיקרוסקופ סריקה.

תוצאות

מורפולוגיה של הפרח - החלמונית הגדולה היא בעלת שחלה תחתית הקבורה מתחת לפני האדמה. צינור הפרח אורכו 5 עד 7.5 ס"מ. עלי העטיף בעלי צבע צהוב עז (אורכם 6-8 ס"מ) ודמויי פעמון. בקצה הדור החיצוני של עלי העטיף מצויה תוספת באורך 3-4 ס"מ המורכבת משערות בלוטיות המסועפות לעיתים. שערות אלו נמצאות בצד הפנימי והתוספת שבקצה עלה העטיף חופה עליהן במקצת (תמונה 1 a.b.). עלי העטיף הפנימיים צרים מהחיצוניים ובעלי מעט שערות בלוטיות

* המכון לאבולוציה, אוניברסיטת חיפה, חיפה.

** המחלקה לבוטניקה, המכון למדעי החיים, האוניברסיטה העברית, ירושלים.

בקצותיהם. האבקנים מסודרים בשני דורים: דור חיצוני ארוך זירים (4.3-4.0 ס"מ) ודור פנימי הקצר מהם (3.0-3.2 ס"מ). הדור החיצוני מבשיל, לרוב, קודם לפנימי. כמות גדולה של אבקה מצטברת בפתח צינור הפרח. עמוד העלי ארוך מהאבקנים (5.1-5.5 ס"מ) ולעיתים קרובות בולטת הצלקת מבעד לניצן הפרח. העמדה היחסית של הצלקת ושל האבקנים אינה משתנה משך שלבי הפריחה. הצוף מופרש מצופנים שבראש השחלה ועולה מעלה בכח הנימיות, עד לראשו של צינור הפרח. הפרחים בעלי ריח מתוק וחלש.

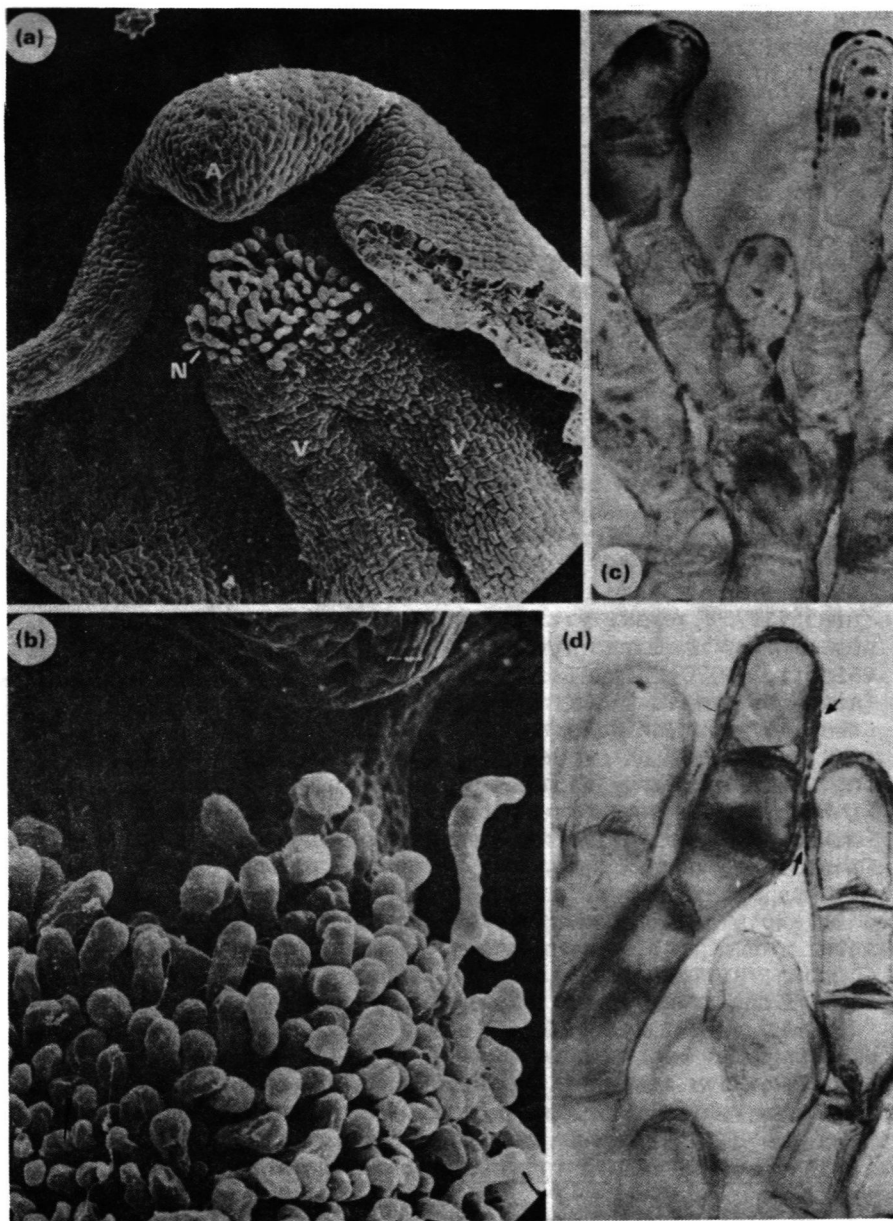
פנולוגיה - תחילת הפריחה, לרוב, במחצית הראשונה של חודש נובמבר (אל לנו לשכוח שמועד הפריחה תלוי ברום, מקדים בהרים ולכן משתנה מאתר לאתר (Dafni, Shmida, Avishai 1981). שיא הפריחה חל במחצית השנייה של נובמבר. משך הפריחה 25 עד 40 ימים, ומשך החיים של פרח בודד 7 עד 10 ימים.

שיטת הזיווג: צמחים שכוסו ברשת עדינה לא יצרו הלוקטים ומכאן עדות שאין האבקה עצמית ספונטנית. האבקה עצמית מלאכותית בצמחים מכוסים (למניעת האבקה זרה) הביאה לידול יצירת הלוקטים מנוונים ומיעוטי זרעים (בממוצע 10 ± 3 זרעים). בהאבקה זרה נתקבלו הלוקטים גדולים ומרובי-זרעים (10 ± 19 זרעים). תוצאות אלו מצביעות על הצורך החיוני בחרקים לצורך האבקה ועל יתרון האבקה זרה לעומת האבקה עצמית.

האבקה - התצפיות הראו שקיימים בפרח ארבעה אתרים איתם באים החרקים במגע תוך כדי הביקור והם: המאבקים, הצלקת, פתח צינור הפרח והשערות הבלוטיות שבעטיף החיצוני. מאבקים שונים (ראה טבלה מס' 1) נצפו תוך ביקורם בפרחים, כאשר היעילים שבהם היו דבורת הדבש ומינים שונים של זבובי רחף (Syrphidae). דבורי דבש: בתצפיות התברר שלדבורים "קשה להתמצא" בפרח הן בכניסה והן בעזיבה. כאשר הן מנסות לצאת מהפרחים הן מחליקות על פני עלי העטיף החלקים. כתוצאה מתנועותיהן להחליץ הן מנערות את האבקנים וכמות ניכרת של אבקה נושרת אל קרקעית הפרח. כל הדבורים שנצפו לגמו מהצוף משך 10 עד 60 שניות, ובערך שליש מהן אספו אבקה בעיקר מדור האבקנים הנמוך. כשני שלישים מהדבורים ביקרו רק במקום החשפות הצוף, 22.5 אחוזים ביקרו בפתח צינור הפרח, באבקנים ובצללות - כל זאת באותו הביקור. 9.7 אחוזים ביקרו הן באבקנים והן בצלקות, ואילו השאר (4.8%) ביקרו בארבעת האתרים גם יחדיו. יותר משליש מהדבורים שביקרו בפרחים (37%) טיפסו על האבקנים, בדרכן החוצה מהפרח ונגעו בצלקת.

על סמך אופן התעופה הישיר של הדבורים אל הפרחים, יש להניח שהגרול האופטי הוא גורם המשיכה העיקרי אל הפרח. הדבורים הבודדות מהסוג הליקטוס (*Halictus*) ודבורת המדרונות (*Anthophora*) התנהגו בפרחים בדרך דומה לדבורת הדבש.

זבובי רחף - הזבובים (*Metasyrphus corrolae*) ו- (*Eristalodes taeniops*) נמשכו קודם אל השערות הבלוטיות שבקצוות עלי העטיף החיצוניים, שבהם יש לראות אברי הנחיה אל הפרח. רוב הזבובים (80%) נגעו קודם בבלוטות אלו. בביקור טיפוסי נוחת הזבוב על התוספת שבראש עלה עטיף החיצוני, ומנסה ללקק את השערות הבלוטיות. ביקור כזה נמשך 2 עד 6 שניות, אך נצפו גם זבובים ששהו 20 שניות. מאוחר יותר עף הזבוב אל הצלקת לשהות קצרה (1-2 שניות) או לאבקנים לאיסוף אבקה (1-5 דקות) בעיקר מהדור החיצוני של הארוכים יותר. ביקורים בבלוטות, באבקנים ובצללקת ברציפות נרשמו ב-18% מהתצפיות (טבלה 1), בעוד ש-44% ביקרו הן בשערות הבלוטיות והן באבקנים. לא נרשמו, בשום מקרה,



תמונה 1:

(a) צופני עטיף (בקצה עלה העטיף החיצוני), תמונה במיקרוסקופ אלקטרוני סורק של קצה העטיף. A - תוספת שבראש עלה העטיף V - עורק N - צופן (הגדלה x54) (b) x110, c ו-d, צילומים במיקרוסקופ אור של השערות הבלוטיות (x300). (c) צביעה בסודן IV המראה טיפות חומר שומני (ליפיד) על השערות (d) צביעה ברותניום-אדום. טיפות קטנות של חומר רב-סוכרי נראות לכודות בין דופן התא והקוטיקולה (חצים).

ביקורים בצלקת בלבד. יצויין שהזכובים נתפסו לפני שהשלימו את הביקור בפרח, ויתכן שזו הסיבה לתדירות הנמוכה לביקורים בצלקת. תעופת הגישה אל הפרח מתבצעת בזיג-זג. תעופה כזו אופיינית לגרירי ריח, וזו עדות מסוימת לחשיבות גורם הריח במשיכה אל הפרח. קטימת התוספות שעל עלי העטיף גרמה לירידה ניכרת בתדירות הביקורים של הזכובים מ-2-6 לשעה בפרחים שלמים ל-0-1.5 לשעה בפרחים ללא התוספות (הנתונים הם משתי עונות 1980, 1981, ומייצגים 16 חזרות, בכל מקרה - כל חזרה בת שעה) - עדות מסוימת לכושר המשיכה של השערות הבלוטיות.

בדיקות היסטוכימיות של קצוות עלי העטיף החיצוניים הראו את התוצאות הבאות: תגובה חיובית עם ריאגנט פהלינג - עדות לנוכחות סוכרים מחזרים; תגובה חיובית עם סודן IV ורונתיים-אדום, עדות להפרשה של חומרים ליפופיליים (שומניים) ורב-סוכרים (תמונה c,1 ו-d), לא היתה תגובה עם הצבע לחלבונים.

דיון

פריחה סתוית, ללא עלים, בתנאים ים-תיכוניים היא, כמשוער, התאמה הנובעת מתחרות על מאביקים (Dafni, Cohen & Noy meir, 1982). מחברים שונים הביעו רעיון דומה של הסטת עונת הפריחה עקב תחרות (Heinrich 1975; Heinrich & Raven 1972; Mosquin, 1971).

ההנחה היא שבמקרה של החלמונית הפריחה היתה במקורה בעונת הגשמים, והיא "קודמה" לסתיו (דפני, שמידע ואבישי, 1975) כאשר הגורם לכך הוא כאמור "החלצות" אפשרית ממצב של תחרות על מאביקים, המצוי כמשוער באביב. קיימת סברה (Burt, 1970) שהתנאים של ביקורי חרקים ושל מזג האוויר בסתיו טובים יותר מאלו של האביב, וקורב לודאי שהיתה זו פעם נישת פתוחה, בעוד Herrera (1982) מדגיש את מיעוט החרקים בעונה קשה זו.

עונת הפריחה העיקרית באיזור הים-התיכון היא החורף המאוחר והאביב. הסטה של עונת הפריחה לנישת האבקה פתוחה, פחות או יותר, משך החודשים אוגוסט-נובמבר חייבת להיות מלווה בכמה התאמות אשר יאפשרו לצמחים להשלים את הפריחה ואת ייצור הזרעים ללא נוכחות עלים ירוקים. רוב המינים "מבשרי הסתיו" הם גיאופיטים המכניסים את זרבת המזון שנוצרה לפריחה ולייצור זרעים מבעוד מועד; משך עונת הפוטוסינתזה הקודמת. אסטרטגיה כזו מאפשרת לצמחים אלו להשקיע משאבים רבים הן בפרחים והן בגמול תמורת שירותי האבקה, מאחר והפריחה חלה רק לאחר הבטחת מלאי מזון מתאים להשלמת כל מחזור החיים, כולל ייצור זרעים (Dafni, Cohen & Noy-Meir, 1981).

פרחי החלמונית חשופים משך זמן ארוך, יחסית והיה מעניין לבדוק האם זו התאמה להגברת סיכויי האבקה של מבשרי הסתיו לעומת מינים מקבילים הפורחים לאחר הגשם. השוואה כזו אפשרית בין מינים בני אותו הסוג כמו כרכום צהבה מול כרכום חורפי, או סתונית בכירה לעומת סתונית היורה.

בחשיפת פרחים ממושכת בסוף הקיץ אין משום סיכון, בעוד שלאחר הגשם תלויים הפרחים בקיום תקופה נוחה לפעילות מאביקים שבין גשם לגשם.

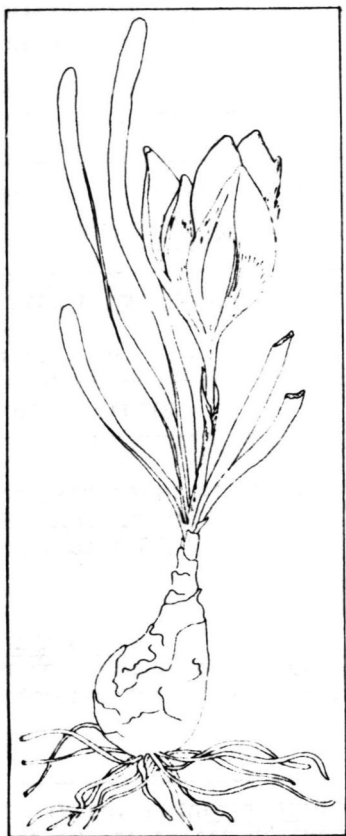
פרחי החלמונית הגדולה הם בעלי ממדים ניכרים ומציעים שפע של אבקה בצד גמול צוף. ממדי הפרח עשויים לגרום קשיי התמצאות למאביקים, במיוחד לזכובי הרחף. התוצאות (טבלה 1) מראות שהתוספות שעל עלי העטיף החיצוניים הם בעלי תפקיד חשוב במשיכת הזכובים ובהכוונתם בעוד הם מתעלמים לחלוטין מהצוף המצוי בתחתית הפרח.

נוסף לצופנים המצויים בדפנות השחלה ונפוצים בחד-פסיגיים (Fahn, 1979), מפרישות סוכר גם השערות הבלוטיות שבקצוות עלי העטיף החיצוניים, ויש לראות בהן בבחינת צופנים. תעופת הזיג-זג של זבובי הרחף כלפי תוספות אלו שבקצה עלי העטיף, מעלות את הסברה שהן משגרות ריח מושך, הנקלט על-ידי הזבובים אך נזנח על-ידי הדבורים שלעולם אינן מבקרות את קצוות עלי העטיף. השערות הבלוטיות של צופנים אלה מפרישות גם חומרים שומניים ורב-סוכרים. צופנים מפרישי חומרים שומניים (ליפידים) נמצאו במינים שונים (Baker & Baker, 1975). ייתכן שהפרשה זו היא מקור אנרגיה לזבובים המבקרים. במקרה של חלמונית גדולה נראה שהפרשה זו משמשת כגורם משיכה לזבובים.

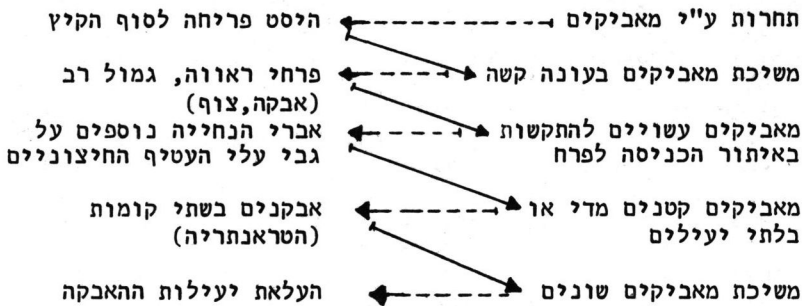
דבורי הדבש מבקרות בפרח בעיקר בשל הצוף, אך אוספות גם אבקה. כפי שניתן לשפוט מהתעופה הישירה אל הפרח יש להניח שהמשיכה היא בעיקרה אופטית. התנהגות הדבורים בפרח דומה לזו הידועה מפרחי סתונית וכרכום, שלהם מבנה דומה, פרט לתוספות שבעטיף החיצוני (Proctor & Yeo 1973 p. 195).

קיומן של שתי קומות אבקנים מקביל לשני טיפוסים המאביקים העיקריים: הזבובים האוספים רק אבקה מבקרים את השערות הבלוטיות ואת האבקנים הארוכים, בעוד הדבורים האוספות צוף ואבקה מבקרות בקרקעית הפרח בה הצופנים והאבקנים הקצרים. שני טיפוסים המאביקים נמשכים אל הפרח באותו זמן, אך מנצלים משאבים שונים, וככל הנראה אין ביניהם תחרות.

התמצאותם של מאביקים שונים עשויה לשמש כעדות מסוימת להצלחת המשיכה של מאביקים אל הפרח, למרות העונה הקשה, מצב דומה קיים בחצב מצוי, (דוכס ודפני כת"י). בתנאים בלתי נוחים, עשויה התמחות יתר למאביק מסויים לגרום לצמצום למצב של נחיתות תחרותית. אם מניחים שבעונה זו המאביקים פחות מצויים (Harrara, 1982) יהיה יתרון לזה שזיגים קשת רחבה יותר של מאביקים, כפי שמוצג ע"י Macior (1974). להלן נסיון לשחזר את יחסי הגומלין בין לחצי הסלקציה המשוערים שפעלו משך האבולוציה וההתאמות המקבילות בפרחי החלמונית הגדולה.



חלמונית גדולה *Stembergia clusiana*
Gard. Chron 164 (9):7(1968) פני 55



בשחזור אפשרי זה אנחנו משערים שהצורה הקדומה של חלמונית גדולה היתה צורה שבה הופיעו העלים בו-זמנית עם הפרחים, הפרחים היו פחות ראותניים, הכילו פחות גמול ופרחו בעונה הגשומה * . המורפולוגיה של הפרח (הטראנתריה), הגמול (אבקה וצוף) וגורמי המשיכה (צבע וכנראה "צופני הנחיה") נחשבים כהתאמות המבטיחות שעור רב של האבקה באמצעות מאביקים שונים, שהעיקריים בהם הם דבורת הדבש וזבובי רחף.

טבלה מס' 1: דגמי ביקור של מאביקים בפרחי חלמונית גדולה

המאביק	מספר הפרטים שנצפו	לגימת צוף	איסוף אבקה	מגע עם השערות הבלוטיות	מגע עם הצלקת
דבורת הדבש	67	65	25	7	24
זבובי רחף	78	2	73	64	14
דבורים בודדות	21	16	9	0	5

התוצאות מהוות סיכום תצפיות שנערכו בתאריכים 1-6 לדצמבר 1976, 21 לנובמבר עד 8 לדצמבר 1977, 25 לנובמבר עד 7 לדצמבר 1978 ובין 16 ל-23 לנובמבר 1979 בנחל מחניים ובנחל ראש פינה.

הבעת תודה

תודה מיוחדת ליריב עברי מאילת השחר, שגרר אותנו לנושא ולדיונים רבים שתורמו לגיבוש המאמר.

* ואמנם, בחלמונית קטנה שהיא פחות מושכת, נרשמה האבקה עצמית ועד כה אין נתונים על האבקת חרקים.

דפני, א., שמידע, א., ואבישיל, מ. (1975) הפריחה של "מבשרי הגשם"
בצמחית ארץ ישראל, טבע וארץ, י"ז, 6, 261-269.

- Baker, H. G. & Baker I.** (1975). Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. In: *Coevolution of Animals and Plants* (Ed. by L.E. Hibert & P.H. Raven) pp. 100-140. University of Texas Press, Austin.
- Burt, B.L.** (1970). The evolution and taxonomic significance of a subterranean ovary in certain monocotyledons. *Israel Journal of Botany*, 19, 77-90.
- Dafni, A.A., Shmida A. & Avishai, M.** (1981). Leafless autumnal flowering geophytes in the mediterranean region: phytogeographical, ecological and evolutionary aspects, *Plant systematics and Evolution*. 137. 181-193.
- Dafni, A., Cohen, D. & Noy-Meir, Y.** 1981, Life cycle variation in geophytes. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 68, 652-660.
- Fahn, A.** (1979). *Secretory Tissues in Plants*. Academic Press, London.
- Fairbanks, G. Steck, T. L & Wallach, D.F.H.** (1971). Electrophoretic analysis of the major polypeptides of the human erythrocyte membrane. *Biochemistry*, 10, 2606-2617.
- Heinrich, B.** (1975). Bee flowers: A hypothesis on flower variety and blooming times. *Evolution*, 29: 325-334.
- Heinrich, B., & Raven, P.H.** (1972). Energetics and pollination ecology. *Science*, 176, 597-602.
- Herrera, C.**, 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63, 773-775.
- Jensen, W. A.** (1962). *Botanical Histochemistry*, W.H. Freeman, San Francisco.
- Macior, L.W.**, (1974). Behavioral aspects of coadaptation between flower and insect pollination. *annals of Missouri Botanical Garden*, 760-769.
- McLean R.C. & Ivey Cook, W.R.** (1952). *Plant Science Formulae*. Macmillan, London.
- Mosquin, T.** (1971). Competition for pollination as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos*, 22, 398-402.
- Proctor, M. & Yeo, P.** (1973). *The pollination of flowers*. The new Naturalist, London.
- Wendelboe, P.**, (1970). *Amaryllidaceae*. In: *Flora Iranica* (Ed. by K.H. Rechinger). Akademische Druck and Verlagsanstalt, Graz.
- Werker, E. & Fahn, A.** (1981). Secretory hairs of *Inula viscosa* (L.) Ait. - Development, ultrastructure, and secretion. *Botanical Gazette*, 142, 461-476.