ביולוגיה רפרודוקטיבית והאבקה של לופית מצויה בישראל

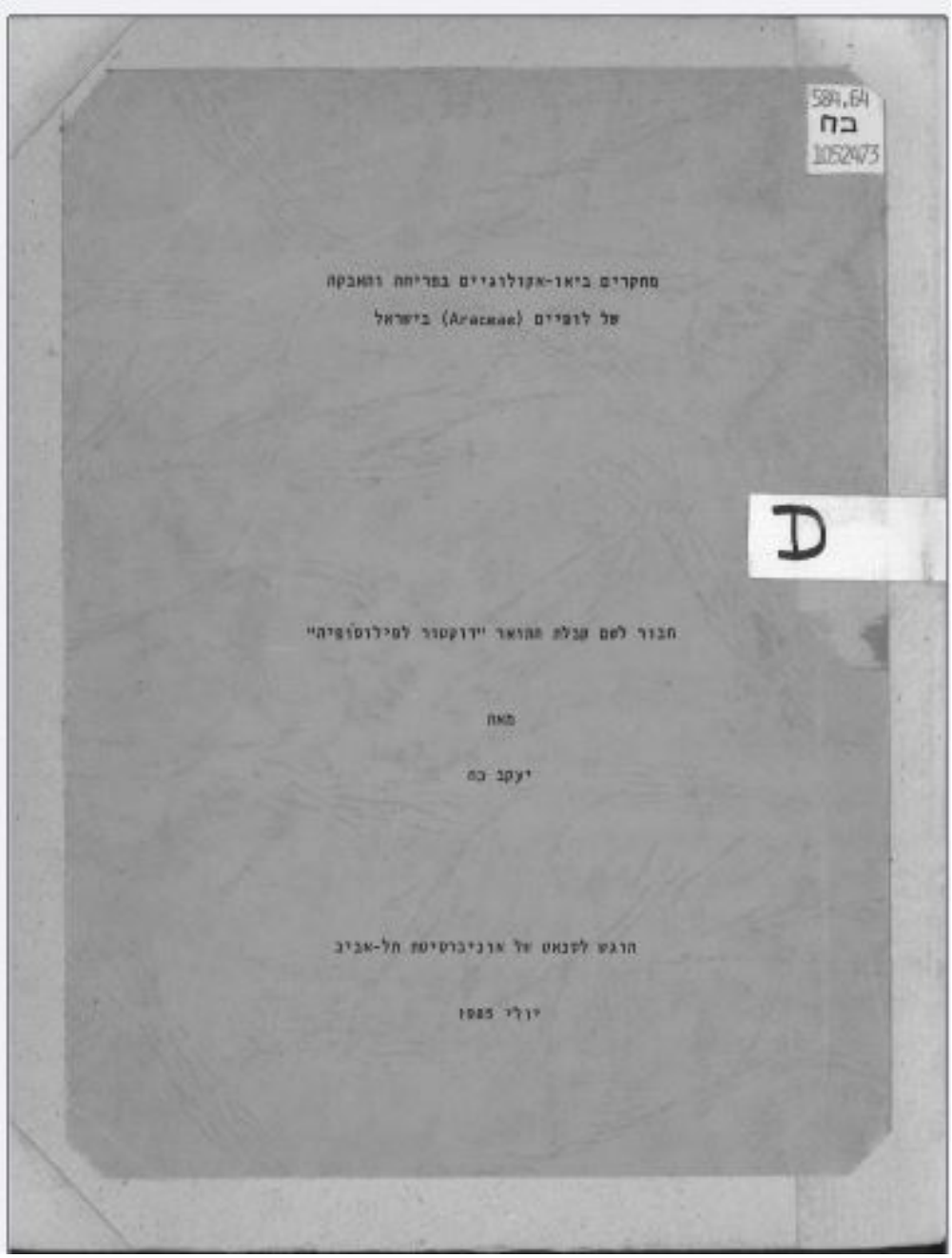
יעקב (קובי) כח ז"ל – מנהל מחלקת מרכזי מידע,החברה להגנת הטבע והמחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.

הביא לדפוס: רענן דונוביץ.

הערת מערכת:
מאמר זה הוא כתב-יד של קובי כח ז"ל שנשלח לפרסום ל"כלנית" לפני שנים רבות והתעכב מסיבות שונות. הוא מבוסס על עבודת הדוקטורט שערך קובי באוניברסיטת תל-אביב בהדרכת יעקב גליל ונושאו: כח י 1985 **מחקרים ביאו-אקולוגיים בפריחה ובהאבקה של לופיים בישראל**. עבודת דוקטור .PhD. המחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
מצאנו לנכון לבאר מונחים בוטניים לא נפוצים (בסוגריים).

תמונת השער: לופית מצויה בועיינה-נוג'דת, צילם **איתן שפירא** ©

תקציר: בעבודה זו חקר דר' קובי כח (ז"ל) את מנגנון האבקה של ה**לופית המצויה** *Arisarum vulgare*, והמאביקים שלה. מתברר כי תפרחת ה**לופית המצויה**, בניגוד לכל שאר בני משפחת הלופיים באזור הים-תיכוני, בעלת יכולת האבקה עצמית. תכונה זאת מאפשרת לה יצירת זרעים בתנאים שבהם המאביקים אינם בנמצא ואכן, הלופית פורחת בשיא החורף, בעונה בה הטמפרטורות נמוכות, מרובים הגשמים והמאביקים נדירים. מתברר שמאביקי הלופית כוללים בעיקר יתושים וזבובים קטנים הנמשכים כנראה לריח שמפיקה התפרחת, מרומים, ומבקרים בפרח ללא קבלת גמול כלשהו. הפסים הבהירים לאורך מתחל התפרחת, משמשים להם כנראה, פסי הכוונה ליציאה ממלכודת זו. אסטרטגיות של האבקת רמיה נפוצות במשפחת הלופיים אשר רובם מתרכז באזור הטרופי.
==========



עמוד השער עבודת הגמר של דר' יעקב (קובי) כח ז"ל

מבוא

מבנה התפרחת של **לופית מצויה .***Arisarum vulgare* Targ.-Tozz, משך את תשומת לבם של הבוטנאים כבר בסוף המאה הקודמת (Müller 1983; Knuth 1899). בראשית המאה תוארה תפרחת הצמח בהרחבה רבה (Kirchner, 1911). ההסברים אשר נתנו למהלך ההאבקה לא התבססו על תצפיות שיטתיות וניסויים מבוקרים, לכן מסקנותיהם בלתי שלמות ולעתים מוטעות. המבנה הכללי של התפרחת הדומה לתפרחות לוף והעובדה שהמתחל מפוספס ברצועות בהירות הביאה חוקרים רבים למסקנה כי תפרחת **לופית מצויה** היא מלכודת אור ממנה החרקים מתקשים להשתחרר בגלל תכונת הפוטוטאכסיות – Phototaxis (תגובת תנועה של האורגניזם אל כיוון האור) שלהם, אשר מושכת אותם אל

הפסים הבהירים (Knut 1899; Pijl 1953; Fægri & Pijl 1979).

ווגל (Vogel 1978) מונה את ה**לופית המצויה** עם הצמחים מחקי הפטריות. לדעת החוקר חומרי הריח הנידפים מהתפרחת במועד הפריחה מושכים יתושי פטריות ממשפחות ה-Sciaridae וה-Mycetophilidae. בתפרחת לא נמצא חלק המחקה באופן ויזואלי מבנה פטרייתי. גם נטייה גיאוטרופית האופיינית למרבית הפרחים מחקי הפטריות נעדרות כאן. מבחינה אקולוגית תפוצת הצמח בישראל אינה תואמת בתי-גידול עשירים ברקבוביות ושופעים בפטריות. הצמח נפוץ למדי בפרדסים מעובדים של השרון והשפלה. בבתי-גידול אלה הופעת יתושי פטריות נדירה, למרות זאת חנטת הפירות ויצירת הזרעים תקינה.
הסתירות בספרות באשר למהלך ההאבקה והעובדה כי הצמח פורח בישראל בעונת החורף הקרה והגשומה, תקופה בלתי נוחה לפריחה והאבקה, מעוררת ענין רב בביו-אקולוגיה של פריחת והאבקת צמח זה.



לופית מצויה *Arisarum vulgare* , מימין תפרחת אופיינית ובה השזרה דמויית "מטה אהרון" בולטת מתוך המתחל (צילם איתן שפירא) © . משמאל, בסיס כוסית התפרחת ובא נראים האבקנים , הממוקמים על השזרה הלבנה, מפזרים אבקה צהבהבה; בבסיס השזרה ממוקמת השחלה שצבעה ירוק (צילם עוז גולן ©).

תפוצה ובית הגידול

התפוצה הגיאוגרפית של **לופית מצויה** היא כלל ים-תיכונית (Prime, 1980). בישראל מצוי הצמח בעקר בחבל הים-תיכוני ובשוליו. בדרום הארץ הוא מגיע עד גבול המדבר (Gruenberg, 1966). לרב הצמח גדל במקומות לחים ומוצלים, לעתים הוא מצוי במקומות חשופים לשמש. במשור החוף ובעמקים מצויות אוכלוסיות גדולות וצפופות: בצל עצמים, בשדרות, בגינות, במטעים, בפרדסים ובחורשות.



לופית מצויה *Arisarum vulgare*: מימין לשמאל; (1)-פסי ירוק לבן בהן עטור המתחל בהגדלה (צילם עוז גולן ©), (2)- תפרחת בשלב זכרי כאשר מטה השזרה כפוף [לאחר השלב הנקבי] (צילמה ערגה אלוני ©),(3)- בסיס כוסית התפרחת ובא נראים האבקנים , הממוקמים על השזרה הלבנה, מפזרים אבקה צהבהבה; בבסיס השזרה ממוקמת השחלה שצבעה ירוק (צילם עוז גולן ©), (4)- עלוות לופית מצויה מופיעה כבר בתחילת החורף בחודש דצמבר והיא ממהרת לפרוח שבועיים לאחר הופעת העלים, צילם ורד שיר ©.

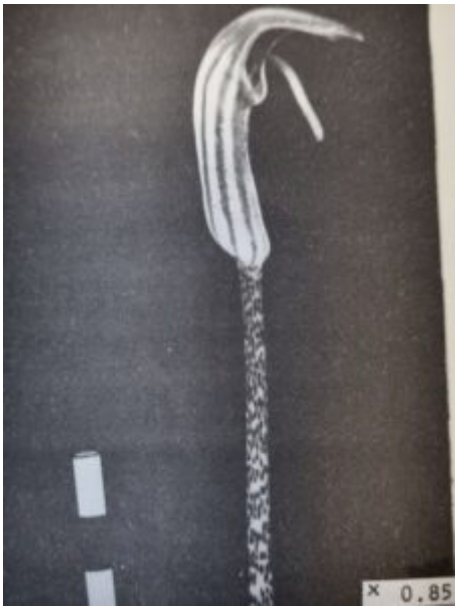
הצמח והתפרחת

קיימים הבדלים ניכרים בין הסוג *Arisarum* ויתר ה**לופיים** של ישראל. סוג זה נכלל התת-שבט נפרד ה-Arisarinae בעוד כל הסוגים האחרים נכללים בתת-שבט ה- Arinae (Engler 1920).

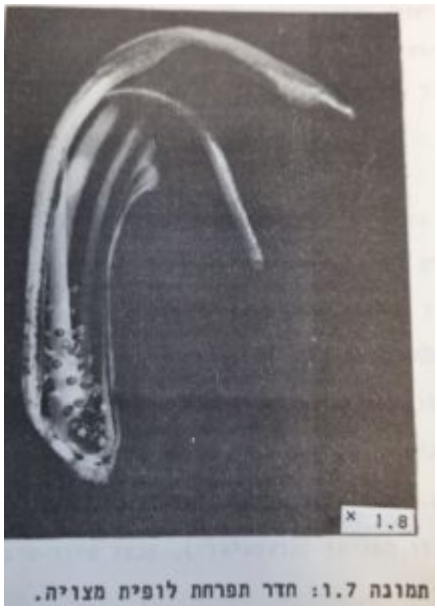
הצמח רב-שנתי, בעל שתי צורות של אברים תת-קרקעיים (Galil 1978). העלים מגיחים

בתחילת החורף ובמקומות מושקים הם צצים כבר בספטמבר. ניתן להבדילם בנקל מיתר עלי הלופיים בישראל לפי הטרפים דמויי החץ או דמויי הלב שבסיסי פטוטרותיהם מנוקדים בארגמן. תפרחות מוצאים בעקר בחורף, בחודשים דצמבר-פברואר. במקומות לחים הפריחה מתמשכת לעתים מאוקטובר עד אפריל. התפרחת נישאת כ-10 סנטימטרים מעל הקרקע בראש עמוד (scape) השווה באורכו פחות או יותר לפטוטרות העלים. בנצר תקין מתפתחים לרוב שתי תפרחות. שולי המתחל מאוחים בחלקם התחתון ויוצרים מבנה סגור דמוי גליל שאינו מוצר בחלקו העליון, 45×10 מ"מ. צבע המתחל ירוק ולאורכו כעשר רצועות בהירות-חלביות המודגשות לעתים בשוליהן בצבע חום-ארגמני. הקצה העליון של המתחל חופשי ומקומר בדמות גג הסוכך מלמעלה על פתח החדר. מהפתח בולט הקצה הכפוף של השזרה (תמונה 7.ה).

בסיס השזרה מעורה בגבו למתחל. מצדו המנוגד, מצד הפתח שקועים (1) 3-6 (13) פרחים עליניים. צבעם ירוק והם עשויים עלה שחלה יחיד המסתיים בעמוד עלי ניכר שבקצהו צלקת כדורית. השחלה חד-מגורתית ובבסיסה כ-15 ביציות ישרות הנישאות על עוקצים. הצלקת עשוי מכ-60 תאים מוארכים דמויי בקבוק. אין עליה הצטברות של נוזל והיא נמנית עם הטיפוס היבש (Heslop-Harrison & Shivanna 1977). גבוה יותר על השזרה, ללא קטע מפריד, מפוזרים בדלילות כ-32 פרחים זכריים. כל פרח אבקני עשוי זיר יחיד שבראשו מאבק. גרגרי האבקה מוארכים, חסרי זיזים. קצה השזרה אינו נושא פרחים. הוא כפוף, צבעו ירוק והוא לעתים מעובה יותר בקצהו (תמונה 7.ו).



תמונה 7.ה: לופית מצויה:
הקצה הכפוף של השזרה בולט
מהפתח העליון של המתחל



תמונה 7.ו: חדר תפרחת של לופית מצויה

האנתזיס (משך זמן הבשלת הצלקת)
הסדק בקצה העליון של כפתור התפרחת נפתח לאטו במשך כל שעות היממה. בתחילת האנתזיס צמודה האלה לקצה המתחל הסוכך על הפתח. במשך האנתזיס מתארכת האלה ומתכופפת מטה. כבר בראשית תהליך הפריחה נמצאים בתפרחת מאבקים פתוחים מהם מתפזרים גרגרי אבקה. במקרים נדירים מאחרים המאבקים להיפתח באופן שמתקבלת פרוטוגיניה חלשה. (פרוטוגיניה: הבשלת הצלקת לפני הבשלת האבקנים) מפאת המיקום הטופוגרפי של הפרחים הזכריים והאבקה הפירורית חל איבוק ספונטני של הצלקות. הפריחה נמשכת ימים שרבים, תפרחות אחדות שהואבקו באופן מבוקר חנטו פירות גם אם הואבקו בתום חודש ממועד פתיחתן.

ריח התפרחות אינו חזק אך ניכר היטב כאשר קבוצת תפרחות מכונסות במקום סגור. שזרות ומתחלים מנותקים מפיצים גם בנפרד את הריח הספציפי. הריח קשה לאפיון, הוא אינו מתקתק אך גם אינו דוחה כריחם של מרבית הלופיים בישראל. אין ניכרת במועד הפריחה עלית טמפרטורה של חלקי התפרחת. נהפוך הוא, טמפרטורות המתחל, האלה והחדר נמוכות ב-2ºC – 1ºC מטמפרטורת הסביבה.

המאביקים

למרות הפריחה הממושכת של תפרחות **לופית מצויה** מוצאים בחדריהן רק לעתים רחוקות

חרקים ואף הם במספרים קטנים. במהלך המחקר נמצאו בתפרחות חרקים מטקסונים שונים אשר מוינו ב-4 קבוצות.

יתושים

מרבית החרקים שנאספו בתפרחות הם זכרים ונקבות של יתושים זעירים מ-4 משפחות: Chironomidae, Mycetophilidae, Sciaridae
ו-Psychodidae. היתושים נמצאו בתפרחות הן בשעות היום והן בשעות הלילה. לכל היותר נמצאו שני פרטים בתפרחת. שתי המשפחות האחרונות ידועות בקשריהן למקומות רטובים שכן הדרגות הלרווליות שלהן אקווטיות. קיימת האפשרות כי מבוגרים של חרקים אלה נמשכים לתפרחות בגלל הלחות היחסית הגבוהה השוררת בחדר. בבדיקת לחות יחסית שנערכה בחלקת הניסוי בתל-אביב נמצאות בתוך חדרים של הצמח ערכים גבוהים מ-97%, באותה העת הלחות היחסית מחוץ לתפרחת ירדה לעיתים עד 50%. גם היתושים משתי המשפחות הראשונות, יתושים הידועים כיתושי פטריות, נמשכים ללחות (Vogel, 1978). יתכן כי אדי המים הנידפים מתפרחת **לופית מצויה** הם גורם רב חשיבות במשיכת חרקים מאביקים.

זבובים טורפים

על העלים ולעתים רחוקות בתוך התפרחות, בשעות היום בלבד, מבחינים בתנועה מהירה של זבובים טורפים ממשפחת ה-Empididae . זבובים ממשפחה זאת ידועים כמבקרים פרחים לשם מציצת צוף או שאיבת נוזלים מרקמות רכות (Proctor & Yeo, 1973). בחודש ינואר 1982 נאספו בשפולי הכרמל, על צמחי **לופית מצויה** 40 זבובים ממשפחה זאת. בהתבוננות בבינוקולר נמצא כי על גופם של 8 פרטים, זכרים ונקבות כאחד, 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** ו**אחילוף הגליל**. בתפרחות אלה נמצא כי החרקים חודרים לתפרחות לצורך צייד של חרקים המשמשים להם כטרף. לא מן הנמנע כי גם ב**לופית מצויה** מטרת החדירה לתפרחת קשורה בציד חרקים. אין בתפרחות הצטברות של נוזל ממנו 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 אויר בלתי נוחים. בימים ובלילות גשומים נמצאו לעתים בתפרחות של צמחים הגדלים בפרדסי השרון **ציקדות ירוקות** (*Cicadidae*, Homoptera). לגופם של חרקים אלה אין נצמדים גרגרי אבקה. ספק אם הם מסייעים בתהליך ההאבקה הזרה.

חרקים שזחליהם ניזונים בתפרחות

ברשימת החרקים שנאספו בתפרחות **לופית מצויה** מצויים 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, בעקר בשלבי הזחל, מוגבלת. ספק אם הם מסייעים בתהליך ההאבקה הזרה.

התפרחת כמלכודת

מהלך הפריחה של **לופית מצויה** שונה מזה שנצפה בלופיים האחרים של ישראל, בכך שזמן הבשלת האבקנים זהה לזמן שלב הצלקות (הומוגנית). 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 כליאה ממושכת של חרקים. השהיה בתפרחת היתה מביאה לתמותת החרקים העדינים בתוכה. העובדה כי רק לעתים רחוקות מוצאים חרקים בתוך חדרי התפרחות של **לופית מצויה** מרמזת על כך שהם מטיבים להשתחרר מתוכן. **זבובי תסיסה** (*Drosophila melanogaster*) ו**יתושי חול** (*Psychoda cinerea*) המוחדרים לתפרחות, מגיחים בדרך כלל במהירות וללא קושי. בצאתם מתוך החדר הם שותים לעתים באזור הפתח ואינם מחליקים פנימה. גם הליכתם על תקרת קצה המתחל הכפוף מעל החדר אינה מביאה למעידתם. בבדיקה מיקרוסקופית של אפידרמיס המתחל באזור הפתח מבחינים בבליטות קוניות, רב-תאיות וצפופות. אין להניח כי משטר חוספס זזה מהווה שטח החלקה לחרקים המגיעים לתפרחת.

מקובל בספרות כי גיחת החרקים החודרים לתפרחות **לופית מצויה** מתעכבת בגלל הפסים מעבירי האור הערוכים לאורך החדר. ההנחה היא כי חרקים בעלי התנהגות פוטוטאכסית חיובית ימשכו לאזורים המוארים ולא ימצאו את פתח היציאה (Knut 1899; Pijl, 1953; Fægri & Pijl, 1979). לבדיקת ההנחה כי האור מעכב את גיחת החרקים מהתפרחות

בוצע ניסוי בו השוותה מהירות גיחת החרקים מתפרחות מוארות לגיחתם מתפרחות מוחשכות.

תפרחות טריות של **לופית מצויה** הועמדו על גבי מבחנות (5×45 מ"מ) במצב זקוף, כאשר עמודי התפרחת טבולים במים. לכל תפרחת הוחדרו 10 יתושי חול מהמין *Psychoda cineras* Banks שהורדמו בדו-תחמוצת הפחמן. היתושים היו זכרים שנאספו מתוך תפרחות של לוף ירוק. חרקים אלה נבחרו לניסוי מאחר והם 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 כימית שקופה (250 ml). הודות לכך ניתן היה למנות את החרקים בהגיחם מתוך התפרחות. אחת התפרחות כוסתה בנוסף גם בדלי (10l) שחור, אטום לאור. התפרחת בטפול זה היתה באפלה. כאשר מהתפרחת המוארת הגיחו מחצית מהחרקים, הוסר הדלי מהתפרחת המוחשכת ונמנו החרקים שהספיקו להגיח באותה העת מתפרחת זאת..

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 **זבובי תסיסה** (*Drosophila melanogaster*, wild type) מתפרחות **לופית מצויה**. זבובים אלה אינם נמנים עם החרקים המבקרים בתפרחות.

תוצאות הניסויים אינן מאשרות את ההנחה המקובלת כי תפרחת **לופית מצויה** היא מלכודת אור המעכבת את יציאת החרקים. לפי התרשמותי, לא נמצאו בשדה יותר חרקים בתפרחות בשעות האור מאשר בשעות הלילה. העובדה כי לעתים בתוך שניות חרקים מגיחים מתפרחות אליהן הם מוכנסים מאשרת את קביעתו של Müller (1883) כי תפרחת **לופית מצויה** אינה כולאת בתוכה את החרקים המבקרים. הפסים הבהירים לאורך המתחל עשויים בנגוד למקובל דווקא להקל על החרקים את מציאת הדרך אל מחוץ לתפרחת. מיקומם לאורך החדר גורם לחרקים בעלי פוטוטאכסיות חיובית לנוע לאורכם ומקרבים בדרך זאת לעבר פתח היציאה. משטחים בהירים אופייניים לפרחים המואבקים על ידי יתושי פטריות (Vogel, 1978), יתכן כי עשרת הפסים החלביים לאורך המתחל הם בעלי משמעות ויזואלית במשיכת יתושי פטריות אל התפרחת.

האבקות מבוקרות בחלקת הניסוי

מ-115 תפרחות מכויסות (עטויות) בנייר מהן נמנעה חדירת חרקים חנטה רק תפרחת אחת (0.9%). ב-135 תפרחות מכויסות בוצעה העברת אבקה בעזרת פיפטת פסטר מתפרחות של צמחים אחרים (האבקה זרה). 32 מהן (23.7%), חנטו פירות ויצרו זרעים. שעור חנטה דומה (21.9%), התקבל ב-73 תפרחות אחרות שנותרו בלתי מטופלות בחלקת הניסוי. ב-7 תפרחות מכויסות אליהן הועברה אבקה באותן שיטות מתפרחת אחרת באותו צמח (האבקת שכנים), לא התקבלה חנטת פירות.

האבקות בשדה

רק לעתים רחוקות נמצאו חרקים בתפרחות שנבדקו בשדה. במספר מקרים נבדקו מאות תפרחות ואף אחת מהן לא הכילה חרקים. החרקים המועטים שנמצאו בתפרחות השתייכו לעתים לקבוצות טקסונומיות (סדרות) שונות. נוצרה אי בהירות באשר ליעילות האבקת החרקים בשדה והתעורר הצורך לקבוע את שיעורה. בחמישה אתרים שונים סומנו תפרחות ומאוחר יותר נבדקה בהן חנטת הפירות. בכל אתר חולקו התפרחת לשתי קבוצות, כמחצית מהתפרחות נותרו בלתי מטופלות, פוריות התפרחות בקבוצה זאת תלויה בפעילותם של החרקים המאביקים. כאומדן לפוריות המרבית של התפרחות הוחדרה למחצית מהפרטים המסומנים גם אבקה מצמחים אחרים.

לבצוע הניסויים נבחרו מקומות שהגישה אליהם נוחה. כל האתרים מצויים בשרון על קרקע חול-חמרה, ברום 10 – 40 מטרים מעל פני הים. האתרים קרובים לים-התיכון ומרחקם מקו החוף נע בין 2 ק"מ ל-6 ק"מ. אין להניח כי קיימים הבדלים אקלימיים ניכרים בין האתרים המרוחקים זה מזה לכל היותר 35 ק"מ. בשני אתרים בוצעה בדיקה חוזרת בעונה הבאה. כל ההאבקות בוצעו בשעות אחר הצהרים.

באתר חדרה נדגמו צמחים הגדלים מתחת לעצי אקליפטוס. באתר נתניה התפרחות נדגמו בשולי חורשת אקליפטוסים בתנאי הצללה חלקיים. אתרי נווה-שרת מרוחקים זה מזה 300 מטרים בלבד. אתר נווה-שרת I מצוי בשולי פרדס בתנאי הצללה חלקיים. הצמחים נהנים מתוספת מים המגיעה עם ההמטרה בפרדס. האתר השכן, נווה-שרת II מצוי בלב הפרדס. העצים מכסים על מרבית השטח והצמחים גדלים בתנאי הצללה. אתר צהלה קרוב מאוד לנווה-שרת ומצוי על גבעה חולית בתנאי חשיפה לשמש.

טבלה 13.א: חנטה של לופית מצויה בבתי גידול שונים, בהאבקה טבעית ובתוספת ידנית של אבקה

אתר	מועד הניסוי	ללא טפול		תוספת האבקה זרה מחומר מקומי		תוספת האבקה זרה מחומר מרוחק	
		מספר התפרחות	% חנטה	מספר התפרחות	% חנטה	מספר התפרחות	% חנטה
חדרה	19.2.1981	55	38.2	25	52.0	27	51.9
נתניה	19.2.1981	45	66.7	24	62.5	22	86.4
נתניה	16.12.1981	56	73.2	23	60.9	25	56.0
נוה שרת I	22.2.1981	40	47.5	20	60.0	18	94.4
נוה שרת II	18.2.1981	29	13.8	18	22.2	16	31.3
נוה שרת II	16.12.1981	30	10.0	13	15.4	17	6.3
צהלה	18.2.1981	35	0.0	18	0.0	17	0.0

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

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

חרף העובדה שחרקים נמצאו רק לעתים רחוקות בתפרחות לא נמצא הבדל מובהק בחנטה של שלושת הקבוצות ($F_{[2.12]} = 1.63ns$). יש לדחות את ההנחה כי תוספת אבקה זרה באופן ידני משפרת את חנטת הפירות.

הבדלים ניכרים בחנטה התקבלו בין האתרים ($F_{[6.2]} = 23.54**$). שעור חנטה גבוה במיוחד התקבל בשתי שנות המעקב באתר נתניה, בממוצע 69.7%. באתר חדרה בו הצמחים גדלים בצל העצים חנטו פירות בממוצע רק 44.9% מהתפרחות. הבדלים בשעור החנטה בלטו מאד באזור נווה-שרת. בשולי הפרדס, בתנאי הצלה חלקיים, חנטו בממוצע 61.5% מהתפרחות המסומנות. בתוך הפרדס בצל ההדרים, אחוז החנטה הממוצע בשנת 1981 היה 17.5%. שנה מאוחר יותר הוא הגיע רק ל-10%. באתר צהלה החשוף לשמש לא היתה כלל חנטה של תפרחות מסומנות. גם במקומות אחרים החשופים לשמש החנטה מועטת וההפריות נדירות. חשיפת הצמחים לשמש ומאידך הצללה כבדה גורעים מחיוניות הצמחים ומפוריותם. בצל כבד מאוד הצמחים אינם גדלים (Galil 1978).

ניסויים עם חרקים ללא אבקה

העובדה שהחרקים היו נדירים בתוך תפרחות **לופית מצויה** עמדה לכאורה בסתירה עם תוצאות ההאבקות בחלקת הניסוי ובשדה. בשדה, שעור החנטה של התפרחות אשר לחדריהן הוספה אבקה באופן ידני לא היה שונה באופן מובהק משעור חנטת התפרחות אשר היו נתונות לחסדי פעילות החרקים בלבד. (טבלה 13.א). בחלקת הניסוי היה שעור

חנטת התפרחות שהואבקו ידנית (23.7%) ושעור החנטה של התפרחות שנותרו חשופות לפעילות החרקים (21.9%) דומה מאוד (ts=0.346ns)

במהלך המחקר, במטרה לבדוק את תפקוד התפרחת כמלכודת, הוכנסו לתוך חדרי תפרחות זבובי תסיסה שגודלו במעבדה. התקבל הרושם כי בתפרחות אלה גברה החנטה. הועלתה האפשרות כי השהיה של החרקים בתוך התפרחות ללא קשר עם נשיאת אבקה גורמת בדרך כלשהי לפוריות.

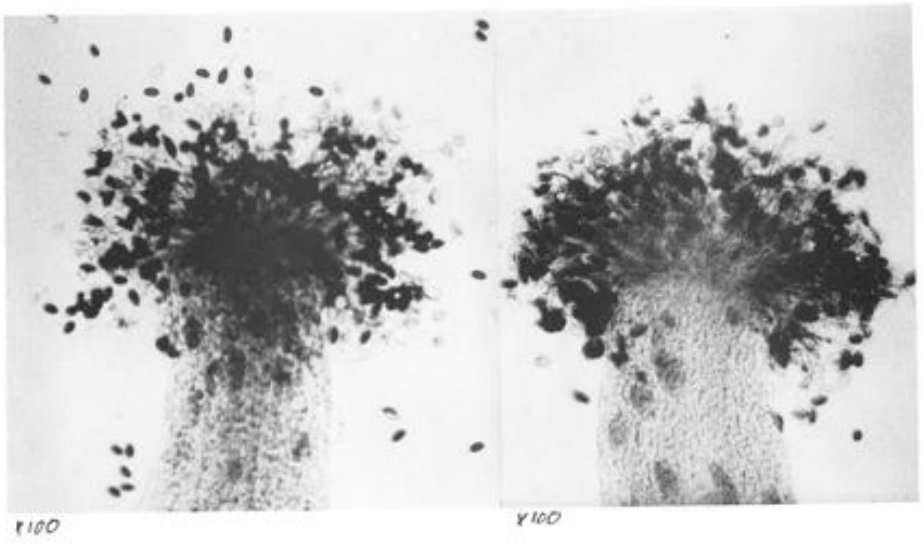
לבדיקת השערה זאת הוכנסו לתוך 39 תפרחות מכויסות קבוצות המונות 5 **זבובי תסיסה** מזן הבר. **זבובי התסיסה** גודלו במעבדה בתוך צנצנות זכוכית סגורות ולא היתה אפשרות שעל גופם מצויים גרגרי אבקה. קבוצה נוספת של חרקים אשר שמשה לבחינת השפעת שהית החרקים בתפרחות על החנטה היתה של **יתושי חול** מהמין *Psychoda cineras*. חרק זה נבחר לבדיקה מאחר והוא נמצא בעבר בתוך תפרחות והוא נחשב כמאביק לגיטימי של **לופית מצויה**.

הרי התוצאות שהתקבלו: שעור החנטה ב-39 התפרחות אליהן הוחדרו זבובי תסיסה היה 84.6%. שעור חנטה דומה (87.5%) התקבל ב-16 התפרחות אליהן הוחדרו יתושי חול. גם פעולת המברשת ב-14 התפרחות גרמה לחנטה ניכרת (71.4%). ב-34 תפרחות הביקורת, תפרחות שנותרו במועד הניסוי ללא הפרשת הצלקות או החדרת חרקים, לא היתה חנטת פירות.

ב-24 הפריות שהתקבלו לאחר החדרת החרקים נמנו 9.61 ± 21.9 זרעים להפריה. שעור זה אינו שונה באופן מובהק (ts = 1.329ns) משעור הפוריות 7.34 ± 16.8) שהתקבל ב-8 תפרחות בהן בוצעה האבקה זרה בעזרת פיפטת פסטר. הזרעים שהתקבלו בהאבקה מושרת, ללא הבדל בגורם המשרה, היו חיוניים ונבטו היטב (64% – 88%).

בנוסף לבדיקת שעור החנטה, כמות הזרעים להפריה ונביטת הזרעים, הוכנו מתקנים מצלקות שקבלו טיפולי האבקה שונים, לשם בדיקתן במיקרוסקופ אור. חרקים או לחלופין אבקה זרה הוחדרו לתפרחות מכויסות. בתום כשלוש יממות מתחילת הניסוי הוסרו התפרחות מהצמחים וקטע השזרה הנושא את הפרחים הנקביים הוכנס עד למועד בדיקתו לתוך תמיסה. לפני הבדיקה נתלשו בעזרת מלקטת דקה עמודי העלי עם הצלקות בראשם והוטבלו בתמיסת Cotten Blue לצביעת הנחשונים.

בתהליך הכנת המתקנים של צלקות מהן 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 נביטה של גרגרי אבקה (תמונה 13.ג). לעומת זאת ב-69 צלקות אשר נ לקחו מ-15 תפרחות אליהן הוחדרו חרקים, היתה נביטה מרובה של גרגרי אבקה (תמונה 13.א).



תמונה 13.א: צלקת לופית מצויה לאחר החדרת זבובי תסיסה לתפרחת.

תמונה 13.ב: צלקת לופית מצויה לאחר החדרת זבובי תסיסה לתפרחת (לפני הצלום הורחקו מהצלקת חלק מגרגרי האבקה).



תמונה 13.ג: צלקת לופית מצויה בהאבקה עצמית.

תמונה 13.ד: צלקת לופית מצויה לאחר האבקה זרה.

תמונות 13 א' – ד'

על מנת להבחין בנחשונים היה צורך לפנות בסיכת מתקן חלק מגרגרי האבקה הרבים שנצמדו לצלקות (תמונה 13.ב). יש להדגיש כי גם בטפול זה היתה האבקה עצמית בלבד.

מהצלקות שנלקחו מהתפרחות אליהן הוחדרה אבקה זרה בעזרת פיפטת פסטר, נשטפו גרגרי אבקה רבים והתפזרו בנוזל. על הצלקות נותרו בדרך כלל כ-30 גרגרים (תמונה 13.ד). עובדה זאת מוכיחה כי נוצר קשר בין גרגרי האבקה והפטמות הצלקתיות. במתקנים נראו רק מעט גרגרי אבקה בנביטה. ב-75 צלקות שנלקחו מ-16 תפרחות נמצאו נחשונים מועטים. רק ב-31 צלקות נראו נחשונים. ברובם (18) נמצא נחשון יחיד. ביתר נמנו שנים או שלושה נחשונים בצלקת. העובדה כי על הצלקות נראו רק נחשונים בודדים בעוד תפרחות שהואבקו באותה שיטה היו פוריות ויצרו בממוצע 16.8 זרעים אינה עומדת בסתירה, שכן

במתקנים המיקרוסקופיים אין מבחינים בכל הנחשונים.

נביטת האבקה העצמית בתפרחות אליהן הוחדרו חרקים או לחילופין תפרחות בהן הצלקות הוברשו במכחול שיער עדין, התאפשרה כתוצאה מפעולה מיכנית אשר פגעה כנראה בקרומית (pellicle) העוטפת את ה פטמות הצלקתיות. דיון בנושא ניתן בפרק הבא.

סיכום ודיון

פריחת חורף

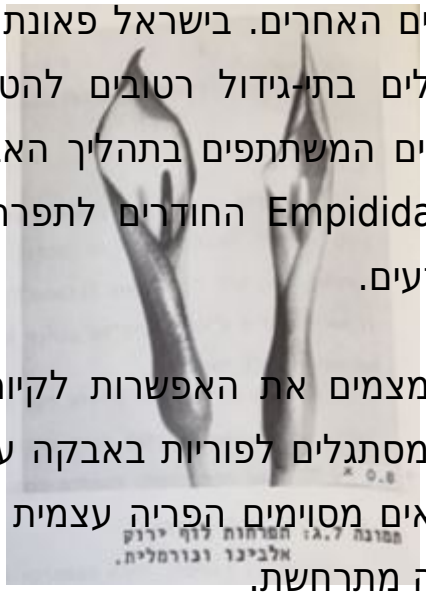
לופית מצויה פורחת בישראל בעונה הגשומה והקרה. קיימת סכנה כי הגשם יפגע בגרגרי האבקה וישטוף את הצלקות. האקלים הקר והגשם מפחיתים גם את פעילות החרקים בתקופה זאת של השנה. הפחתת פעילות החרקים עשויה לצמצם את פוריות הצמחים התלויים בחרקים לצורך האבקתם עד לרמה מזערית שיש בה סכנת הכחדה לצמח. ב**לופית מצויה** אנו מוצאים שורה שלמה של תכונות המכשירות אותה לפריחה חורפית.

התפרחת הזקופה המתנשאת מעל פני הקרקע והמבנה הגלילי הסגור של המתחל אשר חלקו העליון כפוף וסוכך על פתח החדר (תמונה 7.ג), מגינים מפני חדירת מי גשמים לתוך חדר התפרחת. מבנה מורפולוגי זה מונע הרטבת גרגרי האבקה ושטיפת הצלקות. גם הטמפרטורה החורפית הנמוכה אינה מעכבת את הנביטה, ב-12ºC גרגרי האבקה נובטים היטב (טרם פורסם).

תמונה 7.ג.

בעיית פעילותם המועטה של חרקים מאביקים נפתרה בדרכים שונות ומגוונות. פרישת עונת הפריחה על פני כל חודשי החורף ובמקומות לחים אף למעלה מזה, וכן האנתזיס הממושך, לעתים למעלה מחודש ימים, מגבירים את הסיכויים לביקור חרקים בתפרחות במועדים הנוחים לפעילותם. פריחה לסירוגין של מספר תפרחות בצמח מגבירה אף היא את סיכויו של הצמח היחיד לחנוט פירות. ב**לופית מצויה** מפקעת תקינה מתפתחות לרב שתי תפרחות. פריחתן המשותפת יכולה להמשך עד חודשיים.

בתנאי אקלים בלתי יציבים אשר אינם נוחים לפעילות חרקים יש יתרון לצמח פוליפילי (Polyphillic plant) המנצל קשת רחבה של חרקים מאביקים. בהעדר חלק מהמאביקים מובטחת האבקתו על ידי המינים האחרים. בישראל פאונת החרקים בעונה הלחה והקרה עשירה יחסית ביתושים המנצלים בתי-גידול רטובים להטלה ולהתפתחות הזחלים. עם קבוצה זאת נמנים חרקים שונים המשתתפים בתהליך האבקת הצמח. גם ביקוריהם של זבובים טורפים ממשפחת ה-Empididæ החודרים לתפרחות כנראה לצורך ציד עשויים לגרום לחנטת פירות ויצירת זרעים.



תנאי אקלים בלתי יציבים מצמצמים את האפשרות לקיום האבקה זרה. בתנאים אלה מרובים המקרים בהם צמחים מסתגלים לפוריות באבקה עצמית (Stebbins, 1957). גם ב**לופית מצויה** מתרחשת בתנאים מסוימים הפריה עצמית המאפשרת לצמח לייצר זרעים במקרים בהם האבקה זרה אינה מתרחשת.

מנגנון הפוריות

מערכת יחסי הגומלין בין גרגרי האבקה והצלקות לא נבדקה לפרטיה ב**לופית**. עם זאת, על סמך התצפיות והניסויים, ניתן להסיק מספר מסקנות ולהעלות רעיונות באשר לטיבה.

חרף העובדה שב**לופית** מועד הבשלת הצלקות והאבקנים חופף (מאפשר האבקה עצמית) וכבר עם פתיחת התפרחת הצלקות מואבקות עצמית, אבקה זאת אינה נצמדת לפטמות הצלקת, בנוזל נשטפים גרגרי האבקה ומתפזרים. הם אינם נובטים ואין יצירת פירות וזרעים.

ניסויים בהנבטת אבקה של **לופית מצויה** מראים כי היא מיטיבה 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. (Bar-Shalom & Mattson, 1977). החדרת רצועות פלסטיק קשות (30×50 מ"מ) לתוך חדרי תפרחות בשדה גרמו לנביטת גרגרי אבקה אשר נשרו מהמאבקים על הרצועות. באותה העת לא נמצאה נביטת אבקה על הצלקות. יוצא אפוא כי על הצלקות קיימים גורמים המונעים את הנביטה של אבקה עצמית.

אבקה זרה המוחדרת לתוך חדר התפרחת 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 לחילופין הברשת הצלקות במכחול שיער עדין משבשת את המנגנון מניעת נביטת האבקה העצמית. חרקים שהוחדרו לתפרחות או חרקים החודרים באופן טבעי לשם, מסירים בדרך פיסיקלית את המחסום המונע נביטה של אבקה עצמית. תופענה זאת נמצאה בעברה בצמחים אחרים. ב**כרוב *הניצנים*** – *Brassica oleracea* L.var. *gemmifera* (DC.) Schulz , גרוד הצלקת בעזרת מברשת פלדה גרם לפוריות בהאבקה עצמית ואפשר קבלת זרעים בצמחים בהם קיימת אי-התאמה עצמית (Roggen & Dijk, 1972). ב-*Lotus weilleri* Mair ו-*L.suaveolens* Pers, גרוד הצלקות בניר זכוכית גרם ליצירת שפע של זרעים בהאבקה עצמית, חרף העובדה שמינים אלה בעלי אי-תאימות עצמית (Bubar 1958).

ייחודה של הלופית

ללופית תכונות מורפולוגיות שהקנו לה מעמד טקסונומי מיוחד כסוג נפרד בתת-שבט ה-

Arisarinae (Engler, 1920) גם מבחינת התכונות הקשורות בביו-אקולוגיה של פריחה והאבקה קיימים הבדלים ניכרים בין **לופית מצויה** ולופיי ישראל האחרים.

תכונה רבת חשיבות הקשורה בהבדלים מורפולוגיים ופנולוגיים היא מבנה התפרחת אשר אינה משהה לזמן ממושך את החרקים החודרים לתוכה. תכונה זאת מאפשרת ל**לופית מצויה** לפרוח בעונה בה החרקים מועטים וסיכויי ההאבקה דלים. שכן התארכות האנתזיס למספר שבועות אינה מסכנת את חיי החרקים החודרים לתפרחתה.

קים הבדל משמעותי במנגנון הפוריות. בלופיי ישראל הנמנים עם תת-שבט ה-Arinæ. מניעת האבקה עצמית פורייה מבוססת על פרוטוגיניה ברורה אשר מלבד ב**אחילוף זעיר** היא גם מוחלטת. **לופית מצויה** היא הומוגמית והאבקה עצמית פורייה נמנעת על ידי אי-התאמה עצמית.

הפריחה החורפית יחד עם האפשרויות הכלולות במנגנון אי-ההתאמה העצמית הם שהטביעו חותמם על דרך הפעולה המיוחדת של מנגנון הרבייה. בצמחים בהם תהליך ההאבקה תלוי בחרקים, עשויים תנאי אקלים בלתי יציבים לשבש את פעילות החרקים ולמנוע התרחשותה של האבקה. הגרופ Hagerup 1951)) אשר בדק את האבקת הצמחים באיי פארו הקרים והגשומים מצא כי רוב הצמחים עושים זרעים גם בהעדר חרקים. כמה מינים ביבשת אירופה הזקוקים כרגיל לחרקים לשם האבקתם, הסתגלו כאן לעשות זרעים בהאבקה עצמית.

ההפריה העצמית מגבירה את ההומוזיגוטיות. תכונה זאת, כאשר ישנן מוטציות שליליות, מפחיתה מחיוניות הצמחים ומקטינה את הוריאביליות של האוכלוסייה. מקובל כי מבחינת תוצאותיה יש להפריה זרה יתרון על פני הפרי עצמית. בנסיבות הקיימות, בשל הפריחה החורפית, אין מובטחת ל**לופית מצויה** האבקה זרה. עדיפה לכן יצירת זרעים בהפריה עצמית מאשר יצירתם.

הערות המערכת:
Alexey Kondrashov (1957) הניח היפותזה בשם *Removal of deleterious genes*, וידועה בשם Deterministic mutation hypothesis. ההנחה היא שמרבית המוטציות הפוגעניות, מזיקות בצורה מועטת ומשפיעות על הפרט כך שכל הוספת מוטציה, תשפיע יותר ויותר על כשירות היצור.
היחס בין מספר המוטציות לכשירות ידוע כ-*synergistic epistasis*.

קונדרשוב טוען שהמשמעות שהמוטציות הפוגעניות חלשות היא, שתיווצר אוכלוסייה בעלות מספר מועט של מוטציות. המין, יפעל לשילוב של מחדש (רקומבינציות) של של גנוטיפים אלה, כך שיווצרו פרטים עם מספר נמוך יותר של מוטציות פוגעניות, ופרטים עם יותר. מכיוון שלפרטים בעלי מספר מוטציות גבוה יש חיסרון בהתאמה, הם ימותו. הרבייה המינית גורמת למידור המוטציות המזיקות.

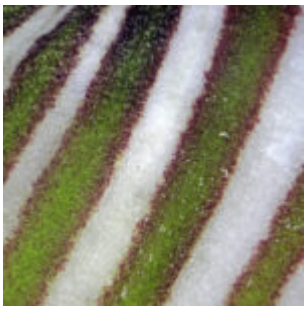
הצלקות מואבקות ספונטנית מיד עם פתיחת התפרחת. נביטת האבקה העצמית נדחית עד

למועד חדירת חרקים לתפרחת. למנגנון זה יש משמעות רבה לגבי שמירה על רמת הטרוזיגוטיות גבוהה כתוצאה מהעדפה של בצוע האבקה זרה. אם האבקה עצמית היתה נובטת מיד עם אבוק 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. השהית הנביטה עד לחדירת החרקים גורמת לנביטה סימולטנית של אבקה עצמית המונחת כבר על הצלקות ואבקה זרה שהגיעה עם החרקים. מקובל כי בתנאים כאלה לאבקה הזרה יש יתרון בהפריית הביציות על פני האבקה העצמית (Bubar 1958). באופן זה, חרף מעוט גרגרי האבקה הזרים המגיעים לצלקת בהשוואה לכמות הגדולה של גרגרי האבקה העצמית הנושרים על הצלקת, מתרחשת הפריה זרה. עם זאת במקרים רבים החרקים החודרים לתפרחות **לופית מצויה** אינם מעבירי אבקה במובן המקובל (Pollen vectors) אלא משרים פוריות (Fertility inducers). תכונה זאת מעלה את ערכם של החרקים בגרימת יצירת זרעים גם כאשר הסיכויים להעברת אבקה מתפרחות אחרות קטנים ביותר.

צילום: חברי "כלנית"



לופית מצויה: 9.2.22
נחל-נשר א.שפירא ©



לופית מצויה: 15.1.13
כד מבפנים – פסים במתחל עוז ©



לופית מצויה 18.12.14
ח' מנות גלית משה ©



לופית מצויה בפנים 18.12.14
אברי רביה עוז ©

ספרות:
רשימת ספרות מלאה ניתן לקרוא בעבודת הגמר, בספרית המדעים של אונ' תל אביב

כח י 1985 מחקרים ביאו-אקולוגיים בפריחה ובהאבקה של לופיים בישראל. עבודת דוקטור, המחלקה לבוטניקה, אוניברסיטת תל-אביב.
כח י 1988 הלופיים בישראל. רתם 26: 5-36, הוצאת החברה להגנת הטבע.

J. S. Bubar. 1958. AN ASSOCIATION BETWEEN VARIABILITY IN OVULE DEVELOPMENT WITHIN OVARIES AND SELF-INCOMPATIBILITY IN LOTUS (LEGUMINOSAE). Canadian Journal of Botany. 36(1): 65-72.

https://doi.org/10.1139/b58-006.

אנו מודים כאן לדר' תמר פלדשטיין, מאונ' תל אביב, על עזרתה בהשגת התזה של דר' יעקב כח.

==========

כל הזכויות שמורות לכלנית ©

לציטוט: כח ק 2023 ביולוגיה רפרודוקטיבית והאבקה של לופית מצויה בישראל. כתב-עת "כלנית", מספר 9.

==========