

יעילותם וחשיבותם של מאביקי מסרק איברי (סוככיים) - סיכום תצפיות ראשונות

ראובן דוכס

הקדמה

צמחי משפחת הסוככיים הם בעלי פרחים פתוחים המאפשרים לכל חרק מבקר גישה לצוף ולאבקה. כבר בתחילת המאה ציינו Knuth (1908) ו-Robertson (1928) (לפי Bell, 1971) שפרחים "לא ספציאליסטים" אלו מבוקרים ומואבקים על-ידי מגוון רב של מיני חרקים השייכים לסדרות שונות. יחד עם זאת הם ציינו שמרבית המאביקים הם זבובים ולצידם דבורים לא ספציאליסטיות, צרעות ונמלים. גם Müller (1883: 287) ציין דבורים דומים לגבי פרחי הסוככיים. Faegri & van der Pijl (1971: 102) מאפיינים את פרחי הסוככיים כפרחים המוחאמים להאבקת זבובים, אם כי הם מציינים שהם מבוקרים גם על-ידי חרקים אחרים כמו דבוראים, חיפושיות ופרפרים.

למרות שמבנה הפרחים הקטנים של הסוככיים מאפשר האבקה על-ידי כל מבקר בפרח, הרי צפוי הבדל ניכר ביעילותם של החרקים השונים כמאביקים עקב תכונות מורפולוגיות והתנהגותיות שונות.

מטרת עבודה זו היתה לנסות לענות על שתי שאלות מרכזיות:

1. מי הם המאביקים של מסרק איברי (כדוגמה לצמח טיפוסי במשפחת הסוככיים) ומה חשיבותם היחסית?

2. האם מורפולוגיה והתנהגות איסוף מזון שונה מתבטאות ביעילות האבקה שונה? הדרך הטובה ביותר למדידת יעילות האבקה היא תצפית ישירה בכמות האבקה שהובאה על-ידי מבקרים שונים לצלקות הפרחים, או מספר הזרעים או הפירות שהתפתחו לאחר האבקה על-ידי כל מין מאביק (Motten et al., 1981).

דרך כזו אינה אפשרית בצמח בעל האבקה עצמית ומגוון מבקרים רב. במקום זאת השתמשנו בכמה מדדים, מהם ניתן היה לקבוע בצורה אובייקטיבית את חשיבות ויעילות האבקה של המאביקים השונים (ראה להלן בפרק "שיטות").

שיטות

1. אתרי תצפית.

תצפית במאביקים נעשתה בשלושה אתרים: א. מעגן מיכאל בחוף הכרמל. ב. נחל אורן למרגלות הכרמל. ג. כברי בגליל המערבי.

בכל האתרים היו משטחים של עשרות צמחי מסרק איברי בפריחה.

2. ביולוגיה של הפריחה.

מסרק איברי פורח מסוף פברואר עד תחילת אפריל ונפוץ בכל האזור הים-תיכוני בישראל (Zohary, 1972). הצמח בעל פרחים זכריים ודו-מיניים (andromonoecious) ביחס של כ-10 פרחי זכר על כל פרח דו-מיני. התפרחות מסודרות בקבוצות, כש-2-3 סוככונים דו-מיניים מוקפים בכ-9 סוככונים זכריים. מס' הפרחים בתפרחת נע בין 20 ל-30.

בסוככונים בהם יש פרחים דו-מיניים הללו מסודרים בהיקף הסוככון, כשבמרכזם פרחים זכריים.

הפרחים הדו-מיניים בעלי פרוטאנדריה חזקה. הם הראשונים להיפתח בסוככון, ולאחר 1.5 עד 2 ימים, בהם מתרחשת התרוממות ופתיחה הדרגתית של המאבקים (בסדר של 3 - 5 - 2 - 4 - 1), מתכופפים האבקנים לאחור ונושרים. במקביל מתארכים עמודי העלי ומתפשקים. השלב הנקבי נמשך מעל 5 ימים. במקביל לשלב הנקבי של פרחי ההיקף הדו-מיניים, נפתחים פרחי מרכז הסוככון הזכריים.

לכל אורך הפריחה ישנה הפרשת צוף על הכנית.

בצמחים יש האבקה עצמית ספונטנית, ואחוז הפירות בכיום היה $68.1+23$ (נבדק ב-13 צמחים, 701 פרחים).

אחוז הפירות באתרי התצפית היה $83+12\%$ (10 צמחים, 2655 פרחים).

3. דיגום מאביקים ובדיקת אבקה.

תצפיות נעשו בין 7.3.85 ל-5.4.85 באתרים השונים. נרשם המספר המוחלט של חרקים מבקרים לאורך היום בין 08:00 ל-17:00. חרקים נאספו מתפרחות בעזרת רשת, ולאחר שהומחו במרעלת ציאניד הושמו לחוד במבחנות קטנות עם כוהל אתילי 96%, אשר שטף את האבקה מגופם. דגימות מהכוהל נלקחו לאחר ערבוב חזק (בעזרת Vortex) לבדיקה מיקרוסקופית. נעשתה ספירה של גרגרי אבקת מסרק איברי ואבקה זרה, לצורך חישוב יכולת נשיאת אבקה ונאמנות.

יכולת נשיאת אבקה היא מספר גרגרי אבקת מסרק שהיו על גוף החרק. נאמנות - אחוז אבקת מסרק מכלל האבקה.

לגבי החרקים השונים ניצפו מספר הסוככונים והצמחים בהם ביקר כל פרט ומשך הזמן בו עשה זאת, לצורך חישוב תדירות הביקור בפרחים. היחידה לצורך חישוב התדירות היתה סוככונים, מכיוון שקשה לעקוב אחר מספר הפרחים שעובר כל חרק. חלק מהזכובים שנתפסו בפרחים הוגדרו על-ידי ד"ר אמנון פרידברג מהמחלקה לאנטומולוגיה באוניברסיטת תל-אביב.



Scandix iberica M.B. מסרק איברי

4. אמדן יעילות האבקה.

הנתונים של תדירות הביקור בפרחים, נאמנות וכושר נשיאת אבקה הועברו למספרים יחסיים, כאשר המספר המירבי הוא 10 לגבי כל תכונה. מכפלת שלוש התכונות היוותה את המדד ליעילות ההאבקה של כל מין חרק מתוך מקסימום 1000.

5. חשיבות יחסית של המאביק.

השפע היחסי של המאביקים השונים תורגם למספרים יחסיים, כאשר המספר המירבי הוא 10. מכפלת השפע היחסי ביעילות ההאבקה נתנה את ערך החשיבות היחסית של כל חרק מאביק באתרים השונים בלמים שונים. השפע היחסי חושב בנפרד לגבי כל אתר תצפית, כאשר הקבוצה הנפוצה יותר מקבלת את הערך 10. ראוי לציין שבניגוד ליעילות האבקה שהיא תכונה אופיינית לכל מין חרק, החשיבות היחסית של המאביקים עשויה להשתנות בצורה ניכרת בהתאם לשפע היחסי שלהם באתרים השונים ובמשך העונה.

תוצאות

באתרים השונים כמעט כל המבקרים בפרחים היו דבורים וזבובים. בגלל מיעוט נציגי סדרות אחרות - חיפושיות וצרעות - הן לא נכללו בעבודה זו. הדבורה שביקרה במסרק איברי היתה *Andrena sp.* מכיוון שפרט לה כמעט ולא נראו מיני דבורים אחרים, ההתייחסות היא אלנה בלבד מבין הדבורים. מהתצפיות בשטח השנה ובשנה שעברה נראה שמין זה של *Andrena* הוא מונולקטי למסרק איברי. פרט לתצפיות בודדות היא לא נראתה במיני צמחים אחרים, ולאחר סיום פריחת המסרק נראו פעילים רק פרטים מועטים, שאספו אבקה וצוף בפרחי דל-קרניים כרמלי. מיני זבובים רבים ביקרו בפרחים. לאור השפע היחסי שלהם והתנהגות שונה, הופרדו הזבובים לשלוש קבוצות:

1. נקבות של *Dorycera judea* (Otitidae). 2. *Bibio hortulans* (Bibionidae).
 - שני מינים אלו היו נפוצים יותר מהאחרים ועליהם נעשו תצפיות ובדיקות נפרדות.
 3. מיני זבובים אחרים.
- מדד יעילות ההאבקה חושב גם בנפרד לשלוש קבוצות הזבובים. חשיבות האבקה חושבה ביחד.

תוצאות התצפיות מסוכמות להלן בטבלאות 1-5.

טבלה 1: תדירות ביקורי חרקים בפרחי מסרק איברי

מס' פרטים ניצפים	תדירות משוקללת	תדירות סוככונים לדקה ממוצע וסטית תקן	מין חרק
23	10	14.2+5.8	Andrena sp.
38	2.95	4.2+3.6	זבובים (כולם)
23	2.9	4.1+4.6	זבובים (ללא D. judea ו-B. hortulans)
10	3.2	4.6+1.2	Dorycera judea
5	2.4	3.4+0.6	Bibio hortulans

טבלה 2: נתוני יכולת נשיאת אבקה ונאמנות

מספר פרטים	נאמנות	אחוז אבקת מסרק נכלל האבקה	סה"כ גרגרי אבקה	יכולת נשיאת אבקה	מס' ממוצע של גרגרי אבקת מסרק	מין חרק
7	9.8	98+3	28,984+34,794	10	28,560+34,750	Andrena sp.
15	8.3	83+25	1249+865	10	923+626	זבובים (כולם)
5	6.5	65.4+34	1225+1243	10	465+241	זבובים (ללא D. judea ו-B. hortulans)
5	8.7	87+4	1333+966	10	1142+802	Dorycera judea
5	9.8	98+1	1188+357	10	1163+351	Bibio hortulans

מכיוון שסה"כ גרגרי אבקת מסרק היו מינימום 465, יכולת נשיאת האבקה חושבה כמקסימלית בכל המקרים, בהנחה שמספר כזה של גרגרי אבקה הוא מעל הערך המינימלי הדרוש להאבקה יעילה.

טבלה 3: יעילות האבקה

יעילות האבקה יחסית	מין חרק
980	<i>Andrena</i> sp.
245	זבובים (כולם)
188	זבובים (ללא <i>D. judea</i> ו- <i>B. hortulans</i>)
208	<i>Dorycera judea</i>
280	<i>Bibio hortulans</i>

טבלה 4: נתוני שפע ושפעי יחסי באחרי החצפית השונים:

מקום ותאריך	מס' פרטי <i>Andrena</i>	שפעי יחסי	מס' פרטי זבובים	שפעי יחסי	מס' צמחים	הערות
ב. אורן 7-8.3	35	10	16	4.6	250	
מ. מיכאל 16.3	310	10	35	1.1	80	
כברי 28.3	22	1.5	143	10	300	קר ומעונן
כברי 29.3	71	3.8	187(41)*	10(2.2)*	300	
כברי 5.4	27	4.8	56	10	300	סוף פריחה

* המספרים בסוגריים מחיחסים ל-*Bibio hortulans*.

טבלה 5: חשיבות יחסית של המאביקים:

מין חרק	מ. מיכאל	בית אורן	כברי 28.3	כברי 29.3	כברי 5.4
<i>Andrena</i> sp.	9800	9800	1470	3720	.4700
זבובים (כולם)	1127	269	2450	2450	2450
<i>Bibio hortulans</i>				616	

תוצאות העבודה מראות את יעילותה וחשיבותה הרבה של הדבורה *Andrena sp.* בהאבקת מטרק איברי, כאשר ברוב המקרים זבובים הם רק שניים בחשיבותם בהאבקה (טבלאות 3, 5). נתון זה דומה לנתונים קודמים: Ehrenfeld (1974) הראה את חשיבותם של דבורים בודדות בהאבקת כמה מיני חלבלוב. Schlessman (1982) לפי (Lindsey 1984) מצא שבדבורים בודדות היו היעילות ביותר בהאבקת כמה מיני סוככילים מהסוג *Lomatium*, ו-Lindsey (1984) מצאה נתונים דומים לגבי האבקת מיני *Thaspium* ו-*Zizia*.

בעבודתנו נמדדה תדירות הביקור בפרחים כאחד ממדדי היעילות, ומסתבר שהיה שוני גדול במדד זה בין דבורים וזבובים בגדלים זהים פחות או יותר (טבלה 1). סביר שהסיבה לשוני קיצוני זה היא הביולוגיה השונה של דבורים וזבובים. בעוד שבדבורים אוספות מזון, אבקה וצוף מפרחים עבור צאצאיהן, הרי זבובים אינם אוספים מזון לצאצאיהם וקשרם לפרחים מצטמצם לרוב ללגימת צוף לצורך סיפוק צרכיהם האנרגטיים (ליתכן כי ישנם מיני זבובים בהם הנקבות נזקקות לצוף או אבקה לצורך התפתחות הביצים, או להגדלת מס' הביצים המוטלות, דבר הידוע בפרפרים מסולמים).

לכן, בדבורים פעילות איסוף אבקה וצוף מפרחים היא אינטנסיבית ביותר, מאחר והיא הגורם הישיר המשפיע על מספר הצאצאים שיעמידו. לעומת זאת, קשרם של הזבובים לפרחים הוא שולי לרוב מבחינת השפעתו על מותאמותם (ראה גם Schmitt, 1980). נוסף לכך, בעוד שהדבורים מקלימות קשר אובליגטורי עם פרחים לצורך סיפוק מזון, הרי זבובים רבים ניזונים ממקורות מזון אחרים (Faegri & van der Pijl, 1979: 102).

נראה שבמקרים רבים הקצב המטבולי של מיני זבובים קטן במידה ניכרת בהשוואה לזה של דבורים. מהנתונים המועטים בספרות על קצב מטבולי של זבובים, לא ניתן לקבוע עד כמה הנחה זו נכונה: Heinrich (1975) מציין שקצב מטבולי של זבובי פירות הוא כשליש ביחס לדבורים, אך לגבי זבובי רחף (*Syrphidae*) הוא מעריך שקצבם המטבולי זהה לזה של דבורים. מובן שקצב מטבולי נמוך יותר מתבטא בצריכה נמוכה יותר של צוף, ובהכרח תדירות ביקורים נמוכה יותר באותם פרחים ביחס לדבורים.

גם לגבי זבובים שקצבם המטבולי המשוער אינו נמוך מזה של דבורים, הרי ההבדל הקיצוני בהתנהגות (חוסר איסוף מזון לצאצאים) מתבטא בתדירות קטנה יותר של ביקור בפרחים. דוגמה לכך היא המין *Bombylius major* אשר תדירות ביקוריו בפרחי *Claytonia virginica* קטנה בחצי ביחס לתדירות ביקוריה של *Andrena erigeniae* (Motten et al, 1981).

מסקנה ראשונית שניתן להסיק מתוצאותינו בצירוף נתונייהם של Motten וחבריו היא שתדירות הביקור בפרחים של זבובים קטנה במידה ניכרת מזו של דבורים בתנאים

מקבילים, ונעה בין פחות מ-30% עד כ-50% ביחס לדבורים. נובע מכך שדבורים מאבקות מספר גדול פי שלושה לערך של פרחי אותו מין צמח ביחידת זמן ביחס לזבובים. תוצאות ספירת גרגרי אבקה על גופם של הזבובים היו מפתיעות במקצת. נתונים מראים על אחוז גבוה מאוד של אבקת מסרק איברי - 83% (טבלה 2). נתונים אלו אינם תואמים את המקובל בספרות, שזבובים אינם נאמנים לצמח, "התנהגותם קלת-דעת" ו"פעילות ההאבקה שלהם אינה מהימנה" (Faegri & van der Pijl, 1979; Lindsey, 1984).

נראה שההסבר לנתונים אלו הוא דגם התפוצה של מסרק איברי - הפורח בכתמים צפופים של עשרות ומאות צמחים. בכתם פריחה כזה צפוי שגם מאביק לא נאמן יעבור מפרט אחד של מסרק לפרט אחר, וישנה הסתברות נמוכה שיגיע למין צמח אחר. תופעה דומה מצוינת על-ידי (Motten et al 1981) בהאבקה *Claytonia virginica* על-ידי *Bombylius major*.

גם המספר המוחלט של גרגרי אבקת מסרק על גופם של הזבובים היה גבוה - מעל 900 (טבלה 2). למרות שהזבובים אינם אוספים אבקה במכוון, והם חסרים איברים לשם כך, הרי דביקות האבקה ומורפולוגיית הזבובים מאפשרות נשירת גרגרי אבקה בכמות גדולה יחסית, שסביר שהיא מספקת להפרות את שתי הביציות שבפרחים הדו-מיניים (ראה גם שניר, 1984).

התצפיות בהאבקה על-ידי מיני דבורים אוליגולקטיות במיני סוככיים שונים שפרחים מותאמים להאבקה על-ידי ג'נרליסטים, מעוררות שאלה מעניינת: תיאורטית, צפוי שצמח יעדיף ויחאים עצמו במהלך האבולוציה למאביק היעיל שלו, וימנע מבקרים לא יעילים מלבקר בפרחיו, בכדי שלא לפחיתו את כמות הגמול הזמין למאביק היעיל.

רעיון זה, שהוצע כבר על-ידי (Stebbins 1970), שהגדירו כ"עקרון המאביק האפקטיבי ביותר", לא בא לידי ביטוי במיני הסוככיים, האלו כמו מסרק איברי, *Lomatium* sp. ומיני ה-*Zizia* ו-*Thaspium* (וגם במיני צמחים רבים אחרים). מדוע?

שתי תשובות אפשריות לשאלה זו:

1. מאחר וסדרת הזבובאים (Diptera) קיימת על-פני כדור-הארץ למעלה מ-200 מיליון שנה (Price, 1975) ברור שהם היו קיימים כשהתפתחו צמחי הסוככיים. למרות חוסר תיארוך מדויק להופעת הסוככיים בעולם הצמחים, סביר להניח שהם הופיעו לפני הופעתה של על משפחת הדבוריים (Apoidea) - דבר שאירע רק לפני כ-70 מיליון שנה (Michener, 1979). אם כך הרי ההתאמות הראשוניות בסוככיים היו להאבקה על-ידי זבובים, שכנראה היו מאביקיהם הראשונים בצד צרעות וחיפושיות. עם הופעת הדבורים פנו מינים מסוימים, וכולטים בהם מינים מהסוג *Andrena*, לפרחי הסוככיים והתאימו עצמם לניצול הגמול של פרחים אלו. נראה שהתאמה זו היתה בעיקרה חד-צדדית מצידן של הדבורים. מכיוון שהדבורים האלו

דומות בגודלן ובלשונון הקצרה לזכובים, האבקתן היעילה יותר לא יצרה לחץ סלקטיבי שגרם לשינוי במורפולוגיה של פרחי הסוככים המואבקים על ידן.

2. למרות הנתונים על האבקתם היעילה של מינים אליגולקטיים של *Andrena* במיני סוככים וחלבובים, נמצא בכל מקרה בו נחקר הנושא לפחות אחר אחד מבין אתרי התצפית השונים שבו דווקא חשיבות ההאבקה של זכובים היתה יותר גבוהה (Lindsey, 1984; Ehrenfeld, 1979). תופעה דומה מצוין גם (Cruden 1972) לגבי האבקת שלושה מיני *Nemophila*.

גם במסרק איברי ניכרה תופעה דומה: החשיבות היחסית של זכובים בכברי היתה גבוהה, ובלום אחד היתה אף גבוהה יותר יחסית ל-*Andrena* sp. (טבלה 5). הסיבה לכך – שפע גבוה מאוד שלהם ביחס ל-*Andrena* sp. (טבלה 4), שפיעה על יעילות יחסית נמוכה. יום זה היה קר ומעונן, כך שיש אולי אפשרות להכליל ולומר שחשיבות ההאבקה של זכובים עולה באזורים גבוהים וקרים (Lindsey, 1983 Kevan, 1984), בעונות השנה בהן דבורים פחות נפוצות (Faegri & van der Pijl, 1979), ובימים מעוננים וקרים באביב.

גם השוני בשפע של פרטי *Andrena* sp. באתרים השונים (טבלה 4) מראה על שונות רבה בחשיבות האבקתם בזמן ובמרחב.

דבר זה עשוי להסביר את התופעה שמסרק איברי, כמו צמחים רבים אחרים, אינו מציג מורפולוגיה פרח המתאימה למאביק היעיל ביותר, מכיוון שאינו יכול להסתמך על מאביק זה בכל מקום בזמן ובמרחב (ראה Feinsinger, 1983). בעבודה זו מוצגת דרך בלתי ישירה, אך אוביקטיבית, לצורך מדידת יעילות וחשיבות האבקה של מיני חרקים בצמח 'ג'נרליסט'.

אפקט שלא נבדק בצורה מספרית ויש צורך לבדוק בעתיד הוא מספר ביקוריהם של מיני חרקים שונים בפרחים בשלב נקבי בהשוואה לזכרי במסרק איברי, לנוכח העובדה שהפרחים הנקבילים אינם מציעים אבקה שהיא הגמול החשוב עבור דבורים. יחד עם זאת, הרושם שהתקבל מהתצפיות הוא שאין הבדל בין דבורים לזכובים מבחינת תדירות הביקורים בפרחים בשלב נקבי.

תוצאות העבודה מחזקות את מסקנתה של (Lindsey 1984) בדבר ההבדל הגדול בין מספר מיני המבקרים בפרח 'ג'נרליסט' ובין מספר מאביקיו היעילים. ביולוגיה והתנהגות איסוף מזון שונים גורמים כנראה לשוני ניכר ביעילות ההאבקה של דבורים לעומת זכובים, שביטויים במספר הפרחים המואבקים ביחידת זמן. יחד עם זאת מהווה האבקת הזכובים השלמה להאבקת הדבורים, וחשיבותה גבוהה במיוחד באתרים ובזמנים בהם לא מתרחשת פעילות הדבורים.

תודהי נתונה לפרופ' קלרה חן ולד"ר אמוץ דפני על הערותיהם החשובות למאמר.

ספרות:

שניר, ס. 1984. יעוד האבקה בסביון אביבי וצפורני חתול מצויות. עבודה מוסמך, האונ' העברית בירושלים.

ספרות אנגלית:

Bell, C.R. 1971. Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae or evidence for specialization in unspecialized flowers. In: V.H. Heywood (ed.), The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. Bot. J. Linn. Soc. London. pp. 93-108.

Cruden, R.W. 1972. Pollination biology of *Nemophila mezsiesii* (Hydrophyllaceae) with comments on the evolution of oligolectic bees. Evolution 26: 373-389.

Ehrenfeld, J.G. 1979. Pollination of 3 species of *Euphorbia* subgenus *Chamaesyce*. with special references to bees. Amer. Mid. Natur. 101: 87-98.

Faegri, K., van der Pijl, L. 1979. The Principles of Pollination Ecology. Oxford: Pergamon. 3rd ed.

Feinsinger, P. 1983. Coevolution and Polliantion. In D.J. Futuma., M. Slatkin (eds.), Coevolution. pp. 282-310.

Heinrich, B. 1975. Energetics of Pollination. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 139-170.

Kevan, P. G. 1983. Floral colors through the insect eye: What they are and what they mean. In: C.E. Jones & R.J. Little (eds.). Handbook of Experimental Pollination Biology. Scientific Academic Editions, New York. pp. 3-30.

Lindsey, A.H. 1984. Reproductive Biology of Apiaceae 1. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination. Amer. J. Bot. 17: 357-387.

Michener, C.D. 1979. Biogeography of the Bees. Ann. Missouri Bot. Gard. 66: 277-347.

Motten, A.F., Campbell, D.R., Alexander, P.E., Miller, H.L. 1981. Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. Ecology 62: 1278-1287.

Müller, H. 1883. The fertilization of flowers. (D'Arcy Thompson trans. and ed.) MacMillan and Co., London.

Price, P.W. 1975. Insect Ecology. John Wiley & sons, New York.

Schmitt, J. 1980. Pollination foraging behaviour and gen dispersal in *Senecio* (Compositae). Evolution 34: 934-943.

Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms, 1: Pollination mechanisms. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 307-326.

Zohary, M. 1972. Flora Palaestina Part Two. The Israel academy of sciences and humanities.



Trachomitum venetum (L.) Woodson סם-הפלב המזרחי