

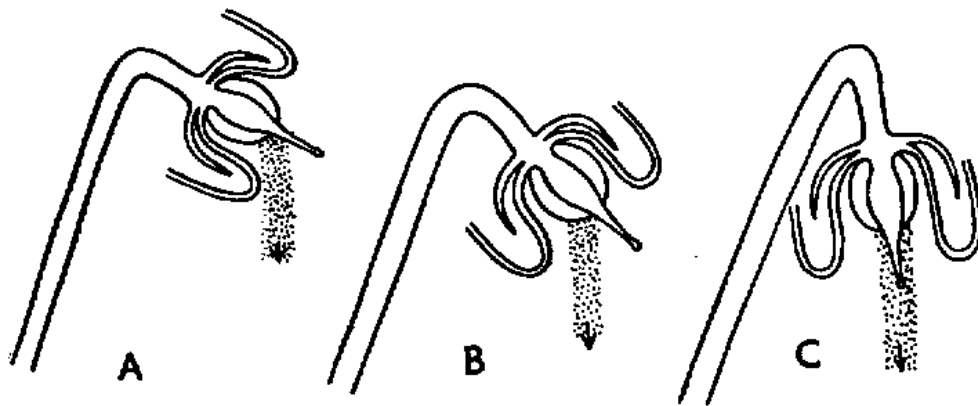
מי מאביק את הרקפת המצויה?

רחלי שוורץ – צחור, אמוץ דפני, דן איזיקוביץ

מבוא

פרחי הרקפת המצויה, *Cyclamen persicum Mill*, העדינים והריחניים אהובים במיוחד על חובבי הטבע בארץ ובעולם והיוו השראה גם לסופרים ומשוררים רבים. את תשומת ליבם של הבוטנאים משכו פרחי הרקפת בשל מבנה הפרח המיוחד. לרקפת פרח "הפוך" בו פונים אברי הרבייה כלפי הקרקע וכך נותרים יבשים גם בימים גשומים. תופעה זו קיימת גם במינים נוספים כגון: יקינטון מזרחי, כדן קטן פרחים, זמזומית מצויה וגביעונית הלבנון הפורחים אף הם בחורף (1).

למרות תשומת הלב הרבה לה זכתה הרקפת המצויה, עד לאחרונה היו דרך האבקתה והמאביקים הפוקדים אותה בגדר תעלומה. התיאור הבוטני הראשון של הרקפת המצויה נכתב לפני יותר ממאה שנה על ידי הבוטנאי Hilderbrand (20). בוטנאי זה ראה מעט מאוד חרקים מבקרים בפרחים והתחבט בשאלה כיצד מואבקת הרקפת? בבדיקות שיטתיות גילה Hilderbrand שגררי האבקה צהובים ודביקים בתחילת תהליך פיזור האבקה ובהמשך הם הופכים קמחיים ומלבינים השערתו היתה שגררי האבקה הצהובים נדבקים לחרק המאביק ואילו גררי האבקה הלבנים נישאים ברוח ותורמים להאבקת רוח. באופן זה, סבר Hilderbrand בהעדר מאביקים יואבקו פרחי הרקפת באמצעות הרוח. החוקרים Ivimey-Cook ו-Mclean (27) סברו שבנוסף להאבקה על ידי חרקים והאבקת רוח קיימת במין גם האבקה עצמית ספונטנית. הם תארו כיצד מתכופף עוקץ הפרח, לקראת סוף הפריחה, ומתאפשרת נפילה ספונטנית של גררי אבקה על עמוד העלי והצלקת. תיאור שלושת שלבי ההאבקה מופיע בספרם באופן התואם לתיאור הבא:



איור 1: שלב A - האבקת חרקים, שלב B - האבקת רוח ושלב C - האבקה עצמית ספונטנית

מבנה הפרח מרמז פעמים רבות מי עשויים להיות המאביקים הפוקדים אותו. מבנה פרח "הפוך" כשל הרקפת מורה על אפשרות להאבקת זמזום הנעשית על ידי דבורים. האבקת זמזום מתבצעת באופן הבא: הדבורה נאחזת בתחתית לוע הכותרת בעזרת רגליה ויוצרת ויברציה בתדירות גבוהה

על ידי הנעה מהירה של שרירי החזה והבטן. הויברציה גורמת להרעדת המאבקים ופיזור גרגרי האבקה, תוך כדי כך נאספים גרגרי אבקה על גוף הדבורה וחלקם עשוי להאביק את הפרח הבא בו תבקר הדבורה (15). לאור מחקרים מפורטים שתארו האבקות זמזום במינים בעלי פרח "הפוך" (19,25,26) ולאחרונה גם במיני הרקפת *C. repandum* ו- *C. hederifolium* (6,8) ציפינו גם אנו לגלות דבורים המאביקות באופן זה את הרקפת המצויה.

ההפתעה היתה רבה, כאשר כבר בעונת המחקר הראשונה נצפו פרפרים קטנים (עשים) בעלי גוון זהב מתכתי מבקרים בפרחים. העשים נראו ניזונים מהפרחים, מזדווגים עליהם וחוסים בתוך לוע הכותרת בעת גשם ולילות קרים. הפתעתנו הפכה למבוכה כאשר ניסינו לברר בינינו לבין עצמנו, מה מחפשים בפרחי הרקפת המצויה חסרי הצוף, עשים אשר בדרך כלל ניזונים מצוף בעזרת חדק?

במחקר זה ניסינו לברר האם העשים אכן מאביקים את הרקפת המצויה? האם תריפסים שנמצאו במאבקי הפרחים תורמים להאבקה? האם קיימת האבקות זמזום ברקפת מצויה? מה תרומתם של דבורים וזבובי רחף להאבקה והאם אכן קיימת האבקות רוח? המחקר נעשה במקביל בשתי אוכלוסיות שונות של רקפת מצויה – אוכלוסייה סיננטית ואוכלוסייה היסטורנטית (ראה הרחבה פרטנית בתיבה 1).

תיבה 1

פריחה סתווית ופריחה חורפית ברקפות היסטורנטיות וסיננטיות

בארץ ישנן אוכלוסיות של רקפת מצויה הנבדלות זו מזו בזמן פריחתן. האוכלוסייה הנפוצה והמוכרת יותר פורחת מינואר עד אפריל (פריחה חורפית). אוכלוסייה זו הינה "סיננטית", כלומר: הפריחה מתרחשת לאחר צאת העלים. האוכלוסייה הנדירה יותר פורחת מחודש אוקטובר עד ינואר (פריחה סתווית). אוכלוסייה זו הינה "היסטרנטית", כלומר הפריחה מתחילה עוד לפני צאת העלים. הבדל ברור זה בין האוכלוסיות מעיד, כנראה, על היותה של האוכלוסייה ההיסטרנטית טיפוס אקולוגי (אקוטיפ*) נפרד מכלל אוכלוסיות המין בארץ. האוכלוסייה הסיננטית – הנפוצה יותר, גדלה בבתי גידול סלעיים ברמת הגולן, הגליל, הכרמל, מישור החוף, יהודה ושומרון ושולי ספר המדבר. האוכלוסייה ההיסטרנטית גדלה באותם חבלי ארץ גיאוגרפיים (מלבד במישור החוף ושולי ספר המדבר), אך מופיעה בקבוצות קטנות, לרוב על מדרונות מצוקיים תלולים, דלי צמחיה, הפונים לכיוון צפון מערב (3). בניסוי בו הועתקו צמחים מבית גידול לבית הגידול של האוכלוסייה השניה הסתבר שהם "שומרים" על עונת הפריחה המקורית ומכאן שעונת הפריחה קבועה גנטית (4). עונת הפריחה של כל אוכלוסייה נפרדת כמעט לחלוטין. קיימת חפיפה קצרה בפריחה בה מעטה הפריחה, בממוצע פרח אחד לצמח. בתקופת חפיפה זו בצענו האבקה זרה מלאכותית בין צמחים משתי האוכלוסיות. האבקה זו הביאה לחנטת פירות בשיעור שאינו שונה במובהק משיעור חנטת הפירות שהתקבל מהאבקה זרה בין צמחים מהאוכלוסייה הסיננטית (4). הזרעים שהתקבלו מטיפולי האבקה אלו נזרעו ונבטו ובעוד שנתיים – שלוש יתבררו מועדי הפריחה ומידת פוריותם של הצמחים.

* אקוטיפ (ecotype) – אוכלוסייה של מין ביולוגי, הדומה במרבית תכונותיה לאוכלוסיות אחרות מאותו מין, אך נבדלת מהן לגבי תדירותם של גנים בודדים. הבדלים אלו התהוו בגלל פעולת

הברירה הטבעית (סלקציה) של בית הגידול המסוים על האוכלוסייה. לכן ניתן לראות בתכונות שהשתנו התאמה לתנאי הסביבה המסוימים (2).

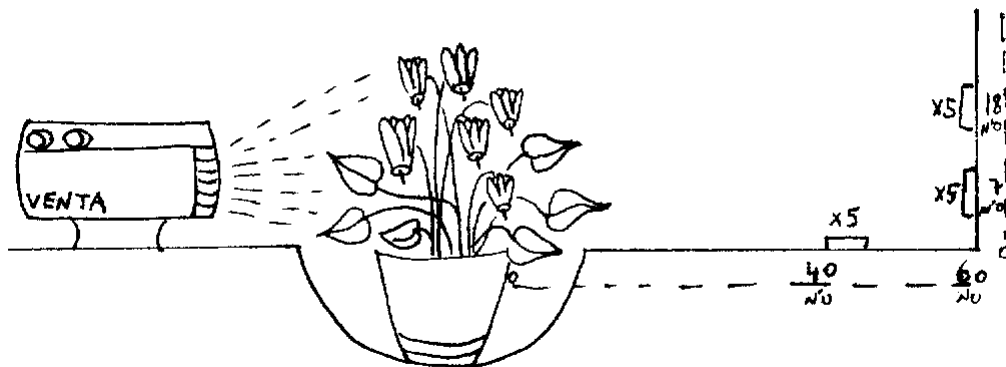
שיטות וחומרים

א. שטח המחקר

המחקר נערך ברמת הנדיב בה נפוצים מאוד צמחי הרקפת המצויה. ברוב השטח מצויים צמחים הנמנים על האוכלוסייה הסיננטית ופורחים בחורף. הצמחים הנמנים על האוכלוסייה ההיסטרנטית ופורחים בסתיו, גדלים על מדרונות מצוקיים הפונים לכיוון צפון-מערב ומהווים את גבולה המערבי של רמת הנדיב.

ב. פיזור גרגרי אבקה ע"י הרוח בשדה ובמעבדה

נבחר בשדה צמח הנושא 24 פרחים פתוחים ומבודד יחסית (רחוק מכל צמח רקפת אחר לפחות 8 מטר). על הקרקע הונח מגש, עליו הונחו בשורה חמש זכוכיות נושא מרוחות גליצרין, כך שזכוכיות הנושא מרוחקות 40 ס"מ מהצמח. ממול לצמח במרחק 60 ס"מ הוצב לוח פרספקס עליו הודבקו שתי שורות של 5 זכוכיות נושא מרוחות גליצרין בגבהים של 4 - 10 ס"מ ו- 15 - 21 ס"מ מהקרקע. במקביל הונח במעבדה עציץ נושא 27 פרחים בתוך כיור כך שגובה פני הקרקע שבעציץ היה שווה לגובה המשטח הסובב את הכיור. במרחק 30 ס"מ מהצמח, מצדו האחד הוצב מאוורר ומצדו השני על ובניצב למשטח הוצבו זכוכיות נושא מרוחות גליצרין, במרחקים וחזרות כמפורט באיור 2. המאוורר היווה סימולציה לרוח והופעל למשך 24 שעות. בעזרת מד רוח נמדדה במעבדה מהירות רוח קבועה בעוצמה של 2 מטר לשניה ובשדה נמדדה בזמן הניסוי מהירות רוח ממוצעת של 2.27 מטר לשניה. לאחר 24 שעות נאספו הזכוכיות לבדיקת נוכחות גרגרי אבקה של רקפת. בעזרת מיקרוסקופ נספרו גרגרי האבקה של רקפת מצויה שהיו על גבי זכוכיות הנושא.



איור 2: סימולציה, במעבדה, לפיזור גרגרי אבקה על ידי הרוח.

ג. נוכחות העשים והגדרתם

סומן שטח בגודל 1 מטר על 2 מטר בו צמחו 22 צמחי רקפת מצויה מהאוכלוסייה הסיננטית. אחת לשבוע נספר בשטח המסומן מספר העשים במעוף, על גבי ובתוך הפרחים. כל תצפית ערכה בממוצע 15 דקות ובוצעה בבוקר בין השעות 9:00 ל- 12:30. בנוסף נספרו ונרשמו מספר הצמחים ומספר הפרחים הפתוחים. לאחר שהוברר שהעשים אינם מוכרים בארץ הם נשלחו להגדרה בחוץ לארץ.

ד. נוכחות התריפסים והגדרתם

באוכלוסייה ההיסטרנטית ובאוכלוסייה הסיננטית נבדקו אקראית, אחת לשבוע, 20 פרחים מצמחים שונים ונספרו התריפסים שנמצאו בהם. הבדיקות נערכו בבוקר בין השעות 9:00 ל- 12:30. לאחר שהוברר שמרבית התריפסים שנאספו בשתי העונות אינם מוכרים בארץ הם נשלחו להגדרה בחוץ לארץ.

ה. תצפיות על מאביקים "גדולים" (דבורים זבובי רחף)

באוכלוסייה ההיסטרנטית בסתיו ובחורף באוכלוסייה הסיננטית סומן שטח בגודל 1 מטר על 2 מטר שבו היו מעל 18 צמחי רקפת ונצפה. כל תצפית ערכה 30 דקות ובמהלכה נספרו ונרשמו מספר הצמחים, מספר הפרחים הפתוחים וכן מספר החרקים שנכנסו לשטח המסומן (לא כולל תריפסים ועשים) והתנהגותם. נעשו 4 תצפיות בשבוע בין השעות 9:00 ל- 12:30 במשך 12 - 14 שבועות בעונה. לאחר ירידה דרסטית במספר הפרחים נבחר וסומן אתר חדש. נעשה חישוב לבדיקת הסיכוי של פרח להיות מואבק במהלך חייו על ידי מאביק "גדול". החישוב נעשה על סמך הנתונים שהתקבלו בניסוי זה ועל סמך הנתון של מספר הימים הממוצע בהם הצלקת רצפטיבית. נתון זה התקבל מניסוי אשר אינו מופיע במאמר זה. פרטים ממרבית מיני המאביקים "גדולים" שנראו בתצפיות ובמועדים אחרים נתפסו, לחלקם נעשתה אנליזה של גרגרי אבקה וחלקם הובאו להגדרה על ידי מומחים בארץ ובחוץ לארץ.

ו. חלקם היחסי של גורמי האבקה שונים

גורמי האבקה שנבדקו היו: האבקת רוח, האבקה על ידי תריפסים, עשים, מאביקים "גדולים" והאבקה עצמית ספונטנית. לצורך הניסוי ניבנו 15 כלובים עשויים פרספקס, במידות 40 ס"מ x 50 ס"מ x 50 ס"מ, בעלי חמישה חלונות, במידות 40 ס"מ x 30 ס"מ, מכוסים בד וילון שקוף וצפוף. מסגרת הניסוי בסתיו כללה 4 טיפולים בצמחים מהאוכלוסייה ההיסטרנטית:

1. האבקה על ידי תריפסים - טיפול זה כלל חמישה כלובים. לכל כלוב הוכנסו שלושה עציצים. בכל עציץ שתול צמח רקפת אחד נושא ניצנים לפני פריחה. כאשר התחילו להיפתח הפרחים הוכנסו לכל כלוב אחת לשבוע 20 תריפסים מפרחי רקפת בשטח הבר.
2. האבקה עצמית ספונטנית - טיפול זה כלל 5 כלובים אליהם הוכנסו 15 צמחי רקפת כמתואר בטיפול 1. הפרחים בכלובים אלו רוססו מלמעלה נגד תריפסים אחת לשבוע באופטנול 0.15% מעורב בדיופיאן 0.06% (שני החומרים משמשים להדברת תריפסים בחקלאות).
3. האבקה על ידי חרקים "גדולים" ורוח - טיפול זה כלל 15 צמחים בשטח הבר שסומנו ורוססו אחת לשבוע נגד תריפסים כמתואר בטיפול 2.
4. האבקה על ידי כל המאביקים ורוח - סומנו 15 צמחים בשטח הבר.

מסגרת הניסוי בחורף כללה את כל מערך הניסוי המתואר בעונת הסתיו אך הפעם עם צמחים מהאוכלוסייה הסיננטית הפורחת בחורף ונוסף טיפול .

5. האבקה על ידי עשים, טיפול זה כלל: 5 כלובים אליהם הוכנסו 15 צמחי רקפת כמתואר בטיפול 1, כאשר התחילו להיפתח הפרחים, הוכנסו לכל כלוב אחת לשבוע 10 עשים שנתפסו על פרחי רקפת בשטח הבר.

במהלך כל עונה נספרו וסומנו כל הפרחים בכל צמח ובכל הטיפולים, ובסוף העונה נספרו כל הפירות לחישוב כמות הפירות הנוצרת (Fruit set), המשמשת מדד להאבקה מוצלחת. לבדיקת מובהקות ההבדלים בתוצאות שהתקבלו נערך מבחן (33) Replicated goodness of fit.

תיבה 2

מה בין שיטת הזיווג הצלחת הרבייה ומשך חיי הפרח?

תוצאות טיפולי האבקה עצמית וזרה שנעשו באופן מלאכותי הראו שלרקפת המצויה מנגנון אי סבילות עצמית (Self - incompatible) המונע חנטת פירות לאחר האבקה עצמית ומכאן ששיטת הזיווג מתבססת על האבקה זרה (4). פרח שהואבק בהאבקה עצמית או זרה משיר את הכותרת כאשר היא טרייה: יומיים עד חמישה ימים לאחר ההאבקה. השרת הכותרת לאחר האבקה זרה מהווה יתרון בכך שגובר הסיכוי של פרחים אחרים שעדיין לא הואבקו "לזכות" בהאבקה. מאידך, השרת הכותרת לאחר האבקה עצמית מהווה חיסרון שכן כאמור מדובר בהאבקה עקרה. לכן התפתח, לדעתנו, במין זה מנגנון משולב למניעת האבקה עצמית ספונטנית הכולל: צלקת הרחוקה פיזית מהמאבקים ובנוסף קעורה כלפי פנים באופן המונע נפילה של גרגרי אבקה עליה (מכאן שהשערתם של Mclean ו- Ivimey-Cook (27), המתוארת במבוא, בדבר האבקה עצמית ספונטנית אינה תקפה). שיעורי הצלחת הרבייה (מכפלת אחוז חנטת הפירות באחוז חנטת הזרעים) שהתקבלו ברקפת מצויה אופייניים לצמחים רב שנתיים (6.7% ו- 9.4% באוכלוסיות ההיסטרנטית והסיננטית בהתאמה) (4). לשיעור הצלחת הרבייה חשיבות רבה מפני שהרקפת אינה מתרבה בבר באופן וגטיבי אלא רק מזרעים. הצלחת הרבייה מבטאת האבקה ברמה טובה למרות ששתי האוכלוסיות הנבדקות פורחות בעונות דלות מאביקים. נראה שעקב התלות במאביקים התפתחה ברקפת אסטרטגיה של "שב והמתן" (sit and wait) המתבטאת בהארכת משך חיי הפרח והתאמתו לתדירות ביקורי המאביקים (פרח שלא הואבק יישאר פתוח עד שלושה שבועות). אסטרטגיה זו תוארה על ידי Ashman ו- Schoen (12) שהגיעו למסקנה שכאשר יש מחסור במאביקים יצליח הפרח למלא את תפקידו ברביית המין רק באמצעות משך חיי פרח ארוך.

תוצאות

בטבלאות 4 – 2 מציינים הביטויים “סתיו” ו - “חורף” את האוכלוסיות ההיסטרנטית והסיננטית בהתאמה.

פיזור גרגרי אבקה על ידי הרוח

לקראת סוף חיי הפרח מתייבשים גרגרי האבקה של הרקפת, הופכים קמחיים ולכאורה יצלחו להאבקת רוח היות ומספרם רב, הם קטנים מאוד, אליפטיים ובעלי שטח פנים חלק. אך בחינה מדוקדקת של הפרח בכללותו מלמדת על קושי בהנחה זו. המאבקים ברקפת מצויה מוסתרים בלוע הכותרת ואינם תלויים וחשופים לתנועת הרוח. בקצה עמוד העלי הפונה לקרקע נמצאת צלקת זעירה וקעורה כלפי פנים. הצלקת אינה בולטת וחסרת שטח פנים גדול ללכידת גרגרי אבקה הנישאים ברוח. מספר הביציות בשחלה מגיע ל – 87 בממוצע ואינו מסתכם בביצית או שתיים כפי שמקובל בצמחים מואובקי רוח. זאת ועוד, הפרחים בעלי ריח, צבע ועלי הכותרת שלהם אינם זעירים כפי שנפוץ במואובקי רוח טיפוסיים. בנוסף נראה שאין פיזור יעיל של גרגרי האבקה על ידי הרוח כפי שניתן לראות מהנתונים בטבלה 1. פיזור גרגרי האבקה במעבדה שאף לאפס והיה קטן במובהק מפזורם בשדה. אך גם בשדה היה פיזור נמוך ביותר בהתחשב בכך שבפרח מצויים מעל מאה אלף גרגרי האבקה (4).

Distance from plant	Height above ground (cm)	Slide position	Mean no. of pollen grains per slide			
			Lab	Field	T	P
40	0	horizontal	12.4	72.4	-4.62	<0.01
60	7	vertical	0.4	39.4	-4.59	<0.05
60	18	vertical	0	31.4	-3.2	<0.05

טבלה 1: פיזור גרגרי אבקה של רקפת מצויה בשדה ובמעבדה (1997).

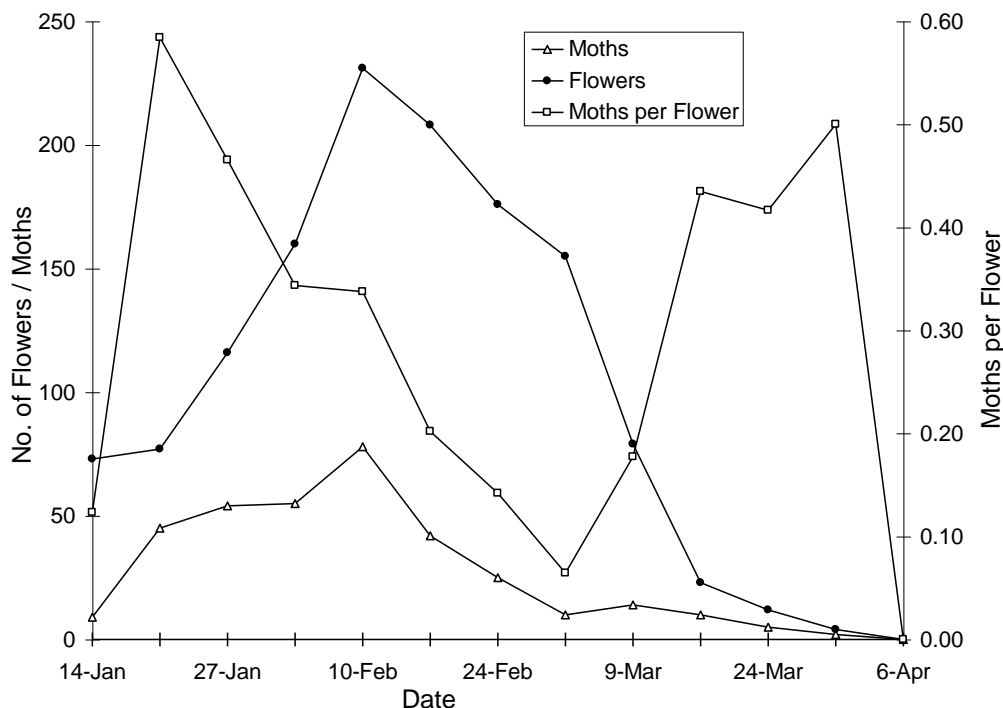
מאבקים

פרחי הרקפת המצויה הינם בעלי תכונות מובהקות של מואובקי חרקים. הפרחים נישאים מעל העלים ויוצרים יחד כתם צבע וריח המהווה אמצעי גירוי למשיכת חרקים. בפרח עצמו, לוע הכותרת מוקף בטבעת בצבע ורוד עז המדגישה את הכניסה לאזור אברי הרבייה ומבליטה את עמוד העלי בצבעו הלבן-שקוף. בתוך לוע הכותרת בולטים מרזבי לשכות המאבקים, עמוסי גרגרי אבקה, בצבעם הצהוב על רקע צבע המאבקים הסגול. את הגמול למאבקים מהווים גרגרי אבקה בלבד היות והפרחים חסרי צוף. במחקר זה נמצא שהאבקה מתבצעת על ידי חרקים ממינים שונים המשתייכים לקבוצות טקסונומיות שונות. נמצאו מאבקים מסדרות הפרפראים, התריפסאים, הזבובאים והדבוראים.

א. פרפראים

בתחילת המחקר נמצאו פרטים רבים של מין עש פעיל יום על ובתוך פרחי הרקפות הסיננטיות. העשים נצפו מזדווגים על גבי הפרחים ומסתתרים בתוך לוע הכותרת בעת גשם ולילות קרים. על עלי הכותרת נמצאו הטלות ביצים. בסרט בו צולמו העשים בהגדלה בעזרת מצלמת וידאו ניתן היה לראות את העשים ניזונים מגרגרי אבקה ומאבקים את הצלקת (4). עשים אלו לא היו מוכרים בארץ והוגדרו בחוף לארץ כשייכים למין *Micropterix berytella* ממשפחת

Micropterigidae. משפחה זו ידועה בספרות כפרימיטיבית ביותר בסדרת הפרפראים והמינים המשתייכים אליה מצויים בגפי פה לועסות ולא בחדק האופייני לפרפראים. בתמונות שצולמו במיקרוסקופ סריקה אלקטרוני ניתן לזהות בבירור גרגרי אבקה של רקפת מצויה על העשים, בעיקר על פני הראש וגפי הפה (4). העשים מופיעים כשלושה שבועות לאחר תחילת הפריחה באוכלוסייה הסיננטית ו"מלווים" את הפריחה לאורך העונה. באיור 3 ניתן לראות שבמקביל לעליה במספר הפרחים עולה גם מספר העשים ובאופן דומה הירידה במספר העשים מקבילה לירידה במספר הפרחים. למרות זאת, בשיא עונת הפריחה גידול אוכלוסיית העשים אינו מספיק על מנת לשמור על יחס גבוה של מספר עשים לפרח כפי שמתבטא בתחילת העונה ובסופה. בניסוי בו נבדק חלקם היחסי של גורמי האבקה שונים נמצא שהעשים מעלים באופן מובהק את אחוז חנטת הפירות בכלובים ביחס לכלובי ביקורת ללא נוכחות מאביקים, שיעור חנטת הפירות בכלובים אלו הגיע ל - 12.6% לעומת 0.4% בביקורת (טבלה מספר 4).



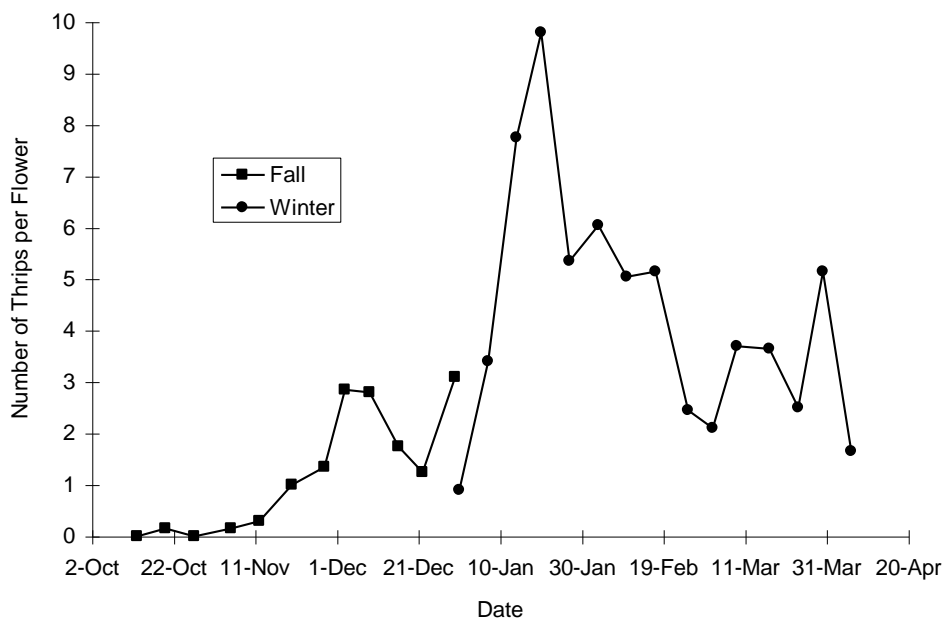
איור 3 : מהלך גידול אוכלוסיית העשים במקביל למהלך גידול מספר פרחי הרקפת (ב - 22 צמחים) והיחס ביניהם בחורף 1997.

ב. תריפסאים

במהלך העבודה נמצאו תריפסים רבים על הפרחים, בתוך לוע הכותרת ובעיקר בתוך המאבקים. תריפסים בוגרים נצפו "מטיילים" ומזדווגים על גבי עלי הכותרת ובתוך המאבקים ניתן היה להבחין בדרגות שונות של זחלים ובבוגרים. לעתים קרובות נצפו תריפסים יוצאים מלשכות מאבקי הפרח ולפעמים עברו מקצה המאבק אל עמוד העלי והלכו עליו עד לצלקת. התריפסים צולמו במיקרוסקופ סריקה אלקטרוני וניתן היה לזהות בבירור גרגרי אבקה של רקפת מצויה על גפי הפה, הראש והגוף כולו (4). בניסוי בו נבדק חלקם היחסי של גורמי האבקה שונים נמצא שהתריפסים מעלים באופן מובהק את אחוז חנטת הפירות בכלובים ביחס לכלובי ביקורת ללא

נוכחות מאביקים. שיעור חנטת הפירות בכלובים אלו בצמחים מהאוכלוסיות ההיסטרנטית והסיננטית הגיע ל - 8.2% ו - 9.4% בהתאמה (טבלה מספר 4). בארץ מוכרים בעיקר תריפסים המזיקים לחקלאות. תריפסים הניזונים מגרגרי אבקה אינם מזיקים לגידולים חקלאיים ולכן בדרך כלל אינם מוכרים לחוקרים. התריפסים הוגדרו בחוץ לארץ והסתבר שבכל אוכלוסייה מצויים מינים שונים. מרבית הפרטים שנאספו בעונת החורף באוכלוסייה הסיננטית הוגדרו כשייכים למין *Melanthrips pallidior* (16 נקבות ו - 3 זכרים) ופרט נוסף למין *Aeolothrips tenuicornis* (זכר). מרבית הפרטים שנאספו בעונת הסתיו באוכלוסייה ההיסטרנטית הוגדרו כשייכים למין *Odontothrips karnyi* (2 נקבות ו - 14 זכרים), ופרטים בודדים נוספים שייכים למינים: *Thrips tabaci lindeman* (5 נקבות), *Tenothrips pallidivestis* (2 נקבות ושלושה זכרים) ו - *Frankliniella occidentalis* (2 נקבות). באיור 4 ניתן לראות שמחודש נובמבר ועד אמצע אפריל ישנה נוכחות רצופה של תריפסים בפרחים אך באוכלוסייה הסיננטית (חורף) מספרם רב יותר. את העליות והירידות בגרף אפשר אולי ליחס למיני התריפסים השונים שנמצאו בפרחים ולמחזור החיים שלהם או לשינויי מזג האוויר.

Number of Thrips per Flower in through the Season in Fall and Winter Populations



איור 4 : נוכחות התריפסים על ובתוך פרחי הרקפת המצויה (מספר תריפסים לפרח) בשתי האוכלוסיות במהלך עונות הסתיו והחורף.

ג. זבובאים ודבוראים

כל המאביקים אשר נראו בעת התצפיות ממרחק של שלושה מטרים שייכים לסדרות הזבובאים והדבוראים. מין דבורה אחד לא הוגדר מפני שאף פרט של דבורה זו לא נתפס ועל כן מכונה דבורה זו "דבורה גדולה". מספר ביקורי המאביקים בשתי האוכלוסיות היה מועט ודל עוד יותר היה מספר הביקורים בהם התרחשה האבקה. עקב מבנהו ההפוך של הפרח החרק מסוגל להזון מהפרח ולהאביקו רק בעת נחיתה בתחתית הפרח או בעת האבקת זמזום, לכן על פי התנהגות

החרק בזמן הביקור ניתן היה להעריך אם הביא הביקור ל"אירוע האבקה". בטבלה 2 ניתן לראות שמספר "אירועי ההאבקה" בתצפיות שנערכו בשתי האוכלוסיות נמוך ביותר ומספר מצומצם של דבורים וזבובי רחף נוטלים בו חלק (בסתיו שני מיני דבורים ושלושה מיני זבובי רחף ובחורף שני מיני דבורים ושני מיני זבובי רחף). לאור ממצאים אלו נשאלת השאלה מהם סיכויי הפרח להיות מואובק? מטבלה 3 עולה שלמרות מספר הביקורים המועט לפרח יש סיכוי גבוה להיות מואובק בשל מספר הימים הרב בהם הוא פתוח והצלקת רצפטיבית (ראה הרחבה בתיבה 2). בניסוי בו נבדק חלקם היחסי של גורמי האבקה שונים נמצא שפעילות הדבורים וזבובי הרחף יחד, בצמחים שרוססו כנגד תריפסים, תרמה לחנטת פירות בשיעור 25% ו- 20% באוכלוסיות ההסטרנטית והסיננטית, בהתאמה (טבלה 4).

אנליזה של גרגרי אבקה אשר הוסרו מהמאביקים השונים הראתה שהם יכולים לשאת גרגרי אבקה של רקפת מצויה בסדרי גודל שונים: דבורת דבש (*Apis mellifera*) - עשרות אלפי גרגרי אבקה, זבובי הרחף *Myiatropa* ו- *Metasyrphus corollae* - מאות גרגרי אבקה וזבובי הרחף *Episyrphus balteatus* ו- *Syritta pipiens* - עשרות בודדות של גרגרי אבקה. בנוסף, היו על רוב המאביקים גרגרי אבקה של מיני צמחים אחרים מלבד של רקפת מצויה, עובדה המלמדת על "אי נאמנות" למין הצמח. חשוב לציין שבדרך כלל התעלמו דבורי הדבש מפרחי הרקפת וביקוריהן המועטים בפרחים התרחשו לרוב לאחר גשם.

	Species	Fall	Winter
Hymenoptera	<i>Amegilla</i>	4 (4)	0
	<i>Apis mellifera</i>	3 (3)	3 (8)
	"Big bee"	0	1 (1)
Diptera	<i>Myiatropa florea</i>	1 (1)	0
	<i>Metasyrphus</i>	1 (1)	2 (2)
	<i>Melinda biseta</i>	1 (1)	0
	<i>Pelecocera</i>	0	1 (1)
	SUM	10 (10)	7 (12)

טבלה 2: סיכום ביקורי הדבורים והזבובים בהם היתה אפשרות ל"אירוע האבקה" בשתי האוכלוסיות במשך עונות הסתיו והחורף בשנת 1996-7 (בסוגריים - מספר הפרחים אשר בוקרו על ידי כל מאביק בשטח הנצפה).

האבקה רוח, האומנם?

האבקה, הן עצמית והן זרה, כרוכה בהתערבות "סוכן" ביוטי או אביוטי שיעביר את גרגרי האבקה מהאבקנים אל הצלקת. התאוריה של Hilderbrand (20) בדבר האבקה הרקפת בהאבקה חרקים ביוטית המשולבת בהאבקה רוח אביוטית (ראה מבוא) אינה נתמכת בהצגת במחקר זה. נראה שהתאוריה התבססה על תכונות גרגרי האבקה התואמות לתכונותיהם של גרגרי אבקה בצמחים מואובקי רוח. ממצאינו מלמדים ששיעור פיזור גרגרי האבקה באמצעות הרוח במעבדה נמוך ביותר וקטן מאשר בשדה באופן מובהק (טבלה 1), לכן נראה שיעקר פיזור גרגרי האבקה לאוויר לא נעשה על ידי הרוח. יתכן כי בתנאי שדה, מגע של מאביקים או בעלי חיים אחרים בפרחים גורם לפיזור גרגרי האבקה ואז הם נישאים ברוח, אך גם כך יקשה על גרגרי האבקה להגיע אל הצלקת הקעורה הפונה כלפי הקרקע. בנוסף, תכונות הפרח בכללותו מלמדות שצבעו, ריחו ומבנה המאביקים והצלקות אינם מתאימים לפרחים מואובקי רוח. במחקרים שנעשו לאחרונה בארבעה מינים הנמנים על הסוג רקפת לא מוזכרת האבקה רוח כלל (7,6,5). נראה אפוא שהאבקה ברקפת מצויה היא בעיקרה האבקה חרקים.

האבקה על ידי עשים

בספרות מצויות עדויות רבות לכך שמכוסי הזרע הפרימיטיביים הואבכו על ידי חיפושיות, עשים ממשפחת Micropterigidae ותריפסים מסדרת Thysanoptera (11,14,18,30) Pellmyr ו - Thien (29) מציעים שהאבקה בקבוצות אלו התבססה על שילוב מחזור החיים המיני של החרקים עם זה של הצמחים כאשר ריח הפרחים היווה את הבסיס הכימי למציאת אתר ההזדווגות (הפרח) והמזון (גרגרי האבקה). מהמחקר שלנו עולה שמחזור החיים של העש Micropterix berytella השייך למשפחת Micropterigidae הקדומה, משולב במידה רבה במחזור החיים של הרקפת המצויה. כאמור, העשים נראו תדיר מזדווגים על הפרחים, ניזונים מהם וחוסים בהם בעת גשם וקור. במעקב אחרי מהלך גידול אוכלוסיית העשים במשך העונה נמצאה הקבלה לגידול במספר פרחי הרקפות באוכלוסייה הסיננטית, בתחילת העונה ובסופה היה יחס גבוה יותר של מספר עשים לפרח (איור 3). כלומר בסוף ותחילת העונה יש לכל פרח יותר סיכוי להאבקה על ידי העש. בסרט וידאו שצולם בהגדלה ניתן לראות כיצד מאביק העש את הרקפת על ידי הנעה מהירה של גפי הפה על גבי הצלקת באופן המזכיר את האבקה של היוקה על ידי עש היוקה (9). פעילות ההאבקה של העשים תרמה לחנטת פירות ב - 12.6% מהפרחים והעלתה את אחוז חנטת הפירות באוכלוסייה הסיננטית באופן מובהק ביחס לביקורת (טבלה 4), כלומר לעשים חלק משמעותי בהאבקה רקפת מצויה.

לאחר שנתגלה העש Micropterix berytella בפרחי הרקפת באוכלוסייה הסיננטית ברמת הנדיב נבדקו אתרים נוספים באזור התפוצה של רקפת מצויה בארץ ונתגלו עשים בפרחי רקפת באתרים הבאים: מערת קשת (גליל העליון), נחל אורן (כרמל), עתלית, גל עד (רמת מנשה), ירושלים ונחל תאומים (ע"י בית שמש). במחקר שנערך בניו-זילנד מתואר קו אבולוציה בין עש נוסף השייך אף הוא למשפחת Micropterigidae הקדומה ונקרא Sabatinca sp., לבין מין עץ קדום הנקרא Zygogynum baillonii (משפחת Winteraceae) (32). המחקר מתאר כיצד מזדווגים העשים

בפרחים, מאביקים אותם וניזונים מגרגרי האבקה ולדעת החוקרים מדובר במערכת קו-אבולוציונית הקיימת מעל מאה מיליון שנה. חוקרים אלו מתבססים על העובדה שגם העש *Sabatinca sp.* וגם העץ *Zygogynum baillonii* שייכים למשפחות קדומות מתקופת הקרטיקון התחתון המתועדות על ידי מאובנים. מדהים היה לגלות בספרות שמדובר במאובני ענבר של פרטים ממשפחת Micropterigidae שנמצאו בלבנון (36) ומאובנים המכילים גרגרי אבקה של פרטים ממשפחת Winteraceae שנמצאו במכתש הגדול בישראל (34). כלומר למרות שנכון להיום הן תפוצת העץ *Zygogynum baillonii* והן תפוצת העש *Sabatinca sp.* מוגבלות לאזורים מצומצמים בניו-זילנד בלבד, היתה תפוצתם לפני מאה מיליון שנה סימפטריית ביבשה המהווה את מזרח הים התיכון היום.

האבקה על ידי תריפסים

בסקירה ספרותית שנערכה בתחילת שנות השמונים נמצאו מחקרים אודות 25 מיני תריפס הניזונים מגרגרי אבקה (21) Kirk. (21) טוען שמיעוט המינים המוזכרים בספרות הוא ביטוי למחקר מועט בנושא ושאיכילת גרגרי אבקה נפוצה ביותר בתריפסים בוגרים ובלרות הגדלות בפרחים. לראייה הוא מביא תוצאות מחקר בשמונה מיני תריפסים המשתייכים לשלוש משפחות שונות המלמדות שכל המינים ניזונים מאכילת גרגרי אבקה על ידי קדיחת חור בדופן גרגר האבקה ואכילת תוכנו בעזרת גפי הפה. שלושת מיני התריפס

Frankliniella occidentalis, *Aelothrips tenuicornis*, ו- *Thrips tabaci* אשר נמצאו ברקפת

מצויה מתוארים על ידי Kirk (21) כאוכלי גרגרי אבקה. אך רק פרטים בודדים ממינים אלו (1-5) ומאחד הזוויגים בלבד היו בין התריפסים שנאספו מפרחי רקפת. שלושת המינים הנוספים אשר

נמצאו ברקפת מצויה, *Melanthrips pallidior*, *Odontothrips karnyi* ו- *Tenothrips*

pallidivestis אינם מתועדים בספרות למיטב ידיעתנו. יתכן וחוסר התיעוד נובע מהיותם ספציפיים לאחת מאוכלוסיות הרקפת מצויה אשר האבקתן לא נחקרה עד כה, מה גם שממינים אלו נמצאו שני הזוויגים ומוספרם היה רב יותר. לפי Kirk (22) מיני התריפסים נחלקים לאלו הניזונים בעיקר מפרחי הצמח המהווה פונדקאי עבורם ולאילו הניזונים מגרגרי אבקה במספר מיני פרחים רב. נוכחות התריפסים בפרחי רקפת מצויה היתה רצופה לאורך עונת הפריחה בשתי האוכלוסיות הנחקרות (איור 4), כאשר באוכלוסייה הסיננטית בדרך כלל היה מספר הפרטים לפרח גבוה יותר מאשר באוכלוסייה ההיסטרנטית. יתכן והסיבה לכך היא שוני בדינמיקת גידול האוכלוסייה במיני התריפס השונים אשר נמצאו בשתי האוכלוסיות.

Ananthakrishnan (10) מציין שלעתים מצטופפים בפרחים מספר מינים של תריפסים מאביקים

כאשר ביניהם יש מינים שולטים וכן מינים המחליפים זה את זה במהלך עונת הפריחה. Walker

(35) מצא שתריפסים נמשכים בעיקר לצבעים לבן וורוד. סביר להניח שריחן של הרקפות וצבען

הורוד - לבן מושכים אליהן את התריפסים. תריפסים בוגרים נצפו הולכים ומזדווגים על עלי

הכותרת ודרגות שונות של זחלים ובוגרים נמצאו בתוך המאבקים. לעתים נראה תריפס יוצא

מלשכת המאבק, עובר מקצה המאבק אל עמוד העלי והולך עליו עד לצלקת. במחקר בפרחי

Calluna vulgaris (Ericaceae) נצפתה נקבת התריפס *Taeniothrips erica* מטילה ביצים בין

עמוד העלי למאבקים בפרח, תוך כדי כך התלכלכה בגרגרי אבקה ואז הלכה לאורך עמוד העלי עד

לצלקת וממנה "המריאה", לא לפני שחלק מגרגרי האבקה נדבקו לצלקת (23). פעילות ההאבקה של התריפסים תרמה ברקפת מצויה לחנטת פירות בשיעור 8.2% ו- 9.4% מכלל הפרחים באוכלוסיות ההיסטרנטית והסיננטית בהתאמה והעלתה את אחוז חנטת הפירות בשתי האוכלוסיות באופן מובהק ביחס לביקורת(טבלה 4). כלומר התריפסים תורמים בוודאות להאבקה וחנטת פירות בשתי האוכלוסיות של רקפת מצויה.

האבקה על ידי דבורים וזבובי רחף

רוב החרקים "הגדולים" אשר נראו ניגשים או נוחתים על פרחי רקפת בשתי האוכלוסיות הנחקרות השתייכו לסדרות הדבוראים והזבובאים, ביניהם יכלו לתרום להאבקה רק החרקים אשר באו במגע עם אברי הרבייה בפרחים. מגע כזה יכול להתרחש על ידי נחיתה בחלקו התחתון של הפרח או על ידי האבקת זמזום. מספר החרקים אשר ביקרו בפרחים באופן המוזכר לעיל היה מועט ביותר (טבלה 2). לכן נדרשנו לשאלה, האם יש לפרח סיכוי להיות מואבק על ידי מאביק "גדול"? מחישוב סיכוי זה, עולה שהתשובה חיובית. נראה שמספר הימים הרב בו הצלקת רצפטיבית וחשופה להאבקה מהווה פיצוי לתדירות הביקורים הנמוכה של המאביקים "הגדולים" וכל פרח יזכה לביקור יעיל של מאביק "גדול" באוכלוסייה הסיננטית ואילו באוכלוסייה ההיסטרנטית יזכו לכך 92% מהפרחים (טבלה 3, יש לציין שלא נלקחו בחישוב ימים בהם תנאי מזג האוויר גרמו לירידה בפעילות המאביקים). Ashman ו- Schoen (13) בדקו תוצאות של מחקרים רבים אשר נעשו במיני צמחים שונים ומצאו מתאם מובהק בין משך חיי הפרח לבין תדירות ביקורי מאביקים בפרח, כלומר ככל שתדירות ביקורי המאביקים נמוכה יותר במין מסוים יהיו חיי הפרח באותו מין ארוכים יותר ולהפך.

האבקת זמזום ברקפת מצויה נצפתה מתבצעת על ידי שני מיני דבורים. דבורה ממין לא ידוע (נקראה על ידנו "דבורה גדולה"), נראתה באוכלוסיית הרקפות הסיננטית והאבקה בהאבקת זמזום פרח אחד בשטח התצפית ושני פרחים נוספים מחוץ לו (טבלה 2). פרטים ממין אחר מהסוג Amegilla (Anthophoridae) נראו פעילים במשך עונת הפריחה של האוכלוסייה ההיסטרנטית. על פי O'Toole ו- Raw (28) הסוג Amegilla שייך למשפחה של דבורים יחידאיות (Solitary bees) המקננות על מדרונות ומצוקים בדומה לבית הגידול של האוכלוסייה ההיסטרנטית. דבורים ממין זה נראו ארבע פעמים במהלך התצפיות מאביקות בהאבקת זמזום פרח אחד בשטח התצפית ופרחים נוספים מחוץ לו (טבלה 2). דבורים אלו לא נראו מבקרות במיני פרחים אחרים, לפי Linsley (24) רוב הדבורים הבודדות נאמנות למספר צמחים מצומצם (לרוב מאותה משפחה) מהם הן ניזונות ואוספות אבקה (Oligolectic bees). Linsley (24) מתאר דבורים ממין אחר השייך לסוג אמיגלה ונקרא Amegilla walshii. דבורים אלו ספציפיות לצמח Cassia chamaecrista ואוספת גרגרי אבקה רק מפרחיו. אי לכך יתכן והדבורה מהסוג Amegilla שנראתה מאביקה את פרחי הרקפת בהאבקת זמזום הינה אוליגולקטית וגרגרי האבקה של רקפת מצויה מהווים מרכיב חשוב וקבוע בתפריטה.

דבורי הדבש (Apis mellifera) פעילות במהלך כל השנה ונוכחותן באתרים הנצפים במשך שתי עונות הפריחה היתה גבוהה. למרות זאת, ביקוריהן בפרחי הרקפת המצויה היו נדירים ביותר (טבלה 2) בעוד שבפרחי מינים אחרים הן ביקרו בתדירות גבוהה. באנליזת גרגרי האבקה שהוסרו

מדבורי הדבש שנתפסו על גבי רקפת מצויה נמצא שהן נשאו עשרות עד עשרות אלפי גרגרי אבקה של רקפת מצויה אשר היוו בדרך כלל אחוז גבוה מכלל גרגרי האבקה. זבובי הרחף *Myiatropa florea*, ו- *Metasyrphus corolla* שנתפסו נשאו עד מאות גרגרי אבקה של רקפת מצויה אשר היוו בדרך כלל אחוז גבוה מכלל גרגרי האבקה. נראה כי מינים אלו אינם נאמנים לרקפת מצויה היות ועל כל הפרטים נמצאו גרגרי אבקה של מיני צמחים נוספים. מיני זבובי הרחף *Pelecocera*, *Episyrphus balteatus latifrons*, ו- *Syritta pipiens* שנתפסו נשאו עשרות בודדות של גרגרי אבקה של רקפת מצויה אשר היוו אחוז נמוך מכלל גרגרי האבקה. במין *Episyrphus balteatus* מהווים גרגרי האבקה 92% מדיאטת הנקבות (17) לכן נראה שתזונתו של מין זה ברמת הנדיב מתבססת בעיקר על מיני פרחים אחרים אך המסקנה אינה ברורה היות ונבדק מספר פרטים מועט ביותר. לעומת זאת המין *Syritta pipiens* ניזון בעיקר מצוף וגרגרי האבקה מהווים רק 42% מדיאטת שני הזוויגים (17) וזו כנראה הסיבה למספרם המועט של גרגרי האבקה אשר נמצאו על מין זה (אם כי נבדק פרט אחד בלבד). Faegri ו- Pijl (16) מציינים שזבובי הרחף לרוב אינם ספציפיים למין פרח מסוים והם אינם נושאים כמות רבה של גרגרי אבקה אך היות והם פעילים לאורך כל השנה עולה חשיבותם בעונות בהן תנאי האקלים קשים ומספר המאביקים הפעיל בהן מועט.

פעילות ההאבקה של מיני הדבורים והזבובים יחד תרמה לחנטת פירות בשיעור 24.6% ו- 19.7% באוכלוסיות ההיסטרנטית והסיננטית בהתאמה והעלתה את אחוז חנטת הפירות בשתי האוכלוסיות באופן מובהק (טבלה 4). כלומר, דבורים וזבובים אלו תורמים בוודאות להאבקה וחנטת פירות בשתי אוכלוסיות הרקפת מצויה. Petanidou ו- Vokou (31) מציינות שגרגרי האבקה מהווים את הגמול העיקרי ברוב הצמחים המואובקים על ידי חרקים באקוסיסטמה הים-תיכונית, ומתוכם כ- 70% מואובקים על ידי זבובים ודבורים.

לסיכום, הרקפת המצויה תלויה לחלוטין בחרקים מאביקים היות והאבקה עצמית נמנעת בשל מנגנון אי סבילות עצמית ועקב קושי בפיזור גרגרי האבקה נמנעת גם האבקת רוח. למבנה הפרח הייחודי חשיבות רבה בהאבקה וביחסי הגומלין עם מרבית המאביקים. עבור מיני התריפסים שתוארו במחקר מהווה הפרח אתר הזדווגות לבוגרים ואילו המאביקים, בעלי המבנה הסגור, מהווים אתר מוגן המכיל מזון זמין לזחלים. עבור העשים מהמין *Micropterix berytella* מהווה לוע הכותרת מקלט בעת קור וגשם, המרחק בין שפת לוע הכותרת לקצה המאביקים תואם לאורך גופם ומשמש אותם כעמדת אכילה ואילו הפרח כולו מהווה עבורם אתר הזדווגות. הפרח "ההפוך" ובתוכו קונוס חמשת המאביקים הפונה לקרקע מתאים להאבקת זמזום הנעשית על ידי דבורה מהסוג *Amegilla* ודבורה נוספת שטרם הוגדרה. דבורי הדבש ומיני זבובי הרחף שתוארו הנם בגדר מאביקים המזדמנים לפרחי הרקפת בצד פרחים ממינים אחרים.

ספרות

2. ויזל, י. 1974. אקולוגיה – עקרונות ותהליכים. המדור לאקולוגיה, אוניברסיטת תל אביב.
3. זהרי, מ., לבנה, מ. 1983. רקפת, בתוך: החי והצומח של ארץ ישראל (הלר, ד., לבנה, מ. עורכים), החברה להגנת הטבע, משרד הביטחון, 11: 15-16.
4. שוורץ-צחור, ר. 1998. האבקה וייצור זרעים בשתי אוכלוסיות של רקפת מצויה (*Cyclamen persicum*), חיבור לשם קבלת תואר "מוסמך אוניברסיטה", אוניברסיטת תל אביב.
5. Affre, L., Thompson J.D. & Debussche, M. 1995. The reproductive biology of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* Willk. (Primulaceae). Botanical Journal of the Linnean Society. 118:309-330.
6. Affre, L., Thompson, J.D. & Debussche M. 1997. Variation in the population genetic structure of two Cyclamen species on the island of Corsica. Heredity. 78: 205-214.
7. Affre, L., Thompson, J.D. & Debussche M. 1997. Population genetic structure and levels of inbreeding depression in the mediterranean island endemic Cyclamen creticum (Primulaceae). Botanical Journal of the Linnean Society. 60: 527-549.
8. Affre, L. & Thompson, J.D. 1998. Floral trait variation in four Cyclamen (Primulaceae) species. Plant Systematics and Evolution. 212: 279-293.
9. Aker c.l.
10. Ananthkrishnan, T.N. 1992. Dimensions of Insect-Plant Interactions. Oxford & IBH Publishing Co. India
11. Armstrong, J.E. & Irvine, A.K. 1989. Floral biology of Myristica insipid (Myristicaceae) a distinctive beetle pollination syndrome. American Journal of Botany. 76: 86-94.
12. Ashman, T.-L. & Schoen, D.J. 1994. How long should flower live ?

Nature. 371: 788-790.

13. Ashman, T.-L. & Schoen, D.J. 1996. Floral longevity: fitness consequences and resource costs. In: Lloyd, D.G. & Barrett, S.C.H. (eds.) *Floral Biology, studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall, New York. pp.112-141.

14. Bernhardt, P. & Thien, L.B. 1987. Self-isolation and insect pollination in the primitive angiosperms: new evaluations of older hypotheses. *Plant Systematics and Evolution*. 156: 159-176.

15. Buchmann, S.L. 1983. Buzz Pollination in Angiosperms. In: Jones, C.E. & Little, R.J.(eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology* University of Arizona, S&AE, New York. pp. 84-87.

16. Faegri, K.& L. Van Der Pijl. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press. Oxford .

17. Gilbert, F.S. 1981. Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecological Entomology*. 6: 245-262.

18. Gottsberger, G. 1988. The reproductive biology of primitive angiosperms . *Taxon*. 37: 630-643.

19. Harder, L.D. & Barclay, M.R. 1994. The functional significance of anthers and buzz pollination: controlled pollen removal from *Dodecatheon* . *Functional Ecology*. 8: 509-517.

20. Hilderbrand, F. 1898. Die Gattung *Cyclamen* .University of Freiberg.

21. Kirk, W.D.J. 1984. Pollen feeding in thrips (Insecta: Thysanoptera). *Journal of Zoology*. 204: 107-117.

22. Kirk, W.D.J. 1985. Floral display in *Vicia faba* and the distribution of a flower thrips, *Kakothrips pisivorus*. *Entomologia Experimentalis Applicata*. 38: 233-238.
23. Lewis, T. 1973. *Thrips*. Academic Press. London.
24. Linsley, E.G. 1958. The ecology of solitary bees. *Hilgardia*. 27: 543-585.
25. Macior, L. W. 1964. An experimental study of the floral ecology of *Dodecatheon meadia*. *American Journal of Botany*. 51: 96-108.
26. Macior, L. W. 1969. Pollination ecology of *Dodecatheon amethystinum* (Primulaceae). *Bulletin of Torrey Botanical Club*. 97: 150-153.
27. Mclean R.C. & Ivimey-Cook W.R. 1961. *Textbook of theoretical botany*. Longmans Press. London.
28. O'Toole, C. & Raw A. 1991. *Bees of the World*. Blandford. London.
29. Pellmyr, O. & Thien, L.B. 1986. Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? *Taxon*. 35: 76-85.
30. Pellmyr, O., Thien, L.B., Bergstrom, G. & Groth I. 1990. Pollination of new caledonian Winteraceae: opportunistic shifts or parallel radiation with their pollinators? *Plant Systematics and Evolution*. 173:143-157.
31. Petanidou, T. & Vokou, D. 1990. Pollination and pollen energetics in mediterranean ecosystems. *American Journal of Botany*. 77: 986-992.
32. Thien, L.B., Bernhardt, P., Gibbs, G.W., Pellmyr, O., Bergstrom, G., Groth, I. & McPherson, G. 1985. The pollination of *Zygogynum* (Winteraceae) by a moth, *Sabatinca* (Micropterigidae): an ancient association? *Science*. 227:540-543.
- 33.

34. Walker, J.W., Brenner, G.J. & Walker, A.G. 1983. Winteraceous pollen in the lower cretaceous of Israel: early evidence of a magnolialean angiosperm family. *Science*. 220: 1273-1275.

35.

36. Whalley, P. 1977. Lower cretaceous lepidoptera. *Nature*. 266: 526.

