

**تقدير احتمالات تدفق المورثات في المحاصيل
المعدلة وراثياً من خلال التلقيح بواسطة النحل
James E. Cresswell**

مقدمة

أُفرج عن المحاصيل المعدلة وراثياً (GM) أولاً في سنة ١٩٨٦م (Barber, 1999) وبدأ الإنتاج التجاري منذ ١٠ سنوات، مع زيادة المساحة المعتمدة عالمياً بزراعة هذه المحاصيل لأكثر من ٨١ مليون هكتار في ١٧ بلداً (James, 2004)، بالرغم من أن حوالي ٩٩٪ من المساحات المزروعة تقع في أربعة بلدان، وهي الولايات المتحدة والأرجنتين، وكندا، والصين.

وتستند معظم المحاصيل المعدلة وراثياً والمستخدمة تجارياً في الوقت الحاضر إلى مورثات مُدخلة تمنح الصفات المرتبطة بصحة النباتات (Barber, 1999) مثل مقاومة الحشرات أو تحملُ مبيدات الأعشاب، وأي من هذه لا تشكل خطراً مثبتاً على سلامة الإنسان من خلال التلقيح الخلطي مع محاصيل الزراعة التقليدية. ومع ذلك، كان هناك استجابة علمية كبيرة للقلق العام بشأن الآثار البيئية للمحاصيل المعدلة وراثياً وإمكانية اندماج المورثات المعدلة وراثياً في السلسلة الغذائية البشرية

بشكل خاص في أوروبا، حيث تُحظر الزراعة التجارية للمحاصيل المعدلة وراثياً حالياً (Colwell et al., 1985; Lutman, 1999 and Poppy and Wilkinson, 2005). ونشأ القلق (Weekes et al., 2005).

وتقيّد التشريعات ومستوى الحدود التنظيمية في الاتحاد الأوروبي آفاق تطور المحاصيل المعدلة وراثياً ضمن الزراعة الأوروبية والتي تحد من مستويات الوجود العرضي للمحاصيل المعدلة وراثياً في محصول نباتات الزراعة التقليدية والعضوية. وبالتالي، فإن التعايش المستقبلي للمحاصيل المعدلة وراثياً والمحاصيل التقليدية يعتمد كحل وسط على قدرة المزارعين في اعتماد وترخيص محاصيلهم للبيع في السوق الأوروبي المريح والحالي من الأصناف المعدلة وراثياً (Belcher et al., 2005). ومن المحاصيل الرئيسية المعدلة وراثياً، المحاصيل الثلاثة (فول الصويا والقطن والكانولا) يمكن أن يتم تلقيحها بشكل خلطي بواسطة النحل (Crane and Walker, 1984)، على الأقل إلى حد ما. وعندما تتواجد الأصناف المعدلة وراثياً والأصناف التقليدية لهذه المحاصيل معاً في المناطق الزراعية، والحقل بجانب الحقل، فالتلقيح الخلطي بواسطة النحل يعتبر الوسيلة التي قد تؤدي إلى انتقال المورثات المنقولة من المحاصيل المعدلة وراثياً للمحاصيل التقليدية.

وينشأ قلق إضافي من جيل جديد للمحاصيل المعدلة وراثياً والتي تبتثق من صناعة التكنولوجيا الحيوية النباتية: زراعة النبات الجزئية (Ma et al., 2005). الزراعة النباتية الجزئية: هي زراعة النباتات لإنتاج الجزئيات الحيوية المفيدة للصناعة، والطب أو العلوم. وتشمل أمثلة من هذه الجزئيات الحيوية اللقاحات والمواد الصيدلانية أو البلاستيك الحيوي (Horn et al., 2004). ويشير ظهور زراعة النبات الجزئية القلق العام إضافة إلى إمكانية اندماج هذه الجزئيات الحيوية في المواد الغذائية للإنسان من خلال الصدفة. وبعض النباتات التي تم تطويرها لزراعة النبات الجزئية حالياً يتم تلقيحها بواسطة النحل، وعلى وجه التحديد دوار الشمس والبطيخ والطماطم والتبغ (Horn et al., 2004).

ويمكن أن يكون النحل ملقحاً هاماً في المناطق الزراعية وقد يشكل خطراً على عزل النباتات المُعدلة وراثياً أيضاً، ولكن هل من الضروري دراستها بشكل دقيق ومتخصص؟ بالنسبة لبعض المحاصيل، مثل نبات الكانولا، أظهرت النتائج المتراكمة لتجارب ميدانية كثيرة (Damgaard and Kjellsson, 2005) أن انتشار المورثات المُعدلة وراثياً من مصدر محدد قد يتلاشى ولكن على مستوى منخفض. وعلاوة على ذلك، توغر هذه التجارب الميدانية أيضاً أساساً للتوصية باتخاذ تدابير الحجز للنباتات المُعدلة وراثياً، مثل المسافات الفاصلة بين المحاصيل المُعدلة وراثياً والحقول التقليدية، والتي ينبغي أن تضمن وجوداً منخفضاً لا يصل إلى حد العتبة من المحاصيل المُعدلة وراثياً في غلة المحاصيل التقليدية (Ingram, 2000). ومع ذلك، فإن التكلفة العالية والجهد المبذول للتجارب الميدانية الكبيرة، مثل تلك التي أجريت في أستراليا (Rieger et al., 2002)، يعني أنه ليس من الممكن القيام بها في جميع الظروف المحتملة. وهكذا لدينا قدرة محدودة على التنبؤ بطبيعة التصميم الحقلية الأكثر حساسية لانتقال المحاصيل المُعدلة وراثياً عن طريق حبوب اللقاح. وعلاوة على ذلك، فإن التجارب الميدانية، لا تستطيع بذاتها تحديد الخيارات الإدارية، مثل تحديد فيما إذا كان تنظيم وإدارة الصفات النباتية أو الكثافة النحلية هو الأفضل لتحسين مستوى الحجز للمحاصيل المُعدلة وراثياً. وهناك، بالتالي منفعة يمكن الحصول عليها من المبادئ التي تُعرّف وتُحدد احتمالات حدوث التلقيح الحقلية بواسطة النحل لتسبب انتقال مورثات المحاصيل المُعدلة وراثياً في محاصيل الزراعة التقليدية. وفي وقت لاحق، ناقش الآليات المُسببة لتدفق المورثات بواسطة الحشرات وإظهار كيف يمكن أن تكون على شكل نموذج رياضي للتنبؤ نظرياً بالمستويات المرجحة لتدفق المورثات من حقل إلى حقل بواسطة الملقحات في المحاصيل التي يتم تلقيحها بواسطة النحل.

ويمكن للتلقيح الحقلية بواسطة النحل أن يُمكن مورثات منقولة من المحاصيل المُعدلة وراثياً بأن تصل وتندمج مع مجموعات مختلفة من المورثات، بما فيها تلك المحاصيل التقليدية للنوع نفسه، والمجموعات البرية للمحصول، أو أقارب المحصول البرية. وفهم

التهجين مع الأقارب البرية قد يكون مهماً جداً في إدارة حجز المحاصيل المعدلة وراثياً (Ellstrand et al., 1999 and Chapman and Burke, 2006)، ولكن يحكمها عوامل أخرى كثيرة إضافة لمستوى التلقيح الخلطي الذي يُعتبر مصدرَ البحث والقلق الرئيس لهذا الفصل. وعلى سبيل المثال، تُحدّد مستويات التهجين أيضاً بقدرة حبوب اللقاح من أصناف أو سلالات أخرى بإخصاب البويضات وحيوية البذور والنباتات الناتجة منها (Rieger et al., 2001). ومناقشة النماذج التي تُقدّم هنا تُركز على تدفق المورثات بواسطة الملقحات بين مجتمعات النباتات ذات النوع الواحد، مع إمكانية ملاءمة هذه النماذج وتكييفها لتطبيقها في ظروف التهجين من خلال دمج عوامل إضافية.

ويتكوّن الفصل من خمسة أقسام رئيسية. وفي الجزء الأول، أراجع معرفتنا عن الجوانب الرئيسية لبيئة النحل التي تجعلها ملقحات محتملة مهمة في المناطق الزراعية. وفي الجزء الثاني، انظر في كيفية تحديد أهمية تلقيح النحل لمحصول معين. وفي الجزء الثالث، أناقش العوامل التي تؤثر على التلقيح الخلطي من حقل إلى حقل وإظهار كيف يُمكن أن تُقاس هذه العوامل لتقييم احتمالات انتقال المورثات من المحاصيل المعدلة وراثياً. وفي الجزء الرابع، أستخلص بعض الاستنتاجات العامة حول الدور المحتمل للنحل في إستراتيجيات الحجز للمحاصيل المعدلة وراثياً والتي تلقح بواسطة الحشرات. وأود أن أقدم الأمثلة في الأجزاء الأربعة على سبيل الحصر من النحل الاجتماعي: النحل الطنّان (Hymenoptera: Apidae, Bombini, *Bombus* spp.) ونحل العسل (Hymenoptera: Apidae, *Apis mellifera* L.) والتي تعكس أهميتها القصوى في المناطق الزراعية في أوروبا، لمعرفتي بهذه الأنواع من النحل، وأيضاً لعدم تمكّني من إيجاد المعلومات ذات الصلة حول أنظمة تلقيح نباتية أخرى. وأخيراً، أتحدث عن الدراسات المستقبلية الضرورية والتي يمكن أن تعالج هذا التحيز ولضمان اكتساب معرفة أكثر حول النحل كملقحات في المناطق الزراعية. ويهدف الفصل، تحقيقاً لهذه الغاية، إلى توفير الأساس النظري الذي سيمكن الباحثين من تحديد المتغيرات الحاسمة للقياس.

كفاءة النحل كملقحات في المناطق الزراعية

يشكل النحل قوة تلقيح كامنة كبيرة في بعض المناطق الزراعية، والتي تكون في بعض الحالات قادرة على تلقيح الحقول بأكملها. وتحدد قوتها كملقحات من خلال ثلاثة عوامل هي: (١) الوفرة العددية، (٢) معدل زيارة الزهرة و(٣) الفعالية في نقل حبوب اللقاح خلال كل زيارة تقوم بها. وسأستعرض بإيجاز هذه الجوانب الثلاثة الرئيسية.

يزور النحل الزهور لجمع الغذاء (المكافئة) مثلاً الرحيق وغبار الطلع. ويقوم النحل بالسروح في الحقول الزراعية عندما تُعطي الزهور المكافأة المناسبة. ويمكن أن يكون مجموع المكافآت المعروضة من خلال أعداد كبيرة من الأزهار الكثيفة والمتجاورة في الحقول الزراعية مشجعة ومحفزة بما فيه الكفاية لجذب أعداد كبيرة من النحل (Scheffler et al., 1993). وعلى سبيل المثال، في المسوحات المرتبطة مع تقييم الأعداد على مستوى المزرعة (FSE) للمحاصيل المُعدلة وراثياً في جميع أنحاء المملكة المتحدة، وُجد بأن كثافة النحل الطنّان في حقول نباتات الكانولا (*Brassica napus*) تصل لغاية ٠,١٥ نحلة/م^٢ (وزارة البيئة والغذاء والشؤون الريفية 2005، FDEFRA)؛ وفي حقل نموذجي بمساحة خمسة هكتارات، فإن هذه الكثافة تعني وجود ٧٦٠٠ نحلة. وفي مسوحات مشابهة على مستوى المزرعة (FSE) للمحاصيل المُعدلة وراثياً وُجد بأن كثافة نحل العسل تصل لغاية ٠,٢٦ نحلة/م^٢، وهو ما يعني ضمناً وجود ١٣ ألف نحلة عسل لكل حقل بمساحة خمسة هكتارات. ومع ذلك، في هذه المسوحات، نادراً ما تصل كميات النحل المتوفرة لهذه الحدود القصوى، ومعدل الكثافة النحلية كانت عادةً أقل من حيث القيمة في كلتا الحالتين.

ويمكن الأخذ بالاعتبار سمتين حيويتين لقدرة النحل الطنّان ونحل العسل لتصل لأعداد كبيرة في حقل كبير من الأزهار والتي قد تحصل في حالة تزامن تفتح الأزهار

بشكل كبير في حقل زراعي. فالسمة الأولى تتعلق بكثافة النحل، فقد تكون كثافة النحل بالنسبة للمساحة في المناطق المجاورة مرتفعة، وبالتالي توفير عدد كبير من النحل السارح، على سبيل المثال، ما بين ١٠ إلى ١٠٠ خلية نحل طنان/كم^٢ في المنطقة الزراعية (Darvill et al., 2004)، وتحتوي كل خلية على عدة مئات من العاملات السارحة لجمع الغذاء مما يوفر عدداً هائلاً من أفراد النحل الملقحة. وثانياً: قد يشكل مصدر الأزهار الغنيّة بما فيه الكفاية عامل جذب للنحل من منطقة واسعة وبعيدة وعامل مساعد على السروح بمدى واسع النطاق. ويمكن للنحل الطنّان أن يطير مسافة ٧ متر/ثانية (Osborne et al., 1999)، مما يمكنه من اجتياز مسافة ١ كم في ٢,٥ دقيقة. وهكذا تتناول رحلة البحث عن الطعام عادة جزءاً بسيطاً من الوقت (٤٠-١٥٠ ثانية؛ Cresswell et al., 2000) ذهاباً وإياباً من عش النحل إلى حقل يبعد ١ كيلومتر عن الخلية. وتعتبر رحلات السروح لمسافات طويلة مجدية اقتصادياً من الناحية النظرية (Cresswell et al., 2000). والمشاهدات الواردة من الدراسات المختلفة تؤكد ذلك. فعلى سبيل المثال، حُدّدت نطاقات السروح ضمن مدى كيلومتر بطريقة التعليم واسترداد العلامة (Walther-Hellwig and Frankl, 2000)، وعن طريق تحليل التمايز المكاني للصفات الجزيئية (Knight et al., 2000)، وبالنسبة لنحل العسل، بتحليل وفك شيفرة رقاصات الاهتزازية (Visscher and Seeley, 1982). وبالنسبة للنحل الطنّان، أكثر من ثلث الشغالات تسرح لمسافة تزيد عن ٢ كم من موقع العش أو الخلية (Walther-Hellwig and Frankl, 2000). وتعتبر رحلات السروح لمسافات بعيدة تصل إلى ٦ كم في نحل العسل روتينية (Visscher and Seeley, 1982).

وتعتبر أفراد النحل زائراً سريعاً وخاطفاً في زيارة الأزهار عادةً. وتستغرق زيارة الزهرة من قبل النحل الطنّان ونحل العسل غالباً بضع ثوانٍ في البقع الزهرية الكثيفة من الحقول الزراعية. وتكون معظم مسافات الطيران بين الأزهار في مناطق السروح المناسبة قصيرة (Schmitt, 1980 and Waser, 1982)، ويتم إنجازها بسرعة كبيرة. ويزور النحل

الطنان زهرة واحدة كل ٣ ثوان عادةً في حقول الكانولا (*B. napus*)، أما نحل العسل فإنه يزور زهرة واحدة كل ٥ ثوان (Hayter and Cresswell, 2006). وأعطت نباتات الكانولا (*B. napus*) في أحد الحقول الزراعية في المملكة المتحدة في تموز "يوليو" كثافة زهرية تساوي ٢٦٠ زهرة/م^٢ (Cresswell and Hayter, 2006). وبالتالي تحتاج عاملة النحل الطنان الواحدة إلى ٧٨٠ ثانية أو ١٣ دقيقة لزيارة كل الأزهار المتفتحة في المتر المربع الواحد. وبالمواقع فقد عُثر على كثافة عالية وبشكل إستثنائي لشغالات النحل الطنان تعادل ٠,٥ نحلة/م^٢، وبالتالي، فإن كل زهرة يتم زيارتها مرتين من قبل شغالات النحل الطنان بكل ٢٦ دقيقة. وفي ظل ظروف العوامل الزراعية، تزهر زهرة الكانولا لمدة ٥ أيام، أو ما يقرب من ٥٠ ساعة نهائية، مما يعني أن تستقبل الزهرة الواحدة ما يزيد عن ١٠٠ زيارة للنحل الطنان خلال فترة تفتحها مع وجود هذه الوفرة العالية جداً للنحل الطنان.

وتختلف أنواع النحل في مدى فعاليتها في تلقيح نوع معين من الأزهار (Motten et al., 1981). النحل الكبير حجماً، مثل النحل الطنان، قادر على نقل كمية كافية من حبوب اللقاح تكفي لتلقيح جميع البويضات المتاحة خلال زيارة واحدة فقط لأزهار التوت البري (*Vaccinium macrocarpon* Aiton) (Cane and Schiffhauer, 2003)، أو زهرة الكانولا (*B. napus*) (Mesquida and Renard, 1984 and Cresswell, 1999). وفي المقابل، تتطلب مجموعة البذور الكاملة في زهرة التوت البري ثلاث زيارات من نحل العسل أو زيارتين من نحل أوراق نبات البرسيم الانفرادي (*Megachile rotundata*) لإتمام عملية التلقيح (Cane and Schiffhauer, 2003). وتشير هذه البيانات المحدودة إلى أن النحل من الملقحات الفعالة للغاية وتتطلب الزهور عدداً أقل من الزيارات من أجل تحقيق عقد لمجموعة البذور المحتملة كاملةً.

وباختصار، تملك النحلة القدرة على أن تكون ملقحات مهمة في المناطق الزراعية، ولكن يعتمد هذا على وفرتها، ومعدل زيارتها للزهرة، والفعالية في نقل

حبوب اللقاح في كل زيارة. وضمن العلاقة المتخصصة بين النيات والملقح، فإنني أعتقد أن معدل زيارة الملقح للزهرة الواحدة وفعالية هذه الزيارات من المحتمل أن تكون ثابتة إلى حدٍ ما لأنها تُحدّد في المقام الأول اعتماداً على السمات الفسيولوجية والشكلية والسلوكية للملقحات بالإضافة إلى التركيب الشكلي للزهرة، والتي تختلف جميعها بمدى بسيط ومحدود. ومن الملاحظ، على سبيل المثال، أن معدل زيارة النحل الطنّان لأزهار الكانولا (*B. napus*) في الحقول الزراعية متماثل تقريباً في دراسات عديدة (حوالي ٣ ثوان لكل زهرة)، وربما يرجع ذلك إلى الثبات النسبي في كثافة المنطقة المزهرة في الحقول ومحدودية الاختلافات في فترة البحث عن الزهرة أو الطيران بين زهرة وأخرى بالإضافة إلى أن الوقت الذي تستغرقه النحلة في التعامل مع الزهرة لا يعتمد على مستواها من الرحيق (Cresswell, 1999). والاختلاف في فعالية التلقيح لكل زهرة قد يتحدد أيضاً من خلال طبيعة الاتصال الميكانيكي بين الأجزاء التكاثرية الجنسية للزهرة وجسم النحلة (Cresswell 1998, 2000 and Cresswell and Hoyle, 2006)، على الرغم من أن التلقيح قد يختلف أيضاً وإلى حدٍ ما مع توافر حبوب اللقاح على الزهور (Cresswell, 1999). فقد لوحظ أن كثافة النحل في الحقول الزراعية تختلف بمستويين مختلفين من حيث الكمية (Hayter and Cresswell, 2006)، ولذلك فإنني أعتقد أن وفرة النحل في المواقع المختلفة قد تشكل العامل الرئيس الذي يحدّد أهمية الملقح في تلك المواقع (Winston Morandin, 2005). ومرة أخرى، أرى أن العلاقة الكمية بين وفرة أنواع النحل وأهمية هذه الوفرة بالنسبة للمحصول المعني، هي التي تحدد أهمية الملقح.

ما هي أهمية التلقيح بواسطة النحل لمحصول معين؟

أحد المحددات الأساسية لأهمية التلقيح بالنحل في الحقول الزراعية هو نسبة الزهور التي تتم زيارتها بواسطة النحل، ونرمز لها بالحرف (R) "معامل نسبة الزيارة"، وذلك لأن النحل يمكن أن يؤثر على أصل ونسب البذور في الزهور التي يقوم بزيارتها

وتلقيحها فقط. ويمكن تقدير معامل نسبة الزيارة (R) من بعض القياسات الأساسية للعلاقة بين النبات والملقح ضمن ذلك النظام على النحو التالي. اجعل الرمز (F) يدل على الكثافة الزهرية في المتر المربع الواحد، واجعل الرمز (H) يدل على الزمن الذي تستغرقه النحلة في زيارة الزهرة (بما في ذلك الرحلة بين الزهور) محسوبة بالساعات. وبالتالي فإن النحلة تزور $H/1$ من الأزهار في الساعة الواحدة. إذا كانت الكثافة النحلية تساوي نحلة واحدة في المتر المربع الواحد، بالتالي فإن كل زهرة تتلقى زيارة واحدة بالتوسط كل $FH/1$ ساعة. وإذا دل الرمز (B) على الكثافة النحلية في المتر المربع الواحد، بالتالي من المتوقع أن تستقبل كل زهرة B/FH زيارة لكل ساعة. وإذا كانت الزهرة تفتح لوقت مقدارة (L) ساعة خلال فترة حياتها الوظيفية، فإن مجموع عدد زيارات النحل، أو نقل حبوب اللقاح ونرمز له بالرمز (D)، المتوقع لكل زهرة يمكن حسابه كالتالي:

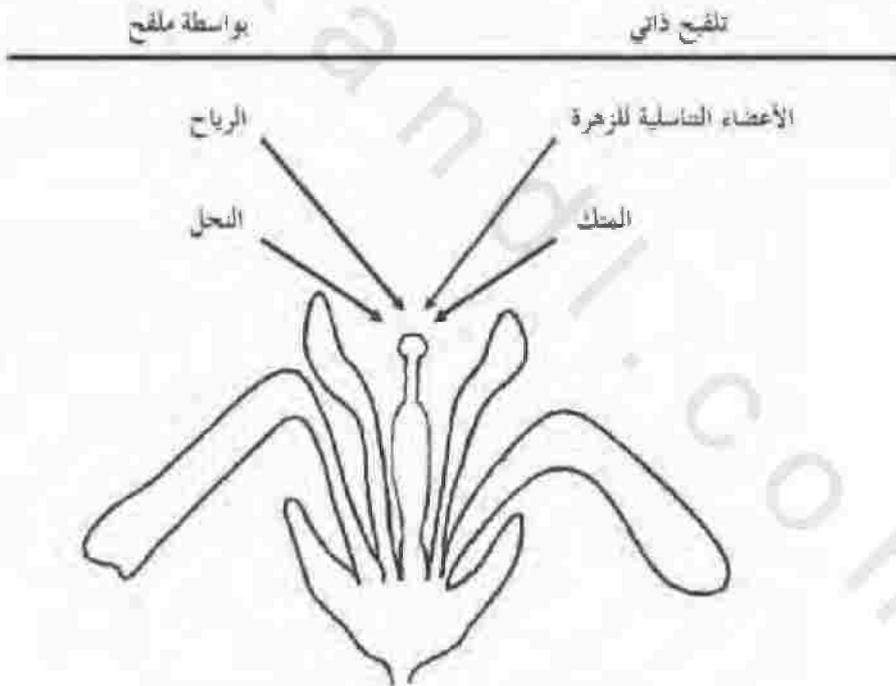
$$(1-11) \quad D=LB/FH$$

وإذا كانت $D \geq 1$ (المعادلة 1-11) فإن $R = D$ ، أو أن $R=1$. وتوضح هذه العلاقة المعدل فقط؛ ومقدار الثباين حول المعدل يعتمد على التفاصيل في سلوك النحل عند زيارة الأزهار.

وفي حقل من الكانولا *B. napus* في المملكة المتحدة في نيسان "أبريل"، كانت كثافة الزهور 1,115 زهرة/م²، وكانت كثافة النحل الطنّان 0,002 نحلة/م²، وكانت نسبة $1/H$ تساوي 1200 زيارة/زهرة بالساعة (Hayter and Cresswell, 2006). فعند تطبيق المعادلة (11,1) مع هذه القيم يدل على أن العدد المتوقع لزيارات النحل الطنّان التي تتلقاها زهرة تفتح لمدة (50 ساعة) يساوي $D=R=0.1$. وبعبارة أخرى، يعني أن نسبة 10٪ من الأزهار تتم زيارتها فقط وزيارة واحدة لكل زهرة.

ومن الواضح أن أهمية التلقيح بواسطة النحل تنخفض عندما تكون قيمة (R) صغيرة، ولكن حتى لو قام النحل بزيارة كل زهرة وتم نقل حبوب اللقاح لها، فهناك

عوامل أخرى تُحدد تأثير التلقيح بواسطة النحل على أصل أو نسب البذور أيضاً. أولاً، قد لا تُخصب زيارة نحل واحدة للزهرة البويضات بالكامل (Motten et al., 1981). وثانياً، قد تصل حبوب اللقاح لميسم الزهرة بطرق مُختلفة (الشكل ١، ١١)، وتتنافس هذه الأنماط في إخصاب بويضات الزهرة (Harder and Routley, 2006 and Hoyle et al., 2006). ففي بعض المحاصيل التي تمتلك أزهاراً تتناسب مع الملقحات الحيوانية (أزهار تلقح بواسطة الحيوانات)، يمكن أن يحدث التلقيح عن طريق الرياح (Risikowitch, 1981)، ولكن ربما بمعدل منخفض نسبياً فقط، وذلك لأن الأزهار حيوانية التلقيح، غير ملائمة لالتقاط حبوب اللقاح المحمولة جواً (Cresswell et al., 2004).



الشكل (١، ١١). أوضاع محملة التلقيح لزهرة تلقح بواسطة الحيوانات.

ومن المرجح أن أزهار أنواع المحاصيل المخصصة للإنتاج قادرة في كثير من الأحيان على تلقيح نفسها ذاتياً، والتي تضمن عقد الثمار حتى مع غياب الملقحات. ويمكن لمعظم المحاصيل حيوانية التلقيح، على سبيل المثال، فول الصويا (*Glycine max* Merr.)، القطن (*Gossypium* spp.)، الكانولا (*B. napus*)، والعصفر (*Carthamus tinctorius* L) أن تلقح نفسها ذاتياً أيضاً؛ لأنها تمتلك أزهاراً خشى مع حبوب لقاح متوافقة ذاتياً بشكل كامل (Lloyd and Schoen, 1992).

ويمكن للنباتات أن تُلقح نفسها ذاتياً من خلال آليات مُختلفة. وتحرر حبوب اللقاح في فول الصويا، على سبيل المثال، قبل أن تفتح الزهرة (Crane and Walker, 1984). وتُقدم حبوب اللقاح في العصفر من خلال محقان لولبي، أو كيس لولبي، وهي آلية، تعمل فيها الأجزاء الأنثوية كمكبس لفصل حبوب اللقاح التي قد أُفرج عنها في داخل أنبوب الزهرة. ويوجد الميسم (الجزء المستقبل لحبوب اللقاح في الزهرة) في أعلى المكبس، وهكذا يصبح الميسم مغلفاً بحبوب اللقاح، والتي قد تُحصب بويضات الزهرة في وقت لاحق (McGregor, 1976). وفي بعض أنواع النباتات البرية، يشني ميسم الزهرة تدريجياً ليلاصق الأجزاء الذكرية مع تقدم عمر الزهرة (Ruan, et al., 2005). وحتى عندما تكون آليات التلقيح الخاصة غير واضحة، يمكن للتلقيح الذاتي العفوي أن يتم في الأزهار التي تتعرض للرياح، حيث تهتز حبوب اللقاح الملتصقة في الأجزاء الذكرية وتسقط على الميسم (Hayter and Cresswell, 2006). وقد يتج عن ذلك في بعض المحاصيل، عندما تكون النباتات مزدحمة بالحقول، تلقيح خلطي ذاتي (Hoyle et al., 2007).

إذا أدت الآليات الذاتية لنقل كمية كافية من حبوب اللقاح لعقد الثمار الكامل، فإن إنتاجية المحصول لن تعتمد بعد ذلك على وفرة الملقحات. وفي مواجهة هذا السيناريو، فإنه قد يكون مغرباً أن نستنتج أن النحل هي ملقحات غير فعالة ولا تؤثر على تدفق المورثات بين المحاصيل. ومع ذلك، لنضع في الاعتبار مثلاً افتراضياً تكون فيه زيارات النحل مسؤولة عن نقل، في المتوسط، ٥٠٠ من حبوب اللقاح من أصل

١٠٠٠ حبة لقاح تتراكم على ميسم كل زهرة. وإذا كانت ٥٠٠ حبة لقاح كافية لضمان عقد الثمار الكاملة، فإن الاستغناء عن زيارات النحل ليس لها أي أثر على المحصول، ولكن النحل مع ذلك يقوم بتلقيح نصف البويضات، على افتراض أن إسهام حبوب اللقاح في إخصاب البويضات يتناسب مع تمثيلها في الميسم. وفي الواقع، يمكن أن يكون النحل مسؤولاً عن إخصاب جميع البويضات إذا تمت آليات التلقيح الأخرى في وقت متأخر وهو ما يعرف بمثابة "إخصاب ذاتي متأخر" (Lloyd and Schoen, 1992). ولذلك فإن عدم وجود علاقة بين محصول البذور ووفرة النحل قد يشير إلى أن الاختلاف في الإنتاج ليس الطريقة المناسبة لتقييم إسهام الملقحات في أصل وذرية البذور وتدفق المورث. وبدلاً من تحليل تأثير وفرة النحل على غلة البذور، نحتاج لتحديد إسهام النحل في إخصاب البويضات، وبالتالي إلى تدفق المورث. والسؤال هنا، كيف يمكن تحقيق ذلك؟

وأقدم هنا طريقتين من الطرق الممكنة للكشف عن أهمية تلقيح النحل في أصل ونسب البذور في المجال الزراعي. كلتاهما يتطلب تحديد معدل نموذجي لتراكم حبوب اللقاح على ميسم الزهرة (الشكل ١١،٢). ولتحقيق ذلك، تم تعليم مجموعات من الأزهار قبل تفتحها وتم تدوين وقت تفتح كل زهرة. ثم تم أخذ عينات عشوائية من الأزهار على فترات، وتم عد كمية حبوب اللقاح التي تراكمت على ميسم كل زهرة. على افتراض أن يزيد تراكم حبوب اللقاح خطياً مع الوقت (شكل ١١،٢)، ويمكن التعبير عن معدل تراكم حبوب اللقاح المقدر بالرمز P حبة لقاح/ساعة.

وتتطوي الطريقة الأولى في تقدير أهمية تلقيح النحل على الجمع بين قياسات ووفرة النحل والنشاط والفعالية لكل زيارة من أجل تقدير معدل تراكم حبوب اللقاح الناتج عن زيارات النحل ونرمز لها بالرمز P حبة لقاح/ساعة. وقد اقترح مؤلفان مختلفان تقييم أهمية التلقيح بقياس فعالية أنواع الحشرات عن طريق حساب ناتج معدل زيارة الحشرة للزهرة مضروباً بكمية حبوب اللقاح التي تنقلها الحشرة في كل زيارة

(Beattie, 1971 and Primack and Silander, 1975)، وقد قمت بملامعة ذلك كما هو موضح بالمثال التالي: لنفترض أن المشاهدات أوضحت بأن كثافة أحد أنواع النحل الخاص من الأفراد B/M^2 ، وأن متوسط معدل زيارة الأزهار هو $H/1$ زهرة لكل ساعة. وكثافة الأزهار في الحقل هي F/M^2 . والتجارب التي أجريت على الأزهار التي لم تتم زيارتها مسبقاً (عذراء) أوضحت بأن زيارة النحل الواحدة تُودع على ميسم الزهرة كمية تعادل G من حبوب اللقاح. فإن معدل تراكم حبوب اللقاح المقدر على ميسم الزهرة والنتاج عن نوع النحل يساوي:

$$(2-11) \quad P_B = BG/FH$$

وبعد ذلك يمكن مقارنة معدل تراكم حبوب اللقاح الناتج عن أحد أنواع النحل في ميسم الزهرة مع المعدل العام أو الكلي لتراكم حبوب اللقاح على الميسم (P_T). وإذا افترضنا أن المساهمة تعتمد على نسبتها من مجموع حبوب اللقاح الكلية على الميسم، فإن القيمة النسبية لمعدل تراكم حبوب اللقاح P_B و P_T تُحدد أهمية مساهمة النحل في تحديد أصل البذور أو نسل البذور. وبالتحديد فإن أهمية النحل بالتلقيح توضح بنسبة البذور التي تم تلقيحها بهذا النوع من النحل (I_B) والذي يمكن تقديره كالتالي:

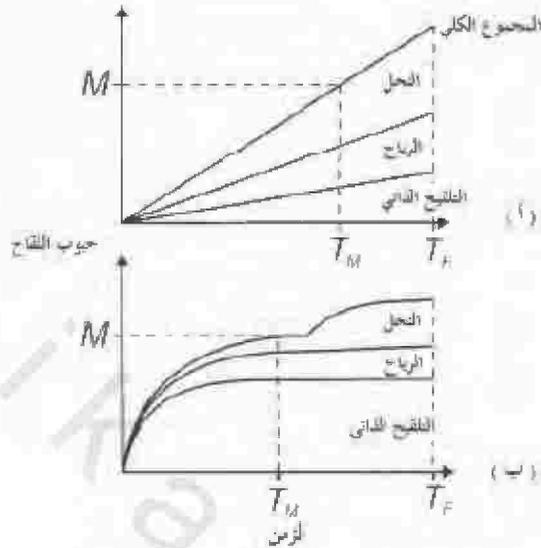
$$(3-11) \quad I_B = P_B/P_T$$

وتتطوي طريقة ثانية لحساب I_B على تقدير معدل تراكم حبوب اللقاح على الزهور التي يُستبعد النحل من زيارتها. ويمكن استبعاد النحل من الزهور إما باستخدام الأقفاص أو عن طريق تثبيط زيارات النحل من خلال جعل الأزهار غير جاذبة للنحل من خلال قص أو إزالة ألوان البتلات، الذي يجتنب إزعاج بناء الأقفاص وتراكم حبوب اللقاح في الأقفاص الصغيرة الناتجة عن احتكاك الأزهار بجدران القفص. ويجب فحص فعالية أساليب إعاقه زيارات الملقحات للأزهار، ومع ذلك، فإن النحل قد يزور الزهور المُعدّلة في بعض الحالات (Pierre et al, 1996).

وإذا رُمز لمعدل تراكم حبوب اللقاح في الأزهار التي يُستبعد منها النحل P_{NOTB} حبة لقاح/ساعة (الشكل ١١،٢)، فإن أهمية النحل في تلقيح محصول ما يمكن أن تُحسب كما يلي:

$$I_B = 1 - (P_{NOTB}/P_T) \quad (١١-٤)$$

لتوضيح هذه النهج، انظر في البيانات التالية التي تصف التلقيح بواسطة النحل الطنّان في أحد حقول الزراعة التقليدية لنبات الكانولا *B. napus* في المملكة المتحدة في نيسان "أبريل". وقدر (Cresswell and Hayter, 2006) تجريبياً القيم المُعلّمة التالية $B = 0.003$ ، $H = 1200$ ، $F = 1150$ ، وقُدّرت G من قبل (Cresswell, 1999) بحوالي 150. ولذلك، $P_B = 0.47$ (المعادلة ١١-٢). وقدر (Hayter and Cresswell, 2006) معدل تراكم حبوب اللقاح من قبل الزهور بحوالي 1.4 حبة لقاح/ساعة خلال فترة يوم كامل، ولكن على افتراض أن التلقيح يحدث لمدة 10 ساعات كل يوم، وبالتالي يكون الناتج $3.4 = (24/10) \times 1.4 = P_T$ واستناداً إلى هذه الأرقام فإن $I_B = 14\%$ (المعادلة ١١-٣) وعند تغيب أثر الملقحات وإخراجها من المعادلة في نفس الدراسة يتضح بأنه عند وفرة منخفضة من الملقح فلا يوجد للنحل أي أثر ملموس إحصائياً في معدل تراكم حبوب اللقاح (Cresswell and Hayter, 2006) مما يعني أن $P_T = P_{NOTB}$ ، وبالتالي $I_B = 0\%$ (المعادلة ١١-٤). والتقدير الأخير هو بالتأكيد منخفض جداً، ولكن، يرجع ذلك لمراقبة النحل وجمع البيانات من الحقل. وعلى كل حال، تتفق هذه التقديرات مع أن مسؤولية النحل الطنّان عن إخصاب أزهار حقل نبات الكانولا لا تتعدى (14%) من البذور، ويرجع ذلك إلى ندرة النحل الطنّان بالحقول بالإضافة إلى القدرة العالية لأزهار الكانولا بتلقيح نفسها ذاتياً.

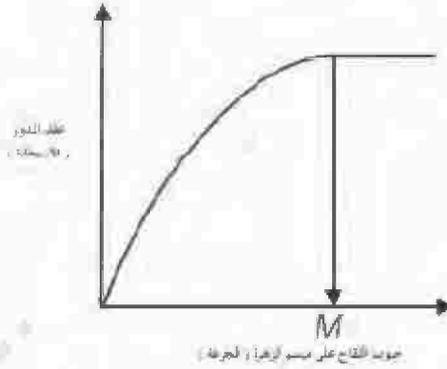


الشكل (٢، ١١). منحنيات تراكم حبوب اللقاح الافتراضية. ويشير (المحور y) إلى عدد حبوب اللقاح التي تراكمت على ميسم الزهرة. ويشير (المحور x) إلى الفترة التي تفتح فيها الزهرة (أي بداية تفتح الزهرة يكون الوقت = ٠). ويشير الرمز M إلى العدد الأقصى أو الكامل من حبوب اللقاح اللازمة لعقد كامل للبذور، ويدل الرمز T_M على مندار الوقت اللازم لتجميع عدد من حبوب اللقاح يعادل قيمة M ، وتشير T_F إلى الوقت الذي تنهي الزهرة فتحها. وفي الشكل الأعلى (أ)، تراكم حبوب اللقاح بمعدلات ثابتة لكل رسالة من وسائل التلقيح. وفي الشكل (ب)، يغلب التلقيح الذاتي خلال فترة الحياة المبكرة للزهرة، ويزيد معدل تلقيح النحل لاحقاً.

وُستَخدم النماذج الموصوفة سابقاً (المعادلات ١١-٢-١١-٤) الإسهامات النسبية لتراكم حبوب اللقاح لتقدير الإسهام النسبي لأبوة البذور أو نسبها، وهو الأسلوب الذي قد يتضمن بعض العثرات إذا اختلفت المعدلات النسبية لوسائل التلقيح المختلفة كثيراً مع مرور الوقت. ويجري كل شيء آخر على قدم المساواة، وحبوب اللقاح

التي تصل في أقرب وقت على الميسم هي الأكثر احتمالاً لتخصيب البويضات. وقد تجدد حبوب اللقاح التي تصل في وقت لاحق بأن البويضات قد تم إخصابها بواسطة حبوب اللقاح التي وصلت حتى قبل ٣٠ دقيقة فقط (Snow, et al., 2000). وإذا وصل تراكم حبوب اللقاح بسرعة إلى المستوى المطلوب لعقد البذور الكامل في اليوم الأول أوحى في الساعة الأولى من تفتح الزهرة قد تكون حاسمة في تحديد النجاح النسبي للأساليب المختلفة للتلقيح. لذلك، فإن نمط التلقيح الذي يسود خلال الساعات المبكرة من فترة تقبل الميسم لحبة اللقاح قد يحوز على جزء من إخصاب البويضات لا يتناسب مع الإسهام في تراكم حبوب اللقاح النسبي لها. وعلى سبيل المثال، إذا حدث "إخصاب ذاتي مسبق" (Lloyd and Schoen, 1992) في زهرة ما، ويعني ذلك أن يحدث التلقيح الذاتي في الزهرة قبل تفتحها، مما يعني أن التلقيح الذاتي يسود في تحديد أبوة البذور حتى ولو كانت نسبة حبوب اللقاح المتراكمة بهذه الطريقة صغيرة جداً. وبالمثل، إذا كان أحد أنواع الملقحات نشطاً بشكل خاص عند بداية تفتح الأزهار وربما في وقت مبكر من اليوم، فيمكن لنشاطه التلقيحي أن يسهم إسهاماً غير متناسب في تحديد أصل ونسب البذور. ويمكن لهذه المضاعفات أن تُكشف بسهولة باستخدام دراسة استقصائية لتراكم حبوب اللقاح، كما هو موضح سابقاً. ومع ذلك، يجب أن تُجمع الزهور تكراراً بما يكفي بعد التفتح للكشف عن أي علاقة غير خطية في تراكم حبوب اللقاح (الشكل ١١،٢ ب).

إحدى الطرق للبدء في تحديد النطاق الزمني الأكثر ملاءمة لدراسة تراكم حبوب اللقاح، هي أولاً تحديد العلاقة بين الجرعة من حبوب اللقاح والاستجابة في عقد البلور بالزهرة (Schiffhauer and Cane, 2003)، (الشكل ١١،٣). وإذا دل الرمز M على العدد الأدنى لحبوب اللقاح اللازمة لعقد البذور الكامل (الحد الأقصى من البذور)، ومن ثم فإن المدى من الوقت الأكثر ملاءمة لدراسة تراكم حبوب اللقاح هو T_M ، وهو الوقت الذي يستغرقه الميسم لتراكم كمية M من حبوب اللقاح.



الشكل (١١،٣). علاقة الغرضية بين عدد حبوب اللقاح التي تراكمت على ميسم الزهرة (الجرعة: محور x) وعدد البذور التي تم عقدها في الزهرة (الاستجابة: محور y). وبدل الرمز M على العدد الأدنى لحبوب اللقاح اللازمة لعند البذور الكامل (الحمد الأقصى).

تقدير تدفق المورث من حقل إلى حقل بواسطة النحل

إن إظهار أهمية النحل كمُلقحات للمحصول هو أمر ضروري، ولكن غير كافٍ، لتوريطها كعوامل لتدفق المورثات وانتقالها من المحاصيل المعدلة وراثياً. وفي هذا الجزء، أنوم بمناقشة وتحليل محددات مستويات التلقيح الخلطي وتدفق المورث من حقل إلى آخر. تعني سرعة الطيران العالية للنحل كبير الحجم، مثل النحل الطنّان وشغل العسل، من المرجح أن تلقح الحقول التي تُفصل عن بعضها البعض ببضع عشرات من الأمتار خلطياً ويشكل معنوي خلال طيران النحل (Morris et al., 1994). ومع ذلك، يمتلك النحل الكبير أيضاً مدى طيران يمكنه من الطيران إلى الحقول البعيدة خلال رحلة طيران واحدة وبالتالي نقل حبوب اللقاح عبر المناطق الزراعية. ولا يوجد، مع ذلك، أدلة كافية لتحديد فيما إذا كانت الرحلات بين الحقول متكررة بما فيه الكفاية لتساهم إسهاماً مهماً في انتشار المورثات. ويؤجّه معظم شغل العسل السارح على الأرجح إلى موقع الغذاء (الكفاة) من خلال رقصات النحل، ويبدو من المرجح أيضاً أن العديد من الأفراد

ستزور موقعاً وحيداً قبل العودة إلى الخلايا. ويستخدم النحل الطنّان المبادرة الفردية للسروح وجمع الغذاء، ولكن العديد من الدراسات على النحل الطنّان الذي تم تعليمه بعلامات، أظهرت أن الأفراد ترجع إلى نفس بقع النباتات خلال رحلات البحث عن الطعام المتعاقبة (Osborne and Williams, 2001)، على الرغم من أنها قد لا تُقَيّد نفسها بهذه المواقع. وأعرف فقط دراسة واحدة نُشرت سابقاً تتعلق وتوضح انتقال النحل الطنّان من حقل إلى حقل، ولكن تمت فقط في أيام متعاقبة. ولقد وجد Kreyer وزملاؤه (2004) أن حوالي ٥٪ من النحل الطنّان الذي وجد وتم تعليمه في حقل لنبات الفاصولياء (*Phacelia tanacetifolia*) قد وجد في وقت لاحق سارحاً في حقل آخر يبعد ٦٠٠ متر عن حقل الفاصولياء. وباختصار، يبدو أن التلقيح الخلطي بواسطة النحل ممكن بين الحقول التي تبعد بضع عشرات من المترات عن بعضها البعض، ولكن أهميتها في الحقول التي تبعد مئات أو آلاف الأمتار عن بعضها البعض غير واضحة حتى الآن.

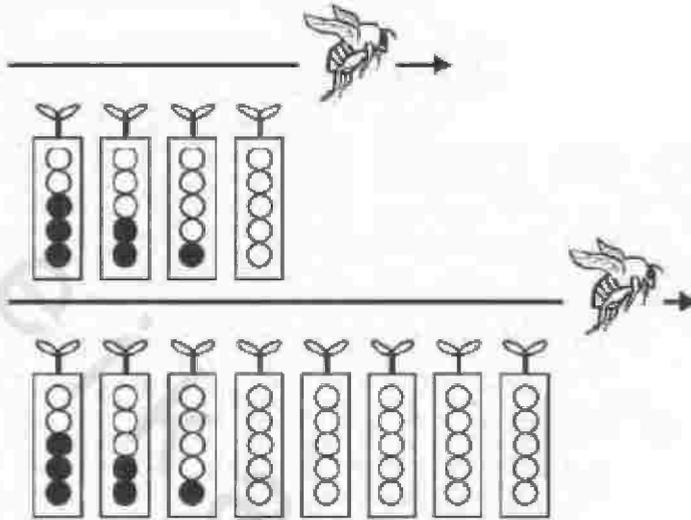
وتنتقل المورثات في المحاصيل المُعدلة وراثياً (GMO) من حقل إلى حقل عن طريق التلقيح الخلطي والذي يحدث عندما يترك النحل حقلاً لنباتات مُعدلة وراثياً ومن ثم يزور الزهور في الحقول التقليدية (غير المُعدلة وراثياً Non-GMO)، حاملةً معها حبوب اللقاح المُعدلة وراثياً. ومنطقياً، فإن كمية حبوب اللقاح المُعدلة وراثياً التي تنتقل للزهور في الحقول التقليدية تزداد مع عدد النحل التي تصل مع حبوب اللقاح المُعدلة وراثياً ومع كمية حبوب اللقاح التي تجلبها كل نحلة. ومع ذلك، فعندما تقوم النحلة بالسروح في الحقل التقليدي، تُستنفد حمولتها من حبوب اللقاح المُعدلة وراثياً ويتم تخفيفها وانخفاض تواجدها ضمن مجموعة حبوب اللقاح التي تتواجد على مياصم أزهار النباتات في الحقل التقليدي (الشكل ١١,٤). ولذلك، فإن الكمية النسبية لحبوب اللقاح المُعدلة وراثياً في حقل الزهور التقليدية، والتي تُحدّد بالنهاية نسبة البذور المُعدلة وراثياً، تتناسب عكسياً مع الكمية الإجمالية لحبوب اللقاح التي تم نقلها بواسطة كل نحلة خلال رحلة البحث عن الطعام في الحقل التقليدي. بالمقابل تُحدّد

نسبة البذور المُعدلة وراثياً في الحقول التقليدية من خلال النسبة بين عدد الثمار التي تُخصب من غحلة تحمل حبوب لقاح مُعدلة وراثياً لدى وصولها إلى الحقل التقليدي مقابل العدد الإجمالي للثمار التي تُخصبها النحلة خلال زيارتها في ذلك الحقل (الحقل التقليدي). وهذه النسبة تُحدّد ويشكل كمي مستوى تدفق المورثات بواسطة النحل بين مجتمع المصدر (المُعدّل وراثياً) والمجتمع المستقبِل (الحقل التقليدي). واقتراح Cresswell Osborne و Bell (2002) للنباتات التي تُلقح حصراً بواسطة النحل، بأن نسبة عقد البذور التي يمكن أن تحوي المورثات المنقولة من النباتات المُعدلة وراثياً لنباتات المحاصيل التقليدية يمكن أن تُقدر على النحو التالي:

$$E_{GM} = E\psi/b \quad (5-11)$$

عندما تُخصب كل غحلة تصل إلى الحقل التقليدي من الحقل المُعدّل وراثياً عدداً من الثمار يعادل ψ مع أبوة أو أصل من النباتات المُعدلة وراثياً لكل الزهور التقليدية التي يتم إخصابها والتي تعادل b زهرة مع اعتبار أن النسبة E يُعبر عن نسبة مجموعة النحل في الحقل التقليدي والتي تصل مباشرة من حقل النباتات المُعدلة وراثياً (حاملةً للمورثات المنقولة).

وحتى الآن تم قياس قيمة ψ و b معاً لعلاقة واحدة بين الملقح والنبات، النحل الطنّان ونبات الكانولا (*B. napus*) (Cresswell et al., 2002 and cresswell, 2005)، وقد حُدثت القيم $\psi \approx 1$ و $b \approx 600$. ووجدت قيمة ψ بشكل ثابت للنحل الطنّان الذي يلقح نباتات الكانولا (*B. napus*) عبر جداول مُختلفة على نطاق واسع لزيارات الملقحات، ويبدو بالتالي أن تكون هذه هي السمة الأساسية للعلاقة بين النحل الطنّان ونباتات الكانولا (Cresswell and Hoyle, 2006). وفي الحالة الأكثر تطرفاً والتي تُحمل فيها كل أفراد النحل القادمة حبوب لقاح مُعدلة وراثياً، مما يعني أن $E=1$ ، وبحل المعادلة (5-11) تكون نسبة البذور التي تحوي مورثات منقولة من النباتات المُعدلة وراثياً تعادل $E_{GM}=0.2\%$.



الشكل (١٩،٤). تخطيط توضيحي للنموذج في المعادلة (١١-٥)، والذي يصف تبعات أبوة بدور الزهرة للنحلة التي تصل وتزرع الأزهار في حقل نباتات التقليدي (غير المُعدلة وراثياً) حاملةً لحبوب لقاح من حقل نباتات مُعدلة وراثياً. ويوضح الشكل تأثير عدد الزهور التي تُلقَّح خلال رحلة طيران واحدة في الحقل التقليدي (غير المُعدلة وراثياً) (b)، على النسبة العامة للبدور المُعدلة وراثياً (E) ويعمل مخطط افراضي لرحلاتي طيران لزهارة الأزهار، مع نوبة طيران أقصر في الجزء العلوي من الشكل. حيث يمثل كل مستطيل مستقيم الفصرة زهرة واحدة في الحقل غير المُعدل وراثياً، مع بدورها المتكونة والتي تُمثل بواسطة الدوائر. وتُمثل الدوائر السوداء (●) البدور مع أبوا من نباتات مُعدلة وراثياً، وتمثل الدوائر المفتوحة (○) البدور غير المُعدلة وراثياً الناتجة عن نقل حبوب اللقاح ضمن الحقل التقليدي. يبدل μ في المعادلة (١٩،٥) على كمية البدور المُعدلة وراثياً والتي تتج عندما تقوم نحلة تحمل المورثات المنقولة بإخصاب عدد من الأزهار μ ، بمعنى ذلك، العدد الإجمالي للثمار كاملة البدور مع أبوة من نباتات مُعدلة وراثياً. وكما هو ملاحظ فإن عدد البدور الحاملة للمورثات المنقولة في الحقل الافراضي العلوي أو السفلي متساوٍ. وتشير هذه النتائج إلى أن التلقيح الخلطي بواسطة النحل بين الحقول الزراعية قد يؤدي إلى انتقال المورثات في بدور الحاصل التقليدية بمعدل لا يزيد عن جزء بالثلة. وإلى أي مدى يمكن تعميم هذه النتائج على الحاصل الأخرى المُلقَّحة بالنحل؟

وإمكانية التهجين المحتملة الناتجة عن العلاقة بين النيات والملقحات، ψ ، وهي العدد الأقصى للشار التي تُخصب بواسطة الملقحات في الحقل التقليدي من حبوب لقاح من حقل النباتات المُعدلة وراثياً. مع الافتراض أن الملقح قام بزيارات كافية في حقل النباتات المُعدلة وراثياً لتصبح محملةً بالكامل بحبوب اللقاح المُعدلة وراثياً، وقيمة ψ ، سيتم تحديدها على سبيل المثال، بقدرة النحل على حفظ حبوب اللقاح على جسمها في وضع يتناسب مع استقبالها والحصول عليها من قبل الأعضاء الجنسية للزهور ومن قدرة الملقح في تنظيف أجزاء جسمه أثناء الطيران. في نبات الكانولا *B. napus*، فإن إمكانية التهجين من خلال النحل الطنّان هي $\psi \cong 1$ ، مما يعني أن النحلة الواحدة التي تنتقل بين الحقول تصل لحقل النباتات التقليدية مع القدرة على تخصيب ثمرة واحدة بشكل كامل من حبوب اللقاح الغريبة. وتلقح زهرة الكانولا نفسها ذاتياً ببطء؛ لأن مُتَك الزهرة يفتح تدريجياً فقط (Bell and Crosswell, 1997)، ولذلك من المرجح أن يكون التهجين (ψ) أكبر في نباتات الكانولا عنه في الأنواع النباتية التي تقوم سريعاً بالتلقيح الذاتي المستقل، مثل نبات العصفور. وعلاوةً على ذلك، فإن التناسب والملاءمة المثالية بين جسم عاملة النحل الطنّان وتركيب الأعضاء التناسلية لزهرة نبات الكانولا التي تقوم النحلة بتلقيحها (Crosswell, 2000) يشير إلى أن أنواع النحل الأخرى من غير المرجح بأن تكون ملقحات متفوقة جداً ذات قيمة أعلى لنسبة التهجين ψ . وهكذا، وعلى الرغم من عدم إمكانية تعميم النتائج المتعلقة بقيمة نسب التهجين بثقة إلا بعد إجراء دراسات لاحقة، يبدو من الواضح أن المحاصيل الأخرى ستمتلك قيمة لنسبة التهجين (ψ) أقل أو تساوي واحداً (1) ($\psi \geq 1$).

والمدى الذي يتم فيه تخفيف تركيز حبوب لقاح مُعدلة وراثياً بحبوب لقاح النباتات التقليدية يُعبر عنه من خلال قيمة (b) والتي يمكن أن تُقدر اعتماداً على العدد المتوقع من الزهور التي تقوم النحلة بزيارتها خلال رحلة السروح في الحقل التقليدي. وللأسف، فإن قيمة b نادراً ما تم قياسها في الحقول الزراعية. وتستند التقديرات التفرؤية الممكنة على

قدرة النحل على جمع الرحيق بالنسبة إلى حجم الرحيق في الزهرة. وعلى سبيل المثال، في النحل الاجتماعي يقدر حجم معدة عاملة نحل العسل بحوالي ٣٠ ميكرولترا (Ribbands, 1953)، وحوالي ٨٠ ميكرولترا في النحل الطنّان (Heinrich, 1979). وإجمالي إنتاج الرحيق اليومي للكثير من الزهور التي يتم تلقيحها بواسطة النحل أقل من عدة ميكروليترات (Heinrich, 1979). ويعتبر النحل ملقحاً مهماً عندما تكون زيارته للأزهار متكررة، وفي هذه الحالة من المحتمل أن يُستنزف الرحيق وقد تحتوي الزهرة عندئذ على جزء بسيط من الميكروليتر. وفي مثل هذه الحالة، سوف تكون قيمة b كبيرة بالمقابل، على افتراض أن شغالات النحل السارحة تملأ بطونها بشكل كامل بالرحيق. والعديد من الملاحظات تدعم هذا الاقتراح. سجل Bateman (1947) أربعمائة رحلة متتالية من قبل نحل العسل في أحد حقول الفجل (*Raphanus sativus* L.)، مما يعني أن $b \geq 400$. ولنحل العسل التي تقوم بالسروح في أحد حقول البرسيم البيضاء (*Trifolium repens*) ولقد حسب Percival (1950)، كما سجل Ribbands (1953) أن النحلة تتطلب ٥٨٥ زيارةً ناجحةً متتاليةً لجمع حمولة كاملة من حبوب اللقاح، ولاحظ Weaver وآخرون (1953) (حسبما ورد في: Ribbands, 1953) أن نحلة العسل تقوم بزيارة ٤٩٤ زهرة بشكلٍ متتالٍ. ولذلك، فمن المرجح أن بقعاً صغيرة فقط من النباتات سوف تكون عرضة لإنتاج البذور ذات نسب عالية من الأبوة الخارجية عند انخفاض قيمة b ، أي تأثير تخفيفي صغير (Cresswell and Osborne, 2004).

واحتمالية وصول نحلة تحمل حبوب لقاح معدلة وراثياً إلى الحقول التقليدية تُقدر بحساب قيمة E ، عامل الانتقال. ويُقدر هذا العامل من خلال نسبة النحل التي تصل إلى الحقول التقليدية من الحقول المعدلة وراثياً. وقد بُرهن حتى الآن على استحالة تقدير قيمة E على نطاق مناسب للمناطق الزراعية. وتعميق سرعة النحل في الطيران المراقبة المباشرة للنحل. ويطير النحل الطنّان، على سبيل المثال، ٧ متر/ثانية، ولذلك، من الصعب متابعتها بواسطة العين لمسافة كبيرة. ويقوم النحل، مع ذلك، باتخاذ مسار مباشر

لرحلات بعيدة المدى، وهذا ما يفسر مصطلح الخط المباشر، والذي يعبر عن وجود طريق غير مشروط. ويمكن لاتجاه طيران النحل السارح عند مغادرته للخلية أن يعطي مؤشراً لمكان سروح الحشرة المقصود (Ramsay et al., 2003). إذا كان اتجاه الانطلاق من حقل النباتات المعدلة وراثياً يتوافق مع البوصلة باتجاه حقل الزراعة التقليدية، فقد يعني هذا احتمال التلقيح الخلطي بين حقل النباتات المعدلة وراثياً والحقل الآخر. ومع أن ذلك قد يشير إلى أن $E > 0$ ، فإنه لا يستطيع القيام بأي تقدير أبعد من ذلك. ويمكن لرادار مناسب أن يتتبع بدقة عالية تحركات أعداد صغيرة للنحل بشكل فردي أثناء سروحها في المناطق التي تصل إلى 500 متر من مصدر الرادار (Osborne et al., 1999)، ولكن هذا الأسلوب لا يحدد أيضاً أصول ومصادر تلك المجموعات النحلية عند وصولها إلى الحقل، وبالتالي لا تساعدنا في تقدير وقياس قيمة E . وفي الوقت الحاضر، لا توجد تقديرات تجريبية لقيمة E ، والدراسات التي استخلت نموذج المعادلة (11-5) قامت بحساب القيمة في "أسوأ حالة" فقط $E=1$ (Cresswell, et al., 2000). ومع ذلك، قد يكون من الممكن تقدير E نظرياً (Hoyle and Cresswell, 2007).

ويجب تعديل المعادلة (11-5) إذا كانت الكثافة النحلية ليست كافية لضمان زيارة واحدة لكل زهرة. وإذا حصل فقط جزء من أزهار الحقل التقليدي على زيارة واحدة (يعني $R < 1$)، انظر المعادلة (11-1) فإن نسبة البذور المعدلة وراثياً بسبب النحل يمكن قياسها كالتالي:

$$E_{GM} = R(E\psi/b) \quad (11-6)$$

في حقل زراعي من نباتات الكانولا (*B. napus*) في المملكة المتحدة خلال شهر نيسان "أبريل"، كانت الكثافة النحلية شحيحة وهي الحالة التي تكون فيها R مثلاً تساوي 1، 0. (Hayter and Cresswell, 2006). ويقترض أن $E=1$ في المعادلة (11-6)، فإن الحد الأقصى الممكن لتدفق المورثات بواسطة النحل الطنّان هي $E_{GM} = 0.02\%$.

وإذا وصلت حبوب اللقاح المُعدلة وراثياً بوسائل أخرى، مثل التلقيح عن طريق الرياح، فإن النسبة الإجمالية للبدور مع أصول مُعدلة وراثياً قد تتجاوز قيمة E_{GM} ، ولكن عندما تكون الكثافة النحلية قليلة جداً (أي ليس كل الزهور تستقبل زيارة نحلية، $I > R$)، فاعتماداً على المعادلة (١١-١) ويمكن أن نكتب:

$$E_{GM} = (LB/FH)(E\psi/b) \quad (٧-١١)$$

وفي هذه الحالة، فإن احتمالية أن يقوم النحل بنقل المورثات المُعدلة وراثياً يرتبط ارتباطاً عكسياً مع الكثافة الزهرية في الحقل (F)، لأن زيادة الكثافة الزهرية تُقلل من فرص الأزهار في تلقي زيارات النحل، وترتبط ارتباطاً طردياً مع مدة تفتح الزهرة (L) وذلك لأن طول عمر الزهرة يزيد من فرصة التعرض لزيارات النحل.

الآثار المترتبة على احتجاز المحاصيل المُعدلة وراثياً والتي تلقح بواسطة النحل ينبغي أن تُقيم الأهمية المحتملة للنحل باعتباره تهديداً لحجز المحاصيل المُعدلة وراثياً على أساس كل حالة على حدة، ولكن أعتقد أنه من غير المحتمل في كثير من الحالات أن يُسبب النحل مستويات عالية للنقل الوراثي في الحقول الزراعية الواسعة لأصناف المحاصيل التقليدية المتنوعة، ويرجع ذلك إلى ثلاثة أسباب: (١) أنه من الممكن لملايين الزهور في الحقول الزراعية الكبيرة بأن تُحقق حالة الإشباع للنحل المُتاح؛ (٢) حتى عندما تكون الزيارات إلى الزهور بواسطة النحل شائعة، تقل أهمية التلقيح بواسطة النحل بسبب تنافس طرق التلقيح الأخرى التي يرجح بأن تكون فعالة في المحاصيل المخصصة للإنتاج، على سبيل المثال، المحاصيل ذاتية التلقيح؛ (٣) وحتى لو كان النحل يتنقل كثيراً بين الحقول التقليدية والمُعدلة وراثياً، فإن التلقيح الخلطي بين الحقول بواسطة النحل، من المرجح أن يُنتج مستويات منخفضة لتدفق المورث شريطة أن يزور النحل، في المتوسط، عدداً كبيراً من الزهور خلال رحلته بالحقل.

والتوصيات لتحسين الحجز في المحاصيل المعدلة وراثياً والتي تُلقح بواسطة النحل استناداً على هذه الاستنتاجات هي على النحو التالي : تعمل الأزهار التي تُلقح نفسها ذاتياً على خفض نسبة البذور التي تُخصب بواسطة النحل. ويمكن لمربي النبات استهداف الصفات الزهرية التي تعمل على تحسين سرعة التلقيح الذاتي المستقل لمواصلة عزل البذور من الأصناف الزراعية التقليدية عن حبوب اللقاح الغريبة. وعندما يكون تواجد النحل نادراً، تقل أهمية التلقيح بواسطة النحل كلما زادت كثافة الزهور وقصر عمر الزهرة. ويمكن للمزارعين السيطرة على كثافة الأزهار بتعديل مسافات الزراعة، كما يستطيع مربي النباتات أن يتعاملوا مع طول عمر الزهرة. ويوجد إستراتيجيتان إضافيتان من الإستراتيجيات الممكنة الأخرى ذات الصلة بتلقيح النحل يمكن أن تسهما في حجز النباتات المعدلة وراثياً، ولكن مستوانا الحالي من المعرفة غير كاف لتوضيح قيمتها.

أولاً، إنه من الممكن نظرياً ضبط معدل إنتاج الرحيق للمحصول، وذلك لأنها سمة وراثية. وإذا تحقق انخفاض إنتاج الرحيق بواسطة الزهور في الحقول التقليدية، فإنه يجب على النحل زيارة عدد أكبر من الأزهار لجمع كمية الرحيق الكافية للوصول إلى حالة الإشباع، والذي من شأنه أن يزيد من قيمة العامل b ، وبالتالي الحد من قيمة E_{GM} نسبة البذور التي تحتوي على أبوة أجنبية" (المعادلة ١١-٥). ولكن، قد تؤدي مستويات الرحيق المنخفضة إلى خروج النحل من الحقل واستكشاف حقول أخرى، مما يقلل من قيمة b ويزيد من قيمة E_{GM} . كما أن الأثر المحتمل لزيادة إنتاج الرحيق في الحقول التقليدية على قيم E_{GM} غير مؤكد على حدٍ سواء. وقد يسبب مستوى إنتاج الرحيق الأعلى في الأزهار إلى تقليل عدد الأزهار التي سيقوم النحل بزيارتها قبل الوصول إلى سعة الجمع القصوى، وبالتالي خفض b وزيادة E_{GM} . وبدلاً من ذلك يمكن لمستويات رحيق أعلى في الحقول التقليدية أن تحفز وتحصّر سروح النحل ويشكل كبير في ذلك الحقل، مما سيقبل من قيمة E ، وبالتالي تقليل E_{GM} . ولذلك فإنه من غير

الممكن مواصلة تقييم هذه الفرص إلا عندما نزيد من معرفتنا عن العلاقة بين مكافآت الأزهار وحركات وطيران النحل في المناطق الزراعية.

وثانياً، من الممكن نظرياً إعادة تشكيل توليفة الملقحات المتوفرة في منطقة ما. ومن أكثر الأساليب جدوى لتحقيق ذلك، زيادة وفرة نحل العسل بالقرب من الحقول التقليدية من خلال إحضار خلايا النحل المرباة. وإذا أظهر نحل العسل خصوصيةً (ولاءً) في تلقيح حقل النباتات غير المعدلة وراثياً في كامل رحلات السروح، فسوف تزيد عمليات التلقيح داخل الحقل نفسه، وبالتالي عزل الحقل عن حبوب اللقاح الأجنبية. ومع ذلك، لم تُحدّد صفة ولاء نحل العسل للموقع تماماً، ولذلك يعتبر أثر هذا التعديل غير واضح حالياً. علاوة على ذلك، فمن الممكن أن نقل حبوب اللقاح في داخل خلية نحل العسل قد يزيد من انتشار حبوب اللقاح المعدلة وراثياً (Ramsay et al., 1999).

وعموماً، فإن الإستراتيجيات المستندة على البيئية لتحسين حجز المحاصيل المعدلة وراثياً أقل أهمية من الإستراتيجيات المعتمدة على تقنيات التكنولوجيا الحيوية نفسها (Chapman and Burke, 2006).

برنامج مقترح للبحوث المستقبلية

إن النماذج النظرية التي قُدمت في هذا الفصل تهدف لتعزيز التقدم في فهم أهمية النحل كملقحات في المناطق الزراعية. وعلى وجه الخصوص، فإن العوامل والمعايير التي استُخدمت في هذه النماذج تهدف لتحفيز والبدء في عرض التأثيرات الأساسية على التلقيح وتدفق المورثات النباتية من خلال العلاقة بين الملقحات والنباتات. علاوة على ذلك، فإن بعض المعايير سهلة القياس. وعلى سبيل المثال، فإن الكثافة الزهرية أو النحلية في وحدة المساحة، وطول عمر الأزهار، ومعدلات السروح هي قيم يسهل تقديرها في الحقل، ويحتمل أن تكون غنية بالمعلومات عن أهمية النحل كملقحات (المعادلة ١١-١). وعلى الرغم من السهولة التي يمكن فيها حساب هذه البيانات كميّاً،

فمن الصعب العثور على الدراسات التي يُقدم فيها تقارير وافية عنها. بالإضافة إلى ذلك، نحن بحاجة إلى دراسات أكثر لتحديد قدرة زيارة واحدة من النحلة على نقل حبوب اللقاح وبالتالي عقد البلور. تعتبر دراسة Schiffhauer و Cane (٢٠٠٣) حول تلقيح النحل للتوت البري مثالية في هذا الصدد، ويجب الإكثار من الدراسات المشابهة في النظم الأخرى. ومع ذلك، يتطلب الفهم الكامل للعلاقة بين النبات والملقحات التعاون بين علماء الحشرات وعلماء النبات. وقد أهملت الدراسة الكمية للمنافسة بين وسائل التلقيح المختلفة لفترة طويلة جداً، ويجب الاعتراف بدور نظم تربية النبات والشكل الخارجي للأعضاء الجنسية للزهرة (المعادلتان ١١-٣ و ١١-٤). وأخيراً، على الرغم من أن التنبؤ النظري الدقيق لتدفق المورثات من حقل إلى حقل أصبح ممكناً (المعادلة ١١-٦)، فإن الصعوبات التقنية لقياس حركات النحل من حقل إلى حقل يجب حلها أو التغلب عليها، ويجب على العلماء أن يعطوا بعض الأهمية لذلك.

المراجع العلمية

- Barber, S. (1999). Transgenic plants: Field testing and commercialization including a consideration of novel herbicide resistant rape (*Brassica napus* L.). In P. J. Lutman (Ed.), *Gene flow and agriculture* (3-12). Farnham, Surrey, UK: British Crop Protection Council.
- Bateman, A. J. (1947). Contamination of seed crops: I. Insect pollination. *Journal of Genetics*, 48, 257-275.
- Beattie, A. J. (1971). Pollination mechanisms in *Viola*. *New Phytologist*, 70, 343-360.
- Belcher, K., Nolan, J., and Phillips, P. W. B. (2005). Genetically modified crops and agricultural landscapes: Spatial patterns of contamination. *Ecological Economics*, 53, 387-401.
- Bell, S. A., and Cresswell, J. E. (1997). The phenology of gender in homogamous flowers: Temporal change in the residual sex function of flowers of oil-seed rape *Brassica napus*. *Functional Ecology*, 12, 298-306.
- Cane, J. H., and Schiffhauer, D. (2003). Dose-response relationships between pollination and fruiting refine pollinator comparisons for cranberry (*Vaccinium macrocarpon* [Ericaceae]). *American Journal of Botany*, 90, 1425-1432.
- Chapman, M. A., and Burke, J. M. (2006). Letting the gene out of the bottle: The population genetics of genetically modified crops. *New Phytologist*, 170, 429-443.

- Colwell, R. K., Norse, E. A., Pimental, D., Sharples, F. E., and Simberloff, D. (1985). Genetic engineering in agriculture. *Science*, 229, 111-112.
- Crane, E., and Walker, P. (1984). *Pollination directory of world crops*. London: International Bee Research Association.
- Cresswell, J. E. (1998). Stabilising selection and the structural variability of flowers within species. *Annals of Botany*, 81, 463-473.
- (1999). The influence of nectar and pollen availability on pollen transfer by individual flowers of oil-seed rape (*Brassica napus*) when pollinated by bumblebees (*Bombus lapidarius*). *Journal of Ecology*, 87, 670-677.
- (2000). Manipulation of female architecture in flowers reveals a narrow optimum for pollen deposition. *Ecology*, 81, 3244-3249.
- (2005). Accurate theoretical prediction of pollinator-mediated gene dispersal. *Ecology*, 86, 574-578.
- Cresswell, J. E., Davies, T. W., Patrick, M. A., Russell, F., Pennel, C., Vicot, M., et al. (2004). The aerodynamics of wind pollination in a zoophilous flower. *Functional Ecology*, 18, 861-866.
- Cresswell, J. E., and Hoyle, M. (2006). A mathematical method for estimating patterns of flower to flower gene dispersal from a simple field experiment. *Functional Ecology*, 20, 245-251.
- Cresswell, J. E., and Osborne, J. L. (2004). The effect of patch size and separateness on bumblebee foraging in oilseed rape (*Brassica napus*): Implications for gene flow. *Journal of Applied Ecology*.
- Cresswell, J. E., Osborne, J. L., and Bell, S. A. (2002). A model of pollinator-mediated gene flow between plant populations with numerical solutions for bumblebees pollinating oilseed rape. *Oikos*, 98, 375-384.
- Cresswell, J. E., Osborne, J. L., and Goulson, D. (2000). An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees. *Ecological Entomology*, 25, 249-255.
- Damgaard, C., and Kjellsson, G. (2005). Gene flow of oilseed rape (*Brassica napus*) according to isolation distance and buffer zone. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 108, 291-301.
- Darvill, B., Knight, M. E., and Goulson, D. (2004). Use of genetic markers to quantify bumblebee foraging range and nest density. *Oikos*, 107, 471-478.
- Department for Environment, Food and Rural Affairs. (2005). Farm scale evaluations of genetically modified herbicide tolerant crops. <http://www.farmscale.org.uk>.
- Eisikowitch, D. (1981). Some aspects of pollination of oil-seed rape (*Brassica napus* L.). *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 96, 321-326.
- Ellstrand, N. C., Prentice, H. C., and Hancock, J. F. (1999). Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 539-563.
- Harder, L. D., and Routley, M. B. (2006). Pollen and ovule fates and reproductive performance by flowering plants. In L. Harder and S. Barrett (Eds.), *Ecology and evolution of flowers* (61-80). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Hayter, K., and Cresswell, J. (2006). The influence of pollinator abundance on the dynamics and efficiency of pollination in arable *Brassica napus*: Implications for landscape-scale gene dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 43, 1196-1202.

- Heinrich, B. (1979). *Bumblebee economics*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Horn, M. E., Woodard, S. L., and Howard, J. A. (2004). Plant molecular farming: Systems and products. *Plant Cell Reports*, 22, 711-720.
- Hoyle, M., and Cresswell, J. E. (2007). A model of patch-to-patch forager movement with application to pollen-mediated gene flow. *Journal of Theoretical Biology* 248, 154-163.
- Hoyle, M., Hayter, K. E., and Cresswell, J. E. (2007). Effect of pollinator abundance on self-fertilization and gene flow: Application to GM canola (*Brassica napus*). *Ecological Applications*, 17, 2123-2135.
- Ingram, J. (2000). The separation distances required to ensure cross-pollination is below specified limits in non-seed crops of sugar beet, maize and oilseed rape. *Plant Varieties and Seeds*, 13, 181-199.
- James, C. (2004). Global status of commercialized biotech/GM crops (ISAAA Briefs No. 32). Ithaca, NY: International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications.
- Knight, M. E., Martin, A. P., Bishop, S., Osborne, J. L., Hale, R. J., Sanderson, A., and Goulson, D. (2005). An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. *Molecular Ecology*, 14, 1811-1820.
- Kreyer, D., Oed, A., Walther-Hellwig, K., and Frankl, R. (2004). Are forests potential landscape barriers for foraging bumblebees? Landscape scale experiments with *Bombus terrestris* Agg. And *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). *Biological Conservation*, 116, 111-118.
- Lloyd, D. G., and Schoen, D. J. (1992). Self- and cross-fertilization in plants: I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*, 153, 358-369.
- Lutman, P. J. W. (1999). *Gene flow and agriculture*. Farnham, Surrey, UK: British Crop Research Council.
- Ma, J. K. C., Chikwaraba, R., Sparrow, P., Fischer, R., Mahoney, R., and Twyman, R. M. (2005). Plant-derived pharmaceuticals: The road forward. *Trends in Plant Science*, 10, 580-585.
- McGregor, S. (1976). *Insect pollination of cultivated crops: Agricultural handbook 496*. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture.
- Mesquida, J., and Renard, M. (1984). Etude des quantités de pollen déposées sur les stigmates dans différentes conditions de pollinisation; influence sur la production de graines chez le colza d'hiver male-fertile. *Proceedings of the Vth International Symposium on Pollination (Vol. 19, pp. 351-356)*. Versailles: French National Institute for Agricultural Research.
- Morandin, L. A., and Winston, M. L. (2005). Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications*, 15, 871-881.
- Morris, W. F., Kareiva, P. M., and Raymer, P. L. (1994). Do barren zones and pollen traps reduce gene escape from transgenic crops? *Ecological Applications*, 4, 157-165.
- Motten, A. F., Campbell, D. R., Alexander, D. E., and Miller, H. L. (1981). Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. *Ecology*, 62, 1278-1287.

- Osborne, J. L., Clark, S. J., Morris, R. J., Williams, I. H., Riley, J. R., Smith, A. D., et al. (1999). A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *Journal of Applied Ecology*, 36, 519-533.
- Osborne, J. L., and Williams, I. H. (2001). Site constancy of bumblebees in an experimentally patchy habitat. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 83, 129-141.
- Pierre, J., Pierre, J. S., Marilleau, R., PhamDelegue, M. H., Tanguy, X., and Renard, M. (1996). Influence of the apetalous character in rape (*Brassica napus*) on the foraging behavior of honeybees (*Apis mellifera*). *Plant Breeding*, 115, 484-487.
- Poppy, G., and Wilkinson, M. (Eds.). (2005). *Gene flow from GM plants*. Oxford, UK: Blackwell.
- Primack, R. B., and Silander, J. A. (1975). Measuring the relative importance of different pollinators to plants. *Nature*, 255, 143-144.
- Ramsay, G., Thompson, C., and Squire, G. (2003). *Quantifying landscape-scale gene flow in oilseed rape*. London: Department for Environment, Food and Rural Affairs.
- Ramsay, G., Thompson, C. E., Neilson, S., and Mackay, G. R. (1999). Honeybees as vectors of GM oilseed rape pollen. In P. J. W. Lutman (Ed.), *Gene flow and agriculture: Relevance for transgenic crops (57-64)*. Nottingham, UK: Major Design and Production.
- Ribbands, C. (1953). *The behaviour and social life of honeybees*. London: Bee Research Association.
- Rieger, M. A., Lamond, M., Preston, C., Powles, S. B., and Roush, R. T. (2002). Pollen-mediated movement of herbicide resistance between commercial canola fields. *Science*, 296, 2386-2388.
- Rieger, M. A., Potter, T. D., Preston, C., and Powles, S. B. (2001). Hybridisation between *Brassica napus* L. and *Raphanus raphanistrum* L. under agronomic field conditions. *Theoretical and Applied Genetics*, 103, 555-560.
- Ruan, C. J., Qin, P., and Xi, Y. G. (2005). Floral traits and pollination modes in *Kosteletzkya virginica* (Malvaceae). *Belgian Journal of Botany*, 138, 39-46.
- Scheffler, J. A., Parkinson, R., and Dale, P. J. (1993). Frequency and distance of pollen dispersal from transgenic oilseed rape (*Brassica napus*). *Transgenic Research*, 2, 356-364.
- Schmitt, J. (1980). Pollinator foraging behaviour and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution*, 34, 934-943.
- Snow, A. A., Spira, T. P., and Liu, H. (2000). Effects of sequential pollination on the success of "fast" and "slow" pollen donors in *Hibiscus moscheutos* (Malvaceae). *American Journal of Botany*, 87, 1656-1659.
- Visscher, P. K., and Seeley, T. D. (1982). Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 63, 1790-1801.
- Walther-Hellwig, K., and Frankl, R. (2000). Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae), in an agricultural landscape. *Journal of Applied Entomology*, 124, 299-306.
- Waser, N. M. (1982). A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecologia*, 55, 251-257.
- Weekes, R., Deppe, C., Allnut, T., Boffey, C., Morgan, D., Morgan, S., et al. (2005). Crop-to-crop gene flow using farm scale sites of oilseed rape (*Brassica napus*) in the UK. *Transgenic Research*, 14, 749-759.